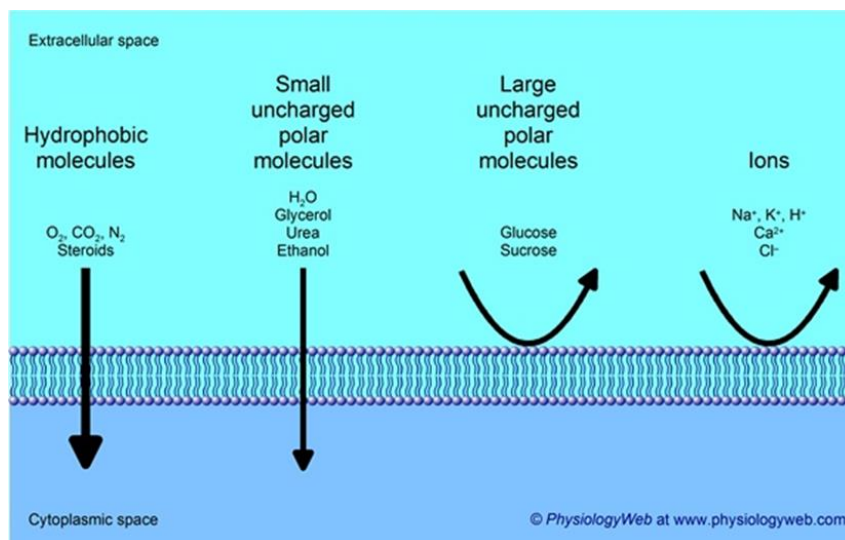


# Σημειώσεις Βιοφυσικής<sup>1</sup>

## Διαπερατότητα διπλοστιβάδας λιπιδίων

Όλα τα ζωντανά κύτταρα θα πρέπει να είναι σε θέση να ανταλλάσσουν υλικά (θρεπτικές ουσίες και παραπροϊόντα) με το εξωτερικό τους περιβάλλον, προκειμένου να παραμείνουν ζωντανά. Επειδή η διπλοστιβάδα φωσφολιπιδίων είναι υπεύθυνη για το σχηματισμό μεμβρανών και, ως εκ τούτου, διαμερισμάτων, είναι σημαντικό να κατανοήσουμε πώς διάφορα μόρια μπορούν να περάσουν μέσα από αυτή τη διπλοστιβάδα λιπιδίων. Με απλά λόγια, οι βιολογικές μεμβράνες είναι ημιπερατές διπλοστιβάδες λιπιδίων. Η διαπερατότητα αναφέρεται στην ευκολία, με την οποία τα μόρια διαπερνούν τις βιολογικές μεμβράνες. Λόγω της χημικής σύστασης και της δομής της φωσφολιπιδικής διπλοστιβάδας (υδρόφοβος πυρήνας), μόνο λιποδιαλυτά μόρια και ορισμένα μικρά μόρια είναι σε θέση να περάσουν ελεύθερα μέσα από αυτήν. Τα ιόντα και τα μεγάλα πολικά μόρια δεν μπορούν να περάσουν μέσα από την λιπιδική διπλοστιβάδα. Πιο συγκεκριμένα, το αν ένα μόριο μπορεί να περάσει μέσα από την μεμβράνη εξαρτάται από το μέγεθός του και την ηλεκτρική φύση του (το φορτίο του). Η μεμβράνη είναι εξαιρετικά διαπερατή από μη πολικά (λιποδιαλυτά) μόρια. Η διαπερατότητα της μεμβράνης σε πολικά (υδατοδιαλυτά) μόρια είναι πολύ χαμηλή, και ιδιαίτερα χαμηλή σε μεγάλα πολικά μόρια. Επίσης είναι πολύ χαμηλή και σε φορτισμένα μοριακά είδη (ιόντα). Επομένως, το πέρασμα των περισσότερων μορίων και ιόντων υποβοηθείται από την παρουσία ειδικών πρωτεϊνών μεταφοράς στη μεμβράνη.



**Σχήμα 1.** Η διαπερατότητα μέσω μιας λιπιδικής διπλοστιβάδας: Μόνο ένας περιορισμένος αριθμός μορίων μπορεί να διέλθει από βιολογικές μεμβράνες χωρίς τη βοήθεια των πρωτεϊνών μεταφοράς.

<sup>1</sup> Οι σημειώσεις αυτές προέρχονται από τη μετάφραση κειμένων που υπάρχουν στο <http://www.physiologyweb.com/>.

Το Σχήμα 1 συνοψίζει τις ιδιότητες διαπερατότητας των καθαρών λιπιδικών διπλοστιβάδων. Λιποδιαλυτά μόρια μπορούν να τις περνούν άμεσα. Μερικά παραδείγματα περιλαμβάνουν τα μόρια των αερίων, όπως το οξυγόνο ( $O_2$ ) και το διοξείδιο του άνθρακα ( $CO_2$ ), τα στεροειδή μόρια, και τις λιποδιαλυτές βιταμίνες (A, D, E, και K). Παραδόξως, μερικά μικρά πολικά μόρια είναι ικανά να διαπερνούν τη λιπιδική διπλοστιβάδα χωρίς τη βοήθεια κάποιας πρωτεΐνης μεταφοράς. Τέτοια μόρια είναι, για παράδειγμα, το νερό ( $H_2O$ ), η γλυκερόλη ( $C_3H_5(OH)_3$ ), η ουρία ( $CH_4N_2O$ ), και η αιθανόλη ( $C_2H_6O$ ).

## Διευκολυνόμενη διάχυση

Διευκολυνόμενη διάχυση (επίσης γνωστή και ως διευκολυνόμενη μεταφορά) είναι μια μορφή παθητικής μεταφοράς κατά μήκος μιας βιολογικής μεμβράνης, στην οποία μια πρωτεΐνη-μεταφορέας διευκολύνει (ή μεσολαβεί ή καταλύει) τη μετακίνηση ενός μορίου ή ιόντος στη φορά της βαθμίδας συγκέντρωσής τους ή της ηλεκτροχημικής βαθμίδας. Οι πρωτεΐνες-μεταφορές που είναι υπεύθυνες για τη λειτουργία αυτή αναφέρονται ως μονομεταφορείς (uniporters), παραδείγματα των οποίων περιλαμβάνουν τους πανταχού παρόντες μεταφορείς γλυκόζης (GLUT), μια ποικιλία των μεταφορέων αμινοξέων, τους μονομεταφορείς ουρίας, και άλλοι. Συνολικά, αυτοί οι μεταφορείς επιτελούν πολλές βασικές κυτταρικές λειτουργίες και λειτουργίες ολόκληρου του οργανισμού. Στη διευκολυνόμενη διάχυση, η μεταφορά γίνεται πάντοτε κάτω από μια βαθμίδα συγκέντρωσης και έχει κατεύθυνση από τη πλευρά της μεμβράνης, όπου η συγκέντρωση είναι υψηλή, προς στην άλλη πλευρά της μεμβράνης, όπου η συγκέντρωση είναι χαμηλότερη. Επομένως, η διευκολυνόμενη μεταφορά μπορεί να θεωρηθεί ως μια μορφή παθητικής μεταφοράς.

## Διαδικασίες μεταφοράς στις μεμβράνες

Το πέρασμα των ιόντων και των πολικών μορίων διαμέσου των βιολογικών μεμβρανών απαιτεί την παρουσία πρωτεϊνών που λειτουργούν ως πρωτεΐνες μεταφοράς. Οι πρωτεΐνες μεταφοράς αναφέρονται ως μεταφορείς ή, λιγότερο συχνά, φορείς, και μπορεί να επιτελούν ενεργητική ή παθητική μεταφορά. Το Σχήμα 2 συνοψίζει τα σημαντικότερα μονοπάτια, με τα οποία τα μόρια και τα ιόντα μπορούν να διαπερνούν τις βιολογικές μεμβράνες.

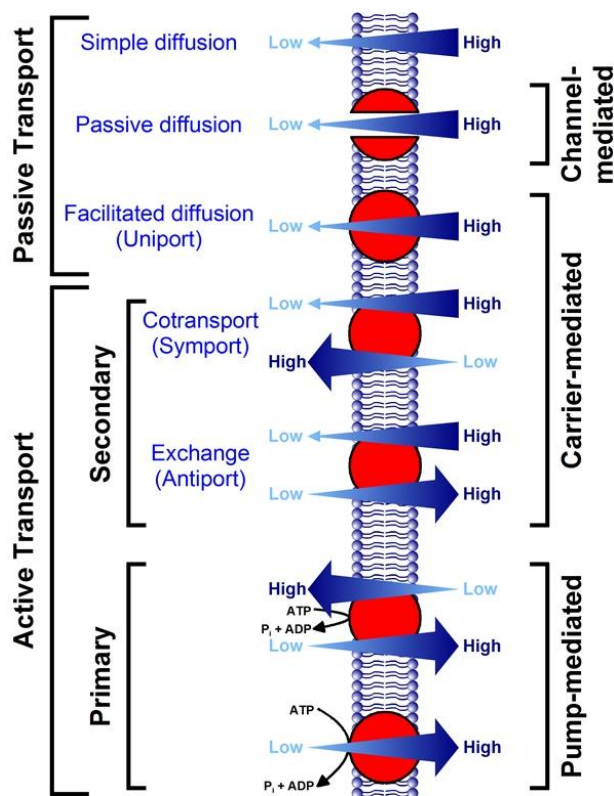
Η παθητική μεταφορά δεν απαιτεί άμεση δαπάνη ενέργειας. Χρησιμοποιεί ήδη υπάρχουσες βαθμίδες συγκέντρωσης. Παθητική μεταφορά μπορεί να γίνει μέσω της λιπιδικής διπλοστιβάδας (απλή διάχυση), μέσα από έναν δίαυλο (παθητική διάχυση), είτε με τη μεσολάβηση ενός μονομεταφορέα (διευκολυνόμενη διάχυση), αλλά η κίνηση είναι πάντα κάτω από μια ηλεκτροχημική βαθμίδα. Η ενεργητική μεταφορά μπορεί να είναι πρωτογενής ή δευτερογενής. Σε αμφότερες τις περιπτώσεις, η άμεση δαπάνη ενέργειας είναι απαραίτητη. Στην πρωτογενή ενεργητική μεταφορά,

τριφωσφορική αδενοσίνη (ATP) υδρολύεται από την ίδια την πρωτεΐνη που εκτελεί τη μεταφορά, προκειμένου να δώσει την ελεύθερη ενέργεια που απαιτείται για τη μεταφορά αντίθετα προς την ηλεκτροχημική βαθμίδα. Οι κύριοι ενεργητικοί μεταφορείς αναφέρονται επίσης και ως αντλίες. Αντίθετα, οι δευτερογενείς ενεργητικοί μεταφορείς χρησιμοποιούν την ενέργεια που αποθηκεύεται στη βαθμίδα συγκέντρωσης ενός ιόντος οδήγησης (τυπικά, αλλά όχι πάντα,  $\text{Na}^+$  ή  $\text{H}^+$ ). Όταν η κίνηση της ιόντος οδήγησης, κάτω από την ηλεκτροχημική βαθμίδα του, συμπίπτει με την κίνηση του οδηγούμενου μορίου ή ιόντος, αντίθετα στη βαθμίδα συγκέντρωσης του τελευταίου, η διαδικασία ονομάζεται συμμεταφορά. Όταν το ιόν οδήγησης και το οδηγούμενο μόριο (ή ιόν) κινούνται σε αντίθετες κατευθύνσεις, η διαδικασία αναφέρεται και ως ανταλλαγή ή αντιμεταφορά.

Τα παραδείγματα πρωτεϊνών-διαύλων περιλαμβάνουν τους διαύλους νερού (υδατοπορίνες), μια ποικιλία από τασσεξαρτώμενους διαύλους ιόντων, μηχανοευαίσθητους διαύλους, κλπ.

Παραδείγματα πρωτογενών ενεργητικών μεταφορέων, δηλαδή, αντλιών, αποτελούν η πανταχού παρούσα αντλία  $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{ATPάσης}$ , καθώς και η  $\text{H}^+/\text{ATPάση}$ ,  $\text{H}^+/\text{K}^+/\text{ATPάση}$ , και η  $\text{Ca}^{2+}/\text{ATPάση}$ .

Παραδείγματα (δευτερογενών ενεργητικών) συμμεταφορέων είναι ο  $\text{Na}^+/\text{συμμεταφορέας γλυκόζης}$ , ο  $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$  συμμεταφορέας και οι μεταφορείς για τα αμινοξέα και τους νευροδιαβιβαστές. Παραδείγματα (δευτερογενών ενεργητικών) αντιμεταφορέων είναι οι αντλίες ανταλλαγής  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  και  $\text{Cl}^-/\text{διττανθρακικών}(\text{HCO}_3^-)$ .



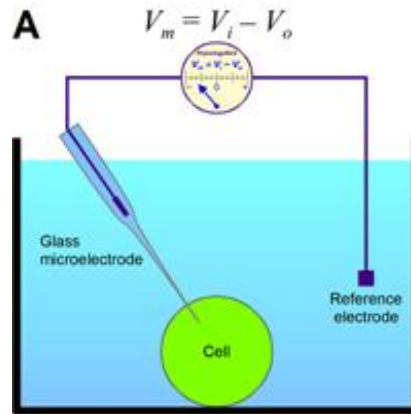
© PhysiologyWeb at [www.physiologyweb.com](http://www.physiologyweb.com)

## Δυναμικό ηρεμίας

### Εισαγωγή

Όλα τα κύτταρα έχουν μια διαφορά δυναμικού κατά μήκος της μεμβράνης τους. Το δυναμικό εσωτερικό του κυττάρου μετριέται σε σχέση με το δυναμικό του διαλύματος που περικλείει το κύτταρο. Αυτή η διαφορά δυναμικού αναφέρεται ως δυναμικό της μεμβράνης ( $V_m$ ). Το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης ( $V_{rest}$ ) αναφέρεται σε μια κατάσταση, στην οποία το κύτταρο είναι σε κατάσταση ηρεμίας και δεν έχουν συμβεί αλλαγές που θα μπορούσαν να αλλάξουν το δυναμικό της μεμβράνης. Στα περισσότερα κύτταρα που μελετήθηκαν, το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης είναι αρνητικό (δηλαδή, στο εσωτερικό του το κύτταρο έχει χαμηλότερο δυναμικό σε σχέση με το εξωτερικό διάλυμα, το οποίο χρησιμεύει ως αναφορά). Στα περισσότερα κύτταρα θηλαστικών, το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης είναι περίπου  $-50$  mV. Η τιμή του δυναμικού ηρεμίας της μεμβράνης ποικίλλει από κύτταρο σε κύτταρο, και κυμαίνεται από περίπου  $-20$  mV ως  $-100$  mV. Για παράδειγμα, σε έναν τυπικό νευρώνα, η τιμή του είναι  $-70$  mV, σε ένα τυπικό κύτταρο σκελετικού μυός η τιμή του είναι  $-90$  mV, και σε ένα τυπικό επιθηλιακό κύτταρο η τιμή του είναι κοντά στα  $-50$  mV.

Σε μη διεγέρσιμα κύτταρα, όπως τα κύτταρα του επιθηλιακού και του λιπώδους ιστού, το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης δε μεταβάλλεται σημαντικά με το χρόνο, δηλαδή είναι κάθε στιγμή  $V_m = V_{rest}$ . Αντίθετα, σε διεγέρσιμα κύτταρα (όπως οι νευρώνες, τα μυϊκά κύτταρα, και μερικά ενδοκρινικά κύτταρα), κατά τη διέγερση του κυττάρου το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να αλλάξει δραματικά για σύντομο χρονικό διάστημα (μερικά χιλιοστά έως εκατοντάδες χιλιοστά του δευτερολέπτου). Όπως θα δούμε παρακάτω, οι αποκλίσεις από το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης σε διεγέρσιμα κύτταρα είναι εξαιρετικά σημαντική για τη φυσιολογική λειτουργία των κυττάρων αυτών. Στους νευρώνες, η ταχεία αλλαγή στο δυναμικό της μεμβράνης δημιουργεί τη νευρική ώση (βλ. παρακάτω), η οποία είναι η βάση της νευρωνικής σηματοδότησης. Στα μυϊκά κύτταρα, οι αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης προκαλούν συστολή. Στα ενδοκρινικά κύτταρα, οι αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης, έχουν ως αποτέλεσμα την έκκριση ορμονών.

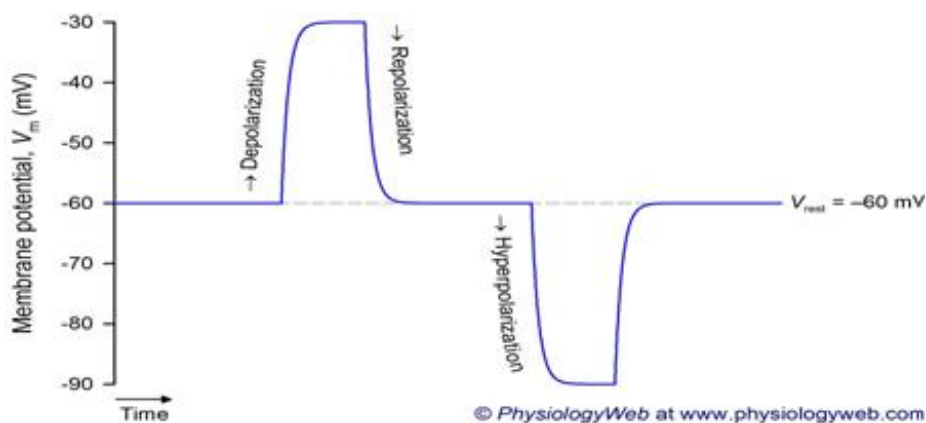


**Σχήμα 3.** Μέτρηση του δυναμικού της μεμβράνης.

Το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να μετρηθεί με τη χρήση γυάλινων μικροηλεκτροδίων και ειδικού βολτόμετρου (Σχήμα 3). Η άκρη του γυάλινου μικροηλεκτροδίου είναι πολύ μικρή (~1 μm σε διάμετρο) και δε καταστρέφει τη κυτταρική μεμβράνη, όταν εισέρχεται στο κύτταρο. Τα γυάλινα μικροηλεκτρόδια στη συνέχεια γεμίζονται με ένα κατάλληλο διάλυμα ηλεκτρολύτη. Επιπλέον, ένα σύρμα Ag/AgCl τοποθετείται εντός του μικροηλεκτροδίου, έτσι ώστε να υπάρχει συνέχεια στην ηλεκτρική αγωγιμότητα μεταξύ του διαλύματος ηλεκτρολύτη και του βολτομέτρου. Ένα ηλεκτρόδιο αναφοράς τοποθετείται επίσης στο φυσιολογικό ρυθμιστικό διάλυμα που περικλείει το κύτταρο συνδέεται ηλεκτρικά με τον άλλο ακροδέκτη του βολτομέτρου. Αυτή η διαμόρφωση μπορεί τώρα να χρησιμοποιηθεί για τη μέτρηση της διαφοράς δυναμικού μεταξύ των διαλυμάτων εκτός και εντός του κυττάρου (δηλαδή, κατά μήκος της κυτταρικής μεμβράνης). Κατά σύμβαση, το δυναμικό στο εξωκυττάριο υγρό θεωρείται ότι είναι η αναφορά ή ότι έχει μηδενική τιμή:

$$V_m = V_i - V_o \quad (1)$$

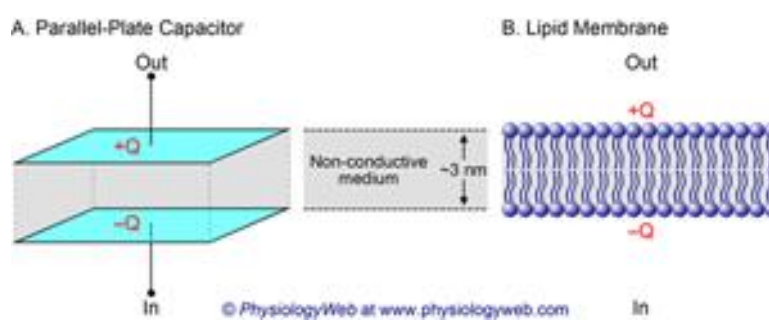
όπου  $V_i$  και  $V_o$  είναι οι τιμές δυναμικού στο εσωτερικό και στο εξωτερικό του κυττάρου, αντίστοιχα.



**Σχήμα 4.** Εκπόλωση, επαναπόλωση και υπερπόλωση.

Χρησιμοποιώντας το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης ως σημείο αναφοράς, μια αλλαγή στο δυναμικό της μεμβράνης στην θετική κατεύθυνση (δηλαδή, πιο θετικό από το δυναμικό ηρεμίας) ονομάζεται εκπόλωση ή αποπόλωση (Σχήμα 4). Μετά από μια εκπόλωση, η επιστροφή στο δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης ονομάζεται επαναπόλωση. Χρησιμοποιώντας και πάλι το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης ως σημείο αναφοράς, μια αλλαγή στο δυναμικό της μεμβράνης προς την αρνητική κατεύθυνση (δηλαδή, πιο αρνητικό από το δυναμικό ηρεμίας) ονομάζεται υπερπόλωση.

Οι βιολογικές μεμβράνες μπορούν να θεωρηθούν ως πυκνωτές, επειδή χωρίζουν δύο αγώγιμα διαμερίσματα με διαλύματα που περιέχουν φορτία με έναν μη αγώγιμο, υδρόφοβο πυρήνα της μεμβράνης πάχους  $\sim 3$  nm) (Σχήμα 5). Αυτός ο διαχωρισμός των ετερόνυμων ηλεκτρικών φορτίων οδηγεί σε ένα ηλεκτρικό πεδίο κατά μήκος της μεμβράνης και προκαλεί το μετρούμενο δυναμικό της μεμβράνης.



**Σχήμα 5.** Το δυναμικό της μεμβράνης είναι παρόμοιο με μια ηλεκτρική τάση μεταξύ των οπλισμών ενός πυκνωτή.

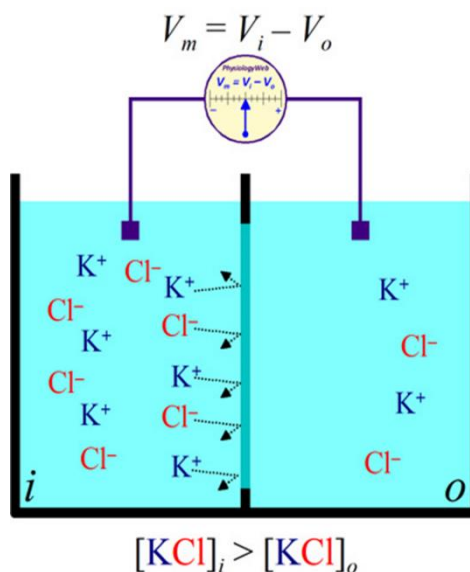
### Σχηματισμός του δυναμικού ηρεμίας

Δύο παράγοντες είναι σημαντικοί για τον σχηματισμό του δυναμικού ηρεμίας της μεμβράνης:

- Ασύμμετρη κατανομή των ιόντων κατά μήκος της κυτταρικής μεμβράνης (δηλαδή, βαθμίδα στην συγκέντρωση ιόντων).
- Επιλεκτικοί διάλυτοι ιόντων στην κυτταρική μεμβράνη. Οι διάλυτοι  $K^+$ ,  $Na^+$  και  $Cl^-$  είναι οι πιο σημαντικοί στα περισσότερα κύτταρα. Ωστόσο, υπάρχουν πολλά κύτταρα, στα οποία άλλοι διάλυτοι είναι επίσης σημαντικοί.

Ας δούμε πώς μπορεί να δημιουργηθεί το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης. Θα ξεκινήσουμε, εξετάζοντας ένα υποθετικό παράδειγμα δύο διαμερισμάτων με διαλύματα που χωρίζονται από μια μεμβράνη (Σχήμα 6). Επειδή θέλουμε να κατανοήσουμε την κατάσταση στα βιολογικά κύτταρα, θα ορίσουμε το ένα διαμέρισμα ως εσωτερικό ή ενδοκυτταρικό διαμέρισμα (*i* στα Σχήματα 6-8) και το άλλο ως το εξωτερικό ή εξωκυτταρικό διαμέρισμα (*o* στα Σχήματα 6-8). Στο ενδοκυτταρικό διαμέρισμα (*i*), τοποθετούμε ένα διάλυμα 150 mM KCl. Στο εξωκυτταρικό διαμέρισμα (*o*), έχουμε 5 mM KCl. Τέλος, χρησιμοποιούμε μια απλή συσκευή για τη μέτρηση της διαφοράς δυναμικού κατά μήκος της μεμβράνης που

χωρίζει τα δύο διαμερίσματα. Θα εστιάσουμε στα ιόντα  $K^+$ . Έχουμε επιλέξει τις παραπάνω συγκεντρώσεις να μοιάζουν με τις φυσιολογικές συγκεντρώσεις  $K^+$  σε ενδοκυτταρικά και εξωκυτταρικά διαλύματα. Επίσης, θα αγνοήσουμε τις οσμωτικές πιέσεις που προκαλούνται από τις διαφορές στη συγκέντρωση των διαλυμένων ουσιών κατά μήκος της μεμβράνης. Κάτι άλλο που πρέπει να τονιστεί είναι ότι στα πραγματικά κύτταρα η πλειοψηφία των ενδοκυττάρων ανιόντων βρίσκονται πάνω σε πρωτεΐνες και, επιπλέον, η συγκέντρωση του εξωκυτταρικού  $Cl^-$  είναι πολύ υψηλότερη (~110 mM).



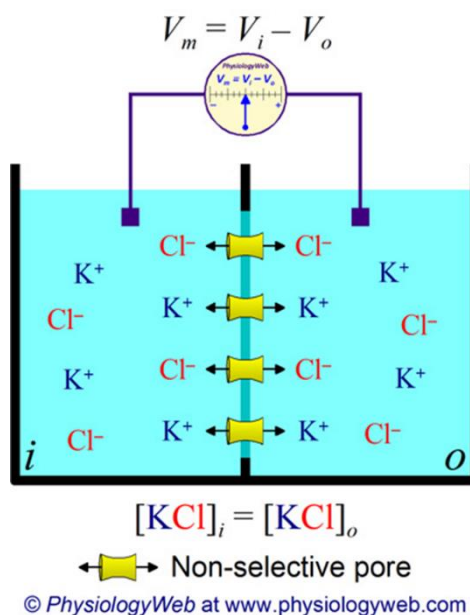
© PhysiologyWeb at [www.physiologyweb.com](http://www.physiologyweb.com)

**Σχήμα 6.** Δυο διαμερίσματα με διαλύματα διαφορετικής συγκέντρωσης διαχωριζόμενα από μια απλή κυτταρική μεμβράνη (λιπιδική διπλοστιβάδα).

Ας εξετάσουμε πρώτα την κατάσταση όπου η μεμβράνη που διαχωρίζει τα δυο διαμερίσματα είναι μια απλή λιπιδική διπλοστιβάδα, δηλαδή, χωρίς πρωτεΐνες σε αυτήν (Σχήμα 6). Σε αυτήν την περίπτωση, η διαφορά τάσης μεταξύ των δύο διαμερισμάτων (δηλαδή, το δυναμικό της μεμβράνης) είναι μηδέν. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι σε κάθε διαμέρισμα, το άθροισμα των θετικών φορτίων ισούται με το άθροισμα των αρνητικών φορτίων. Παρά το γεγονός ότι η συγκέντρωση  $KCl$  είναι υψηλότερη στο ενδοκυτταρικό διαμέρισμα, καμία διάχυση των ιόντων δεν μπορεί να συμβεί λόγω του γεγονότος ότι δεν υπάρχουν ιοντικοί διάυλοι στη μεμβράνη για το  $K^+$  και το  $Cl^-$  (τα ιόντα δεν μπορούν να διέλθουν από την κυτταρική μεμβράνη χωρίς τη βοήθεια των πρωτεϊνών μεταφοράς). Επομένως, δεν μπορεί να υπάρξει διαχωρισμός των ετερόνυμων φορτίων κατά μήκος της μεμβράνης και δεν υπάρχει καμία διαφορά δυναμικού μεταξύ των δύο διαμερισμάτων.

Ας υποθέσουμε τώρα ότι εισάγουμε μεγάλες τρύπες στη λιπιδική διπλοστιβάδα που χωρίζει τα δύο διαμερίσματα (Σχήμα 7). Έστω ότι οι οπές είναι μεγάλες σε διάμετρο και μη επιλεκτικές, επιτρέποντας σε όλες τις διαλυμένες ουσίες να περάσουν. Σε αυτή την περίπτωση, και τα δυο είδη ιόντων ( $K^+$  και  $Cl^-$ ) διαχέονται από το διαμέρισμα  $i$

προς το  $o$ , λόγω των βαθμίδων συγκέντρωσής τους. Προκειμένου να διατηρηθεί η ηλεκτρική ουδετερότητα, ο ίδιος αριθμός ιόντων  $K^+$  και  $Cl^-$  κινούνται μαζί από το  $i$  στο  $o$ . Η κίνηση των ιόντων  $K^+$  και  $Cl^-$  θα συνεχιστεί μέχρι να αποκατασταθεί η χημική ισορροπία, δηλαδή μέχρι που η συγκέντρωση  $KCl$  θα είναι η ίδια και στα δύο διαμερίσματα, και θα είναι ο αλγεβρικός μέσος όρος των αρχικών τιμών (77,5 mM). Και πάλι, η ηλεκτρική ουδετερότητα διατηρείται σε αμφότερα τα διαμερίσματα και δε σχηματίζεται διαφορά δυναμικού κατά μήκος της μεμβράνης.



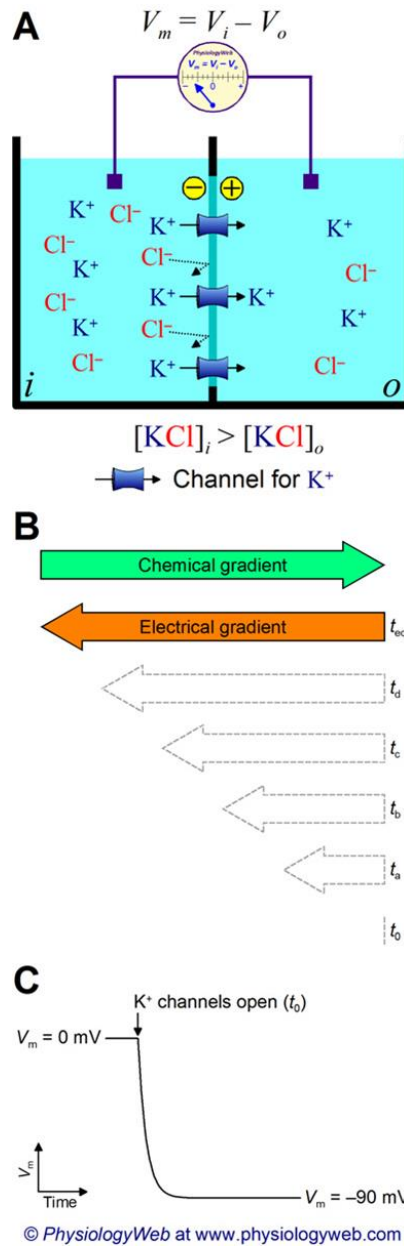
**Σχήμα 7.** Δυο διαμερίσματα με διαλύματα διαφορετικής συγκέντρωσης διαχωριζόμενα από μια κυτταρική μεμβράνη που περιλαμβάνει μη επιλεκτικούς διαύλους ιόντων.

Ας προχωρήσουμε τώρα σε ένα σενάριο που είναι πιο κοντά σε αυτό που παρατηρείται σε πραγματικά κύτταρα (Σχήμα 8). Αν εισάγουμε επιλεκτικούς διαύλους ιόντων  $K^+$  στη μεμβράνη, λόγω της βαθμίδας συγκέντρωσης, ιόντα  $K^+$  θα κινηθούν από το διαμέρισμα  $i$  προς το διαμέρισμα  $o$ . Τα ιόντα  $Cl^-$  δεν μπορούν να ακολουθήσουν, επειδή τα κανάλια είναι επιλεκτικά για το  $K^+$  και δεν τους επιτρέπουν να περάσουν. Ως αποτέλεσμα, η μετακίνηση μόνο των ιόντων  $K^+$  οδηγεί σε έναν διαχωρισμό των ετερόνυμων φορτίων κατά μήκος της μεμβράνης. Κάθε ιόν  $K^+$  που κινείται από το  $i$  στο  $o$  προσθέτει ένα καθαρό θετικό φορτίο στην εξωκυτταρική πλευρά της μεμβράνης και, ταυτόχρονα, αφήνει πίσω ένα καθαρό αρνητικό φορτίο στην ενδοκυτταρική πλευρά της μεμβράνης (Σχήμα 8A). Αυτός ο διαχωρισμός φορτίου οδηγεί στην παραγωγή μιας ηλεκτρικής βαθμίδας (δηλαδή, ηλεκτρικό πεδίο), η οποία αποτελεί τη βάση για τη δημιουργία του δυναμικού της μεμβράνης. Σε αυτό το παράδειγμα, το διαμέρισμα  $i$  είναι αρνητικό σε σχέση με διαμέρισμα  $o$ . Λόγω του μεγέθους της χημικής βαθμίδας (βαθμίδας συγκέντρωσης), η διάχυση των ιόντων  $K^+$  συνεχίζει να οδηγεί σε περίσσεια θετικού φορτίου επί της εξωκυτταρικής πλευράς και αύξηση της βαθμίδας ηλεκτρικού δυναμικού. Τελικά, θα υπάρξει ένα σημείο κατά το οποίο θα σταματήσει η διάχυση των ιόντων  $K^+$  στη φορά της βαθμίδας



συγκέντρωσής τους, όταν η διαφορά δυναμικού ανάμεσα στα δυο διαμερίσματα είναι αρκετά μεγάλη ώστε να σταματήσει την κίνησή τους (Σχήμα 8B). Σε αυτό το σημείο, το  $K^+$  λέγεται ότι είναι σε θερμοδυναμική ισορροπία. Το δυναμικό της μεμβράνης που επιτεύχθηκε κατά τη θερμοδυναμική ισορροπία ονομάζεται δυναμικό ισορροπίας ( $V_{eq}$ ) για το  $K^+$ . Το δυναμικό ισορροπίας είναι το δυναμικό στο οποίο η χημική και οι ηλεκτρικές δυνάμεις που ενεργούν στα ιόντα  $K^+$  εξισώνονται. Στην ισορροπία, δεν υπάρχει καμία καθαρή κίνηση ιόντων  $K^+$  μεταξύ των δύο διαμερισμάτων. Επειδή εξετάζουμε το  $K^+$ , αναφέρεται και ως  $V_K$ .

Στο παραπάνω παράδειγμα θεωρήσαμε μια κατάσταση όπου υπήρχαν μόνο επιλεκτικοί διάυλοι για το  $K^+$  στη μεμβράνη. Μπορούμε να ακολουθήσουμε μια παρόμοια λογική και καθορίσουμε το δυναμικό ισορροπίας για το  $Na^+$  ( $V_{Na}$ ), το  $Cl^-$  ( $V_{Cl}$ ), το  $Ca^{2+}$  ( $V_{Ca}$ ), κλπ. Το σημαντικό που πρέπει να θυμόμαστε είναι ότι το δυναμικό της μεμβράνης θα είναι στο δυναμικό ισορροπίας για οποιοδήποτε δεδομένο ιόν, εάν υπάρχουν επιλεκτικοί διάυλοι στη μεμβράνη μόνο για το συγκεκριμένο ιόν. Βεβαίως, οι διάυλοι πρέπει να είναι ανοικτοί για να επιτρέπουν τη διέλευση του ιόντος. Στα πραγματικά κύτταρα, η κατάσταση είναι πιο περίπλοκη, επειδή υπάρχουν πολλοί διαφορετικοί διάυλοι ιόντων στη μεμβράνη.



**Σχήμα 8.** Δυο διαμερίσματα με διαλύματα KCl διαφορετικής συγκέντρωσης διαχωριζόμενα από μια κυτταρική μεμβράνη που περιλαμβάνει επιλεκτικούς διαύλους ιόντων  $K^+$ .