

ΒΑΣΙΚΕΣ ΝΕΥΡΟΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΑΝΑΦΟΡΕΣ

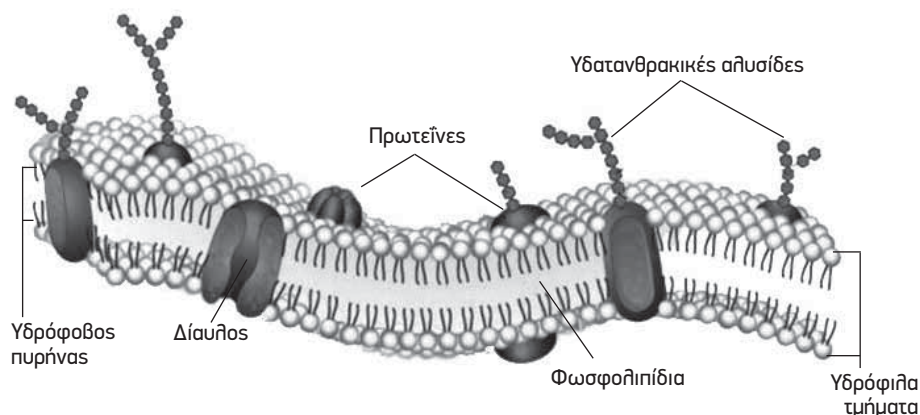
1. ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΗΡΕΜΙΑΣ – ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ

Η λειτουργία των νευρικών κυττάρων, των νευρικών ινών καθώς και των μυϊκών ινών που νευρούνται από αυτές είναι συνυφασμένη σε μεγάλο βαθμό με την ιδιότητά τους να διεγείρονται, παράγοντας και μεταδίδοντας σε όλο τους το μήκος βραχύχρονες μεταβολές του ηλεκτρικού δυναμικού της κυτταρικής τους μεμβράνης.

ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΜΕΜΒΡΑΝΗ – ΔΙΑΥΛΟΙ ΙΟΝΤΩΝ

Οι κυτταρικές μεμβράνες έχουν πάχος 50-100 Å και αποτελούνται από μία διπλοστιβάδα από φωσφολιπιδικά μόρια διατεταγμένα με το υδρόφιλο τμήμα τους προς το εξωτερικό της μεμβράνης και το υδρόφοβο προς το εσωτερικό της καθώς και από πρωτεϊνικά μακρομόρια, μερικά από τα οποία λειτουργούν σαν διάυλοι ιόντων. Από τους διαύλους αυτούς, άλλοι λειτουργούν ανεξάρτητα από το δυναμικό της μεμβράνης (τασσεοεξαρτώμενοι – leak channels) και άλλοι ανάλογα με το ύψος και την πολικότητα του δυναμικού αυτού (μη-τασσεοεξαρτώμενοι – voltage gated channels) [ΕΙΚΟΝΑ 1].

Οι διάυλοι είναι ειδικοί για κάθε ιόν. Στις αμύελες νευρικές ίνες και στις μυϊκές ίνες υπάρχουν διάυλοι ιόντων νατρίου (Na^+) και καλίου (K^+), ομοιόμορφα κατανεμημένοι σε όλο το μήκος της μεμβράνης. Αντίθετα, στις εμμύελες ίνες η κατανομή των διαύλων είναι πολύ πιο διαφοροποιημένη. Στην αξολειμματική μεμβράνη των περισφίγγεων του Ranvier των εμμύελων ινών (κομβική μεμβράνη) υπάρχει πολύ μεγάλη πυκνότητα διαύλων Na^+ , καθώς και σημαντικός αριθμός τασσεοεξαρτώμενων διαύλων K^+ αργής ενεργοποίησης και μη-τασσεοεξαρτώμενων διαύλων K^+ , ενώ απουσιάζουν οι τασσεοεξαρτώμενοι διάυλοι K^+ ταχείας



ΕΙΚΟΝΑ 1. Σχηματική παράσταση κυτταρικής μεμβράνης. Η μεμβράνη φαίνεται να διαπερνάται από μακρομοριακές πρωτεΐνες, μερικές από τις οποίες λειτουργούν ως διάλυτοι ιόντων – άλλοι για τη συνεχή παθητική διάχυση των ιόντων και άλλοι ενεργοποιούμενοι με κατάλληλη μεταβολή του διαμεμβρανικού δυναμικού.

ενεργοποίησης. Σε αντιδιαστολή, τα ενδιάμεσα τμήματα της αξολειμματικής μεμβράνης που είναι καλυμμένα από μυελίνη (παρακομβική και μεσοκομβική μεμβράνη) έχουν τασεοεξαρτώμενους διαύλους καλίου ταχείας ενεργοποίησης και μόνο ένα μικρό αριθμό διαύλων νατρίου [ΠΙΝΑΚΑΣ 1], [ΕΙΚΟΝΑ 2].

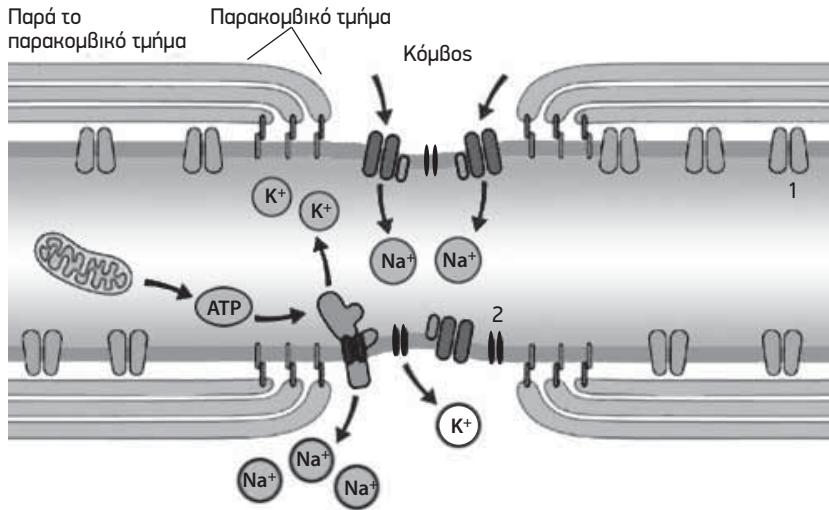
ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΗΡΕΜΙΑΣ ΤΗΣ ΜΕΜΒΡΑΝΗΣ

Σε κατάσταση ηρεμίας των κυττάρων, η κυτταρική μεμβράνη είναι εκλεκτικά διαπερατή (μέσα από πρωτεϊνικούς διαύλους) από ιόντα που βρίσκονται στον εξωκυττάριο και στον ενδοκυττάριο χώρο: επιτρέπει τη διάχυση των ιόντων K και χλωρίου (Cl^-), είναι όμως ελάχιστα διαπερατή από τα ιόντα Na και αδιαπέραστη από τα αρνητικά οργανικά ιόντα του εσωκυττάριου χώρου [ΕΙΚΟΝΑ 3]. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα αφενός την ανισοκατανομή των ιόντων στις δύο πλευρές της μεμβράνης και αφετέρου την περίσσεια αρνητικών φορτίων στο

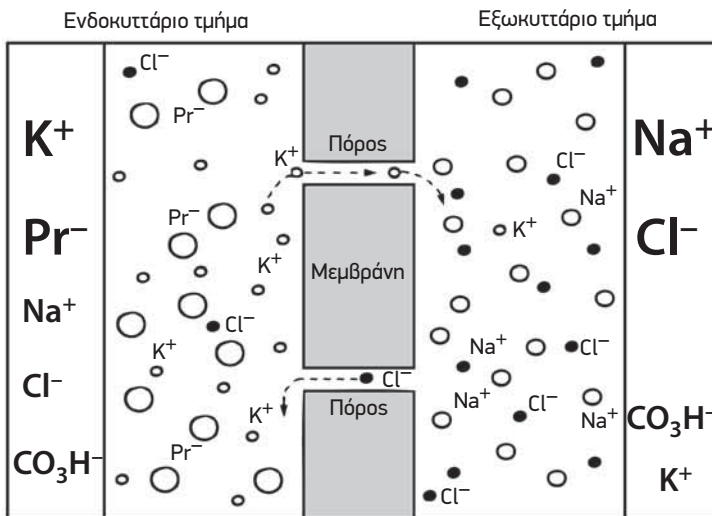
ΠΙΝΑΚΑΣ 1. Συγκεντρώσεις διαύλων Na^+ στη μεμβράνη.

Είδος ιών	Διάλυτοι Na^+ /μm
Μυϊκές (αρουραίου)	200
Νευρικές αμύελες (κουνελιού)	100
Νευρικές εμμύελες (κουνελιού)	
• κομβική μεμβράνη	10.000
• μεσοκομβική μεμβράνη	25

1. ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΗΡΕΜΙΑΣ – ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ



ΕΙΚΟΝΑ 2. Κατανομή διαύλων στο κομβικό (περίσφιγξη του Ranvier) και τα παρακομβικά τμήματα της αξονοιμματικής μεμβράνης εμύελης νευρικής ίνας. Οι δίαυλοι Na^+ και οι αντλίες Na/K έχουν συγκεντρωθεί στην κομβική μεμβράνη. Οι τασεοεξαρτώμενοι δίαυλοι K^+ [1] σπανίζουν στον κόμβο, αλλά εμφανίζονται υψηλή συγκέντρωση στα παρακομβικά τμήματα, ενώ στην κομβική μεμβράνη υπάρχουν μη-τασεοεξαρτώμενοι δίαυλοι – πόροι (leak channels) K^+ [2].



ΕΙΚΟΝΑ 3. Στην κατάσταση ηρεμίας η μεμβράνη είναι αδιαπέραστη από τα οργανικά ανιόντα (Pr^-) και ελάχιστα διαπερατή από τα ιόντα Na . Αντίθετα, τα ιόντα K^+ και Cl^- περνούν με ευχέρεια από τη μία στην άλλη πλευρά, με επικρατούσα φορά αυτή που καθορίζεται από τη συνισταμένη της διαφοράς συγκέντρωσης (από τη μεγαλύτερη στη μικρότερη) και της πολικότητας (τα θετικά φορτία προς την αρνητικά φορτισμένη πλευρά και το αντίθετο). Το μέγεθος των στοιχείων είναι αντίστοιχο της συγκέντρωσης των ιόντων. Η μετακίνηση των ιόντων γίνεται μέσα από μη-τασεοεξαρτώμενους διαύλους – πόρους (leak channels).

εσωτερικό και, αντίθετα, περίσσεια θετικών φορτίων στο εξωτερικό. Η ηλεκτρική πόλωση (διαφορά δυναμικού) ανάμεσα στις δύο πλευρές της μεμβράνης είναι της τάξης των -70 mV έως -90 mV και ονομάζεται **δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης**.

Το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης εξαρτάται κυρίως από την κίνηση των ιόντων K. Δύο αντίρροπες δυνάμεις ασκούνται επάνω στα ιόντα K:

1. Η διαφορά της συγκέντρωσής τους εκατέρωθεν της μεμβράνης (35 φορές μεγαλύτερη στο κυτταρόπλασμα απ' ό,τι στο εξωκυττάριο υγρό) προκαλεί τη ροή τους προς τον εξωκυττάριο χώρο.
2. Η ηλεκτρική έλξη από τα οργανικά ανιόντα που δεν μπορούν να διαβούν τη μεμβράνη τα συγκρατεί στο εσωτερικό.

Σε συγκεκριμένη τιμή πόλωσης της μεμβράνης δημιουργείται μια δυναμική κατάσταση ισορροπίας, κατά την οποία τα ιόντα K που βγαίνουν από το κύτταρο είναι ίσα με αυτά που περνούν στο εσωτερικό του. Η διαφορά δυναμικού ανάμεσα στις δύο πλευρές της μεμβράνης (περίπου -80 mV στο νευρικό και -90 mV στο μυϊκό κύτταρο) ονομάζεται **δυναμικό ισορροπίας** του K. Αντίστοιχα φαινόμενα διέπουν την κίνηση και τα δυναμικά ισορροπίας του Na και του Cl [ΠΙΝΑΚΑΣ 2].

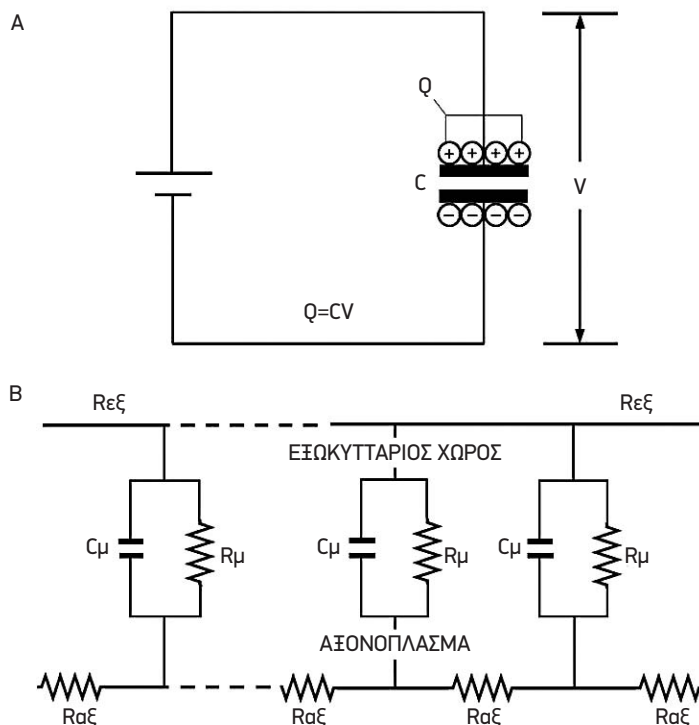
Το δυναμικό ισορροπίας κάθε ιόντος παριστάται από την **εξίσωση του Nernst**:

$$V_{\text{ιόντος}} = \frac{RT}{zF} \cdot \ln \frac{[X]_{\text{εξ}}}{[X]_{\text{εσ}}}$$

R: σταθερά αερίων ($8,314 \text{ J}\cdot\text{K}^{-1}\cdot\text{mol}^{-1}$), *T*: θερμοκρασία ($273,15^\circ\text{C}$), *z*: το σθένος του ιόντος, *F*: σταθερά Faraday ($96,485^\circ\text{C}\cdot\text{mol}^{-1}$), *ln*: ο νεπέριος λογάριθμος, *[X]*: συγκέντρωση ιόντος.

ΠΙΝΑΚΑΣ 2. Συγκεντρώσεις ιόντων στο εσωτερικό μυϊκής ίνας και στον εξωκυττάριο χώρο και τα δυναμικά ισορροπίας τους. Δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης = -90 mV .

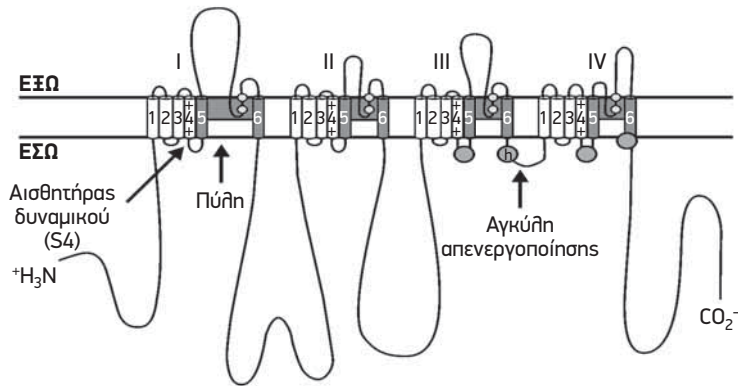
	Συγκέντρωση (mM)		
	Ενδοκυττάριο υγρό (mmol/l)	Εξωκυττάριο υγρό (mmol/l)	Δυναμικό ισορροπίας (mV)
Κάλιο (K^+)	155	4	-97
Νάτριο (Na^+)	5-15	145	66
Ασβέστιο (Ca_2^+)	0,0001	1-2	—
Χλώριο (Cl^-)	4-30	110	-90
HCO_3^-	8	27	-32
Οργανικά ανιόντα -	155	7	—
Δυναμικό ηρεμίας	-90 mV	0 mV	



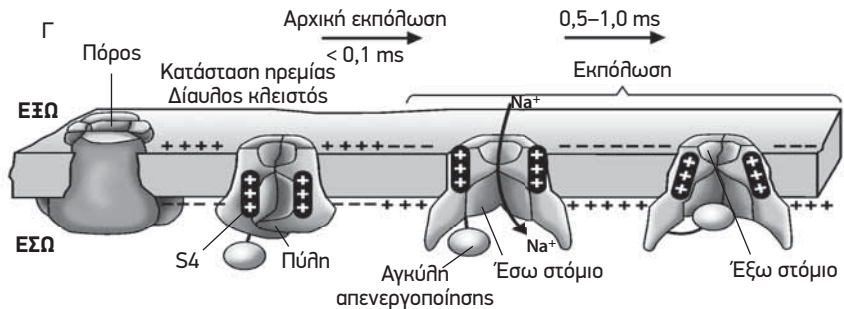
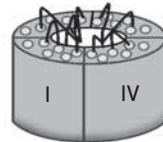
ΕΙΚΟΝΑ 5. Α. Πυκνωτής με χωρητικότητα C . Στις οπλισμούς του είναι αποθηκευμένο ηλεκτρικό φορτίο Q υπό τάση V . **Β.** Απλουστευμένο ηλεκτρικό μοντέλλο της μεμβράνης. Αριστερά, ένα μεμονωμένο, βραχύ τμήμα της μεμβράνης. Δεξιά, δύο διαδοχικά τμήματα. Η χωρητική (C_μ) και η ωμική (R_μ) αντίσταση των τμημάτων της μεμβράνης συνδέονται μεταξύ τους με τις ωμικές αντιστάσεις του αξονοπλάσματος ($R_{a\xi}$) και του μεσοκυττάριου υγρού ($R_{e\xi}$).

S5 και S6. Οι 4 ομόλογες περιοχές της υπομονάδας α περιστρέφονται και ενώνονται η πρώτη με την τέταρτη, σχηματίζοντας τον δίαυλο. Τα τμήματα S4 κάθε περιοχής περιέχουν θετικά φορτισμένα αμινοξέα που λειτουργούν ως τασεοεξαρτώμενη πύλη. Όταν η μεμβράνη εκπολωθεί, όταν δηλαδή μειωθεί το δυναμικό ηρεμίας, η εσωτερική πλευρά της μεμβράνης γίνεται σχετικά ηλεκτροθετικότερη και τα θετικά φορτισμένα αμινοξέα απωθούνται από την εσωτερική προς την εξωτερική πλευρά της μεμβράνης. Η δομική αυτή μεταβολή (άνοιγμα του διαύλου) επιτρέπει τότε την αθρόα είσοδο ιόντων Na στο εσωτερικό του κυττάρου σύμφωνα τόσο με τη διαφορά συγκέντρωσης όσο και με τη διαφορά δυναμικού. Τέλος, η μικρή ενδοκυττάρια αγκύλη που συνδέει τις ομόλογες περιοχές III και IV χρησιμεύει ως θύρα απενεργοποίησης αναδιπλούμενη από το κυτταρόπλασμα προς το άνοιγμα του πόρου τον οποίο φράζει αμέσως μετά τη διανοίξη του ενώ διαρκεί η εκπόλωση της μεμβράνης [ΕΙΚΟΝΕΣ 6 και 7].

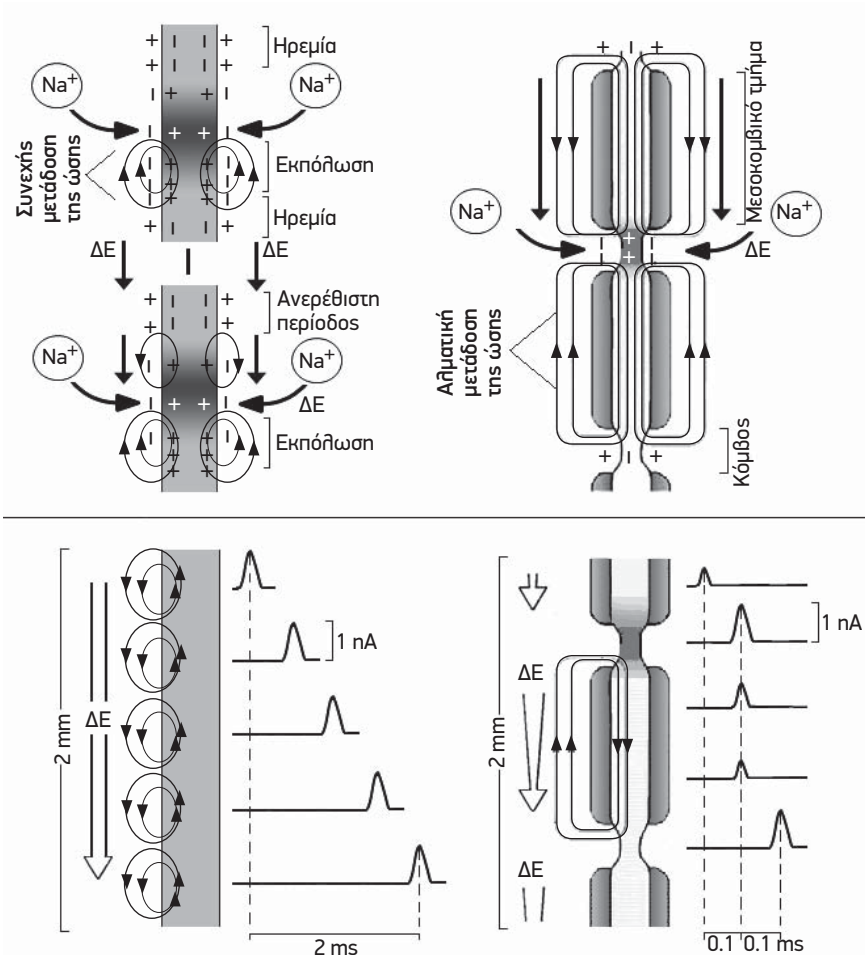
A



B



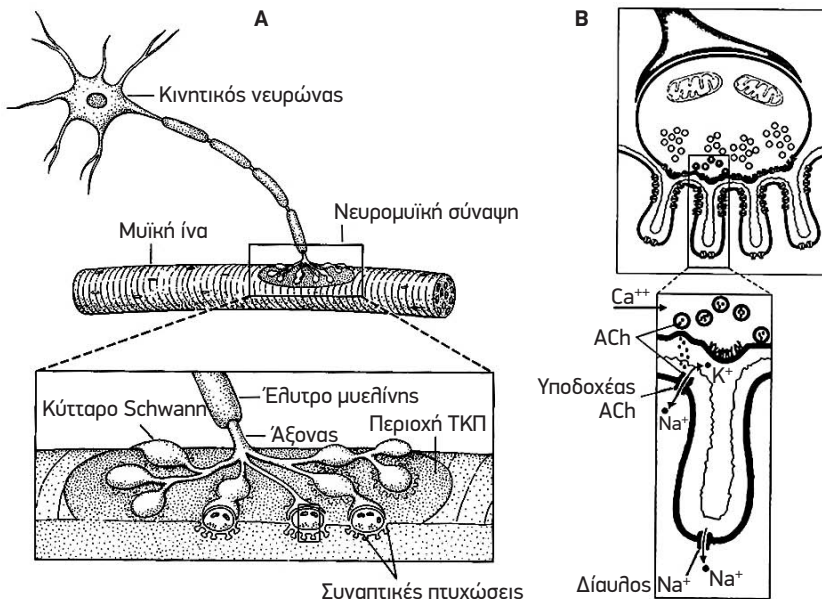
ΕΙΚΟΝΑ 6. Α. Σχηματική εικόνα της βασικής υπομονάδας α του διαύλου Na^+ . Οι 4 ομόλογες περιοχές (I–IV) περιλαμβάνουν 6 διαμεμβρανικά τμήματα S1–S6. Τα τμήματα S5 και S6 κάθε περιοχής έχουν μία επιπλέον διασυνδετική εξωκυττάρια αγκύλη. **Β.** Με την περιστροφή των περιοχών και την ένωση της πρώτης με την τέταρτη, οι αγκύλες αυτές σχηματίζουν το τοίχωμα του εξωτερικού στομίου του διαύλου. Το τοίχωμα του εσωτερικού στομίου σχηματίζεται από τα τμήματα S5 και S6. Το μεμβρανικό τμήμα του S4 δρα σαν αισθητήρας δυναμικού. Η μικρή ενδοκυττάρια αγκύλη που συνδέει τις ομόλογες περιοχές III και IV χρησιμεύει ως αγκύλη απενεργοποίησης. Ο κύκλος με h στην αγκύλη απενεργοποίησης παριστάνει το σωματίδιο απενεργοποίησης που φράζει το έσω στόμιο του διαύλου όταν ενωθεί με τους υποδοχείς που παριστάνονται από τους υπόλοιπους σκιασμένους κύκλους. **Γ.** Ο διάυλος Na^+ σε κατάσταση ηρεμίας και κατά την εκπόλωση της μεμβράνης. Σε κατάσταση ηρεμίας ο διάυλος είναι κλειστός και τα θετικά φορτισμένα τμήματα S4 έλκονται προς την ηλεκτραρνητική έσω επιφάνεια της μεμβράνης. Κατά την αρχή της εκπόλωσης, η θετικά πλέον φορτισμένη εσωτερική πλευρά της μεμβράνης απωθεί τα τμήματα S4 προς τον εξωκυττάριο χώρο. Η δομική αυτή μεταβολή συνεπάγεται άνοιγμα του μέχρι τότε κλειστού έσω στομίου του διαύλου και διάδοση των ιόντων Na στο κύτταρο. Πολύ σύντομα, και ενώ ακόμα διαρκεί η εκπόλωση, ο διάυλος απενεργοποιείται, όπως εκτίθεται παραπάνω.



ΕΙΚΟΝΑ 17. Σχηματική ανακεφαλαίωση της μετάδοσης της ώσης. **A.** Η μετάδοση της ώσης στις αμύελες νευρικές και στις μυϊκές ίνες και στις εμμύελες νευρικές ίνες. Στις πρώτες η διαδικασία είναι συνεχής, όπως περιγράφεται στο κείμενο. Κατά τη φορά της μετάδοσης υπάρχει πρώτα η πολωμένη μεμβράνη (ηρεμία), ακολουθεί ένα τμήμα όπου δρουν τα εκπολωτικά τοπικά ρεύματα (εκπόλωση), το σημείο της παραγωγής του δυναμικού ενέργειας και, τέλος, τα επαναπολωτικά τοπικά ρεύματα (ανερέθιστη περίοδος). Στις εμμύελες ίνες η ίδια κατά βάση διαδικασία επιτελείται μόνο στο επίπεδο της κομβικής μεμβράνης. **B.** Η καταγραφή ρευμάτων (σε nA) κατά μήκος της εξωτερικής επιφάνειας της μεμβράνης δείχνει πως ενώ στις αμύελες νευρικές και στις μυϊκές ίνες καταγράφονται συνεχώς ίδιας έντασης ρεύματα (που αντιστοιχούν στο δυναμικό ενέργειας), στις εμμύελες ίνες τέτοιας έντασης ρεύματα καταγράφονται μόνο στις περισφίγγεις του Ranvier, ενώ στα μεσοκομβικά τμήματα παρατηρείται προοδευτική μείωση της έντασής τους μέχρι τη δημιουργία νέου δυναμικού ενέργειας στον επόμενο κόμβο. Πράγματι, στο μεσοκομβικό τμήμα δεν καταγράφεται το ρεύμα που αντιστοιχεί στο δυναμικό ενέργειας, αλλά τα τοπικά ρεύματα που εξασθενούν όσο απομακρύνονται από το σημείο δημιουργίας του δυναμικού ενέργειας, γιατί μεταδίδονται παθητικά, ηλεκτροτονικά, κατά συνέχεια ιστού. Στην εικόνα φαίνεται πως η μετάδοση αυτή γίνεται ακαριαία, ενώ η δημιουργία του δυναμικού είναι χρονοβόρα. Έτσι στην αμύελη ίνα η μετάδοση της ώσης σε τμήμα μεμβράνης μήκους 2 mm γίνεται σε χρόνο 2 ms (ταχύτητα αγωγής = $2 \text{ mm}/2 \text{ ms} = 1 \text{ m/s}$), ενώ στην εμμύελη σε χρόνο 0,1 ms (ταχύτητα αγωγής = $2 \text{ mm}/0,1 \text{ ms} = 20 \text{ m/s}$).

4. ΝΕΥΡΟΜΥΪΚΗ ΣΥΝΑΨΗ

Στο επίπεδο της νευρομυϊκής σύναψης συντελείται η μετάδοση της διέγερσης από τις τελικές απολήξεις των κινητικών νευρικών ινών στη μεμβράνη των γραμμωτών μυϊκών ινών. Η νευρομυϊκή σύναψη αποτελεί ειδικό μορφολειτουργικό σχηματισμό που βρίσκεται στο μέσο περίπου του συνολικού μήκους της μυϊκής ίνας. Ο σχηματισμός αυτός αποτελείται από την **τελική κινητική πλάκα**, μια ειδική διαμόρφωση της μυϊκής κυτταρικής μεμβράνης με πολλές πτυχώσεις, έτσι ώστε να προκύπτει μια σημαντική αύξηση της επιφάνειάς της, και από το ακροτελεύτιο τμήμα του νευρικού ινιδίου που την καλύπτει [ΕΙΚΟΝΕΣ 21, 22]. Καθώς η νευρική (προσυναπτική) και η μυϊκή (μετασυναπτική) μεμβράνη χωρίζονται από ένα συναπτικό χάσμα 40–50Å, η μετάδοση του ερεθίσματος από τη νευρική στη μυϊκή ίνα δεν μπορεί να γίνει με ηλεκτρικό τρόπο εξαιτίας της μεγάλης ηλεκτρικής αντίστασης του χάσματος, αλλά συντελείται με τη βοήθεια χημικού μεταβιβαστή, της



ΕΙΚΟΝΑ 21. Α. Σχηματική απεικόνιση των μορφολογικών στοιχείων της νευρομυϊκής σύναψης. Οι απολήξεις του άξονα (τελικά ινίδια) είναι αμύελες, εμφανίζουν μία τελική διόγκωση (κομβίο) και καλύπτονται καθεμία από ένα κύτταρο του Schwann. Η προσυναπτική μεμβράνη κάθε τελικού κομβίου βρίσκεται σε στενή σχέση με τη μετασυναπτική μεμβράνη της τελικής κινητικής πλάκας. **Β.** Η σύναψη σε μεγέθυνση. Φαίνονται τα κουστίδια ACh, το συναπτικό χάσμα, οι υποδοχείς ACh και οι διάυλοι Na^+ .



ΕΙΚΟΝΑ 22. Υπερμικροσκοπική εικόνα νευρομυϊκής σύναψης. Στο επάνω τμήμα η τελική απόληξη του άξονα, που καλύπτεται από το κύτταρο του Schwann (S). Φαίνονται αρκετά μιτοχόνδρια και πολλά κυστίδια ACh, άλλα μέσα στο κυτταρόπλασμα και άλλα σε άμεση επαφή με την προσυναπτική μεμβράνη (**ενεργός περιοχή**). Το συναπτικό χάσμα είναι σημειωμένο με βέλη. Στο κάτω μέρος, η μυϊκή μεμβράνη παρουσιάζει πτυχώσεις.

ακετυλοχολίνης (ACh). Στα τελικά ινίδια η ACh βρίσκεται αποθηκευμένη σε συναπτικά κυστίδια (10–20.000 μόρια ACh ανά κυστίδιο).

Μετά την εξωκύτωση του περιεχομένου ενός κυστιδίου στο συναπτικό χάσμα, τα μόρια της ACh δεσμεύονται για 100–200 μs από ειδικούς υποδοχείς ACh (AChR) που βρίσκονται στα χείλη των πτυχώσεων της μετασυναπτικής μυϊκής μεμβράνης και που αποτελούν διαύλους ιόντων Na και K. Η δέσμευση της ACh προκαλεί δομική μεταβολή του μορίου του υποδοχέα ACh με αποτέλεσμα την αύξηση της διαπερατότητάς του στα ιόντα Na και K, πράγμα που έχει ως συνέπεια τη μερική, υποουδική εκπόλωση της μετασυναπτικής μεμβράνης και τη δημιουργία του λεγόμενου μικροσκοπικού δυναμικού της τελικής κινητικής πλάκας (ΜΔΤΚΠ). Τα μόρια της ACh στην πορεία τους από την προσυναπτική προς τη μετασυναπτική μεμβράνη, αλλά και μετά από την αποδέσμευσή τους από τους υποδοχείς ACh, υδρολύονται από το ένζυμο ακετυλοχολινεστεράση (AChE) σε οξικό οξύ και χολίνη η οποία επαναπροσλαμβάνεται από το τελικό ινίδιο για να χρησιμεύσει ξανά στη σύνθεση ACh.

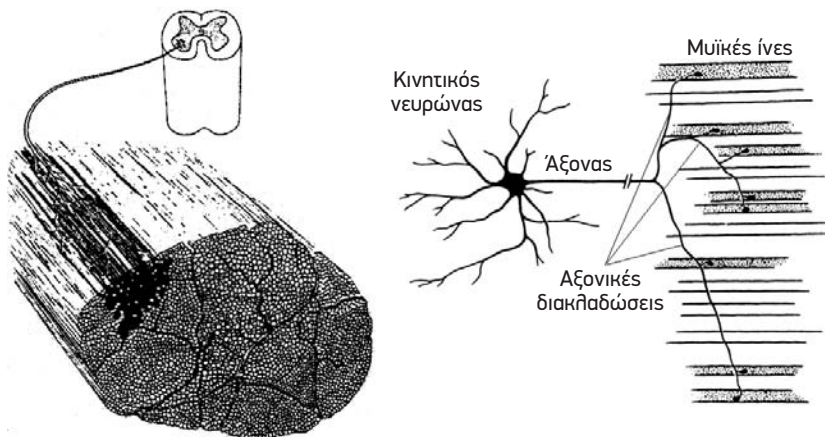
Όταν μια νευρική ώση φτάσει στο τελικό ινίδιο, προκαλεί την είσοδο σε αυτό ιόντων Ca [**ΕΙΚΟΝΑ 21**] που ενεργοποιούν τον μηχανισμό εξωκύτωσης των συναπτικών κυστιδίων, με αποτέλεσμα την ταυτόχρονη, μαζική αποδέσμευσή τους. Αυτή προκαλεί υπερουδική εκπόλωση της μετασυναπτικής μεμβράνης, γνωστή σαν δυναμικό της τελικής κινητικής πλάκας (ΔΤΚΠ) το οποίο είναι ακέραιο πολλαπλάσιο (50–100 φορές μεγαλύτερο) του ΜΔΤΚΠ. Το δυναμικό αυτό δεν μεταδίδεται

ΗΛΕΚΤΡΟΜΥΟΓΡΑΦΙΑ

1. Η ΚΙΝΗΤΙΚΗ ΜΟΝΑΔΑ ΚΑΙ Η ΟΡΓΑΝΟΛΕΙΤΟΥΡΓΙΚΗ ΣΗΜΑΣΙΑ ΤΗΣ

Ένα κινητικό κύτταρο α με τον νευρίτη (άξονα) και την ομάδα γραμμωτών μυϊκών ινών με τις οποίες συνάπτονται οι αποσχίσεις του αποτελούν την **κινητική μονάδα (ΚΜ)** [ΕΙΚΟΝΑ 29]. Κάθε σκελετικός μυς έχει τόσες κινητικές μονάδες όσα είναι τα κύτταρα α που προορίζονται για τη νεύρωσή του. Η κινητική μονάδα αποτελεί τη λειτουργική μονάδα της κινητικότητας.

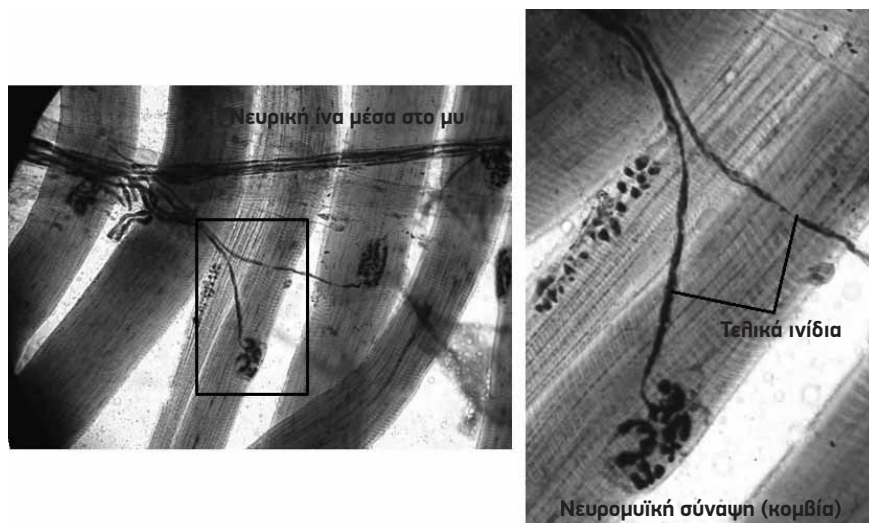
Οι μυϊκές ίνες που νευρούνται από ένα κινητικό νευρώνα δεν βρίσκονται τοποθετημένες η μία δίπλα στην άλλη, παρά είναι διάσπαρτες



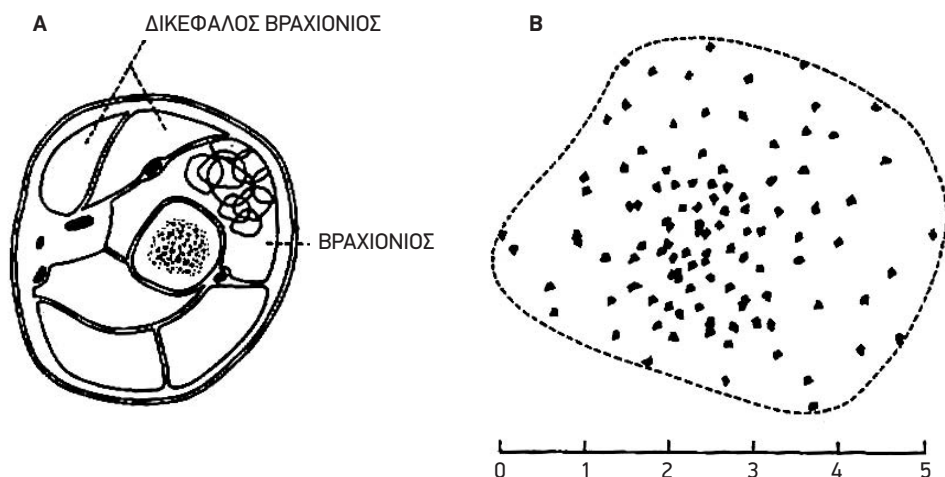
ΕΙΚΟΝΑ 29. Κινητική μονάδα. Οι διακλαδώσεις της κινητικής ίνας (τελικά ινίδια) κυμαίνονται ανάλογα με τον μυ, από 10 έως 2.000. Οι νευρούμενες από αυτά μυϊκές ίνες είναι διάσπαρτες και δεν σχηματίζουν συμπαγείς ομάδες.

ΗΛΕΚΤΡΟΜΥΟΓΡΑΦΙΑ

σε ένα σχετικά μεγάλο τμήμα της εγκάρσιας διαμέτρου του μυός και ανάμεσά τους υπάρχουν μυϊκές ίνες που ανήκουν σε άλλες κινητικές μονάδες [ΕΙΚΟΝΕΣ 30, 31].



ΕΙΚΟΝΑ 30. Επιμήκης τομή μυός. Δεξιά, το περιγεγραμμένο τμήμα σε μεγέθυνση. Δύο κινητικές ίνες μέσα στον μυ, τελικές απολήξεις και νευρομυϊκές συνάψεις.



ΕΙΚΟΝΑ 31. Α. Εγκάρσια τομή στη μεσότητα του βραχιονία. Περίμετροι (περιοχές) διαφόρων ΚΜ του βραχιονίου μυός που επικαλύπτουν η μία την άλλη. Β. Η περιοχή μιας κινητικής μονάδας με διάμετρο 5 mm. Στην ίδια αυτή περιοχή υπάρχουν ίνες (δεν σημειώνονται) που ανήκουν σε 10–30 άλλες ΚΜ. Χαρακτηριστικά, η πυκνότητα των ινών είναι μεγαλύτερη στο κέντρο της περιοχής και μειώνεται προς την περιφέρεια (Brown, 1984).

1. Η ΚΙΝΗΤΙΚΗ ΜΟΝΑΔΑ ΚΑΙ Η ΟΡΓΑΝΟΛΕΙΤΟΥΡΓΙΚΗ ΣΗΜΑΣΙΑ ΤΗΣ

Οι κινητικές μονάδες διαφέρουν μεταξύ τους στον αριθμό και στις ιστοχημικές και λειτουργικές ιδιότητες των μυϊκών ινών τους. Καθεμία όμως ξεχωριστά παρουσιάζει μυϊκή ομοιογένεια – οι μυϊκές της ίνες έχουν την ίδια διάμετρο και τον ίδιο ιστοχημικό τύπο που εξαρτώνται από τον τύπο του κυττάρου α και τον τρόπο λειτουργίας του. Απόδειξη είναι τα πειράματα αντιμετάθεσης των κινητικών νευρών λευκών και ερυθρών μυών στα ζώα όπου η εννεύρωση του υποκνημίδιου (ερυθρός μυς – ίνες τύπου I) από το περονιαίο νεύρο τον μετατρέπει σε λευκό (ίνες τύπου II).

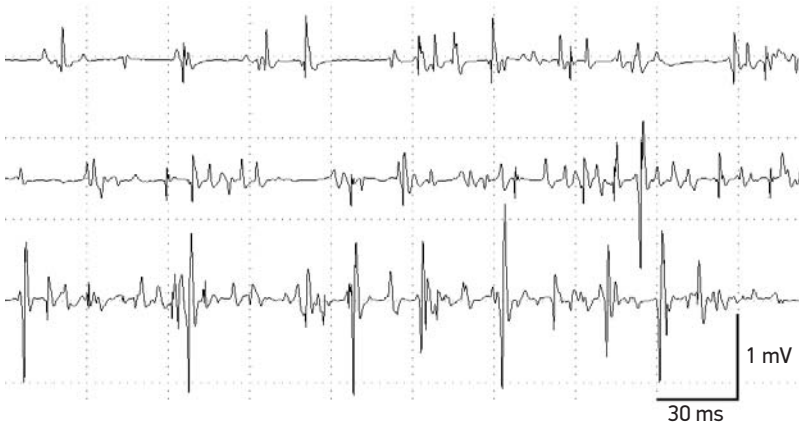
Στο πλατύ φάσμα τύπων των κυττάρων α αντιστοιχεί ένα πλατύ φάσμα παραλλαγών μυϊκών ινών, που τυπικά διακρίνονται σε ίνες τύπου I και II (IIa και IIb) [ΠΙΝΑΚΑΣ 3].

Στην πραγματικότητα, οι ομάδες των μυϊκών ινών ενός μυός πλησιάζουν περισσότερο ή λιγότερο τον τύπο I ή II. Οι ίνες του τύπου I συνδέονται με τα μικρότερα κύτταρα α, ενώ οι ίνες του τύπου II σε πολυπληθέστερες συνήθως ομάδες, με τα μεγαλύτερα κύτταρα α. Η ύπαρξη διαφορών ως προς το μέγεθος, την αποδοτικότητα και αντοχή στην κόπωση των κινητικών μονάδων, μαζί με τον τρόπο και ρυθμό επιστράτευσής τους (Βλέπε παρακάτω), είναι το υπόβαθρο των λειτουργικών ιδιαιοτήτων των διαφόρων μυών και δίνουν τη δυνατότητα για τις πιο λεπτές και κατάλληλες κάθε φορά κινητικές προσαρμογές [ΕΙΚΟΝΑ 32].

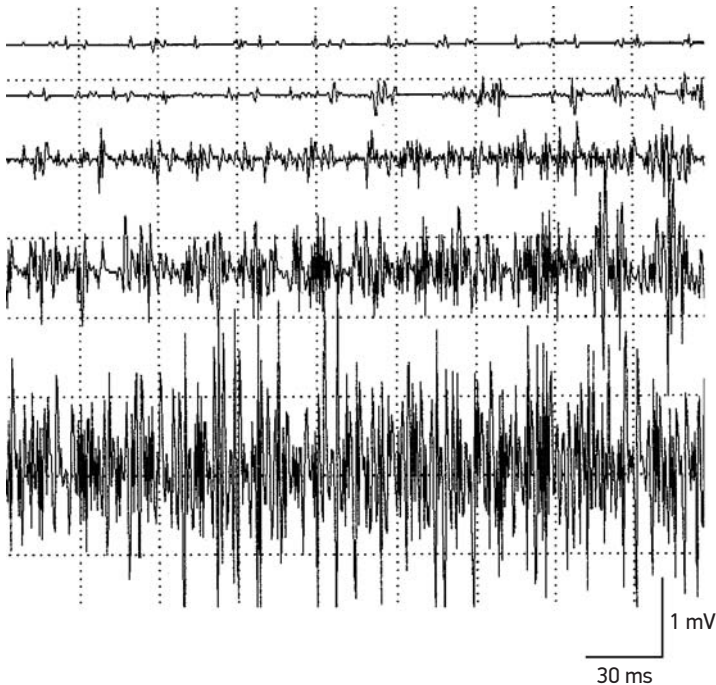
ΠΙΝΑΚΑΣ 3. Χαρακτηριστικά των κινητικών μονάδων.

Κατάταξη	I S (slow)	IIA FR (fast, fatigue-resistant)	IIB FF (fast fatiguable)
Κινητικός νευρώνας			
Μέγεθος	Μικρό	Μεγάλο	Μεγάλο
Ουδός	Μικρός	Ενδιάμεσος	Μεγάλος
Εκφόρτιση	Αργή, σταθερή	Σταθερή	Υψίσυχνες ριπές
Άξονας			
Διάμετρος	Μικρή	Ενδιάμεση	Μεγάλη
Ταχύτητα αγωγής	Χαμηλή	Ενδιάμεση	Υψηλή
Μυϊκές ίνες			
Διάμετρος	Μικρή	Μεγάλη	Μεγάλη
ΑΤΡάση	Χαμηλή	Υψηλή	Υψηλή
Οξειδωτική δραστηριότητα	Υψηλή	Μέτρια-υψηλή	Χαμηλή
Γλυκογόνο	Λίγο	Πολύ	Πολύ
Φωσφορυλάση	Χαμηλή	Υψηλή	Υψηλή
Αγγείωση	Πλούσια	Πλούσια	Μικρή
Χαρακτηριστικά σύσπασης			
Σύσπαση	Αργή	Γρήγορη	Γρήγορη
Τάση	Μικρή	Μέση	Μεγάλη
Αντοχή στην κόπωση	Μεγάλη	Μεγάλη	Μικρή

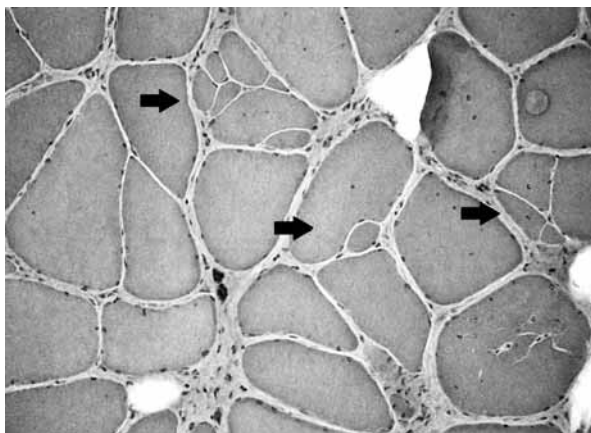
5. ΤΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΟ ΗΛΕΚΤΡΟΜΥΟΓΡΑΦΗΜΑ (ΗΜΓ)



ΕΙΚΟΝΑ 49. Προοδευτική μετάπτωση από ελάχιστη σε μικρής έντασης σύσπαση. Στην πρώτη σάρωση τα επιμέρους ΔΚΜ είναι ακόμα διακριτά σε κάποιο βαθμό. Από το τέλος της δεύτερης σάρωσης τα περισσότερα δυναμικά αποτελούν τυχαία σύνθεση δύο ή και τριών διαφορετικών ΔΚΜ και κατά συνέπεια δεν υπάρχει πλέον καμία σταθερά επαναλαμβανόμενη κυματομορφή.

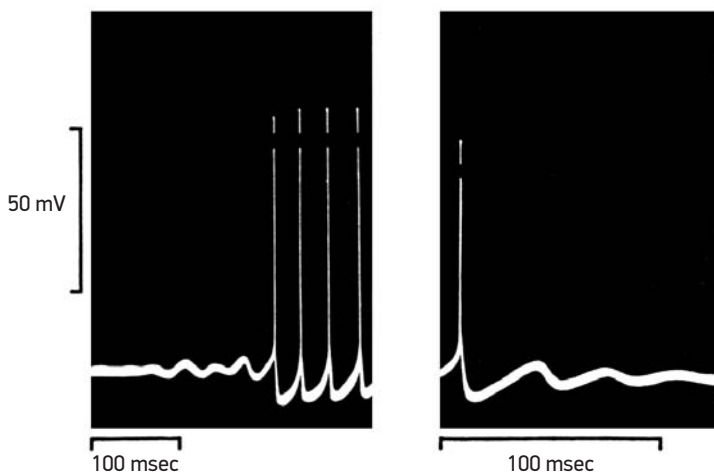


ΕΙΚΟΝΑ 50. Συνεχώς και σταθερά αυξανόμενη σύσπαση (από επάνω προς τα κάτω, αρχόμενη έως μέγιστη) φυσιολογικού μυός. Σημειώνεται η μεγάλη διαφορά ύψους των δυναμικών και η συμβολή τους μετά την τρίτη σειρά.



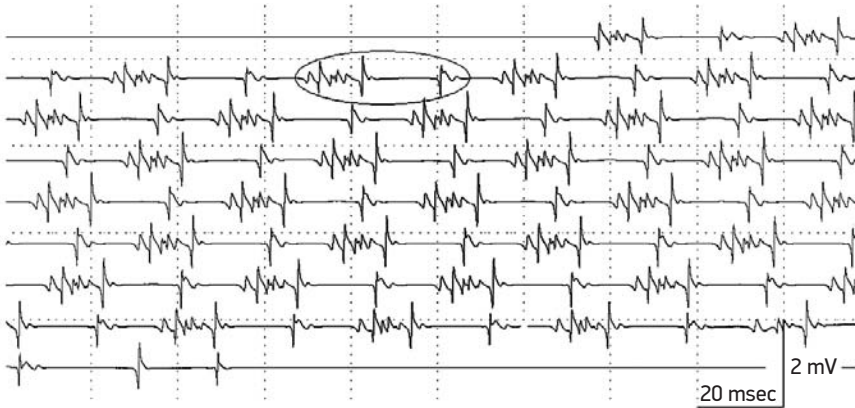
ΕΙΚΟΝΑ 58. Διάσχιση μυϊκών ινών (βέλη).

το τέλος της. Ο μηχανισμός παραγωγής φαίνεται πως είναι παρόμοιος με εκείνον των ινιδικών: θεωρείται πως ξεκινά από μία μυϊκή ίνα που βρίσκεται σε κατάσταση μερικής εκπόλωσης και μπορεί να εκπολωθεί αυτόματα επαναληπτικά (αποκτώντας μερικές φορές μακρόχρονη βηματοδοτική ικανότητα), και η οποία συμπαρασύρει γειτονικές ίνες που λόγω της παθολογικής κατάστασης εφάπτονται στενά μεταξύ τους. Οι τελευταίες δεν ανήκουν αναγκαστικά στην ίδια ΚΜ, έχουν κι αυτές δυ-



ΕΙΚΟΝΑ 59. Ενδοκυττάρια καταγραφή από απονευρωμένη μυϊκή ίνα. Αριστερά, αυτόματες ταλαντώσεις του δυναμικού ηρεμίας της μεμβράνης χαρακτηριστικές της απονεύρωσης (παρόμοιες ταλαντώσεις παρουσιάζει φυσιολογικά το δυναμικό ηρεμίας στις λείες μυϊκές ίνες). Όταν αυτές ξεπεράσουν ένα ορισμένο ύψος εμφανίζονται ρυθμικά δυναμικά ενέργειας (ινιδικά δυναμικά). Δεξιά, το τέλος της εκφόρτισης και η εξάντληση των ταλαντώσεων. (Thesleff, 1975).

6. ΤΟ ΠΑΘΟΛΟΓΙΚΟ ΗΛΕΚΤΡΟΜΥΟΓΡΑΦΗΜΑ



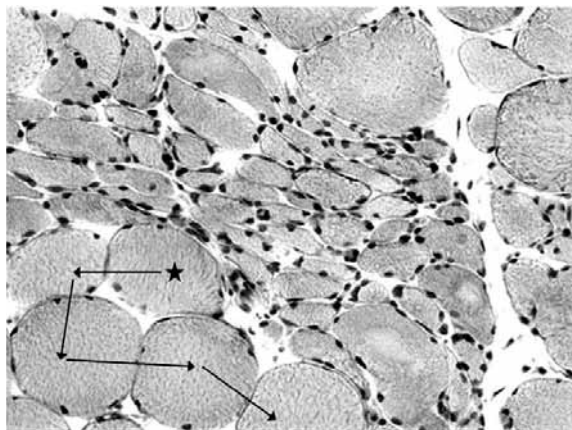
ΕΙΚΟΝΑ 60. Σύνθετη επαναληπτική εκφόρτιση με περιγεγραμμένο το επαναλαμβανόμενο σύμπλεγμα από ινιδικά και θετικά δυναμικά. Να σημειωθούν η απόλυτη και σταθερή ρυθμικότητα καθώς και η απότομη έναρξη και διακοπή της εκφόρτισης.

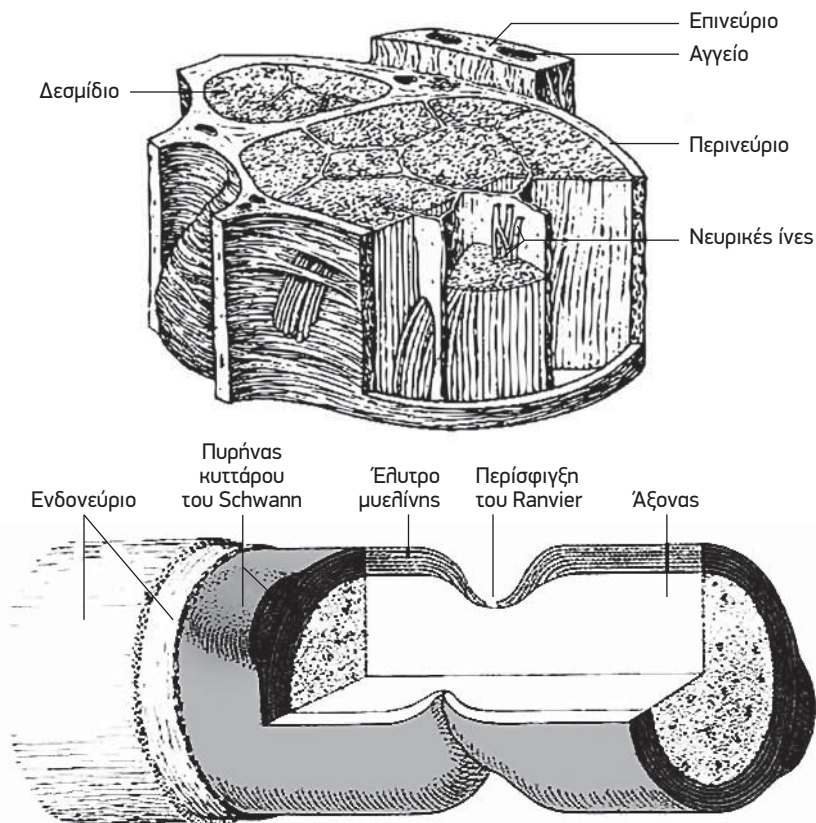
ναμικό ηρεμίας πολύ κοντά στον ουδό και διεγείρονται εφαπτικά [ΕΙΚΟΝΕΣ 60, 61].

Η **μυοτονική εκφόρτιση** που παρατηρείται κυρίως στις διαυλοπάθειες των μυών (μυοτονίες και υπερκαλιαμική περιοδική παράλυση) και σπανιότερα, σε στοιχειώδη μορφή, στις χρόνιες νευρογενείς και μυοπαθητικές διεργασίες, είναι το μυοηλεκτρικό υπόβαθρο της μυοτονικής σύσπασης, και αποτελείται από δυναμικά ενέργειας μεμονωμένων μυϊκών ινών (ινιδικά ή θετικά).

Η βασική παθολογική διεργασία καθορίζεται από τον τύπο της διαυλοπάθειας. Π.χ., στην υπερκαλιαμική περιοδική παράλυση και στην

ΕΙΚΟΝΑ 61. Βιοψία μύος με ομαδοποιημένες ατροφικές ίνες και υπερτροφικές ίνες. Ο μεσοκυττάριος χώρος έχει εξαλειφθεί ανάμεσα στις 5 υπερτροφικές ίνες κάτω αριστερά. Με τον αστερίσκο η πιθανή βηματοδοτική ίνα και με τα βέλη η σειρά εφαπτικής ενεργοποίησης.



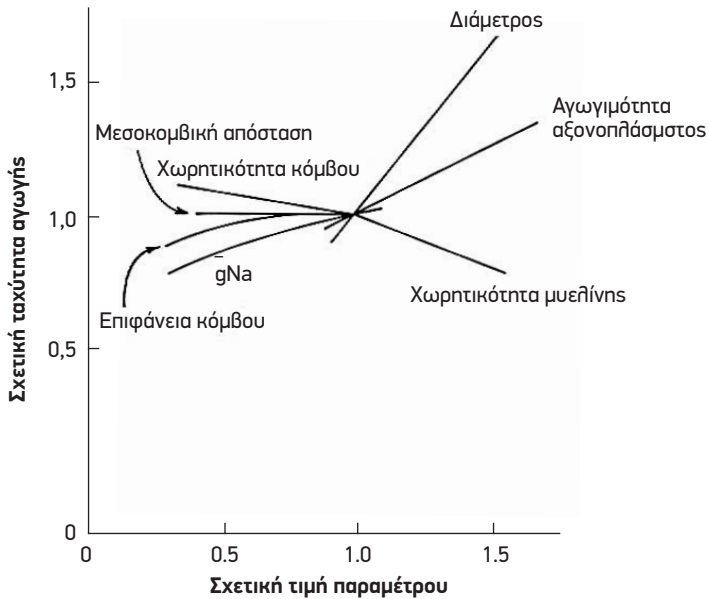


ΕΙΚΟΝΑ 120. Ημισχηματική τομή νεύρου και εμμύελης νευρικής ίνας. Το νεύρο περιβάλλεται από το επινεύριο, χωρίζεται σε δεσμίδια από το περινεύριο και οι νευρικές ίνες περιβάλλονται από το ενδονεύριο. Η περίσφιγξη του Ranvier σχηματίζεται στο όριο δύο κυττάρων του Schwann.

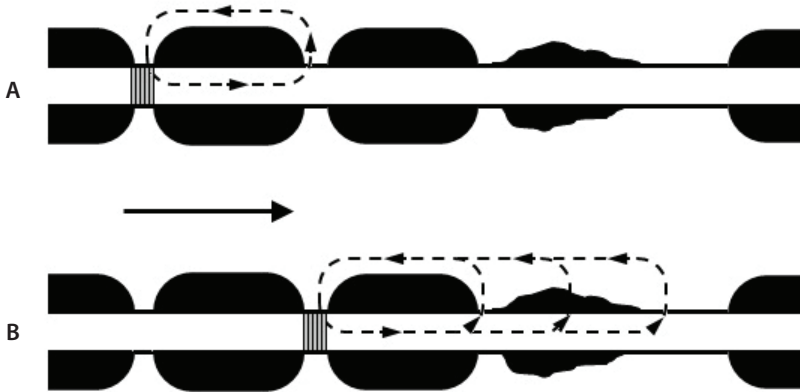
αυτές γίνεται με άλματα από τη μία στην άλλη περίσφιγξη του Ranvier και όχι με συνεχή τρόπο όπως στις αμύελες (Κεφ. Α2). Η μεγαλύτερη διάμετρος των εμμύελων αξόνων επηρεάζει επίσης την ταχύτητα αγωγής καθώς πολλά στοιχεία της δομής και των ηλεκτρικών ιδιοτήτων των ινών καθορίζονται από αυτήν (με τη σειρά της, η διάμετρος του άξονα καθορίζεται από το μέγεθος του νευρώνα). Η ΕΙΚΟΝΑ 122 δείχνει ότι η αύξηση της διαμέτρου του άξονα συνεπάγεται, εκτός από τη μείωση της αντίστασης του αξονοπλάσματος, την αύξηση του πάχους του ελύτρου της μυελίνης και επομένως τη μείωση της χωρητικότητάς της, τη μείωση της χωρητικότητας της μεμβράνης στον κόμβο του Ranvier και την αύξηση της αγωγιμότητάς της στα ιόντα Na^+ (gNa).



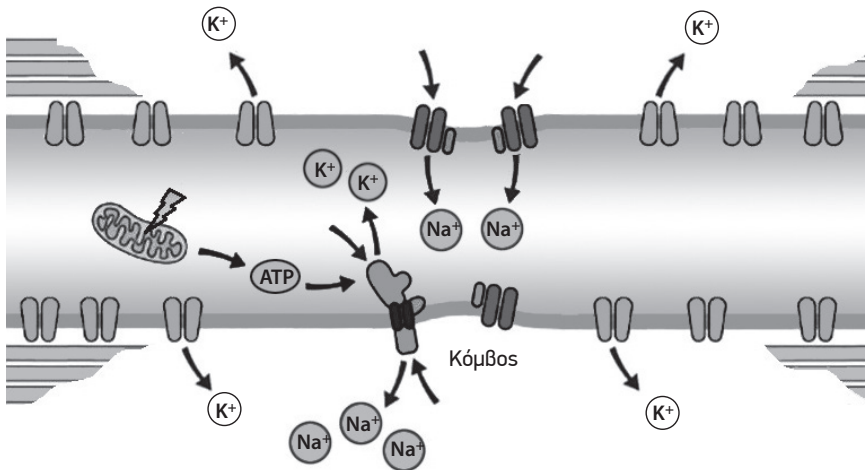
ΕΙΚΟΝΑ 121. Εγκάρσια τομή νεύρου. Αριστερά μεγάλης και μικρής διαμέτρου εμμέλες ίνες καθώς και αμύελες ίνες (A = άξονας, My = έλυτρο μυελίνης, Schw = κύτταρο Schwann, UA = αμύελοι άξονες, Perin = περινεύριο). Δεξιά, σε μεγαλύτερη μεγέθυνση, το τμήμα που περιβάλλεται με κύκλο. Πάνω δεξιά 3 αμύελοι άξονες πολύ μικρής διαμέτρου που περιβάλλονται από ένα κύτταρο του Schwann.



ΕΙΚΟΝΑ 122. Σχέση της ταχύτητας αγωγής ως προς στοιχεία της δομής και ως προς τις ηλεκτρικές ιδιότητες των νευρικών ινών. Η αύξηση της διαμέτρου συνεπάγεται σημαντική αύξηση της ταχύτητας. Αυτό γίνεται κυρίως μέσω της αύξησης της αγωγιμότητας του αξονοπλάσματος, και της αύξησης της αγωγιμότητας των ιόντων Na (gNa). Αντίθετα, η μείωση της χωρητικότητας της μυελίνης (όσο αυξάνεται το πάχος της) αντιστοιχεί σε μείωση της αγωγιμότητας. Αυτό συμβαίνει, γιατί η μειωμένη χωρητικότητα της μεσοκομβικής μυελίνης οδηγεί σε μείωση της έντασης των τοπικών ρευμάτων που φτάνουν στον κόμβο του Ranvier και σε καθυστέρηση της δημιουργίας του δυναμικού ενέργειας (Κατά Moore et al., 1978).



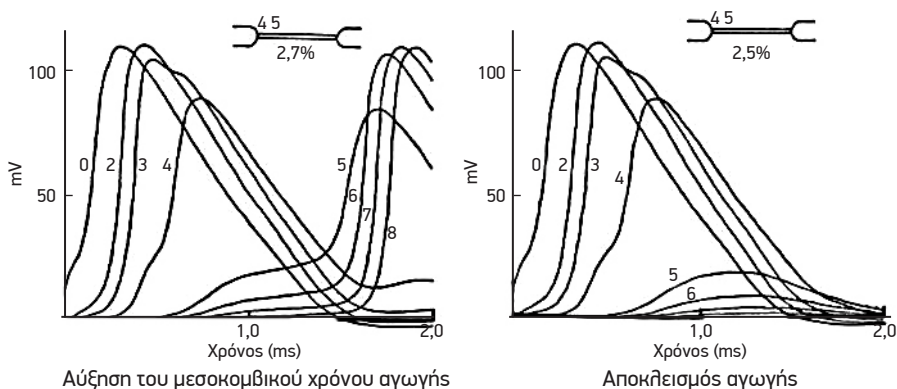
ΕΙΚΟΝΑ 153. Α. Φυσιολογικό έλυτρο μυελίνης. Τα τοπικά ρεύματα δεν μπορούν να περάσουν τη μεσοκομβική μεμβράνη λόγω της μεγάλης της αντίστασης. Β. Απομυελινωμένο τμήμα νευρικής ίνας. Τα τοπικά ρεύματα διαφεύγουν μέσω της παθολογικής μεσοκομβικής μεμβράνης και φτάνουν εξασθενημένα στον κόμβο του Ranvier. Επιπλέον, το εύρος του τελευταίου είναι μεγαλύτερο του φυσιολογικού λόγω της απώλειας της μυελίνης στα παρακομβικά τμήματα (Waxman et al., 1995).



ΕΙΚΟΝΑ 154. Απομυελινωμένο τμήμα νευρικής ίνας. Με την απογύμνωση των παρακομβικών τμημάτων που είναι φτωχά σε διαύλους Na^+ προκύπτει η «αραιώση» των κομβικών διαύλων. Οι διαύλοι K^+ αποκαλύπτονται με αποτέλεσμα τη μεγαλύτερη έξοδο ιόντων K^+ . Διαταραχή των μιτοχονδρίων προκαλεί μείωση της προσφερόμενης ενέργειας (ATP) στην αντλία Na/K .

4. Η απομυελίνωση μειώνει το συνολικό πάχος της κομβικής μεμβράνης με συνέπεια την αύξηση της χωρητικότητάς της, πράγμα που απαιτεί μεγαλύτερο χρόνο επίδρασης των τοπικών ρευμάτων ώστε να επιτευχθεί υπερουδική εκπόλωση.
5. Η διαφορά της σύνθετης αντίστασης του απομυελινωμένου προς εκείνες των γειτονικών του φυσιολογικών τμημάτων μπορεί να προκαλέσει μείωση της ταχύτητας αγωγής της ώσης, αποκλεισμό ή παλίνδρομη ώση.
6. Εκτός από τη μείωση της πυκνότητας, προκύπτουν και διαταραχές της κινητικής των διαύλων Na^+ (π.χ. μείωση του χρόνου ενεργοποίησης) καθώς και της ενεργειακής παροχής για τη λειτουργία της αντλίας Na/K .
7. Η αποκάλυψη των διαύλων καλίου των παρακομβικών τμημάτων του άξονα και η έξοδος ιόντων K από τον άξονα προκαλούν μείωση του συνολικού αριθμού θετικών ιόντων που περνούν στον ενδοκυττάριο χώρο, άρα μείωση της εκπόλωσης.

Ως αποτέλεσμα των παραπάνω μεταβολών, η εκπόλωση της κομβικής μεμβράνης καθυστερεί ή δεν μπορεί να φθάσει τον ουδό ώστε να ξεκινήσει η αναγεννητική διαδικασία δημιουργίας του δυναμικού ενέργειας. Όταν η βλάβη αφορά αρκετά μεσοκομβικά διαστήματα διακόπτεται η αγωγή του ερεθίσματος (**αποκλεισμός αγωγής**). Μικρότερου

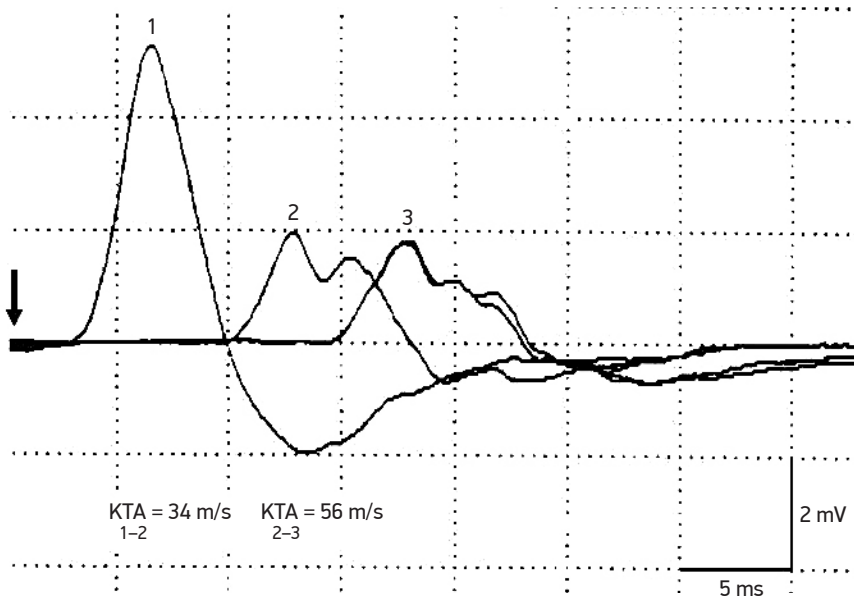


ΕΙΚΟΝΑ 155. Προσομοίωση απομυελίνωσης στο μεσοκομβικό τμήμα 4–5 νευρικής ίνας. Αριστερά το πάχος του ελύτρου μυελίνης έχει μειωθεί στο 2,7% του κανονικού. Τα δυναμικά ενέργειας της ίνας παράγονται κανονικά μέχρι και τον κόμβο 4. Η μεγάλη καθυστέρηση παραγωγής του δυναμικού στον κόμβο 5 είναι υπεύθυνη για τη μείωση της ταχύτητας αγωγής της ίνας. Μετά το απομυελινωμένο τμήμα η αγωγιμότητα αποκαθίσταται. Δεξιά, το πάχος της μυελίνης έχει μειωθεί στο 2,5% με αποτέλεσμα τη διακοπή της αγωγής του ερεθίσματος. Τα δυναμικά που καταγράφονται στους κόμβους 5, 6, κτλ. σημειώνουν τη μερική, φθίνουσα υποουδική εκπόλωση της μεμβράνης (Koles and Rasminsky, 1972).

βαθμού βλάβη του ελύτρου ή χρόνια παθολογική διαδικασία με συνεχή απομυελίνωση/αναμυελίνωση προκαλεί **μείωση της ταχύτητας αγωγής** [ΕΙΚΟΝΑ 155]. Στα υπόλοιπα τμήματα των ινών η αγωγιμότητα παραμένει φυσιολογική.

Σε επίπεδο νεύρου, προκαλείται **μείωση του ύψους του σύνθετου δυναμικού** επί αποκλεισμού αγωγής σημαντικού ποσοστού των ινών ή/και μόνο **μείωση της ΚΤΑ ή ΑΤΑ**, όταν τα σημεία ερεθισμού και καταγραφής βρίσκονται εκατέρωθεν της βλάβης.

Αντίστροφα, όταν ο ηλεκτρικός ερεθισμός και η καταγραφή δεν περιλαμβάνουν κάποιο απομυελινωμένο τμήμα του νεύρου, οι λανθάνοντες χρόνοι, οι ταχύτητες και τα ύψη των ΣΑΔΕ και ΣΜΔΕ δεν επηρεάζονται [ΕΙΚΟΝΑ 156].



ΕΙΚΟΝΑ 156. Απομυελινωτική βλάβη μέσου νεύρου στη μεσότητα του αντιβραχίου με μείωση της ΚΤΑ και αποκλεισμό αγωγής σημαντικού αριθμού κινητικών ινών. Ερεθισμός στον καρπό (1), στην πτυχή του αγκώνα (2) και στη μασχάλη (3). Καταγραφή από τον βραχύ απαγωγό του αντίχειρα. Η χρονική στιγμή του ερεθισμού σημειώνεται με βέλος. Τα τρία δυναμικά εμφανίζονται σε υπέρθεση. Ο τελικός χρόνος και το ύψος του ΣΜΔΕ 1 είναι φυσιολογικοί καθώς το νεύρο είναι άθικτο περιφερικότερα της βλάβης. Με παρόμοιο τρόπο, η ΚΤΑ στο τμήμα μασχάλη-αγκώνας είναι φυσιολογική και δεν παρουσιάζεται διαφορά ανάμεσα στα ΣΜΔΕ 2 και 3. Η μείωση του ύψους των δυναμικών αυτών οφείλεται στον αποκλεισμό των ώσεων πολλών νευρικών ινών στο σημείο της βλάβης.