

**UNIVERZITET U NOVOM SADU  
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET  
DEPARTMAN ZA FIZIKU**

**- DIPLOMSKI RAD-  
TRANSPORT NERVNIH IMPULSA KROZ NEURON**

**MENTOR  
AKADEMIK, PROF. DR JOVAN ŠETRAJČIĆ**

**KANDIDAT  
BILJANA SPIRKOSKA**

**Novi Sad, 2013. godine**

## SADRŽAJ:

<b>UVOD</b>	1
<b>1. PROVODLJIVOST NERVNOG SISTEMA.....</b>	2
1.1. Fizičke osnove membranskog potencijala.....	2
1.1.1. Biološka membrana.....	2
1.1.2. Membranski potencijali prouzrokovani difuzijom.....	3
1.1.3. Odnos difuzionog potencijala i koncentracione razlike – Nernstova jednačina.....	3
1.1.4. Difuzioni potencijal za propustljivost membrane za nekoliko različitih jona.....	4
1.2. Ravnotežni potencijal sa stanovišta fizike.....	4
1.3. Fizika prenosa supstance (jona) kroz membranu.....	7
1.4. Membranski potencijal nerava.....	9
1.4.1. Aktivan transport natrijumovih i kalijumovih jona: $\text{Na}^+ \text{-K}^+$ pumpa.....	9
1.4.2. Iстicanje kalijuma i natrijuma kroz nervnu membranu.....	9
1.4.3. Poreklo normalnog membranskog potencijala.....	9
1.5. Proračun membranskog potencijala.....	11
1.6. Fizika natrijumsko- kalijumske ( $\text{Na}^+ \text{-K}^+$ ) pumpe.....	14
1.7. Nervni akcioni potencijal.....	14
1.7.1. Akcioni potencijal.....	14
1.8. Propagacija akcionog potencijala.....	16
1.8.1. Prostiranje akcionog potencijala.....	16
1.9. Električni događaji za vreme ekscitacije neurona.....	17
1.9.1. Membranski potencijal mirovanja some neurona.....	17
1.9.2. Razlike u koncentraciji jona na stranama membrane some neurona.....	18
1.9.3. Ravnomerna raspodela potencijala unutar some.....	18
1.10. Nastanak postsinaptičkog potencijala.....	19
1.10.1. Prostorna sumacija u neuronima – prag za paljenje.....	19
1.10.2. Vremenska sumacija.....	19
<b>2. SUPERFLUIDNOST I SUPERPROVODLJIVOST.....</b>	20
2.1. Nastanak superfluidnog kretanja.....	20
2.2. Superfluidni transfer nanelektrisanja – superprovodljivost.....	21
<b>3. SUPERPROVODLJIVOST I AKTIVNI TRANSPORT NEURONA.....</b>	23
3.1. Superfluidnost neuronskog impulsa.....	25
<b>ZAKLJUČAK.....</b>	26
<b>LITERATURA.....</b>	27

## UVOD

Nervni sistem predstavlja najsloženiji sistem u ljudskom organizmu. Zadužen je za regulaciju rada svih organa, usklađivanje njihovih funkcija, uspostavljanje veze organizma sa spoljašnjom sredinom i zajedno sa endokrinim sistemom održava stalnost unutrašnje sredine (homeostazu).<sup>(3)</sup>

Nervni sistem prima milione pojedinačnih informacija iz različitih senzornih organa, zatim ih sve integriše da bi odredio kako će telo odgovoriti (odreagovati).<sup>(3)</sup>

U ovom radu predstavljena je hipoteza da se nervni impulsi prostiru superfluidno kroz nerve. Ukoliko se iglicom bocne prst na ruci i zatim odvojeno na nozi, signale koji registruje mozak biće potpuno isti. Pošto je nervni put od noge do glave veći nego nervni put od ruke do glave, ukoliko bi postojao otpor od strane nervne ćelije, signale koje bi dobijao mozak bili bi deformisani i različiti. Pošto nervni impulsi imaju električnu prirodu, onda superfluidnost (kretanje bez trenja) predstavlja zapravo superprovodljivost i to organsku ili biološku.

U ovom diplomskom radu dat je detaljni pregled nastanka, prostiranja i prirode nervnih impulsa u čovečjem organizmu.

U glavi 1 detaljno je opisana provodljivost nervnog sistema sa stanovišta fiziologije i zatim i fizike. Fiziologija je detaljno opisala nastanak potencijala ćelijske membrane nervne ćelije. Opisano je da joni  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  i  $\text{Cl}^-$  učestvuju u formiranju ovog potencijala. Pri tome opisani su mehanizmi koji učestvuju u tome. Zatim se prešlo na opisivanje membranskog potencijala sa stanovišta fizike. Opisan je prenos supstance kroz membranu. U tom delu najviše je korišćeno znanje iz termodinamike. Membranski potencijal neravaće, u nastavku, biti vrlo dobro opisan od strane fiziologije. Ovde se govori o tome da u održavanju mirovnog membranskog potencijala učestvuje difuzija jona  $\text{Na}^+$  i  $\text{K}^+$ , kao i  $\text{Na}^+ \text{K}^+$ -pumpa. Zatim fizika proračunava membranski potencijal. Fiziologija detaljno objašnjava  $\text{Na}^+ \text{K}^+$ -pumpu. Prelazi se na stvaranje nervnog akcionog potencijala i njegovu propagaciju. U ovom radu objašnjene su još dve stvari: električni događaj za vreme ekscitacije neurona i nastanak postsinaptičkog potencijala.

U glavi 2 je objašnjena teorija superfluidnosti i superprovodljivosti. Dato je pri kakvim uslovima nastaje superfluidno kretanje. Dato je i to da superfluidni transvernaelektrisanja predstavlja superprovodljidost. Ovo je bitno za dalje razmatranje provođenja nervnih impulsa.

U glavi 3 poređena je superprovodljivost i aktivni transport neurona. Opisana je priprema aksona kako bi se mogli izmeriti nervni impulsi koji nastaju elektrostimulacijom. Ovo sve vodi do mogućnosti pisanja Hamiltolijana prethodno opisanog sistema i do uspostavljanja hipoteze o postojanju superfluidnosti prostiranja neuronskog impulsa.

Diplomski rad se završava opisom načina merenja membranskog potencijala.

## 1. PROVODLJIVOST NERVOG SISTEMA

Centralni nervni sistem se sastoji od 100 milijardi neurona. Neuron se sastoji od tela (some) i nastavaka (aksona (obično jednog) i dendrita).

Telo nervne ćelije može biti različitog oblika: zvezdastog, piramidalnog, kruškolikog. Telo je ispunjeno citoplazmom (*pericarion*) u kojoj se nalazi veliko jedro (*nucleus*) i ćelijske organele.

Dendriti predstavljaju kraće produžetke koji se veoma granaju. Kroz dendrite akcioni potencijal se kreće ka nervnoj ćeliji.

Akson je duži nervni završetak koji se grana samo pri kraju. Obično je obložen mijelinskim omotačem. Na osnovu broja i načina grananja aksona, nervne ćelije se dele na:

1. unipolarne (jedan produžetak koji se grana na dve grane),
2. bipolarne (sa svakog kraja polazi po jedan nastavak),
3. multipolarne (jedan akson i više dendrita).

Prema veličini neuroni se dele na:

1. neurone Goldži tip I (poseduju dugačak akson),
2. neuroni Goldži tip II (poseduju kratak akson).

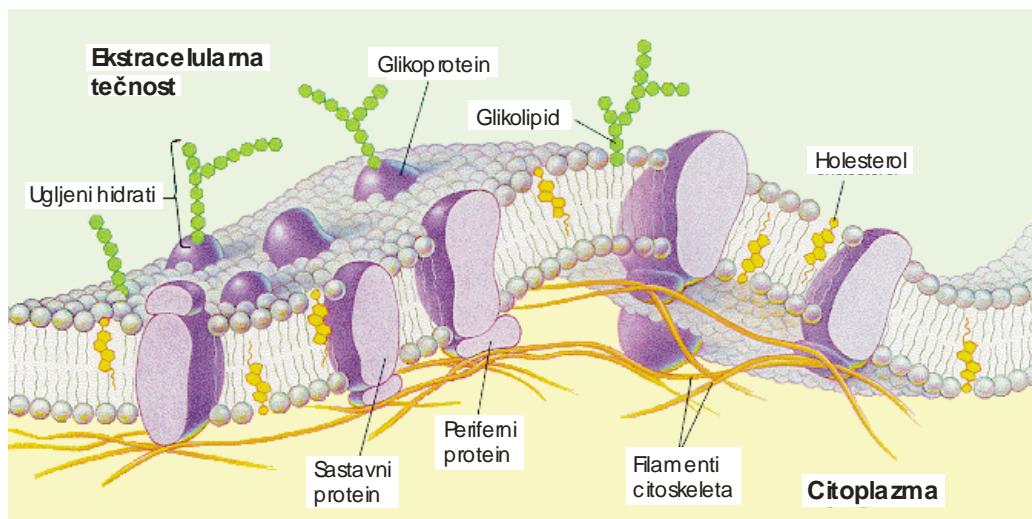
Potporne ćelije u nervnom sistemu su *neuroglije*. One obrazuju mijelinski omotač.<sup>(1)</sup>

Pravac prostiranja nervnog signala zavisi od sinapse. Taj pravac ide od dendrita prema aksonu.<sup>(3)</sup>

### 1.1. FIZIČKE OSNOVE MEMBRANSKIH POTENCIJALA

#### 1.1.1. Biološka membrana

Membrana je "biološki sloj" koji odvaja ćeliju od ekstracellularne tečnosti. Ona odvaja i pojedine delove ćelije, npr. mitohondrije i ćelijsko jedro. Kroz membranu se vrši razmena supstance i energije pod posebnim uslovima. Šematska struktura data je na slici 1.



Slika 1<sup>(2)</sup>: Šematski prikaz strukture biološke membrane. Proteinski molekuli se slobodno kreću po površini membrane - lipidni sloj.

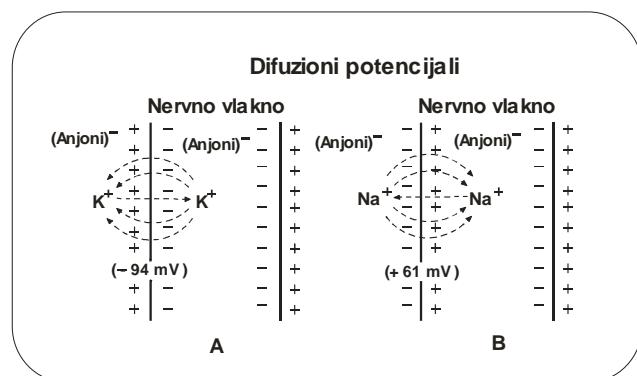
Osnovne supstance koje izgrađuju ćelijsku membranu su: masti (*lipidi*) i belančevine (*proteini*). Molekuli proteina mogu se slobodno kretati po površini membrane. Proteini na membrani mitohondrije proizvode visoko energetske molekule. Jedan od molekula koji se stvara je ATP (adenozin-trifosfat).

Ostale funkcije proteina su:

1. reaguju sa antitelima i tako uspostavljaju imunološku funkciju,
2. deluju kao pora kroz koje materija može da prođe,
3. prenose materiju kroz ćelijsku membranu takozvanim aktivnim transportom.<sup>(4)</sup>

### 1.1.2. Membranski potencijali uzrokovani difuzijom

Difuzija predstavlja mešanje dve supstance u gasovitom ili tečnim stanju usled haotičnog kretanja njihovih molekula. Najčešće je to kretanje iz pravca veće koncentracije ka manjoj koncentraciji.<sup>(5)</sup>



*Slika 2<sup>(4)</sup>: A - Uspostavljanje difuznog potencijala kroz ćelijsku membranu, uzrokovano difuzijom kalijumovih jona iz ćelije napolje kroz membranu koja je selektivno permeabilna samo za kalijum. B - Uspostavljanje difuznog potencijala kada je membrana permeabilna samo za natrijumove jone. Zapazite da je potencijal unutrašnje strane membrane negativan kada difunduje natrijumski ion zbog obrnutog koncentracionog gradijenta ova dva jona.*

Na slici 2A predstavljena je koncentracija kalijuma. Koncentracioni gradijent kalijuma unutar nervne ćelije je veći nego spolja, usled čega on difunduje. Difundujući on nosi pozitivan naboj napolje a unutra postaje negativnije zbog negativnih jona koji ne mogu da difunduju napolje. Nakon približno milisekunde, potencijal postaje dovoljno veliki i blokira dalje difundovanje jona. Ova potencijalna razlika, kod debelog mijelinskog vlakna, iznosi *oko 94 mV sa negativnočcu unutar membrane nervnog vlakna*.<sup>(3)</sup>

Na slici 2B dat je isti fenomen, ali sa koncentracijom natrijuma. Koncentracija natrijuma je veća spolja nego unutra, tako da on difunduje unutra. Joni natrijuma nose pozitivan naboj. Difuzija se vrši sve dok membranski potencijal, koji se menja ovim premeštanjem i suprotne je polarosti nego kod kalijuma, to ne zaustavi. U debelog mijelinskog vlakna, potencijal iznosi *oko 61 mV sa pozitivnočcu unutar vlakna*.<sup>(3)</sup>

### 1.1.3. Odnos difuzionog potencijala i koncentracione razlike - Nernstova jednačina

Nernstov potencijal je potencijal koji sprečava dalje difundovanje jona iako njihova koncentracija još uvek nije izjednačena. Veličina ovog potencijala zavisi od odnosa koncentracija istog datog jona sa različitim strana membrane. Nernstova jednačina za bilo koji jednovalentni jon na normalnoj telesnoj temperaturi od 37°C je:

$$EMF(\text{mV}) = \pm 61 \log \frac{\text{konzentracija / unutra}}{\text{konzentracija / spolja}}$$

Za ovaj potencijal se pretpostavlja da je na unutrašnjoj strani membrane. Za jon koji je negativan, potencijal se označava kao pozitivan. Kod pozitivnih jona, potencijal je negativan.<sup>(3)</sup>

#### **1.1.4. Difuzioni potencijal za propustljivost membrane za nekoliko različitih jona**

Kod membrane koja propušta više različitih jona, difuzioni potencijal koji nastaje zavisi od tri faktora:

1. polarnosti električnog naboja svakog jona,
  2. permeabilnosti (propustljivosti) membrane ( $P$ ) za svaki jon,
  3. koncentracije ( $C$ ) dotočnih jona na unutrašnjoj (i) i spoljašnjoj (o) strani membrane.<sup>(3)</sup>
- Goldmanova jednačina ili Goldman-Hočkin-Kacova jednačina koja izračunava membranski potencijal unutar membrane kada figuraju dva jednovalentna pozitivna jona, natrijum ( $\text{Na}^+$ ) i kalijum ( $\text{K}^+$ ), i jedan jednovalentan negativni jon hlor (Cl<sup>-</sup>), je:

$$EMF(\text{mV}) = -61 \log \frac{C_{\text{Na}^+} P_{\text{Na}^+} + C_{\text{K}^+} P_{\text{K}^+} + C_{\text{Cl}^-} P_{\text{Cl}^-}}{C_{\text{Na}^+} P_{\text{Na}^+} + C_{\text{K}^+} P_{\text{K}^+} + C_{\text{Cl}^-} P_{\text{Cl}^-}}$$

Evo nekih bitnih karakteristika:

Najznačajniji joni za održavanje voltaže su joni natrijuma, kalijuma i hlor.

Njihovo učešće u održavanju voltaže je proporcionalno permeabilnosti membrane.

Koncentracioni gradijent pozitivnih jona od unutra prema napolju uzrokuju elektronegativnost unutar membrane. To nastaje usled toga što pozitivni joni natrijuma i/ili kalijuma difunduju napolje a unutra ostaju negativni joni hlor unutra pa se tako elektronegativnost unutra povećava.

Koncentracioni gradijent negativnih jona od spolja prema unutra uzrokuje elektronegativnost unutar membrane. U ovom slučaju, negativni joni hlor difunduju unutra povećavajući elektronegativnost unutra.

Tokom transmisije nervnog impulsa, permeabilnost membrane za jone natrijuma i kalijuma se veoma brzo menja, dok je za jone hlor vrlo malo promenjiva. Znači da su za transmisiju nervnog impulsa u nervima u najvećoj meri odgovorni joni natrijuma i kalijuma.<sup>(3)</sup>

## **1.2. RAVNOTEŽNI POTENCIJAL SA STANOVIŠTA FIZIKE**

Klasična termodinamika razmatra ravnotežna i neravnotežna stanja. U ravnotežnim stanjima promenjive stanja (temperatura, zapremina, koncentracija, materija i slobodna energija) su konstantne. Kod neravnotežnih stacionarnih stanja ravnoteža se održava stalnim dodavanjem energije.

Ćelija u ravnotežnom stanju predstavlja neravnotežni stacionarni sistem. Potrebno je stalno dodavati energiju kako bi se održala razlika koncentracija pojedinih jona sa različitim strana ćelijske membrane.

Uvodi se pojam elektrohemiskog potencijala, koji predstavlja proširenje pojma električnog potencijala pošto se uzima u obzir i razlika u koncentracijama jona pojedinačnih materija.

Električni potencijal predstavlja sposobnost polja da izvrši rad. Prilikom prenošenja pozitivnog nanelektrisanja od  $Q = 1 \text{ C}$ , sa referentnog potencijala  $U = 0 \text{ V}$  na potencijal  $U_i$  (potencijal sa unutrašnje strane membrane) potrebno je utrošiti  $U_i$  Džula energije. Zato ako se sa istog potencijala prenese 1 mol materije koja ima valencu  $Z_s$ , električni rad će biti:

$$W_e = Z_s F U_i$$

Prethodni izraz se dobija iz Faradejevog zakona i formule za električni rad. Pored električnog rada postoji i mehanički rad u cilju promene koncentracije, koji se često naziva "hemijski rad". Rad koji se izvrši u cilju povećanja koncentracije od  $1 \frac{\text{mol}}{\text{dm}^3}$  na koncentraciju  $C$  je:

$$W_C = RT \ln C \quad (1.1)$$

gde je  $R = 8.314 \frac{\text{J}}{\text{molK}}$  (univerzalna gasna konstanta),  $T$  absolutna temperatura u K, a

$C$  koncentracija posmatrane supstance u unutrašnjosti ćelije.

U napomeni je dat postupak za izvođenje jednačine 1.1.\*

\* Posmatraćemo jone kao pozitivne čestice gase u određenom prostoru, oblika kocke zapremine  $V$ : Jednačina gasnog stanja je:

$$pV = nRT$$

gde je  $p$  - pritisak u posmatranom prostoru,  $V$  - zapremina posmatranog prostora koji supstanca ravnomočno ispinjava, a  $n$  - broj molova supstance.

Elementarni rad koji se izvrši pomeranjem supstance oblika kocke površine  $S'$  pod dejstvom sile  $\vec{F}$  i pri tome se stranica pomeri za rastojanje  $d\vec{S}$  prilikom kojeg se smanjuje zapremina kocke:

$$dW = \vec{F} \cdot d\vec{S} = -FdS$$

Intenzitet sile  $F$  se može izraziti kao proizvod pritiska  $p$  i površine zida  $S'$ , i pri tome smatrati da je sila usmerena suprotno jediničnom vektoru površine, dobija se:

$$F = pS'$$

a  $dV = S' ds$  i onda se dobija formula za elementarni rad:

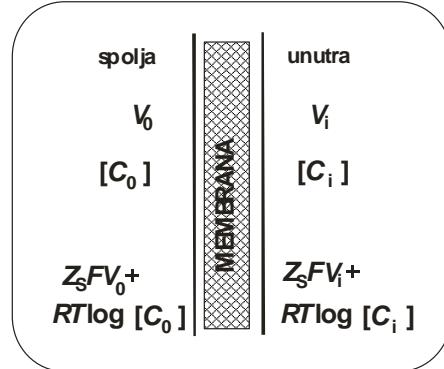
$$dW = -pdV \quad (1.2)$$

Zapremina  $V$  se preko koncentracije  $C$  može izraziti kao:

$$V = \frac{n}{C} \quad (1.3)$$

Diferenciranjem se dobija priraštaj zapremine:

Kod ćelijske membrane (slika 3), potreban uslov da bi supstanca bila u ravnoteži je da su nivoi energije sa različitih strana membrane jednaki.



Slika 3<sup>(4)</sup>: Skica ćelijske membrane

Ako indeks "i" označava unutrašnjost ćelije (intracelularnu tečnost) i "o" spoljašnjost ćelije (ekstracelularnu tečnost) onda za jedan mol ( $n = 1$ ) važi:

$$Z_s FV_i + RT \log C_i = Z_s FV_o + RT \log C_o$$

Kada se sa  $U_m = V_i - V_o$  označimo potencijalnu razliku na membrani, iz sledeće jednačine sledi:

$$U_m = \frac{RT}{Z_s F} \ln \frac{C_o}{C_i} \quad (1.6)$$

Dobijena jednačina se naziva Nernstova jednačina i ona predstavlja potreban i dovoljan uslov za ravnotežu pojedine supstance.

Ako se u 2.6. zameni vrednost za  $F$  i  $T = 300$  K i pređemo na logarita osnove 10 dobije se približan izraz:

$$U_m = \frac{60}{Z_s} \log_{10} \frac{C_o}{C_i}$$

Ako u rastvoru postoje dve supstance sa koncentracijama  $C_1$  i  $C_2$  i valencijama  $Z_1$  i  $Z_2$  važi:

$$dV = -n \frac{d}{C^2} \frac{C}{C^2} \quad (1.4)$$

Ako u gasnu jednačinu uvrstimo jednačinu 1.3. dobijamo:

$$p = RT C$$

Ako ovu jednačinu zamenimo u jednačinu 1.2. i koristimo jednačinu 1.4. dobijemo:

$$\frac{dW}{n} = RT \frac{d}{C} \frac{C}{C^2} \quad (1.5)$$

Integraljenjem jednačine u intervalu od  $C = 1$  do  $C$  dobija se jednačina 1.1.

$$U_m = \frac{RT}{Z_1 F} \log \frac{C_{1o}}{C_{1i}} = \frac{RT}{Z_2 F} \log \frac{C_{2o}}{C_{2i}} \quad (1.7)$$

Kada se prethodna jednačina podeli sa  $\frac{RT}{F}$ , dobija se:

$$\left( \frac{C_{1o}}{C_{1i}} \right)^{\frac{1}{Z_1}} = \left( \frac{C_{2o}}{C_{2i}} \right)^{\frac{1}{Z_2}} \quad (1.8)$$

Prethodna jednačina se naziva Donnanova ili Gibbs-Donnanov uslov ravnoteže.

Ovaj uslov izražen za jone  $K^+$ ,  $Na^+$  i  $Cl^-$  koji se nalaze sa obe strane ćelijske membrane glasi:

$$\frac{[C_{K^{+}o}]}{[C_{K^{+}i}]} = \frac{[C_{Na^{+}o}]}{[C_{Na^{+}i}]} = \frac{[C_{Cl^{-}i}]}{[C_{Cl^{-}o}]}$$

Poznato je da joni imaju različite koncentracije (tabela 1) sa različite strane ćelijske membrane.

<i>supstance</i>	[ $C_o$ ]	[ $C_i$ ]
$Na^+$	145	12
$K^+$	4	155
$Cl^-$	120	4
drugi anjoni	7	155

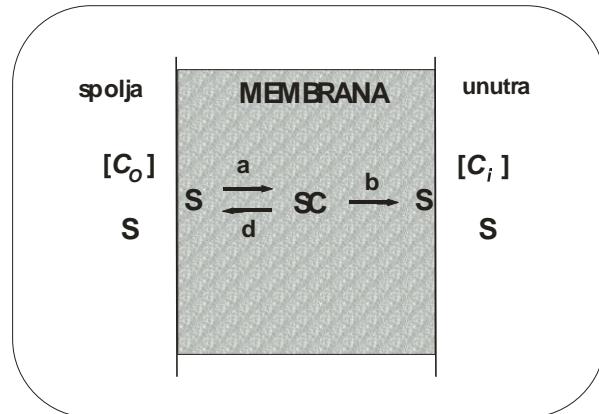
*Tabela 1<sup>(4)</sup>: Koncentracija nekih jona u mišima, sisara izražena u  $\frac{\mu\text{mol}}{\text{cm}^3}$*

Električno polje usled te neuravnoteženosti jona stvara difuzione sile koje izazivaju "premeštanje" datih jona.<sup>(4)</sup>

### 1.3. FIZIKA PRENOSA SUPSTANCIJE (JONA) KROZ MEMBRANU

Pošto jednačina ravnoteže ne važi podjednako za sve supstancije, potrebno je pored difuzije i dejstva električnih sila, uračunati i druge procese koji utiču na protok supstancije kroz membranu. Joni mogu proticati kroz pore i to bez dejstva drugih supstancija ili energije. Transport kod koga postoji posrednik je „facilitaran“ transport, a kod koga je potrebna energija je „aktivni“ transport. Najčešće je najbrži protok kroz pore membrane, sporiji je difuzioni, zatim slede facilitarni i aktivni prenos jona.

Facilitarni prenos (slika 4) obavljuju posebni molekuli - nosioci.



Slika 4<sup>4)</sup>: Model facilitarnog prenosa kroz čelijsku membranu

Često ti molekuli deluju kao katalizatori ili enzimi pri čemu nije potrebna dodatna energija. Postoje tri faze ovog procesa:

- 1) prepoznavanje supstance koju treba preneti,
- 2) prenos kroz membranu,
- 3) odvajanje molekula od „tovara“ sa druge strane membrane.

U toku prve faze nosilac  $S$  i joni koncentracije  $C$ , koji treba da se prenesu, povezuju se usled hemijskog afiniteta u celinu  $SC$ . Prenos supstancije  $J_s$  je srazmeran koncentraciji  $SC$ :

$$J_s = b \cdot SC \quad (1.9)$$

gde je  $b$  konstanta. Ako je u pitanju stacionarno stanje, brzina nastajanja  $SC$  mora da bude jednaka brzini odvajanja  $S$  i  $C$ . Kada se sa  $a$  obeleži konstanta povezivanje, a sa  $d$  konstanta disocijacije, dobija se:

$$a \cdot S \cdot C_o = b \cdot SC + d \cdot SC$$

ako se ukupna koncentracija molekula nosilaca obeleži sa  $S_m \equiv SC + S$ , iz prethodne jednačine se dobija:

$$SC = \frac{a \cdot C_o \cdot S}{b+d} = \frac{a \cdot C_o \cdot (S_m - SC)}{b+d} = \frac{a \cdot C_o \cdot S_m}{b+d+a \cdot C_o} \quad (1.10)$$

Kada se dobijeni izraz zameni u izraz (1.9) dobije se:

$$J_s = \frac{ab \cdot C_o \cdot S_m}{a \cdot C_o + b + d} \quad (1.11)$$

Prethodna jednačina može se napisati i u obliku:

$$J_s = \frac{M \cdot C_o}{C_o + K_m} \quad (1.12)$$

gde je  $M$  najveći mogući protok i za koji važi  $M = bS_m$ , a  $K_m = \frac{(b+d)}{a}$  je Mičelisova konstanta, koja je jednaka spoljašnjoj koncentraciji pri kojoj se dostiže polovina maksimalnog mogućeg protoka.

Aktivni transport, za razliku od facilitarnog, koristi energiju iz ATP-a. Aktivni prenos se drugačije objašnjava kao prenos nosiocima što ne znači da proteinski molekuli zaista prenose jone sa jedne na drugu stranu membrane.<sup>(4)</sup>

#### 1.4. MEMBRANSKI POTENCIJAL NERAVA

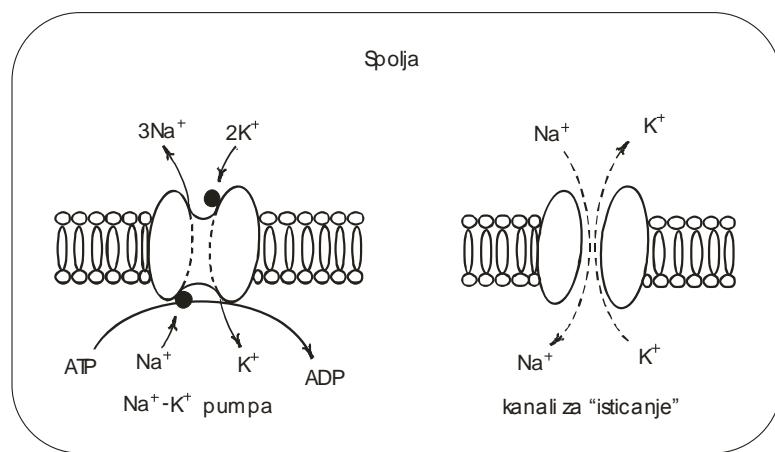
Membranski potencijal kod debelih nervnih vlakana, kada oni ne prenose nervne impulse, iznosi – 90 mV. To znači da je unutrašnji potencijal za 90 mV negativniji od spoljašnjeg.<sup>(3)</sup>

##### 1.4.1. Aktivan transport natrijumovih i kalijumovih jona: Na-K pumpa

Sve ćelije u organizmu poseduju natrijum-kalijumovu pumpu. Ova pumpa neprekidno ispumpava jone natrijuma iz vlakna i jone kalijuma u vlakno. Idu tri jona  $\text{Na}^+$  napolje za dva jona  $\text{K}^+$  unutra, što stvara negativan naboј unutar ćelije pa se ta pumpa zato naziva *elektrogena pumpa*. Ova pumpa uzrokuje i velike koncentracione gradijenate za natrijum i kalijum.<sup>(3)</sup>

##### 1.4.2. Isticanje kalijuma i natrijuma kroz nervnu membranu

Na slici 5 prikazan je proteinski kanal u ćelijskoj membrani, nazvani *kalijumsko-natrijumski kanali za isticanje*.

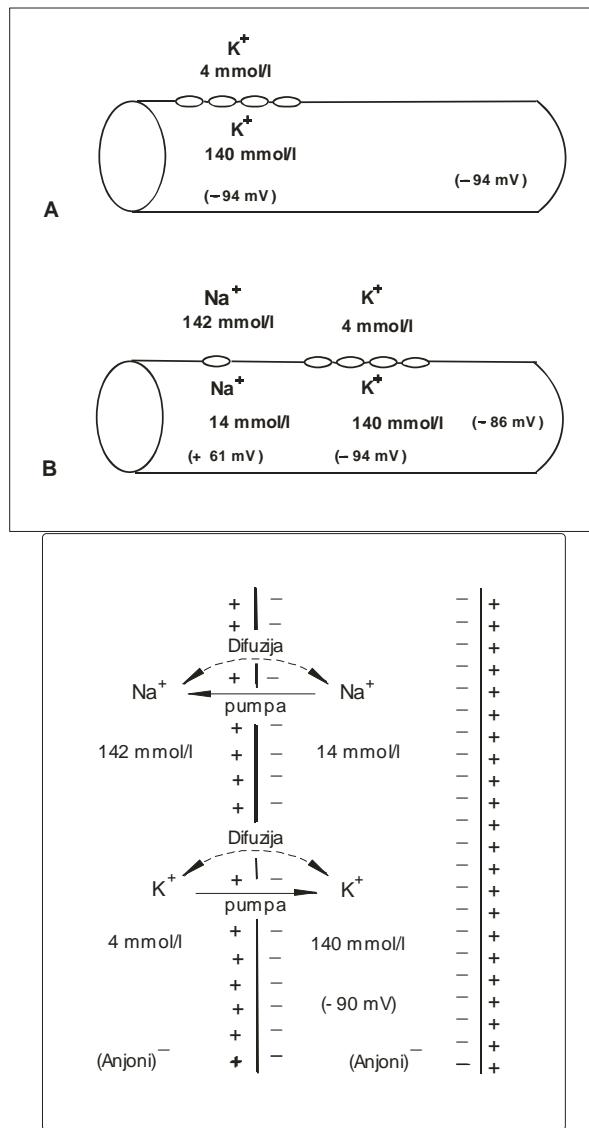


*Slika 5<sup>(1)</sup>: Funkcionalne karakteristike  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  pumpe i kalijumsko-natrijumskih kanala za "isticanje"*

Kroz ove kanale ističu joni natrijuma i kalijuma usled razlike u koncentraciji, svakog elementa pojedinačno, sa različitim stranama membrane. Permeabilnost ovih kanala je veća za jone kalijuma, čak 100 puta.<sup>(3)</sup>

### 1.4.3. Pereklo normalnog membranskog potencijala

Na slici 6 prikazani su faktori za uspostavljanje normalnog mirovnog membranskog potencijala od -90mV.<sup>(3)</sup>



**Slika 6<sup>(1)</sup>:** Uspostavljanje membranskih potencijala u nervnim vlaknima u tri odvojena stanja. A - kada je membranski potencijal uzrokovani isključivo difuzijom kalijuma. B - kada je membranski potencijal uzrokovani difuzijom oba, natrijumskih i kalijumskih jona. C - kada je membranski potencijal uzrokovani difuzijom natrijumovih i kalijumovih jona plus pumpanjem oba ova jona  $Na^+ - K^+$  pumpom.

Ovaj porencijal nastaje kao dinamička ravnoteža tri faktora: difuzije  $K^+$  jona, difuzije  $Na^+$  jona i doprinosa  $Na^+ - K^+$  pumpe.<sup>(6)</sup>

#### Doprinos kalijum difuznog potencijala

Na slici 6A prikazano je jedino kretanje kalijumovih jona. Odnos koncentracacije jona kalijuma unutra prema napolju je 35. Nernstov potencijal iznosi  $-94 \text{ mV}$  i kada bi kalijumovi joni bili jedini faktori koji uzrokuju mirovni potencijal, on bi bio  $-94 \text{ mV}$ .<sup>(3)</sup>

### Doprinos difuzije natrijuma kroz nervnu membranu

Na slici 6B prikazano je pridruživanje permeabilnosti nervne membrane za natrijumove jone. Odnos koncentracija unutra prema spolja iznosi 0,1. Nernstov potencijal zato izvodi  $+61$  mV.

Sada treba na neki način odrediti konačan mirovni potencijal nervnog impulsa uzrokovani samo pomoću ova dva faktora. Za to se koristi Goldmanova jednačina, uzimajući u obzir da je permeabilnost membrane za kalijum oko 100 puta veća nego za natrijum. Konačno se dobija potencijal od  $-86$  mV.<sup>(3)</sup>

### Doprinos $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ pumpe

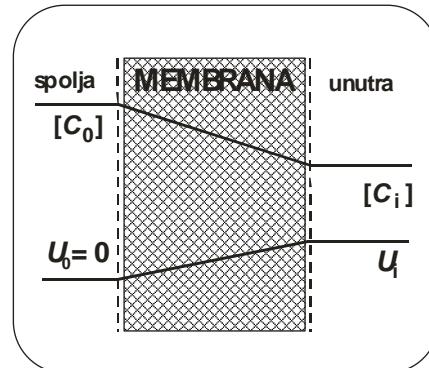
Na slici 6C prikazan je dodatni doprinos  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  pumpe mirovnom potencijalu. Ispumpavaju se tri jona natrijuma napolje za svaka dva jona kalijuma koja se pumpaju unutra, što dovodi do pozitivnog nanelektrisanja sa unutrašnje strane. Ovo uzrokuje dodatni stepen negativnosti od oko  $-4$  mV, što sa prethodnih  $-86$  mV daje  $-90$  mV.<sup>(3)</sup>

## 1.5. PRORAČUN MEMBRANSKOG POTENCIJALA

Supstancije sa različitim stranama membrane nisu pojedinačno u ravnoteži, što izaziva membranski potencijal. Na svaki jon će delovati dve sile (slika 7):

1. električna – zbog razlike električnih potencijala na različitim stranama membrane,
2. mehanička (koja se u ovom slučaju naziva difuzna sila) – usled razlike koncentracija jona izvan i u ćeliji.

Usled ovih dejstava joni će prolaziti kroz membranu, uspostaviće se električna struja.



Slika 7<sup>(4)</sup>: Model promene potencijala i koncentracije jona na ćelijskoj membrani

Ukupni protok  $J_s$  (ustvari gustina električne struje) jona čija je koncentracija  $C$  jednak je:

$$J_s = -D_s \frac{d C}{dx} - kD_s C \frac{dV}{dx} \quad (1.13)$$

Prvi član sa desne strane jednačine je difuziona komponenta i posledica je razlike koncentracija supstance. Drugi član je posledica gradijenta električnog potencijala i

naziva se „drift“ komponenta. Konstanta  $k$  je jednaka  $k = \frac{Z_s F R}{T}$ . Kada se gornja jednačina pomnoži sa  $e^{kV}$  dobija se:

$$J_s e^{kV} = -D_s e^{kV} \frac{dC}{dx} - k D_s e^{kV} C \frac{dV}{dx} \quad (1.14)$$

$$C \equiv C(x) \quad i \quad V = V(x)$$

Kada se nađe prvi izvod izraza  $C e^{kV}$  pri čemu su  $C$  i  $V$  promenjive sledi:

$$\frac{d}{dx}(C e^{kV}) = \frac{dC}{dx} e^{kV} + C k e^{kV} \frac{dV}{dx} \quad (1.15)$$

Na osnovu izraza (1.13) i (1.14) desna strana jednačine (1.14) može da se napisati u obliku:

$$J_s e^{kV} = -D_s \frac{d}{dx}(C e^{kV}) \quad (1.16)$$

Ako se razdvoje promenjive i integrale po  $x$  od jedne ( $x = 0$ ) do druge strane membrane ( $x = d$ ) i pri tome se smatra da je gustina struje  $J_s$  konstantna, sledi:

$$J_s \int_0^d e^{kV} dx = D_s (C_i e^{kV_m} - C_o) \quad (1.17)$$

Ako se uvede veličina  $P_s = \frac{D_s}{d}$ , koja predstavlja permeabilnost membrane, i definiše se:

$$f(U) = \frac{d}{\int_0^d e^{kV} dx} \quad (1.18)$$

uvrštavanjem ovih oznaka u (1.17) dobija se:

$$J_s = f(U) P_s (C_i e^{kV_m} - C_o) \quad (1.19)$$

Postoje dva slučaja u čijem krajnjem rezultatu  $f(U)$  ne figuriše eksplisitno. Prvi ovakav slučaj je ravnotežni. Kada nastupi ravnoteža, strujanja jona kroz membranu je  $J_s = 0$ , pa se dobija:

$$C_o = C_i e^{kV_m}$$

Vidi se da je ova jednačina adekvatna jednačini (1.7) izvedenoj primenom klasične termodinamike.

Za razmatranje drugog slučaja koristiće se uslov električne ravnoteže. Koncentracije jona pritika  $K^+$  i  $Na^+$  zasebno nisu jednake pa ovi joni nisu u ravnoteži, tako da je protok jona  $K^+$  različit od protoka jona  $Na^+$ , ali, istovremeno, algebarski zbir mora da bude jednak nuli. U tom slučaju ukupna gustina električne struje jednaka je nuli: zato što je u tom slučaju membranski potencijal konstantan. Jednačina ravnoteže ima oblik:

$$J_{Na^+} + J_{K^+} = 0$$

zato što je membranski potencijal konstantan.

Posle jednostavnih transformacija izraza za gustinu struje jona kalijuma i natrijuma dobija se:

$$U_m = \frac{RT}{F} \log \frac{q \left[ C_{Na_o^+} \right] + \left[ C_{K_0^+} \right]}{q \left[ C_{Na_i^+} \right] + \left[ C_{K_i^+} \right]}, \quad q = \frac{P_{Na}}{P_K} \quad (1.20)$$

Ovaj izraz se naziva Goldmanova jednačina. Za male vrednosti broja  $q$ , membrana provodi pretežno  $K^+$  jone i dobija se Nernstova jednačina. Pri velikim vrednostima broja  $q$  dobijena jednačina važi za  $Na^+$  jone.

Pošto dobijena jednačina ne zavisi od oblika potencijala u unutrašnjosti ćelije uvodi se najjednostavnija pretpostavka, a to je da se električni potencijal menja linearno, pa se može aproksimirati sa  $V = V_m(1 - \frac{x}{d})$ .

Ako bi trebalo da se ravnotežno stanje modifikuje dodatnim strujanim tokovima unutar ćelije neophodno bi bilo znati funkciju  $f(U)$ .

Da bi se odredila ova funkcija neophodno je prvo naći vrednost integrala funkcije  $e^{kV}$  u granicama  $(0, d)$ :

$$\int_0^d e^{kV} dx = \int_0^d e^{kV_m} e^{-kV_m \frac{x}{d}} dx = \frac{d}{kV_m} e^{kV_m} - 1,$$

i zameniti u definiciju funkcije  $f(U)$ . Kada se dobijeni izraz zameni u jednačinu (1.19) za gustinu električne struje kroz membranu dobija se:

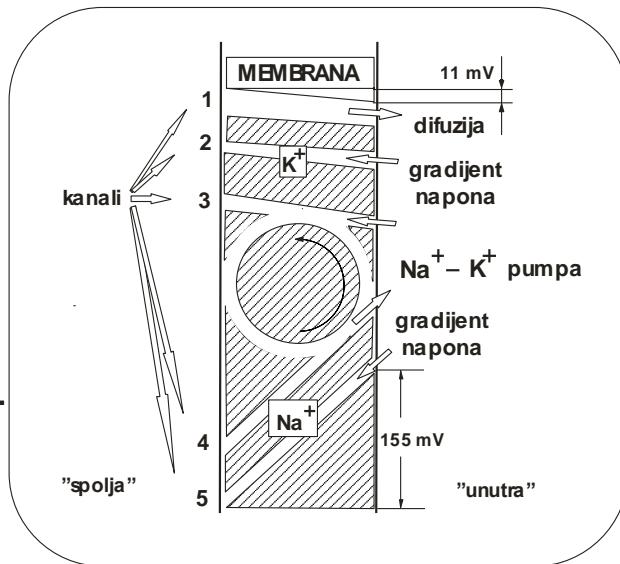
$$J_s = \frac{kU_m}{e^{kU_m} - 1} P_s (C_i e^{kU_m} - C_o). \quad (1.21)$$

U graničnim slučajevima, kada je  $U_m$  izrazito veliko ili malo, ova formula ima sledeće vrednosti:

$$J_s \approx kU_m P_s \times \begin{cases} C_i & \text{za } V_m \ll 0 \\ C_o & \text{za } V_m \gg 0 \end{cases} \quad (4)$$

## 1.6. FIZIKA NATRIJUMSKO – KALIJUMSKE ( $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ ) PUMPE

Grafički prikaz jonskih tokova kroz biomembranu je prikazan na slici 8.



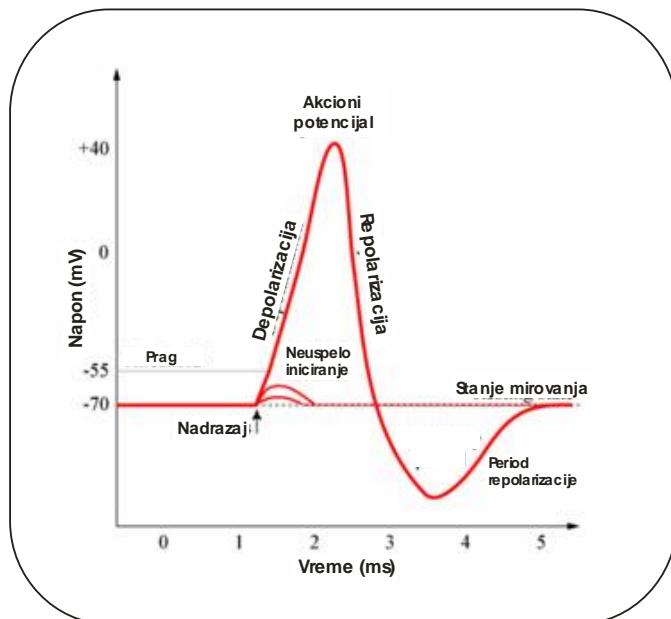
Slika 8<sup>(4)</sup>: Šematski prikaz protoka jona  $\text{K}^+$  i  $\text{Na}^+$  kroz ćelijsku membranu

Ovde su prikazani membranski kanali najvažnijih jona. Širina kanala je proporcionalna gustini jonskog protoka, a nagib – gradijentu potencijala. Pod uticajem napona, kroz kanal 2 joni kalijuma napustaju unutrašnjost ćelije. Kroz kanal 1 odvija se difuzija jona kalijuma u ćeliju, što smanjuje koncentracioni gradijent. Razliku između protoka jona natrijuma i kalijuma kroz kanale 1 i 2 obezbeđuje natrijumsko-kalijumska pumpa (kanal 3). Zbog velike potencijalne razlike potiskuju se joni natrijuma iz ćelije (kanal 5), dok ravnotežu održava  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$  pumpa (kanal 4).<sup>(4)</sup>

## 1.7. NERVNI AKCIONI POTENCIJAL

### 1.7.1. Akcioni potencijal

Nervni signali se prenose *akcionim potencijalima*. Akcioni potencijal nastaje kada dođe do promene normalnog negativnog mirovnog membranskog potencijala u pozitivan potencijal. Ova promena se gotovo istom brzinom vraća u prvobitno stanje. Na slici 9 grafički je prikazana ova promena.



Slika 9<sup>(2)</sup>: Tipičan akcioni potencijal

Postoje tri sukcesivna stadijuma akcionalog potencijala: mirovanje, depolarizacija i repolarizacija.<sup>(3)</sup>

#### Stadijum mirovanja

Ovo je prvi deo i predstavlja mirovni membranski potencijal. Iako je u stanju mirovanja membrana je polarisana zbog prisustva  $-90\text{ mV}$  membranskog potencijala.<sup>(3)</sup>

#### Stadijum depolarizacije

Usled nekog uzroka, spoljašnjeg nadražaja i sl. membrana odjednom postaje propustljiva za jone natrijuma, koji ulaze u unutrašnjost pri čemu membranski potencijal postaje sve manje negativan. To je depolarizacija membrane.. Kod većih neurona ovaj potencijal prelazi nulu i postaje pozitivan, dok se kod manjih neurona samo približava nuli.<sup>(3)</sup>

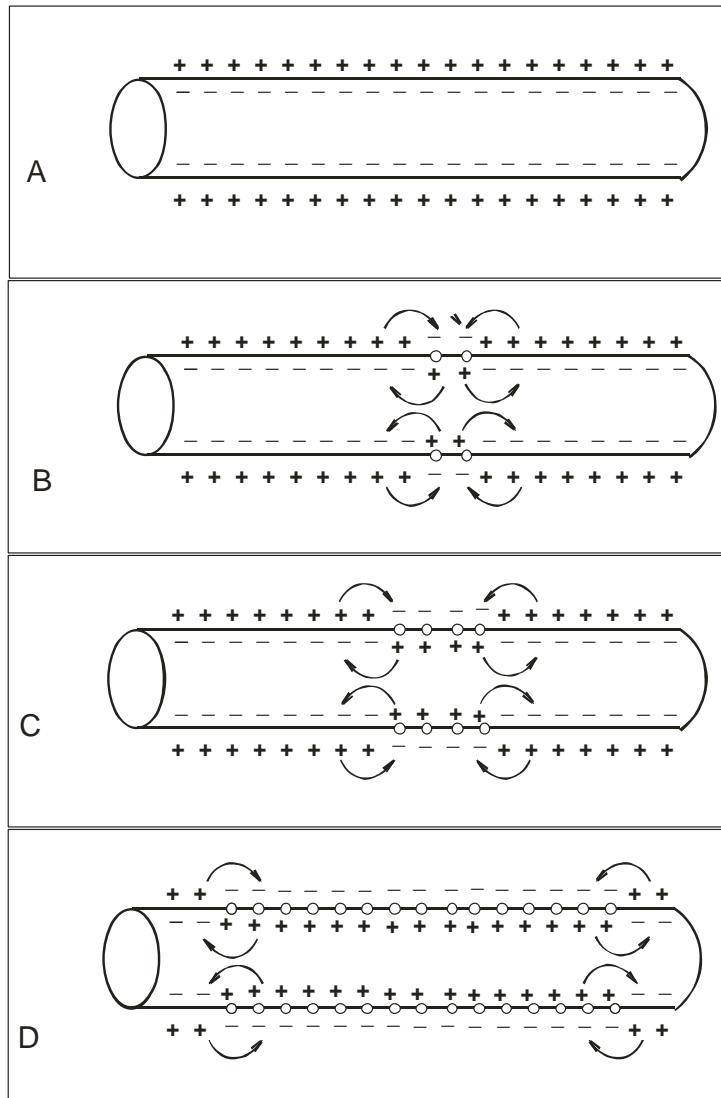
#### Stadijum repolarizacije

Nakon nekih 10-ak milisekundi, natrijumovi kanali se zatvaraju i dolazi do otvaranja kalijumovih kanala više nego obično. Kalijumovi joni ističu napolje i potencijal membrane se vraća na mirovni membranski. To je repolarizacija membrane.<sup>(3)</sup>

## 1.8. PROPAGACIJA AKCIONOG POTENCIJALA

### 1.8.1. Prostiranje akcionog potencijala

Na slici 10 prikazano je prostiranje akcionog potencijala duž aksona.



Slika 10<sup>(1)</sup>: Propagacija akcionog potencijala  
u oba smera duž sprovodnog vlakna

Slika 10A prikazuje nervno vlakno u mirovanju. Ekcitirano nervno vlakno prikazano je na slići 10B. U srednjem delu nervnog vlakna došlo je do povećane permeabilnosti za natrijum. Na tom delu unutrašnji deo membrane postaje sve manje negativan. Po ulasku se širi pozitivo nanelektrisanje, koje nose joni natrijuma, po dužini nervnog vlakna i tako menja susedni polaritet. Promena polariteta izaziva otvaranje novih kanala za natrijum i proces se nastavlja. Transmisija procesa polarizacije, kada su nervna vlakna u pitanju, javlja se kao *nervni impuls*.<sup>(3)</sup>

## Smer propagacije

Kad što je receno, nervni impuls se širi u svim pravcima, dok se ne depolariše čitava membrana.<sup>(3)</sup>

## Princip „sve ili ništa“

Jednom kada se akcioni potencijal pobudi, on nastavlja da putuje na sve strane ako ima dovoljnu promenu potencijala da pobudi susedne kanale, u suprotnom prestaje. Iz ovoga sledi da svaki naredni akcioni potencijal treba da bude veći od prethodnog. Ovaj uslov „veći od 1“ naziva se *sigurnosni faktor* za polarizaciju.<sup>(3)</sup>

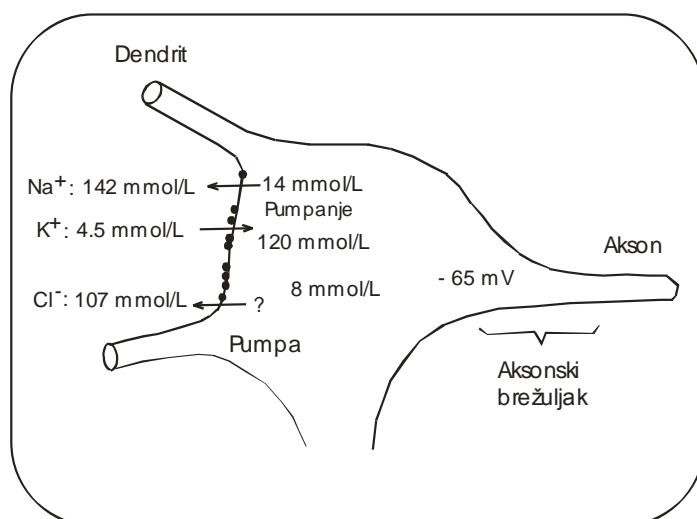
Akcioni potencijal nastaje po principu „sve ili ništa“. Njega može uzrokovati jedino nadražaj koji ima intenzitet iznad praga draži i traje dovoljno dugo. Novonastali potencijal, pod ovim uslovima, imaće uvek jednaku amplitudu i jednak oblik.<sup>(6)</sup>

## 1.9. ELEKTRIČNI DOGAĐAJI ZA VREME EKSCITACIJE NEURONA

Istraživanja ove tematike su najviše vršena na motoneuronima prednjeg roga kičmene moždine. Rezultati se odnose na većinu neurona uz neke kvantitativne razlike.<sup>(3)</sup>

### 1.9.1. Membranski potencijal mirovanja some neurona

Slika 11 prikazuje somu spinalnog motoneurona.



Slika 11<sup>(1)</sup>: Distribucija jona natrijuma, kalijuma i hlorika kroz membranu some neurona; poreklo membranskog potencijala u somi

Električni potencijal membrane u mirovanju kod ovog neurona imavrednost od  $-65$  mV. Ovo niži potencijal od  $-90$  mV koliko je kod velikih perifernih nervnih vlakana i u vlaknima skeletnih mišića. To omogućuje pozitivnu i negativnu kontrolu stepena podražljivosti neurona. Ako se vrednost pomera ka većem broju – prouzrokuje se ekscitacija, a ako ka manjem – onda membrana postaje manje osetljiva na električne stimulanse. Ovo predstavlja osnovu za dvojaku funkciju neurona: ekscitaciju ili inhibiciju.<sup>(3)</sup>

### 1.9.2. Razlike u koncentraciji jona na stranama membrane some neurona

Koncentracija  $\text{Na}^+$  jona u ekstracelularnoj tečnosti je velika (oko  $142 \frac{\text{mmol}}{\text{L}}$ ), ali je mala u intracelularnoj tečnosti neurona (oko  $14 \frac{\text{mmol}}{\text{L}}$ ). Ovo omogućava snažna natrijumova pumpa, koja neprestalno izbacuje jone natrijuma iz neurona. Obrnuto, koncentracija  $\text{K}^+$  jona je velika u intracelularnoj tečnosti neurona (oko  $120 \frac{\text{mmol}}{\text{L}}$ ), ali veoma mala u ekstracelularnoj tečnosti (oko  $4,5 \frac{\text{mmol}}{\text{L}}$ ). Ovo omogućuje kalijumova pumpa, koja je deo  $\text{Na}^+ \text{-K}^+$ -pumpe.

Koncentracija hlornih jona u ekstracelularnoj tečnosti je visoka. Zbog toga što je membrana propustljiva za ovakve jone pretpostavlja se da postoji slaba hlorna pumpa. Raspored hlornih jona ustvari zavisi od potencijalne razlike na membrani. Negativni potencijal sa unutrašnje strane membrane ne dozvoljava jonima hlora na uđu unutra, nego ih odbija napolje.

Električni potencijal membrane se može suprostaviti kretanju jona kroz membranu, iako koncentracije jona sa obe strane nisu iste. Ovaj električni potencijal, je se *Nernstov potencijal* za određeni jon:

$$EMF(\text{mV}) = \pm 61 \log\left(\frac{\text{Koncentracija / unutra}}{\text{Koncentracija / spolja}}\right),$$

gde je: EMF Nerstov potencijal u milivoltima (mV) sa *unutrašnje strane membrane*. Potencijal će biti negativan (–) za pozitivne jone i pozitivan (+) za negativne jone.

Sada treba izračunati EMF za svaku vrstu jona pojedinačno.

Za jone natrijuma izračunati Nernstov potencijal iznosi – 61 mV, a izmeren je – 65 mV. Ovakvo stanje održava natrijumova pumpa, koja jone natrijuma, dospeli u unutrašnjost – izbacuje napolje. Za jone kalijuma Nernstov potencijal iznosi – 86 mV, a izmeren je – 65 mV. Ovo održava kalijumova pumpa koja kalijumove jone, dospeli unutra – ispumpava napolje. Za jone hlora Nernstov potencijal iznosi – 70 mV, a izmeren je – 65 mV. Joni hlora difuzijom ulaze unutra usled difuzije ali ih najverovatnije hlora pumpa izbacuje napolje.<sup>(3)</sup>

### 1.9.3. Ravnomerna raspodela potencijala unutar some

U unutrašnjosti some nalazi se veoma provodljiv rastvor zvani *intracelularna tečnost*. Promer some je veoma veliki (od 10 do 80  $\mu\text{m}$ ), zbog čega gotovo da nema električne otpornosti pri provođenju električne struje unutar some. Znači da svaka promena potencijala u bilo kom delu intracelularne tečnosti izaziva gotovo identičnu promenu potencijala u svim ostalim unutrašnjim delovima some. Ovo je veoma bitno prilikom dolaska više različitih impulsa na somu, tačnije prilikom „sumacije“ tih impulsa.<sup>(3)</sup>

Isto tako, ova činjenica govori o mogućem superfluidnom, odnosno superprovodnom transportu nervnih impulsa duž nervnih vlakana.

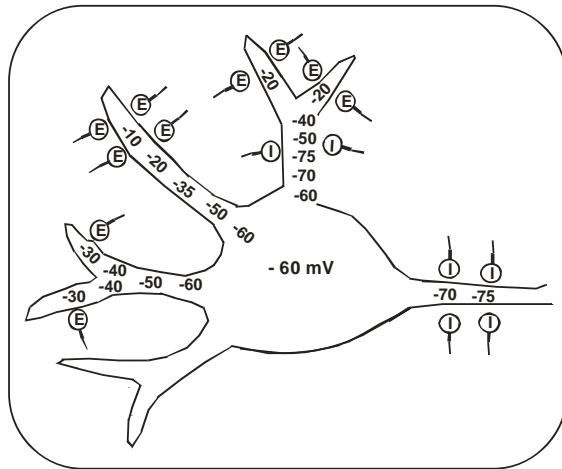
Ovakav transport – bez energetskih gubitaka, omogućuje neizmenjeni oblik akcionog membranskog impulsa i ide u prilog hipotezi prenošenja informacija kroz organizam bez ikakve deformacije. Ovoj hipotezi će biti posvećena treća glava ovog rada.

## 1.10. NASTANAK POSTSINAPTIČKOG POTENCIJALA

### 1.10.1. Prostorna sumacija u neuronima – prag za paljenje

Ekscitacija samo jednog presinaptikog završetka na površini neurona neće skoro nikad izazvati ekscitaciju neurona. Transmittere supstancije koje oslobodi presinaptički neuron izazvaće postsinaptički potencijal ne veći od 0,5 do 1 mV, a prag ekscitacije se kreće od 10 do 20 mV.

Zato je to u nervom sistemu rešeno na sledeći način. Obično, u isto vreme se stimuliše mnogo presinaptičkih završetaka. Tako se oslobođa veći broj transmittere supstancije. Iako su ove supstancije rasute po velikoj površini neurona, njihovi efekti se mogu sumirati. Bilo koja promena električnog potencijala u nekom delu nervne ćelije ima za posledicu promenu potencijala u celoj somi gotovo podjednako. Kao što je objašnjen ovo omogućava visoka električna provodljivost unutar tela nervne ćelije. Znači, svaka i najmanja promena potencijala se registruje u celom neuronu i kad on dostigne *prag za paljenje* nastaje akcioni potencijal u inicijalnom segmentu aksona. Slika 12 prikazuje ovaj efekat.



Slika 12<sup>(1)</sup>: Stimulacija neurona presinaptičkim završecima koji se nalaze na dendritima; prikazano je, sa leve strane, dekrementno vođenje ekscitacijskih (E) elektrotoničkih potencijala u dva dendrita i inhibicija (I) ekscitacije u gornjem dendritu; takođe je prikazan snažan učinak inhibicijskih sinapsi na inicijalnom segmentu aksona.

Efekat sumacije stimulacija, usled toga što nastaje usled aktivacije mnogobrojnih završetaka koji su raspoređeni na velikoj površini, naziva se *prostorna sumacija*.<sup>(3)</sup>

### 1.10.2. Vremenska sumacija

Kada akcioni potencijal dospe na presinaptički neuron, on uzrokuje ispuštanje transmittera u sinaptičku pukotinu. Ovi transmiteri dospevaju na postsinaptički završetak i uzrokuju otvaranje kanala za propuštanje jona za narednu milisekundu. Pošto postsinaptički potencijal traje do 15 ms, i ako u tom vremenu na membranu postsinaptičkog neurona dospe još transmiter, postsinaptiki potencijal može se povećati do većeg nivoa.

Treba imati na umu i energetski/frekventni aspekt ovog procesa. Ukoliko je veća frekvencija ispaljivanja presinaptičkog završetka, utoliko i potencijal postsinaptičkog završetka postaje veći. Praktično postsinaptički potencijali se mogu sabirati. Ovaj tip sumacije naziva se *vremenska sumacija*.<sup>(3)</sup>

## 2. SUPERFLUIDNOST I SUPERPROVODLJIVOST

Među posebne fenomene koji nastaju u neidealnim kvantnim gasovima ili kvantnim tečnostima ubrajaju se superfluidnost ili superprovodljivost. Navedeni fenomeni nastaju na (veoma) niskim temperaturama. Oni se sastoje u tome što se pod izvesnim uslovima kretanje kvantnih čestica vrši bez trenja sa okolinom – bezviskozno. Pojava superfluidnosti je otkrivena 1938. godine a otkrio ju je P.L. Kapica. Prilikom eksperimenta sa tečnim helijumom uočio je da ovaj protiče kroz kapilaru bez trenja. Ova osobina je uočena jedino kod izotopa  $\text{He}^4$  kod koga je ukupan spin jednak nuli. Kod izotopa  $\text{He}^3$ , čiji je ukupan spin  $S=1/2$  fenomen superfluidnosti nije odmah uočen. Godine 1911. holandski fizičar Kamerling Ones je otkrio pojavu superprovodljivosti koja se ogledala u tome da neki provodnici gube električnu otpornost na vrlo niskim temperaturama, tačnije temperaturama koje su nešto više od apsolutne nule. Imajući u vidu da električna otpornost uglavnom nastaje prilikom rasejavanja elektrona na jonima idealne kristalne rešetke, otsustvo ove otposti može se opisati kao otsustvo trenja između između elektrona i kristalne rešetke, dok se superprovodljivost može smatrati kao pojava superfluidnosti nanelektrisanih čestica.

Iako je otkriće superprovodljivosti usledeo ranije nego otkriće superfluidnosti  $\text{He}^4$ , fluidnost je teorijski ranije objašnjena. Isto tako je i razrešenje mehanizma koji objašnjava superfluidno kretanje  $\text{He}^4$  postavilo osnove da se na sličan način objasni i mehanizam superprovodljivosti. Zbog toga je prvo potrebno objasniti teoriju superfluidnog kretanja atoma  $\text{He}^4$ , a zatim na osnovu toga objasniti teoriju superfluidnog transfera elektrona kroz metalne provodnike. Pre izlaganja ove dve teorije potrebno je ustanoviti opšti kriterijum koji određuje uslove, koji su neophodni za nastanak superfluidnog stanja.<sup>(7)</sup>

### 2.1. Nastanak superfluidnog kretanja

Ukoliko se posmatra količina tečnosti mase  $M$  koja se kreće brzinom  $\vec{V}$ , njena kinetička energija je jednaka:

$$E = \frac{\vec{Q}^2}{2M} \quad \vec{Q} = M\vec{V} \quad (2.1)$$

Međutim, nije uzeta pretpostavka da prilikom kretanja tečnosti kroz cev dolazi do trenja između tečnosti i zidova cevi. Prilikom trenja sa zidovima cevi, pojavljuje se takva vrsta trenja koja za efekat ima pojavlivanje elementarnih ekscitacija u tečnosti. Dalje, ukoliko se usled navedene vrste trenja u tečnosti dodje do pojave jedne elementarne ekscitacije, čiji je impuls  $\vec{p}$  a energija  $\varepsilon_{\vec{p}}$ , dobije se da je energija posmatrane mase tečnosti:

$$E' = \frac{(\vec{Q} + \vec{p})^2}{2M} + \varepsilon_{\vec{p}} = \frac{\vec{Q}^2}{2M} + \frac{2\vec{Q}\vec{p}}{2M} + \frac{\vec{p}^2}{2M} + \varepsilon_{\vec{p}} = E + \vec{p}\vec{V} + \varepsilon_{\vec{p}} + \frac{\vec{p}^2}{2M}. \quad (2.2)$$

Imajući u vidu da se pri trenju gubi deo kinetičke energije, uočava se da će energija  $E'$  biti manja od energije  $E$ . Tako se dobija da je jedan od uslova za pojavu trenja:

$$E' < E. \quad (2.3)$$

Isto tako, moguće je zanemariti malu veličinu  $\frac{\vec{p}^2}{2M}$ .<sup>(7)</sup> Uzimajući u obzir prethodne uslove, jednačina kretanja iz (2.2) može se izraziti na sledeći način:

$$\varepsilon_{\vec{p}} + \vec{p}\vec{V} \equiv E' - E > 0. \quad (2.4)$$

Uslov za kretanje bez trenja predstavlja se suprotnom jednakošću, tj:

$$\varepsilon_{\vec{p}} + \vec{p}\vec{V} > 0 \quad (2.5)$$

Kriterijum postaje najstrožiji u slučaju kada su  $\vec{p}$  i  $\vec{V}$  suprotno usmereni, tj. ako važi da je:

$$\vec{p}\vec{V} = -pV, \quad p \equiv |\vec{p}|, \quad V = |\vec{V}|. \quad (2.6)$$

Imajući to u vidu, jednačina za nastanak superfluidnog kretanja glasi:

$$\frac{\varepsilon_{\vec{p}}}{p} > V. \quad (2.7)$$

Kako bi superprovodno stanje postojalo kod svih mogućih impulsa elementarnih pobuđenja, neophodno je da minimum veličine  $\frac{\varepsilon_{\vec{p}}}{p}$  bude pozitivan. Imajući u vidu da se

brzina  $\vec{V}$  eksperimentalno može podesiti da bude vrlo mala u tom slučaju će, uslov iz jednačine (2.7) važiti kod svih impulsa  $\vec{p}$ . Zato konačna formula, koja predstavlja uslov za nastanak superfluidnog kretanja imasledeći oblik:

$$\min \frac{\varepsilon_{\vec{p}}}{p} > 0 \quad (2.8)$$

Znači, tečnost se kreće bez trenja onda kada u njoj dolazi do pojave elementarnih ekscitacija koje imaju pozitivan minimum fazne brzine.<sup>(7)</sup> Imajući u vidu gornji kriterijum, dolazi se do toga da se analiza superfluidnosti može svesti na ispitivanje spektra elementarnih pobuđenja u kvantnoj tečnosti. Ukoliko za spektar  $\varepsilon_{\vec{p}}$  važi uslov (2.8), onda će se tečnost kretati bez trenja.

Teoriju superfluidnosti tečnosti objasnio je Bogoljubov.<sup>(7)</sup> Pošto je uočio da je superfluidnost odsutna u fermionskom sistemu koji sačinjavaju atomi tečnog He<sup>3</sup>, došao je na ideju da ona može biti uslovljena osobinom koji imaju Boze-čestice, a to je da se u vrlo velikom broju mogu sakupiti na jednom energetskom nivou. Imajući u vidu da svaki sistem teži da zauzme stanje najniže energije, očigledno je da će doći do sakupljanja atoma He<sup>4</sup> u stanje sa nultom kinetičkom energijom, tj. što je isto, u stanje sa nultim impulsom.

Opisano sakupljanje Boze-čestica, čestica čiji je spin celobrojni, u stanje sa nultim ukupnim impulsom predstavlja Boze Ajštajnovu – kondenzaciju. Za Boze-čestice ne postoji ograničenje koliko čestica može da pređe na nivo kondenzacije, tako da će gotovo svi atomi He<sup>4</sup> preći na nivo kondenzacije. Vrlo mali broj atoma ostaće sa impulsom različitim od nule. To će biti oni atomi koji vrše trenje sa zidovima suda. Postojanje atoma sa  $\vec{p} \neq 0$  može se shvatiti i tumačiti time da postoje pobuđenja koja su nastala kao posledica trenja atoma od zidova suda. Treba se imati u vidu, da se kod tečnosti u kretanju, može govoriti tek kada postoji sistem referencije koji je vezan za tečnost.<sup>(7)</sup>

## 2.2. Superfluidni transfer nanelektrisanja – superprovodljivost

U rešavanju problema superprovodljivosti presudnu ulogu je odigrala Bogoljubovljeva teorija superprovodljivosti tečnog He<sup>4</sup>. Tada se došlo na ideju da bi pojave superprovodljivosti trebalo objasniti pomoću efekata Boze-kondenzacije. Pošto su

elektroni Fermi-čestice – važiće Paulijev princip po kome nije moguće njihovo sakupljanje elektrona na jednom energetskom nivou. Ubrzo se našao odgovor: ne dolazi do kondenzacije elektrona već parova elektrona koji imaju suprotne spinove. Tada će ovakvi kompleksi, koji imaju nulti spin, moći da se ponašaju kao Boze-čestice i moći da formirati kondenzat. Energiju veze ovakvog para kao i njegove ostale osobine analizirao je Kuper pa su po njemu elektronski parovi sa suprotno usmerenim spinovima nazivaju Kuperovi parovi.

Na osnovu Kuperovih ideja bilo je moguće analizirati Boze-kondenzaciju u elektronskom gasu, ali se pri tome još nije znalo šta elektrone navodi da se vezuju u parove. Pošto su elektroni istoimena naelektrisanja on se odbijaju kulonovskim silama, tako da nije bilo jasno kako se oni mogu zbližiti do takvih rastojanja na kojima će početi da deluju privlačne izmenske sile, koje ih vezuju u par. Ovaj problem je rešio Frelih. Primetio je da će metali biti bolji superspovodnici ukoliko im je specifična električna otpornost u normalnoj fazi veći. Došao je na ideju da elektron-fononska interakcija, koja za uzrok ima pojavu električnog otpora u normalnoj fazi, može, pod izvesnim uslovima, da promeni svoje pređašnje dejstvo i tako stimuliše pojavu elektroprovodljivosti. Razrađujući ovu ideju, on je pokazao da pri niskim temperaturama elektron-foton interakcija može izazvati privlačne sile između elektrona i time omogućiti da dodje do vezivanja elektrona u parove. Posle toga dalji razvoj njegove teorije postaće rutinski posao koju su postavili Bardin, Kuper i Šnifer.<sup>(7)</sup>

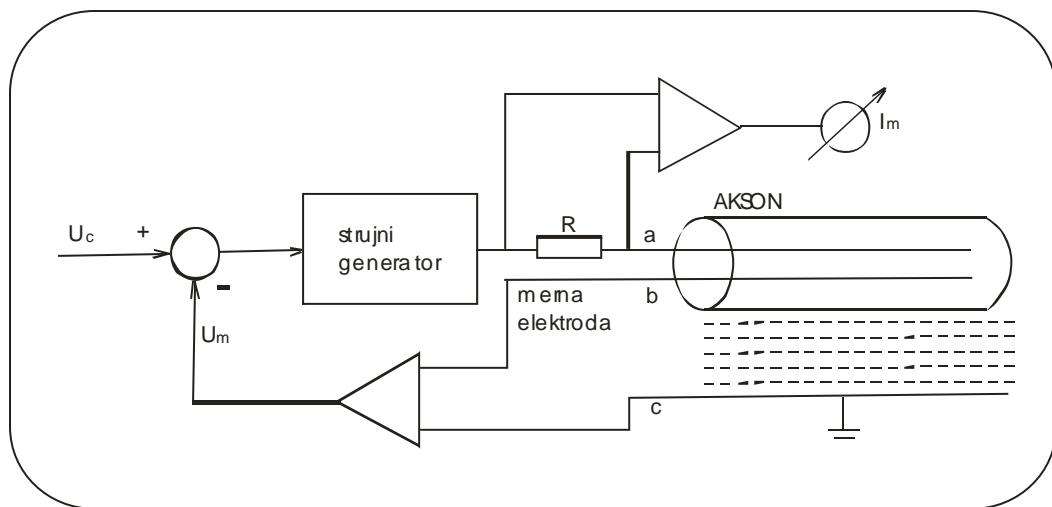
Ono što je bitno naglasiti je da se superprovodljivost (odsustvo električne otpornosti) može tretirati kao bezviskoznost, tj. kao superfluidni transfer naelektrisanja (elektrona, tj. njihovih parova).

### 3. SUPERPROVODLJIVOST I AKTIVNI TRANSPORT NEURONA

Nervna vlakna, aksoni, prenose nervna pobuđenja. Najveći deo aksona za predaju nervnog sgnala nalazi se u perifernom nervnom sistemu. Aksoni se nalaze na putu za komunikaciju od senzornih organa do centralnog nervnog sistema i od centralnog nervnog sistema do mišića.

Akson predstavlja dugo vlakno nervne ćelije. Električni signal koji se kao impuls prostire duž aksona naziva se potencijalom delovanja, i on predstavlja osnovnu jedinicu informacije koja se prostire duž nervnog vlakna. Brzina prostiranja nervnog impulsa kreće se od  $1 - 100 \frac{m}{s}$ .

U biofizici istraživanja nerava koristi se metoda koja podrazumeva izolovanje aksona. To se vrši tako što implantiraju mikroelektrode u akson. Zatim se istisne aktoplazma iz vlakna i zatim zameni veštačkim rastvorom. Aktoplazma se sastoji od rastvora elektrolita i kao takva ona ne predstavlja provodnik nervnih impulsa, jer ima električnu otpornost koja se kreće od  $10 - 100 \Omega cm$ .



*Slika 13<sup>(4)</sup>: Šematski prikaz „voltage clamp“ metode za merenje intracelularnog potencijala u odnosu na ekstracelularnu tečnost*

Elementarni eksperiment se izvodi tako što se u akson uvedu dve mikroelektrode. Pomoću prve se vrši elektrostimulacija, dok se pomoću druge meri generisani potencijal. Pritom, eksperiment pokazuje da veličina i vremenski hor struja delovanja ne zavise od veličine stimulirajuće struje. Postoji određeni napon (prag draži) koji predstavlja napon iznad koga će doći do pojave dejstva u vidu nervnog impulsa. Ukoliko je elektrostimulacija manja od vrednosti praga, potencijal dejstva se neće pojaviti. Ovo se dešava zato što nervno vlakno radi po principu „sve ili ništa“. Ovo znači da će se impuls generisati samo iznad neke vrednosti, a ta vrednost je upravo prag draži.<sup>(8)</sup>

Da bi došlo do pobuđivanja aksona, neophodno je upotrebiti minimalnu količinu elektriciteta. Ukoliko se smanji dužina vremena dovođenja impulsa ( $\Delta t$ ), onda je neophodno povećati jačinu dolazeće električne struje  $I$ . Kod dužih aksona postoji minimalna jačina struje koju je potrebno dovesti da bi došlo do pobuđivanja aksona.

Električna struja slabije jačine je neefikasna od pri bilo kojoj dužini trajanja. Ova zavisnost se opisuje empirijskom formulom:

$$I_p = \frac{q}{\Delta t} + I_r \quad (3.1)$$

gde je:  $I_r$  - reobaza (minimalna vrednost jačine električne struje koja je potrebna za pobuđivanje u slučaju kada  $\Delta t \rightarrow \infty$ ), a  $q$  je protekla količina elektrisanja za vreme  $\Delta t$ .

Kod vrlo kratkih impulsa, tj. malih vremenskih intervala  $\Delta t$ , struja  $I_p$  će biti jednaka:

$$I_p \approx \frac{q}{\Delta t} \quad (3.2)$$

jer se reobazna jačina može zanemariti. Iz ovog sledi:

$$I_p \Delta t \approx q \quad (3.3)$$

Praktično se dobija veličina  $q$  koja je konstanta koja karakteriše vrednost praga količine elektriciteta.

Ukoliko se posmatra nerv, evidentno je da se prostiranje impulsa kroz nervno vlakno koje ima mijelinski omotač odvija brže nego kroz vlakno koji taj omotač nema. Ukoliko je nerv mieliniziran, kod njega će se prenos nervnog impulsa odvijati putem preskakanja impulsa sa jednog do drugog stanja. Do otvaranja kalijumovih i natrijumovih kanala, dolazi baš u preklopima gde su mielinizirani delovi dobro izolovani. Mielin je male kapacitivnosti i upravo zbog toga omogućava beliku brzinu provođenja električnih impulsa.

Postoji jedan sličan proces koji se dešava kod metala. Kada se metalni provodnik potopi u koncentrovanu azotnu kiselinsku, na površini metala doći će do formiranja pasivirajućeg sloja kiseonika. Ukoliko se ošteći taj sloj na bilo kom mestu, doći će do naglog rastvaranja metala. Dati proces raspadanja metala će se rasprostreti duž celog provodnika. Taj model je veoma dobro i teorijski objašnjen.<sup>(8)</sup>

Kod aksona odziv na povećanje električnog potencijala javlja se membranska struja. Jačina ova električne struje se može zapisati u obliku:

$$I = C_f \frac{dU}{dt} + I_i \quad (3.4)$$

gde je:  $U$  – razlika potencijala između obe strane aksona,  $C_f$  – električna kapacitivnost struja koja zavisi od promene gustine jona na spoljašnjoj i unutrašnjoj površini membrane,  $I_i$  – jačina jonske struje koja zavisi od kretanja nanelektrisanih čestica kroz membranu.

Struju  $I_i$  se čine od struje jona  $\text{Na}^+$  i  $\text{K}^-$  ( $I_{\text{Na}}$  i  $I_{\text{K}}$ ). Eksperimentalno je utvrđeno da ovih struja zavise od odgovarajućih elektrohemihskih potencionala. Tako se dobija da je:

$$I_{\text{Na}} = g_{\text{Na}}(f - f_{\text{Na}}) \quad (3.5)$$

gde je:  $I_{\text{Na}}$  – struja jona natrijuma,

$g_{\text{Na}}$  – specifična provodnost  $\text{Na}^+$  jona,

$f$  – specifični elektrohemski potencijal unutar ćelije,

$f_{\text{Na}}$  – specifični elektrohemski potencijal za  $\text{Na}^+$  van ćelije.

Ova teorija se zasniva na posebnim merenjima kalijumove i natrijumove struje, pri čemu se koristi metoda fiksacije napona.<sup>(8)</sup>

### 3.1. Superfluidnost neuronskog impulsa

Hamiltonian prethodno opisanog sistema može se napisati u obliku:

$$H = \int E(\rho_o) \partial V + \frac{1}{2} \int \rho_o v^2 \partial V + \frac{1}{2} \int \rho(r, r') \varphi_l(r) \varphi_l(r') \partial V \partial V' \quad (3.6)$$

gde drugi član predstavlja kinetičku energiju jonskog transporta, a treći je povezan sa energijom jonskog vezivanja, dok prvi sabirak:

$$E_0 = \int E(\rho_0) \partial V + \sum \frac{\hbar \omega_k}{2} \quad (3.7)$$

čini energetski gep i njegova procena iznosi:  $E_0 \approx 0,04$  eV.

Ovakav hamiltonian obezbeđuje neophodan uslov superfluidnosti (kao kod He<sup>4</sup>, tj. kod He<sup>3</sup>). To znači da se sve relevantne veličine mogu izraziti za neuronske impulse, u kom slučaju se oni ponašaju kao elektro-neutralne čestice – bozoni, kao i u slučaju kad se neuronski ponašaju kao sparene nanelektrisane čestice.

Kod ovih neuronskih čestica za objašnjavanje transportnih fenomena trebalo bi da se primenjuje se Fermi-statistika i pri tome opisuju uslovi za kretanje Fermi-tečnosti. Međutim, odavde i na osnovu ukazanih činjenica, sledi da je moguće uspostaviti direktnu analogiju električnog provođenja nervnih impulsa kroz nervni sistem sa fenomenom superprovodnog provođenja kroz (organske) superprovodnike.<sup>(8)</sup>

## ZAKLJUČAK

Iz prethodnog rada se vidi da se provođenje nervnog sistema pre svega objašnjava sa stanovišta fiziologije. Na nivou ovog stanovišta govori se o razmeštanju jona sa unutrašnje i spoljašnje strane membrane, kao i difuzionog potencijala koji pri tome nastaje.

Ukoliko se difuzni potencijal proba objasniti sa stanovišta fizike prvo će se upotrebiti pojam difuzije. Kasnije će se tu uvoditi pojmovi kao što su koncentracija, gustina električne struje, potencijalna razlika na membrani, gradijent električnog potencijala i drugi pojmovi pretežno termodinamike.

Na kraju provođenje nervnog sistema se objašnjava preko teorije superprovodljivosti. Došlo se do toga da je provođenje nervnog sistema analogno sa fenomenom superprovodljivosti, tačnije organskim superprovodnicima.

Izoluje se akson i u njega inplantiraju mikroelektrode. Pri tome se istisne aktoplazma iz vlakna i zatim zameni veštačkim rastvorom. U akson se uvedu dve elektrode. Pomoću prve se vrši elektrostimulacija a pomoću druge meri generisani impuls. Pošto nervno vlakno radi po principu „sve ili ništa“ impuls će se generisati samo iznad neke vrednosti, a ta vrednost se naziva prag draži. U ovakovom sistemu je utvrđeno da nervno vlakno praktično ne pruža nikakav otpor. Pošto je otpor zanemarljivo mali on će provoditi nervne impulse analogno superprovodniku.

Moguće je napisati Hamiltonijan prethodno opisanog sistema. Sve relevantne veličine koje se u ovom slučaju pojavljuju moguće je izvesti za neurone koji ponašaju kao nenaelektrisane čestice, kao i u slučaju kada se oni ponašaju kao nenaelektrisane čestice. Kod neurona koji se ponašaju kao nenaelektrisane čestice primenjuje se Fermi-statistika i u tom slučaju opisuju uslovi za kretanje Fermi-tečnosti.

Na osnovu izloženog i pregledom dostupne literature nemoguće je egzaktno potvrditi hipotezu o superfluidnom kretenju nervnih impulsa, odnosno o postojanju organske superprovodljivosti u nervnom sistemu čoveka.

## **LITERATURA**

1. Marija Mihalj i Danica Obradović „Opšta anatomija“, Zmaj, Novi Sad 2000.
2. Internet (<http://www.tutorvista.com/biology/salient-features-of-plasma-membrane#>)
3. Artur C. Guzon M.D. i John E. Hall Ph.D. „Medicinska fiziologija“, Savremena administracija, Beograd 2003.
4. Dejan Popović i Mirjana Popović „Biomedicinska instrumentacija i merenje“, Nauka, Beograd 1997.
5. Chris Oxlade, Corinne Stockley i Jane Wertheim „Uspornev ilustrovani rečnik fizike“, Svjetlost, Sarajevo 1986.
6. Slobodanka Stanković „Fizika ljudskog organizma“, Novi Sad 2005.
7. Dr Bratislav S. Tošić „Statistička fizika“, Prirodno-matematički fakultet u Novom Sadu, Institut za fiziku, Novi Sad 1978.
8. J.P. Šetrajčić, D.Lj. Mirjanić „Transport nervnih impulsa kroz organizam“, Zbornik naučnih, nastavnih i stručnih saopštenja XXXI sastanka Koordinacionog odbora fizičara za medicinsku fiziku, 8–13, Novi Sad 1993.

## Kratka biografija autora



Rođena 27.7.1984. u Kninu, država Hrvatska. Prvo polugodište prvog razreda završila u Splitu (Hrvatska). Nadalje do četvrtog razreda školu pohađala u Tivtu, država Crna Gora, sa izuzetkom drugog polugodišta trećeg razreda koji je pohađala u Polikastru u Grčkoj (odlazak preko Crvenog krsta).

Od 1995 živi u Novom Sadu, gde je od petog do osmog razreda pohađala osnovnu školu „Ivo Lola Ribar“. Završila je gimnaziju „Isidora Sekulić“, prirodno-matematički smer. Zatim je 2003 godine upisala prirodno-matematički fakultet, odsek za fiziku, smer medicinska fizika.

Novi Sad, 26.03.2013.

---

Biljana Spirkoska

**UNIVERZITET U NOVOM SADU**  
**PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET**  
**KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA**

- Redni broj  
RBR
- Identifikacioni broj:  
IBR
- Tip dokumentacije:  
*Monografska dokumentacija*  
TD
- Tip zapisa:  
*Tekstualni štampani materijal*  
TZ
- Vrsta rada:  
*Diplomski rad*  
VR
- Autor:  
*Biljana Spirkoska, br. dos. 278/03*  
AU
- Mentor:  
*Akademik Dr Jovan Šetrajčić,  
redovni profesor, PMF, Novi Sad*  
MN
- Naslov rada:  
*Transport nervnih impulsa kroz neuron*  
NR
- Jezik publikacije:  
*Srpski (latinica)*  
JP
- Jezik izvoda:  
*Srpski*  
JI
- Zemlja publikovanja:  
*Srbija*  
ZP
- Uže geografsko područije:  
*Vojvodina*  
UGP
- Godina:  
2013  
GO
- Izdavač:  
*Autorski reprint*  
IZ
- Mesto i adresa:  
*Prirodno-matematički fakultet,  
Trg Dobiteja Obradovića 4,  
21000 Novi Sad*  
MA
- Fizički opis rada:  
(6,33,8,1,10,3,1)  
FO
- Naučna oblast:  
*Fizika*  
NO
- Naučna disciplina:  
*Fizika ljudskog organizma*  
ND
- Predmetna odrednica / ključne reči:  
*akson, membranski potencijal nerava,  
superfluidnost, superprovodljivost*  
PO
- Čuva se:  
*Biblioteka Instituta za fiziku,  
PMF Novi Sad*
- Izvod:  
*U radu je opisano provođenje nervnog sistema, tačnije transport nervnih impulsa kroz neuron. Ono je opisano sa stanovišta fiziologije i fizike. Oblast fizike koja se do sada bavila ovom temom bila je termodinamika. U ovom radu se provođenje nervnih impulsa pokušava objasniti preko superfluidnosti i superprovodljivosti. Data je paralela između superprovodljivosti i aktivnog transporta neurona.*
- Datum prihvatanja teme od strane Veća:  
01.11.2012.
- DP  
16.04.2013.
- DO
- Članovi komisije:
  - Predsednik:  
*Prof. dr Miroslav Vesović  
red. profesor, PMF, Novi Sad*
  - Članovi:  
*Akademik, prof. dr Jovan Šetrajčić  
red. profesor, PMF, Novi Sad  
Prof. dr Olivera Klisurić  
red. profesor, PMF, Novi Sad*
- KO

**UNIVERSITY OF NOVI SAD**  
**FACULTY OF SCIENCES**  
**KEY WORDS DOCUMENTATION**

- Accension number:  
ANO
- Identification number:  
INO
- Document type:  
*Monograf type*  
DT
- Type of record:  
*Printed text*  
TR
- Contents Code:  
*Diploma work*  
CC
- Author:  
*Biljana Spirkoska*  
AU
- Mentor:  
*Academician, Prof. Dr. Jovan Šetrajić*  
MN
- Title:  
*Transport of nerve impulses through  
the neuron*  
NR
- Language of text:  
*Serbian*  
LT
- Language of abstract:  
*English*  
LA
- Country of publication:  
*Serbia*  
CP
- Locality of publication:  
*Vojvodina*  
LP
- Publication year:  
2013.  
PY
- Publisher:  
*Autor's reprint*  
PU
- Publ. place:  
*Novi Sad,  
Faculty of Sciences,  
Department of Physics,  
Trg Dositeja Obradovića 4*  
PP
- Physical description:  
(6,33,8,1,10,3,1)  
FO
- Scientific field:  
*Physics*  
SF
- Scientific discipline:  
*Physics of human body*  
SD
- Key words:  
*axon, membrane potential of nerve,  
superfluidity, superconductivity*  
KW
- Holding data:  
*Library of  
Faculty of Sciences,  
Department of Physics, Novi Sad*  
HD Note: N
- Abstract:  
*In this work a conduction of nervous system  
is described, namely the transport of nerve  
impulse through neuron. It is described from  
the aspect of physiology and physics. The  
area of physics that dealt with this subject  
until present was thermodynamics. In this  
work the conduction of nervous impulse is  
tried to be explained by superfluidity and  
superconductivity. A parallel is drawn  
between superconductivity and active  
transport of neurons.*
- Accepted by the Scientific Board on:  
01.11.2012.  
ASB
- Defended:  
16.04.2013.  
DE
- Work defend board:
  - DB President:  
*Prof. Dr. Miroslav Veskić*  
*Full Professor, Faculty of Sciences,*  
*University of Novi Sad*
  - Member:  
*Academician, Prof. Dr. Jovan Šetrajić*  
*Full Professor, Faculty of Sciences,*  
*University of Novi Sad*
  - Prof. Dr. Olivera Klisurić*  
*Full Professor, Faculty of Sciences,*  
*University of Novi Sad*