

CELIČNI POTENCIALI

DAVID FLORJANČIČ

Fakulteta za matematiko in fiziko
Univerza v Ljubljani

Najprej uvedem električni in kemijski potencial, ki se vzpostavita preko membrane vsake živalske celice. Pojasnim, zakaj celična membrana omogoča nastanek omenjenih potencialov. Razložim, kako se lahko s pomočjo kemijskega potenciala opiše razmere na celični membrani v stacionarnem stanju. Vsota kemijskega in električnega potenciala je v tem primeru enaka nič, odkoder slednjega tudi izračunam. Zaključim s primeri nekaj bolezni, povezanih z okvarami celičnih membran.

CELL POTENTIALS

At the beginning I introduce electrical and chemical potentials which occur across the membrane of every animal cell. I explain why the construction of cell membrane enables the existence of these potentials. I explain how a chemical potential helps describe ion transport across cell membrane. I describe cell membrane in stationary conditions. Under these conditions electrical and chemical potential sum to zero and one can find the equation for electrical potential. At the end I mention few diseases connected with structural changes in cell membranes.

1. Uvod

Tako v notranjosti celice kot v njeni okolici je prisotnih več vrst ionov; najpomembnejši so kalijev, natrijev in kloridni ion [1, 2]. Koncentracije teh ionov znotraj in zunaj celice so različne, torej preko celične membrane obstaja gradient koncentracije teh ionov [1]. Zaradi difuzije na ione deluje termodinamska sila, zaradi katere bi se vzpostavil tok ionov preko membrane v smeri od višje koncentracije k nižji, če bi bila membrana propustna. Potencialno razliko zaradi različnih koncentracij na obeh straneh membrane opišemo z razliko v kemijskem potencialu [1]. Zaradi razlike v kemijskem potencialu ioni stalno prehajajo preko membrane skozi t.i. ionske kanale v nasprotni smeri koncentracijskega gradienta. Sočasno pa ionske črpalke, ki so proteini v celični membrani, ione aktivno prenašajo v smeri koncentracijskega gradienta. Najpomembnejša ionska črpalka v živalskih celicah je K-Na-ATP-aza [2]. Ker število pozitivnih in negativnih ionov na obeh straneh membrane ni enako in je torej ena stran membrane bolj pozitivno nabita kot druga, se preko membrane se vzpostavi tudi električni potencial. Ko so razmere na membrani stacionarne, sta si kemijski in električni potencial nasprotno enaka [1]. Električna potencialna energija, ki je shranjena v membrani, se porablja za prenos hranilnih snovi v celico in iz nje. Po drugi strani je električni potencial ključen pri prehodu soli (in posledično molekul vode) v celico. Pomemben pa je tudi za prenos informacij po nevronih, kar predstavljajo hitre in kratkotrajne lokalne spremembe v membranskem potencialu, ki se širijo vzdolž nevronske celice [3]. Membranski potenciali se merijo s pomočjo steklene mikroelektrode in posebnega voltmetra [4]. Steklene mikroelektrode pripravijo tako, da stekleno kapilaro na sredini segreva, dokler ne postane mehka, nato pa jo razvlečejo, da se pretrga. Premer odprtine, ki pri tem nastane, je reda velikosti mikrometra, kar predstavlja dovolj ozko odprtino, da ne poškoduje preveč celice, ko jo prebodejo. Mikroelektrode nato napolnijo z raztopino primerne elektrolita. V mikroelektrodo namestijo srebrno žičko, ki jo nato povežejo z voltmetrom. V voltmeter povežejo še referenčni vodnik, ki je v stiku z zunajcelično tekočino [4]. V nadaljevanju najprej predstavim bistvene značilnosti celičnih membran, predvsem njihovo zgradbo in to, na kakšen način molekule prehajajo preko nje. Potem sledi uvedba kemijskega potenciala: definicija, razlaga njegovega pomena in utemeljitev, da sta kemijska potenciala obeh komponent binarne zmesi enaka. Za tem s pomočjo dokaza, da je sprememba proste entalpije v nekem sistemu enaka največjemu možnemu električnemu delu, ki ga lahko sistem opravi/sprejme, izpeljem Nernstovo enačbo. Enačba podaja

velikost električnega potenciala na celični membrani zaradi ene vrste iona v odvisnosti od koncentracij tega iona na obeh straneh membrane. To vrednost tudi poračunam za primer kloridnih ionov. V nadaljevanju je predstavljen tudi Ohmov model, s katerim lahko ocenimo velikost membranskega potenciala v celici, kjer je membrana prepustna za več vrst ionov. Na koncu je razloženo še, kako proteinska črpalka K-Na-ATP-aza vpliva na velikost električnega potenciala na celični membrani. Navajam tudi bolezni, ki so povezane z okvarami mehanizmov za vzdrževanje ustrezne vrednosti električnega membranskega potenciala preko membrane.

2. Osnove celičnih membran

Celica je navadno mikroskopsko majhna struktura, ki vsebuje jedro in citoplazemski material. Obdana je s polprepustno membrano, pri rastlinah pa tudi s celično steno. Celica je osnovna gradbena enota vseh organizmov [5]. Celična membrana celico ločuje od zunanjega okolja, istočasno pa jo ščiti pred zunanjimi vplivi. Poleg tega membrana pomembno vpliva na to, katere snovi in v kolikšni meri lahko vstopajo oziroma izstopajo iz celice [2]. Celična membrana sestoji iz fosfolipidnih molekul, tj. iz molekul, sestavljenih iz glicerola, fosfatne skupine in dveh maščobnih kislin. V grobem lahko vsako tako molekulo razdelimo na polarno glavo, ki je hidrofilna struktura, in nepolarni rep, ki je hidrofobnega značaja. Fosfolipidne molekule so v vodi netopne. Zaradi značilne zgradbe se povežejo v dvosloj, ker je to energijsko ugodna struktura. Celična membrana je v največji meri sestavljena prav iz takega fosfolipidnega dvosloja, ki obenem predstavlja približno polovico mase celotne celice [2]. V fosfolipidno strukturo celične membrane so vgrajeni tudi proteini, ki imajo različne strukture in naloge, ki jih opravljajo. Prenašalni proteini so tisti, ki skrbijo za pretok raznih molekul preko celične membrane. Zanje je značilno tudi, da so površine delov proteinov, ki se nahajajo znotraj celične membrane, hidrofobnega značaja, deli, ki gledajo ven iz membrane, pa so hidrofilni [2].

Celična membrana je polprepustna. Skozi fosfolipidni dvosloj morejo samo nekatere vrste molekul, za druge je le-ta nepropusten, pri čemer je to pogojeno z (ne)topnostjo posamezne vrste molekul v fosfolipidnem dvosloju [2]. Molekule prehajajo na drugo stran zaradi difuzije. Brez težav pride skozi na primer molekula ogljikovega dioksida ali pa kisikova molekula, podobno velja tudi za večino ostalih hidrofobnih molekul. Počasneje difundirajo na primer molekule vode. Celična membrana je neprepustna za večje molekule (npr. sladkorje) in ione [2]. Vendar morejo ioni prehajati preko celične membrane preko proteinov, ki so vgrajeni v fosfolipidno membrano. Ionske črpalke so primer takih proteinov: po sredini imajo odprtino, skozi katero lahko ion brez ovir potuje [2]. Ionskih črpalk je več vrst, preko ionske črpalke ene vrste potuje ena vrsta iona. Pri tem je tok ionov usmerjen v nasprotni smeri gradienta koncentracije te vrste iona. Druga skupina prenašalnih proteinov so ionske črpalke, ki ione prenašajo v smeri koncentracijskega gradienta. Pri tem se porablja energija iz molekul ATP. K-Na-ATP-aza je primer ionskega kanala, skozi katerega se prenašajo kalijeve in natrijeve ioni – vsak v smeri svojega koncentracijskega gradienta (konkretno, natrijevi ioni ven iz celice, kalijeve pa vanjo) [2].

Z biološkega stališča so omenjene transportne lastnosti membrane pomembne zato, ker omogočajo, da je koncentracija hranilnih snovi v celici večja kot zunaj nje [3]. Nasprotno vlogo pa imajo v zvezi z odpadnimi produkti, ki nastajajo v celici: teh je znotraj celice več in se lahko zato s pomočjo koncentracijskega gradienta lažje izločajo ven iz celice. Koncentracije snovi, ki se nahajajo na obeh straneh membrane, so torej različne in se s časom lahko spreminjajo [3]. Za opis prehajanja ionov preko membrane se uporabita kemijski in električni membranski potencial.

3. Kemijski potencial

Kemijski potencial je povezan s spreminjanjem množine snovi. Kemijski potencial za posamezno (J -to) komponento v zmesi je definiran kot odvod proste entalpije celotne zmesi po količini (v molih)

J -te komponente v zmesi, pri čemer so koncentracije ostalih komponent $n_{K \neq J}$ konstantne:

$$\mu_J = \left(\frac{\partial G}{\partial n_J} \right)_{p, T, n_{K \neq J}} . \quad (1)$$

Če imamo opravka z binarno zmesjo, sestavljeno iz komponent A in B, je prosta entalpija zmesi enaka kar

$$G = n_A \mu_A + n_B \mu_B , \quad (2)$$

če sta kemijska potenciala teh dveh komponent v zmesi μ_A in μ_B konstantni. Prosta entalpija ima v ravnovesju minimum. Radi bi izračunali konstanto kemijskega ravnotežja s pomočjo tega dejstva. Zamislimo si ravnovesje tipa $A \leftrightarrow B$. Recimo, da se infinitezimalno majhen delež snovi A spremeni v snov B. Označimo to količino z $d\xi$. Definirajmo še reakcijsko prosto entalpijo $\Delta_r G$, definirano kot

$$\Delta_r G = \left(\frac{\partial G}{\partial \xi} \right)_{p, T} . \quad (3)$$

Diferencial proste energije lahko zapišemo kot:

$$dG = \mu_A dn_A + \mu_B dn_B = -\mu_A d\xi + \mu_B d\xi = d\xi(\mu_B - \mu_A) \quad (4)$$

oziroma

$$\Delta_r G = \left(\frac{\partial G}{\partial \xi} \right)_{p, T} = \mu_B - \mu_A . \quad (5)$$

V ravnovesju je $(\partial G / \partial \xi)_{p, T}$ enak nič, iz česar sledi ravnovesni pogoj za kemijske potenciala:

$$\mu_B = \mu_A . \quad (6)$$

4. Električni potencial

Med nabitimi delci delujejo elektrostatske sile. Koncentraciji posameznih ionov na zunanji in notranji strani celične membrane v splošnem nista enaki, zaradi česar je ena stran membrane bolj pozitivno nabita kot druga (konkretno: zunanja stran membrane je bolj pozitivna od zunanje). Celična membrana ima torej podobno vlogo kot ploščati kondenzator v električnem vezju. Ker se na njej loči naboj, je preko nje vzpostavljen električni membranski potencial.

Pri konstantni temperaturi in tlaku je največje možno električno delo, ki ga lahko sistem odda, enako spremembi proste entalpije,

$$dG = dA . \quad (7)$$

Diferencial proste entalpije lahko namreč razpišemo kot

$$dG = dH - TdS - SdT = dQ + dw + d(pV) - TdS - SdT . \quad (8)$$

Q je tukaj toplota, w pa je celotno opravljeno delo, ki ga lahko razdelimo na dva prispevka, $-pdV + w_d$, kjer je $-pdV$ prispevek zaradi spreminjanja prostornine, w_d pa vsota vseh ostalih del, npr. električnega, ki ga sistem sprejme oz. odda. Če je proces izotermen in reverzibilen, pišemo $w_d \mapsto w_{\text{rev}}$ in zgorjjo zvezo zapišemo kot

$$dG = TdS - pdV + dw_{\text{rev}} + d(pV) - TdS = dw_{\text{rev}} + d(pV) \quad (9)$$

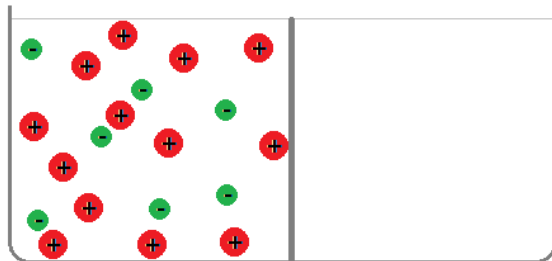
$$dG = (-pdV + dw_{\text{rev}}) + pdV + Vdp = dw_{\text{rev}} + Vdp . \quad (10)$$

Če je sprememba izobarna, dobimo iskani rezultat:

$$dG = dw_{\text{rev}} = dw_{\text{max}} . \quad (11)$$

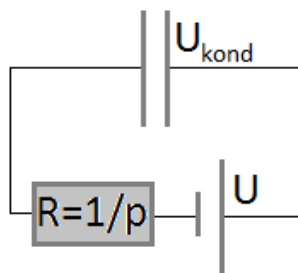
Če je proces reverzibilen, je opravljeno delo tudi največje možno.

Zanimamo se za razmere na celični membrani. Za model vzamemo posodo, ki jo na dva dela ločuje membrana. V levem delu posode je na začetku vodna raztopina KCl, v desnem delu pa le voda (sl. 1). Membrana je prepustna samo za kloridne ione. Kloridni ioni začnejo zaradi difuzije prehajati preko membrane. Zanima nas, kakšno bo stacionarno stanje po dovolj dolgem času. Dogajanje na



Slika 1. Posoda, ki jo ločuje polprepustna membrana. Membrana prepušča samo kloridne ione. Na začetku je raztopina KCl samo v levem delu posode [1].

membrani najlažje predstavimo s spodnjim električnim tokokrogom (sl. 2). U je gonilna napetost, ki je posledica različnih koncentracij kloridnega iona na obeh straneh membrane in je povezana z razliko kemijskega potenciala na obeh straneh membrane. $Z R$ je označena efektivna upornost membrane za kloridni ion. U_{kond} je električna napetost, ki se vzpostavi preko celične membrane. Predpostavili



Slika 2. Prehajanje ionov preko membrane lahko prikažemo z elektronskim vezjem, v katerem so zaporedno zvezani naslednji elementi: kondenzator, ki v tem modelu predstavlja celično membrano, preko katere se vzpostavi električna napetost U_{kond} ; izvir napetosti, na katerem je napetost U in predstavlja potencial zaradi različnih koncentracij iona na obeh straneh membrane; upor z upornostjo R (oz. prevodnostjo p), ki predstavlja efektivno upornost za ione, ki potujejo preko membrane [1].

bomo, da je proces prehajanja kloridnih ionov preko membrane reverzibilen. V tem primeru je delo, ki se opravi pri takem procesu, enako spremembi proste entalpije, $w = \Delta G$. Izračunati želimo spremembo proste entalpije dG , ko se količine reaktantov in produktov infinitezimalno spremenijo za $d\xi$. Iz enačbe (1) sledi zveza

$$dG = \Delta_r G d\xi. \quad (12)$$

Opravljeno delo pri reverzibilni spremembi je torej enako

$$dw = \Delta_r G d\xi. \quad (13)$$

Naboj, ki se pri tem pretoči, je enak $\nu e N_A d\xi$, kjer je ν naboj iona (v primeru kloridnega iona je $\nu = -1$), e osnovni naboj, N_A pa Avogadrovo število. Opravljeno delo pri tem je enako produktu pretočenega naboja in potencialne razlike $\varepsilon = U - U_{\text{kond}}$, ki jo ta naboj opravi,

$$dw = -\nu F \varepsilon d\xi, \quad (14)$$

kjer je F Faradayeva konstanta. Ko to enačimo z zvezo za dG , dobimo

$$-\nu F \varepsilon = \Delta_r G . \quad (15)$$

Iz te zveze lahko ob poznavanju reakcijske proste entalpije izračunamo električni potencial. Ponovno uporabimo enačbo (1) in dobimo, da za električni potencial velja

$$-\nu F \varepsilon = \left(\frac{\partial G}{\partial \xi} \right)_{p,T} = \mu_B - \mu_A . \quad (16)$$

Električni potencial je sorazmeren odvodu $G(\xi)$ in enak nič v minimumu G , ko sta kemijska potenciala μ_A in μ_B enaka. Sedaj uporabimo zvezo, ki jo brez dokaza povzemamo iz [7]

$$\Delta_r G = \Delta_r G_0 + RT \ln Q , \quad (17)$$

kjer je Q je reakcijski koeficient. Standardna reakcijska prosta entalpija $\Delta_r G_0$ pa je definirana kot razlika standardnih molarnih prostih entalpij za reaktante in produkte

$$\Delta_r G_0 = \frac{G_{0,\text{prod}}}{n} - \frac{G_{0,\text{reakt}}}{n} = \mu_{0,\text{prod}} - \mu_{0,\text{reakt}} . \quad (18)$$

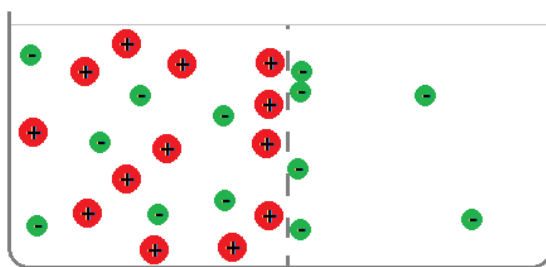
S pomočjo te zveze lahko zvezo za električne potenciale zapišemo v obliki

$$\varepsilon = -\frac{\Delta_r G_0}{\nu F} - \frac{RT}{\mu F} \ln Q = E_0 - \frac{RT}{\mu F} \ln Q . \quad (19)$$

Dobili smo Nernstovo enačbo, ki podaja ε v odvisnosti od kompozicije zmesi. Ko se vzpostavi ravnovesje (takrat je moč, ki se troši v vezju, enaka nič, tok elektronov pa je zanemarljivo majhen), velja $\varepsilon = 0$. S tem se zgornja zveza preoblikuje v

$$\ln Q = \frac{\nu F E_0}{RT} . \quad (20)$$

Za ravnovesni električni potencial kloridnih ionov v ravnovesnem stanju (sl. 4) tako dobimo



Slika 3. Posoda z vodno raztopino KCl v stacionarnem stanju.

$$E_0^{\text{Cl}^-} = \frac{RT}{\nu F} \ln \frac{n_2^{\text{Cl}^-}}{n_1^{\text{Cl}^-}} , \quad (21)$$

kjer v logaritmu nastopa razmerje koncentracij kloridnih ionov na obeh straneh membrane. Tipična vrednost za $E_0^{\text{Cl}^-}$ v živalskih celicah znaša okoli -90 mV.

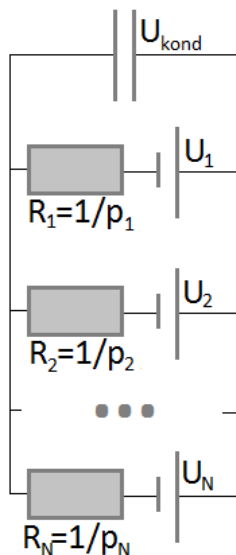
V okolici celične membrane se nahaja več vrst ionov. To so v glavnem K^+ , Cl^- , Na^+ in Ca^{2+} ioni. Njihove koncentracije se od celice do celice spreminjajo. Vrednosti so ponavadi približno take, kot jih prikazuje spodnja tabela. Tabela prikazuje tudi pripadajoče mirovne električne potenciale za te ione. Zanima nas, kaj bi dobili, če bi merili razliko v električnem potencialu na obeh straneh membrane v stacionarnem stanju. Eden izmed modelov, s katerim lahko izračunamo to razliko, je Ohmov model.

Ion	Koncentracija znotraj celice [mM]	Koncentracija zunaj celice [mM]	Pripadajoči mirovni potencial za posamezni ion [mV]
Na ⁺	12	145	+67
K ⁺	155	4	-98
Cl ⁻	4	123	-90
Ca ²⁺	0,001	1,5	+129

Tabela 1. Koncentracije posameznih ionov znotraj in zunaj celice ter pripadajoči mirovni potenciali za te ione. Vir: [8].

4.1 Ohmov model membranskega potenciala

Spet si pomagamo z električnim vezjem. Slika 4 prikazuje vezje, ki ustreza prehajanju več vrst ionov preko membrane. Za vsako vrsto iona, ki prehaja celično membrano, večemo vzporedno s kondenzatorjem upor in izvir napetosti. Upornost upora predstavlja efektivni upornost ionskih kanalov za posamezni ion. Napetost izvira pa je taka, kot jo za posamezni ion za stacionarno stanje izračunamo po Nernstovi enačbi (gl. tabelo 1). Tako kot prej se tudi sedaj zanimamo za stacionarno



Slika 4. Vezje, s pomočjo katerega po Ohmovem modelu izračunamo mirovni potencial na membrani zaradi prispevkov vseh vrst ionov, ki potujejo skozi membrano, če je število vrst ionov enako N [7].

stanje, zato dodamo pogoj, da je vsota tokov v vezju enaka nič,

$$\sum_{i=1}^N I_i = 0. \quad (22)$$

Indeks pri toku se nanaša na vrsto iona. Poleg tega mora biti zadoščeno sistemu enačb

$$U_i + \frac{I_i}{p_i} = U_{\text{kond}}, \quad i = 1, 2, \quad (23)$$

kjer je $p_i = 1/R_i$. Iz obeh enačb izračunamo

$$U_{\text{kond}} = \frac{\sum_{i=1}^N p_i U_i}{\sum_{i=1}^N p_i}. \quad (24)$$

Ohmov model je precej univerzalen, vendar ne najbolj natančen. Primer slabosti je recimo, da model predpostavlja, da vsak ion teče po svoji vzporedni vezavi, čeprav bi se v takem električnem vezju ioni prej ali slej premešali. Z drugimi besedami, vezje dopušča možnost, da se tudi kalijev ion pretaka pa natrijevi vezavi. Za take primere je potem gonilna napetost in vrednost upora slabo definirana, ker le-ta velja le za posamezen ion, skozi njo pa se pretaka več vrst ionov.

Stanje, kot ga opisuje Ohmov model, je kvazistatično: neto tokovi za posamezni ion, ki bi tekli po vezju, niso zanemarljivi. To pomeni, da bi po dovolj dolgem času prišlo do sprememb koncentracije tega iona na obeh straneh membrane, kar pa seveda ne bi več ustrezalo ravnovesnemu stanju (koncentracije ionov v ravnovesju so konstantne). V realnosti se to ne zgodi, saj so v celični membrani tudi ionske črpalke, ki črpajo posamezne vrste ionov v smeri koncentracijskega gradienta. Zelo pomembna proteina te vrste sta na primer Na-K-ATPaza in Ca-ATPaza, ki sta namenjeni transportu natrijevih in kalijevih oziroma kalcijevih ionov.

4.2 Vpliv Na-K-ATPaze na ravnovesno napetost

Poračunali bomo ravnovesno napetost na celični membrani, pri čemer bomo upoštevali še prispevek ionske črpalke Na-K-ATPaze, ki je najpomembnejša ionska črpalka v celični membrani. Predpostavljali bomo, da imam opravka samo z Na^+ in K^+ ioni. Koncentracija kalijevih ionov znotraj celice naj bo 155 mM, zunaj nje pa 4 mM. Koncentracija natrijevih ionov znotraj celice naj bo 12 mM, zunaj nje pa 145 mM (uporabili smo podatke iz tabele 1). Potrebovali bomo še podatek, da je membrana okoli 15-krat bolj prepustna za kalijeve kot za natrijeve ione.

Če prispevka Na-K-ATPaze ne bi upoštevali, bi po Ohmskem modelu izračunali mirovno napetost:

$$U_{\text{membr}} = \frac{15x(-98 \text{ mV}) + x(67 \text{ mV})}{16x} = -87,8 \text{ mV} . \quad (25)$$

Pri tem torej nismo upoštevali tokov, ki jih prispeva ionska črpalka Na-K-ATPaza.

Razen tega, da mora biti vsota vseh tokov skozi membrano enaka nič, mora biti tudi vsota tokov za posamezni ion enaka nič, saj bo le v tem primeru stanje ravnovesno na dolgi rok. Za oba iona mora biti vsota ohmskega prispevka in prispevka črpalke enaka nič:

$$I_{\text{K}}^{\text{ATPaza}} + I_{\text{K}}^{\text{Ohm}} = 0 , \quad (26)$$

$$I_{\text{Na}}^{\text{ATPaza}} + I_{\text{Na}}^{\text{Ohm}} = 0 . \quad (27)$$

Za Na-K-ATPazo je značilno, da v vsakem ciklu prečrpa 3 natrijeve ione iz celice in 2 kalijeva iona v celico

$$I_{\text{Na}}^{\text{ATPaza}} = -\frac{2}{3} I_{\text{K}}^{\text{ATPaza}} . \quad (28)$$

Enačbo (28) združimo s pogojem (26) in (27) pa dobimo

$$U_{\text{membr}} = \frac{3p_{\text{K}}N_{\text{K}} + 2p_{\text{Na}}N_{\text{Na}}}{3p_{\text{K}} + 2p_{\text{Na}}} = \frac{3 \cdot 15x \cdot (-98 \text{ mV}) + 2x \cdot (67 \text{ mV})}{3 \cdot 15x + 2x} = -91,0 \text{ mV} . \quad (29)$$

V primerjavi z rezultatom, ki ni direktno upošteval delovanja Na-K-ATPaze, daje ta izračun bolj negativno vrednost napetosti. To je smiselno, saj ta črpalka ustvarja neto tok pozitivnih ionov ven iz celice.

Električni potencial na membrani je negativen (na notranji strani celične membrane je več negativnega naboja), kar je posledica kombinacije tega, da je koncentracija kalijevih ionov večja v notranjosti celice kot v njeni zunanosti, in velike prevodnosti celične membrane za kalijeve ione [3]. Sprememba v katerem od teh dveh parametrov ima lahko pomembne posledice za celico. Koncentracija kalijevih ionov zunaj celice je absolutno gledano zelo majhna (okoli 4 mM) [3]. Že zelo majhna sprememba koncentracije tega iona v zunanosti celice lahko bistveno spremeni električni potencial

na celični membrani. Taka sprememba se na primer lahko zgodi pri raznih poškodbah, ko se v kri sprosti velika količina kalijevih ionov, ki se nahajajo v citoplazmi poškodovanega tkiva [3]. Po drugi strani lahko okvara proteinov Na-K-ATP-aze pri ishemiji povzroči lokalno povečanje koncentracije kalijevega iona v zunanosti celice. To ima za posledico spremenjen koncentracijski gradient tega iona, po drugi strani pa zaradi tega začne v zunanosti celic primanjkovati vode (npr. v srcu ali v možganih) [3]. Mutacije na prenašalnih proteinih (ionski kanali) lahko povzročijo spremembe v prepustnostih za posamezne ione, kar spremeni vrednost mirovnega električnega potenciala na celični membrani. Številne bolezni so povezane prav s temi okvarami. Primeri takih bolezni so med drugimi tudi epilepsija ali Parkinsonova bolezen [3].

5. Zaključek

Predstavil sem kemijski in električni potencial, ki se vzpostavita preko membrane vsake živalske celice. Razložil sem, kako k temu potencialoma prispeva zgradba celične membrane, predvsem proteini, ki služijo kot ionski kanali, in protein Na-K-ATPaza, ki služi kot ionska črpalka. Predstavil sem, kako po Ohmovem modelu izračunamo vrednost električnega potenciala na membrani. Na koncu sem razložil vpliv Na-K-ATPaze na vrednost električnega potenciala v stacionarnem stanju.

LITERATURA

- [1] A. Stožer, *Nernstov potencial in ohmski model membranskega potenciala*, Med. Razgl. **53(2)** (2014), 193–202.
- [2] <http://www.nature.com/scitable/topicpage/cell-membranes-14052567>.
- [3] S. H. Wright, *Generating of resting membrane potential*, Adv. Pysiol Educ **28** (2014), 139–142.
- [4] http://www.physiologyweb.com/lecture_notes/resting_membrane_potential.
- [5] <http://dictionary.reference.com/browse/cell>.
- [6] http://www.phasediagram.dk/chemical_potentials.htm.
- [7] P. Atkins, J. de Paula, *Physical chemistry*, Oxford University Press, 2006.
- [8] http://www.whatislife.com/reader2/membrane_bioelectricity.htm.
- [9] I. Kuščer, S. Žumer, *Toplota*, DMFA-založništvo, 1987.
- [10] J. Strnad, *Fizika, drugi del (Elektrika in optika)*, DMFA-založništvo, 2005.
- [11] B. Hille, *Ion Channels of Excitable Membranes*, Sinauer Associates, inc., 2001.
- [12] M. Skelin Klemen, *Akcijški potencial*, Med Razgl. **53(2)** (2014), 203–17.
- [13] E. Tekle, R. D. Astumian, P. B. Chock, *Electro-permeabilization of cell membranes: Effect of the resting membrane potential*, Biochemical and Biophysical Research Communications. **172(1)** (1990), 282–287.