

Cap. II: Origini del potenziale elettrico di membrana

Potenziale elettrico di membrana

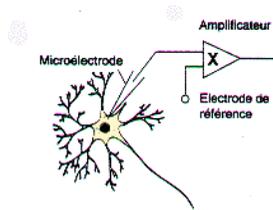
◆ Il potenziale di membrana: l'equilibrio ionico

Potenziale di diffusione; Potenziale di equilibrio: l'equazione di Nernst; Il principio della neutralità elettrica; La membrana cellulare come un condensatore elettrico; Il ruolo dell'equilibrio osmotico; L'equilibrio di Donnan; Il modello di cellula rassomigliante alla cellula animale; La pompa sodio

◆ Potenziale di membrana: stato stazionario ionico

Canali ionici della membrana plasmatica; Potenziale di membrana e permeabilità ionica; L'equazione di Goldman; Stato stazionario ionico; La pompa cloro; Corrente elettrica e moto degli elettroni attraverso la membrana; Confronto tra permeabilità e conduttanza di membrana; Comportamento di un singolo canale ionico

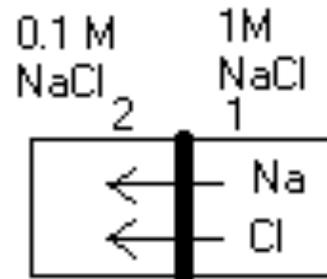
Origini del potenziale elettrico di membrana



Lo scambio di particelle tra l'interno e l'esterno della cellula prevede il passaggio di ioni, ovvero di specie cariche elettricamente. Il fatto che siano cariche ha delle importanti conseguenze sull'equilibrio determinato dallo scambio. Vediamo nel seguito una serie di esempi che si riferiscono a situazioni via via sempre più simili a quelli delle vere cellule animali.

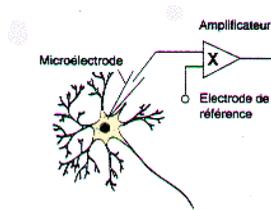
Cio' a cui vogliamo arrivare è la descrizione giustificata dei meccanismi di generazione del potenziale attraverso la membrana di una cellula vera. Il potenziale si genera in risposta al movimento degli ioni causato dal gradiente di concentrazione.

Vediamo un primo semplice esempio:

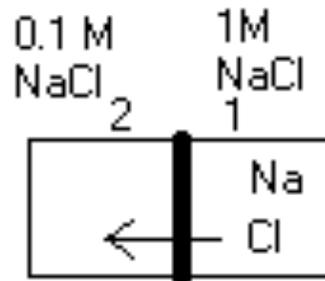


La barriera è porosa ma rigida, ovvero non consente variazioni di volume dei due compartimenti, quindi non si pone il problema dell'equilibrio osmotico (ovvero dell'uguaglianza della concentrazione dell'acqua), ma Na^+ e Cl^- si muovono per uguagliare le concentrazioni da entrambi i lati.

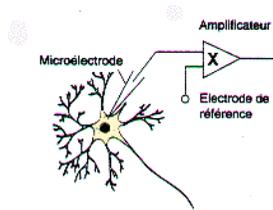
Origini del potenziale elettrico di membrana



In soluzione acquosa i due ioni non si muovono alla stessa velocità: infatti, essendo carichi, tendono a orientare intorno a se i dipoli dell'acqua, diventando perciò ioni idratati, ovvero circondati da un guscio di molecole d'acqua che ne limitano la mobilità. Precisamente, il Cloro ha una mobilità più alta del sodio e perciò si sposta da destra a sinistra più velocemente. Perciò il compartimento di sinistra riceve più ioni negativi che positivi e per questo motivo tra i due compartimenti si genera una differenza di potenziale diretta in modo da attirare le cariche positive e respingere quelle negative. Perciò a seguito dell'insorgenza del potenziale di diffusione, gli ioni cloro vengono rallentati mentre gli ioni sodio sono accelerati. Il potenziale di diffusione aumenta fino a che l'effetto elettrico sugli ioni bilancia esattamente la maggiore mobilità del cloro e le specie ioniche attraversano la barriera con la stessa velocità. La situazione descritta è comunque transitoria in quanto ogni effetto cessa quando le concentrazioni di NaCl sono identiche dai due lati. Se però consideriamo una barriera che lascia passare solo il Cloro e non il Sodio (e questa è una situazione un po' più simile a quella reale), le cose cambiano.



Origini del potenziale elettrico di membrana

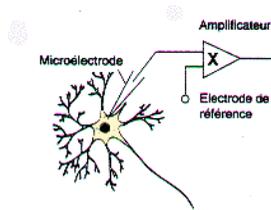


Poiché solo gli ioni negativi sono liberi di muoversi, nel compartimento sinistro si accumuleranno delle cariche negative per effetto del gradiente di concentrazione, ma al tempo stesso sorgerà una differenza di potenziale tra i due lati che rallenterà il moto degli ioni Cloro. La situazione di equilibrio, in questo caso, è rappresentata dal termine del movimento netto degli ioni Cloro attraverso la barriera ovvero quando la diffusione dovuta al gradiente equilibra esattamente l'accelerazione dovuta al campo elettrico. Ciò avviene in corrispondenza di un ben definito valore della differenza di potenziale detto potenziale di equilibrio, definito imponendo che sia zero la densità di corrente netta attraverso la membrana e ricavando il corrispondente valore di tensione attraverso la cosiddetta **equazione di Nernst**:

$$J = -D \left(\frac{d[Cl^-]}{dx} + \frac{zF}{RT} [Cl^-] \frac{dV}{dx} \right) = 0$$
$$\Rightarrow \Delta V = V_2 - V_1 = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{[Cl^-]_1}{[Cl^-]_2} = \frac{58mV}{Z} \log \frac{[Cl^-]_1}{[Cl^-]_2} = E_{Cl}$$

E_{Cl} è la differenza di potenziale tra i lati 1 e 2 all'equilibrio, R è la costante dei gas, T la temperatura assoluta, Z la valenza dello ione (in questo caso -1), F la costante di Faraday.

L'equazione di Nernst si applica ad uno ione alla volta e soltanto a condizione che siano permeabili alla membrana.



Trasporto attraverso le membrane

Il moto attraverso una barriera che separa due soluzioni e' di grande rilevanza per quanto riguarda lo studio di molti problemi collegati alla biofisica delle cellule.

Vediamo come si arriva ad una legge generale.

Consideriamo il moto unidimensionale di un soluto in una direzione x . La densita' di corrente ad esso associata e' data da:

$$\mathbf{J}_i(\mathbf{x}) = -\tilde{\mathbf{D}}_i z_i q \frac{dC_i}{d\mathbf{x}} + \tilde{\mu}_i z_i q C_i(\mathbf{x}) \mathbf{E}(\mathbf{x})$$

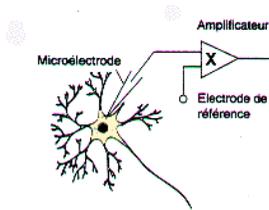
Tutte le grandezze con \sim sono riferite alla concentrazione espressa in molecole/cm³

Se trasformiamo le concentrazioni in concentrazioni molarari (mol/l), si ottiene:

$$\mathbf{J}_{m,i}(\mathbf{x}) = -\mathbf{D}_i z_i \mathfrak{S} \frac{dC_i}{d\mathbf{x}} + \mu_i z_i \mathfrak{S} C_i(\mathbf{x}) \mathbf{E}(\mathbf{x})$$

Dividendo per $\mathfrak{S} z_i$ si ottiene il flusso in moli/sec che passano in un'area unitaria in 1 sec.

$$\mathbf{F}_{ci}(\mathbf{x}) = -\mathbf{D}_i \frac{dC_i}{d\mathbf{x}} + \mu_i C_i(\mathbf{x}) \mathbf{E}(\mathbf{x})$$



Trasporto attraverso le membrane

Si può definire una mobilità generalizzata u_i , come:

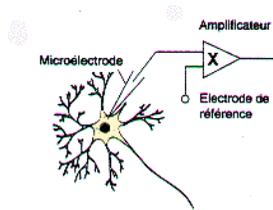
$$u_i = \frac{\mu_i}{z_i \mathfrak{F}}$$

Da cui, applicando la relazione di Einstein tra diffusività e mobilità:

$$\begin{aligned} F_{c_i}(\mathbf{x}) &= -D_i \frac{dC_i}{d\mathbf{x}} + u_i z_i C_i \mathfrak{F} E(\mathbf{x}) = -u_i RT \frac{dC_i}{d\mathbf{x}} + u_i z_i C_i \mathfrak{F} E(\mathbf{x}) = \\ &= -u_i C_i \frac{d}{d\mathbf{x}} [RT \ln C_i + z_i \mathfrak{F} \phi(\mathbf{x})] \end{aligned}$$

Questa è l'equazione di Nernst-Planck che descrive il flusso di uno ione attraverso una membrana in termini di diffusione e di drift (analoga all'espressione per elettroni e lacune). L'equazione di Nernst-Planck è il punto di partenza per tutti i calcoli riguardanti il movimento di ioni attraverso una membrana, di qualunque tipo esse siano. Al variare delle condizioni al contorno, si ottengono le soluzioni di interesse rispetto ai vari casi trattati.

Origini del potenziale elettrico di membrana



E' importante osservare che nell'equazione di Nernst entrano i valori iniziali delle concentrazioni di Cloro, anche se allorchè insorge la differenza di potenziale la concentrazione degli ioni Cloro dai due lati è sicuramente variata. Questo fatto ci fa intuire che la variazione della concentrazione di Cloro nei due compartimenti è praticamente trascurabile, ovvero che basta il passaggio di pochissime cariche (quindi una modificazione insignificante del gradiente) per generare i valori di potenziale tipici delle cellule.

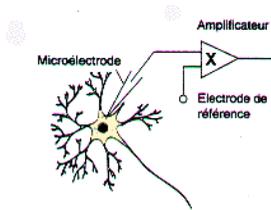
Da questa considerazione si deduce il principio della quasi-neutralità elettrica: in condizioni biologiche, la concentrazione complessiva degli ioni positivi e negativi, in ciascun compartimento, è identica (quasi!).

La membrana plasmatica è fatta di un doppio strato di lipidi, che sono elettricamente isolanti. Tale barriera separa due mezzi conduttivi, l'ICL e l'ECL. Perciò è possibile pensare a questa struttura come ad un condensatore a piatti paralleli per il quale può essere definita una capacità per unità di area pari a:

$$C = \frac{\epsilon}{d} \approx 1 \mu F / cm^2$$

Poiché $Q = CV$, dalla precedente formula si deduce che per generare una differenza di potenziale di 100 mV (dell'ordine di grandezza di quelle delle cellule) basta che $Q = 10^{-7} C/cm^2$ ovvero 6250 ioni/cm², un numero davvero basso.

Origini del potenziale elettrico di membrana



D'altro canto, abbiamo anche visto che la membrana è attraversabile da alcune specie di ioni per mezzo delle proteine di membrana che costituiscono dei veri e propri canali. Pertanto è possibile definire per la membrana anche una conduttanza equivalente per unità di area. Poiché la permeabilità è diversa per le diverse specie ioniche, non è possibile dare un unico numero per definire questa grandezza.

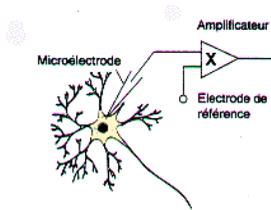
Passiamo ora a descrivere un caso un po' più simile a quello di una cellula reale. Poiché le pareti cellulari sono elastiche, occorre tenere conto, rispetto al caso precedente, anche dell'equilibrio osmotico. Nella cellula aggiungiamo anche una concentrazione di specie P prive di carica.

interno	esterno	→	interno	esterno
50 mM Na ⁺	? mM Na ⁺		50 mM Na ⁺	100 mM Na ⁺
? mM Cl ⁻	? mM Cl ⁻		50 mM Cl ⁻	100 mM Cl ⁻
100 mM P	E _{Cl} = ?		100 mM P	E _{Cl} = -17.5 mV

Ricordando che Na⁺ non può attraversare la membrana, le concentrazioni ioniche si ricavano imponendo contemporaneamente che ci sia neutralità di carica in ciascun compartimento e che ci sia uguale osmolarità dentro e fuori.

Perciò: la concentrazione di Cl⁻ all'interno è pari a quella di Na⁺, l'osmolarità interna è 200 mM, perciò anche quella esterna lo è e la concentrazione di Na⁺ deve pareggiare quella di Cl⁻, perciò entrambe devono essere 100 mM. Dopodiché l'applicazione dell'equazione di Nernst fornisce E_{Cl}

Origini del potenziale elettrico di membrana



Il modello visto finora è molto semplificato perchè considera che solo Cl^- sia permeabile. In realtà se andiamo a rivedere la composizione di ECL e ICL vista all'inizio, vediamo che occorre considerare anche K^+ . Perciò dovremo applicare l'equazione di Nernst, contemporaneamente, a Cl^- e a K^+ , ottenendo ovviamente un unico valore di E , ovvero:

$$E_{Cl} = -58mV \log \frac{[Cl^-]_1}{[Cl^-]_2} = 58mV \log \frac{[K^+]_1}{[K^+]_2} = E_K$$

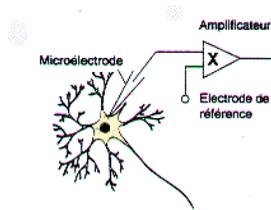
da cui

$$\frac{[Cl^-]_1}{[Cl^-]_2} = \frac{[K^+]_1}{[K^+]_2} \Rightarrow [Cl^-]_1 [K^+]_2 = [Cl^-]_2 [K^+]_1$$

Questo equilibrio, detto **equilibrio di Donnan o Gibbs-Donnan** specifica le condizioni che si devono verificare affinché due specie ioniche permeabili raggiungano contemporaneamente l'equilibrio ovvero: il prodotto delle concentrazioni delle specie ioniche permeabili extracellulari deve essere uguale al prodotto delle concentrazioni delle stesse specie intracellulari.

Vediamo un altro esempio, ancora un po' più vicino alla situazione di una cellula vera.

Origini del potenziale elettrico di membrana



interno	esterno	interno	esterno
? mM K ⁺	120 mM Na ⁺	25 mM K ⁺	120 mM Na ⁺
? mM Cl ⁻	5 mM K ⁺	25 mM Cl ⁻	5 mM K ⁺
? mM P	? mM Cl ⁻	200 mM P	125 mM Cl ⁻
	E = ?		E = -40.5

Per ottenere questo risultato occorre applicare le tre regole viste precedentemente:

Neutralità di carica dentro e fuori; identica osmolarità; equilibrio di Donnan.

Cominciamo con la prima: essa richiede che all'esterno la concentrazione di Cl⁻ sia 125 mM.

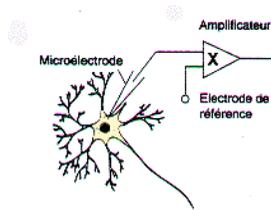
L'osmolarità esterna è dunque 250 mM e anche quella interna deve essere pari a questo valore.

D'altra parte occorre considerare l'equilibrio di Donnan per le specie permeabili, perciò il prodotto delle concentrazioni interne di K⁺ e Cl⁻ deve essere pari a $5 \cdot 125 = 625$ e, nel contempo, tali concentrazioni devono essere identiche per garantire la neutralità interna.

Ne derivano 2 equazioni in 2 incognite: $2x+y = 250$ e $x \cdot x = 625$, ($x =$ concentrazione di K⁺ e Cl⁻ all'interno, $y =$ concentrazione di P) da cui $x = 25$ mM e $y = 200$ mM. Sostituendo poi i valori nell'equazione di Nernst per il Cl⁻ oppure per il K⁺ (il risultato deve essere lo stesso!), si ottiene E.

Complichiamo ancora un po' le cose e consideriamo che le specie non permeabili interne sono in realtà specie cariche. Poiché la loro valenza varia, consideriamo una valenza media, raggruppando tutte le specie cariche interne non permeabili sotto un unico simbolo A^{-q}.

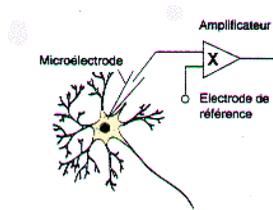
Origini del potenziale elettrico di membrana



interno		esterno		interno		esterno	
? mM Na+	120 mM Na+	12 mM Na +	120 mM Na+				
? mM K +	5 mM K +	125 mM K +	5 mM K +				
5 mM Cl-	? mM Cl-	5 mM Cl-	125 mM Cl-				
108mM A-q	E = ?	108 mM A-1.2	E = - 81				

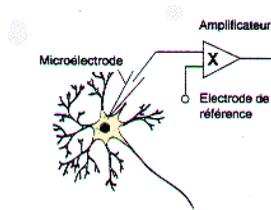
Inoltre occorre riconsiderare Na⁺ nell'ICL. Allora, applichiamo la condizione di neutralità di carica all'esterno, ricavando [Cl⁻]=125 mM. L'osmolarità dei due lati deve essere 250 mM. Dunque all'interno [Na⁺]+[K⁺]=250-5-108=137 mM. Inoltre applicando la condizione di Donnan: [K⁺][Cl⁻] all'interno deve valere 5 · 125 = 625, da cui [K⁺]=125. Infine si trova [Na⁺]=12 mM e q = 1.222 (dalla condizione di neutralità interna). Da questi esempi, si deduce che se davvero funzionasse così, la cellula potrebbe funzionare, ovvero mantenere l'equilibrio, senza utilizzare alcuna forma di energia. Ovviamente questo non è vero, ma non si è giustificato questo fenomeno fino a che non si è scoperto che non è vero che la membrana cellulare sia totalmente impermeabile al sodio. D'altra parte, l'ipotesi di impermeabilità al sodio serve a giustificare il mantenimento del volume cellulare (si ricordi che una cellula immersa in un ECL contenente esclusivamente soluti permeabili si rigonfierebbe fino a scoppiare (si veda in proposito il cap. precedente)). Questo evento è evitabile solo a condizione che esista un meccanismo attivo di pompaggio del sodio al di fuori della cellula in modo da evitarne l'accumulo e il conseguente ingresso di acqua per ridurre la concentrazione. Sono stati fatti degli interessanti esperimenti per dimostrare queste ipotesi.

Origini del potenziale elettrico di membrana



Questo meccanismo è detto Pompa del Sodio ed essendo un meccanismo attivo causa un consumo di energia metabolica che deve essere fornita dall'esterno. Ad esempio, sono state immerse delle cellule in un mezzo contenente ioni sodio radioattivi e si è osservato che le cellule divengono dopo un po' di tempo radioattive, anche dopo ripetuti lavaggi. D'altra parte se le cellule radioattive vengono immerse in un ECL normale, perdono lentamente la loro radioattività. Questo dimostra che la membrana è permeabile al sodio nei due sensi e, molto sorprendentemente che il sodio esce nonostante che la sua concentrazione interna sia molto inferiore a quella esterna, cioè si muove in senso opposto al gradiente. Il sodio viene quindi espulso attivamente ad una velocità sufficientemente elevata da controbilanciare il movimento verso l'interno, comportandosi perciò come se in realtà non attraversasse la membrana. Pertanto l'equilibrio dello stato stazionario nelle cellule animali richiede il consumo di energia metabolica. Se inseriamo la cellula in un mezzo contenente degli inibitori del metabolismo cellulare, quali il cianuro (!), si blocca il meccanismo di pompa del sodio e la cellula si rigonfia. Si è successivamente dimostrato attraverso altri esperimenti, che alla base del meccanismo stanno delle particolari proteine di membrana capaci di legarsi sia agli ioni Sodio che alle molecole di ATP (Adenosin-trifosfato, molecola in cui lo scioglimento del legame fosfato genera l'energia necessaria all'espulsione del sodio). L'azione della pompa sodio richiede anche la presenza di potassio nell'ECL che viene pompato all'interno della cellula contemporaneamente all'espulsione del sodio. Pertanto si tratta di un meccanismo di pompa bidirezionale perciò il nome più corretto è quello di pompa sodio-potassio.

Origini del potenziale elettrico di membrana

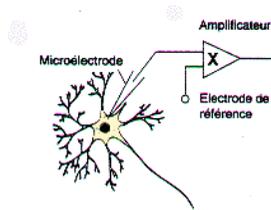


A questo punto occorre considerare il fatto che le specie ioniche (principali) permeabili sono tre: cloro, sodio e potassio. Nel seguito inseriremo nello scenario anche la diversa permeabilità della membrana a queste specie per determinare la condizione definitiva di equilibrio della cellula.

Abbiamo visto che il meccanismo di pompa del sodio tende a mantenere costante la concentrazione interna del sodio, ma sappiamo altresì che squilibri anche piccoli delle concentrazioni di specie cariche provocano variazioni grandi del potenziale di membrana. Si può inoltre verificare che se si applica l'equazione di Nernst a tre specie invece che due, non si ottiene alcuna soluzione. Intuitivamente, si deduce che il potenziale di equilibrio assumerà un valore compreso tra il potenziale di equilibrio del solo sodio (58 mV secondo i nostri calcoli iniziali) e quello di cloro-potassio (definito dall'equazione di Gibbs-Donnan e pari secondo i nostri calcoli a -80 mV).

Una soluzione si trova se si comincia a tenere conto non soltanto delle concentrazioni ma anche delle permeabilità delle specie ioniche attraverso la membrana. La permeabilità ionica è funzione delle proprietà delle proteine che costituiscono i pori della membrana. La permeabilità complessiva dipenderà perciò dalle proprietà del singolo poro e dal numero di pori disponibili (entrambe diverse da specie a specie). Peraltro è anche interessante sapere che la selettività dei vari canali alle specie ioniche non è mai perfetta, ovvero che canali permeabili al potassio lasciano passare anche il sodio sebbene in percentuale molto inferiore. Per determinare il valore del potenziale di membrana, occorre tenere presente che se il potenziale attuale è diverso da quello di equilibrio di un certo ione, si produce un flusso fatto di quello ione che tende a riportare il sistema all'equilibrio.

Origini del potenziale elettrico di membrana



Poichè i vari ioni si trovano in competizione tra loro occorre tenere conto di tutti gli ioni e delle loro permeabilità per determinare il potenziale di equilibrio. Perciò occorre imporre che la somma algebrica di tutti i flussi ionici sia zero. Da questa condizione si ottiene la cosiddetta equazione di Goldman-Hodkin-Katz (anche nota come eq. di Goldman o di campo costante) espressa come:

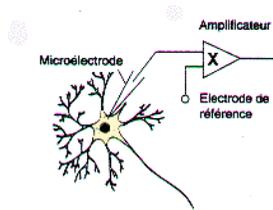
$$E_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{p_K [K^+]_e + p_{Na} [Na^+]_e + p_{Cl} [Cl^-]_i}{p_K [K^+]_i + p_{Na} [Na^+]_i + p_{Cl} [Cl^-]_e}$$

oppure, in termini di permeabilità relative invece che assolute, e sostituendo il logaritmo decimale

$$E_m = 58mV \log \frac{[K^+]_e + b [Na^+]_e + c [Cl^-]_i}{[K^+]_i + b [Na^+]_i + c [Cl^-]_e}$$

Inoltre nel caso delle cellule neuronali un'ulteriore semplificazione si può ottenere considerando lo ione cloro contribuisce pochissimo al potenziale di riposo della membrana e la precedente equazione si può considerare limitata a sodio e potassio. Questo non è vero per altri tipi di cellule, dotate di membrana cellulare più permeabile al cloro (ad esempio le cellule muscolari). L'equazione di Goldman illustra la situazione reale delle cellule animali in cui si determina un potenziale ai capi della membrana che però, essendo determinato dalla competizione dei diversi ioni, non è di equilibrio per nessuna di esse. Pertanto sodio e potassio continueranno rispettivamente a entrare e uscire in risposta ai loro gradienti. Se il processo continuasse i gradienti si esaurirebbero e con loro il potenziale di membrana. Perciò la cellula deve utilizzare energia per ripristinare i gradienti ionici.

Origini del potenziale elettrico di membrana

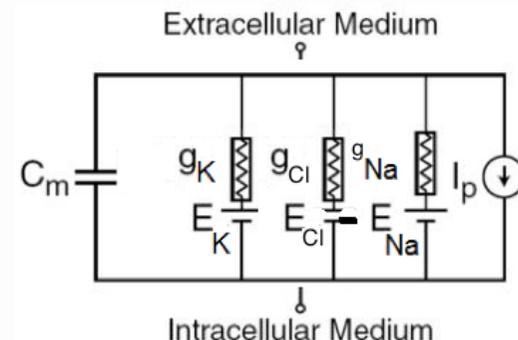


L'energia metabolica immagazzinata nell'ATP viene utilizzata per espellere il sodio che entra e per riguadagnare il potassio perduto. In questo modo viene ricaricata la "pila" del potenziale di membrana a spese dell'energia metabolica (conversione di energia chimica in energia elettrica).

Poiché però il potenziale di equilibrio è diverso anche da quello del cloro, cosa mantiene costante il gradiente di concentrazione del Cloro? Esiste anche in questo caso un meccanismo attivo di pompaggio, analogo a quello del sodio-potassio ma ancora non definitivamente compreso, detto pompa del cloro.

Si è visto che il mantenimento del valore stazionario del potenziale è basato su un costante flusso di ioni attraverso la membrana, che quindi, da un punto di vista elettrico, può essere vista come il parallelo di una capacità e di una conduttanza.

$$I_{tot} = C_m \frac{dV}{dt} + g_K (V - E_K) + g_{Na} (V - E_{Na}) + g_{Cl} (V - E_{Cl}) + I_p$$

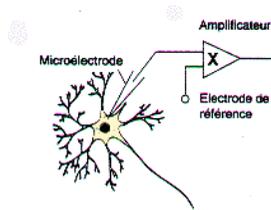


L'equazione di Goldman ci dice semplicemente che, nello stato stazionario, i vari flussi ionici devono equilibrarsi, ovvero che:

$$i_K + i_{Na} = 0$$

E che quando non si verificano le condizioni dettate dall'equazione il potenziale di membrana non può trovarsi nello stato stazionario.

Origini del potenziale elettrico di membrana



Quali fattori influenzano il flusso di ciascun ione attraverso la membrana?

Sicuramente la differenza tra il potenziale di membrana e quello di equilibrio dello ione. Tale differenza rappresenta la forza elettromotrice della corrente di membrana trasportata dallo ione. Un altro fattore importante è ovviamente la permeabilità di membrana. Più questa è elevata e maggiore è la corrente trasportata dallo ione a parità di forza elettromotrice.

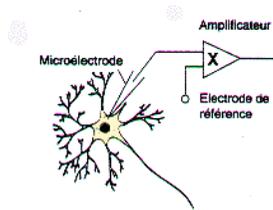
Dunque la permeabilità è direttamente correlata alla conduttanza di membrana. Vale la legge di Ohm, tenendo presente che stiamo parlando di ioni e non di elettroni e che la corrente è quindi una corrente ionica.

$$\begin{aligned}i_K &= g_K (E_m - E_K) \\i_{Na} &= g_{Na} (E_m - E_{Na}) \\i_{Cl} &= g_{Cl} (E_m - E_{Cl})\end{aligned}$$

Occorre comunque considerare che permeabilità e conduttanza non sono la stessa cosa, nel senso che la conduttanza della membrana ad uno ione dipende sia dalla permeabilità che dal numero di ioni disponibili in soluzione. La permeabilità pertanto da una misura della velocità con cui lo ione passa la membrana.

Numerose informazioni sulle proprietà del singolo canale sono state fornite da interessanti esperimenti su singolo canale che sono stati resi possibili dallo sviluppo di una tecnica neurofisiologica nota come patch clamp che consente di isolare e misurare un singolo canale di membrana

Origini del potenziale elettrico di membrana



Per il singolo canale vale la relazione ohmica vista precedentemente.

$$i_S = g_S (E_m - E_S)$$

Gli esperimenti di patch clamp hanno però dimostrato che i singoli canali non si comportano come semplici pori aperti ma manifestano comportamenti più complessi. Le proteine di canale hanno almeno due conformazioni stabili diverse: una in cui il poro è aperto e gli ioni sono liberi di attraversarlo e una in cui il poro è chiuso e il passaggio degli ioni bloccato. Esiste cioè un vero e proprio meccanismo di gating.

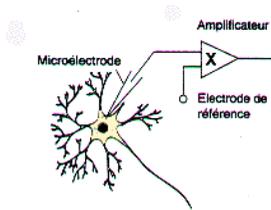
Esiste una grande variabilità nella conduttanza dei singoli canali tra i diversi tipi di canale. Un valore tipico è di circa 20 pSiemens. Perciò se su questa conduttanza cade una tensione di 50 mV, scorre una corrente di 1 pA (molto piccola!).

La relazione tra la conduttanza totale di membrana e quella del singolo canale è data da:

$$g_K = Ng_S p_0$$

Dove N è il numero totale di canali potassio della membrana cellulare e p_0 è la quantità di tempo media in cui un singolo canale rimane nello stato aperto. Se tale tempo fosse nullo, la conduttanza globale sarebbe nulla.

Origini del potenziale elettrico di membrana



Partendo dall'equazione globale della corrente:

$$I_{\text{tot}} = C_m \frac{dV}{dt} + g_K (V - E_K) + g_{Na} (V - E_{Na}) + I_p$$

Ipotizzando di essere all'equilibrio, cioè $I_{\text{tot}} = 0$ e V costante, e di trascurare la corrente dovuta alla pompa, si ha:

$$0 = g_K (V_m - E_K) + g_{Na} (V_m - E_{Na})$$

$$V_m = \frac{E_K + (g_{Na} / g_K) E_{Na}}{1 + (g_{Na} / g_K)}$$

Se iniettiamo una corrente I_{ext} , trascurando ancora I_p , si ottiene:

$$I_{\text{ext}} = C_m \frac{dV}{dt} + g_K (V - E_K) + g_{Na} (V - E_{Na})$$

$$V_m^* = \frac{E_K + (g_{Na} / g_K) E_{Na}}{1 + (g_{Na} / g_K)} + \frac{I_{\text{ext}}}{g_K + g_{Na}}$$

