



Biofísica

Aula 3 – Bioelectricidade 1

Transporte por gradiente de potencial eléctrico.

- Potencial e campo eléctrico (revisão de alguns conceitos)
- Corrente e potencial eléctricos devidos à difusão de iões
- Potencial de repouso. Potencial de Nerst.
- Equilíbrio de Donnan

Júlia Tovar

Bioelectricidade – o que é?

A Bioelectricidade – como o nome indica – trata dos fenómenos eléctricos que ocorrem nos seres vivos. Estes fenómenos eléctricos são essencialmente trocas de iões que ocorrem através das membranas celulares

Quando existem iões

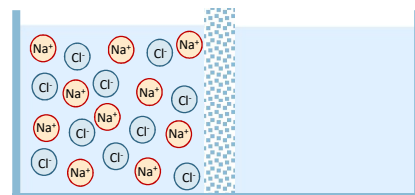
Nas aulas anteriores considerámos apenas o transporte por gradiente de concentração (transporte por difusão) ou por gradiente de pressão (transporte por arrastamento).

No entanto a presença de iões nos meios intracelular e extracelular dá origem a **gradientes de campo eléctrico** através da membrana que terão que ser considerados quando o soluto transportado contém iões.

Iões em solução

Vamos considerar um sistema de dois compartimentos, separados por uma membrana semipermeável que permite a passagem de pequenos iões, mas é impermeável a componentes macromoleculares.

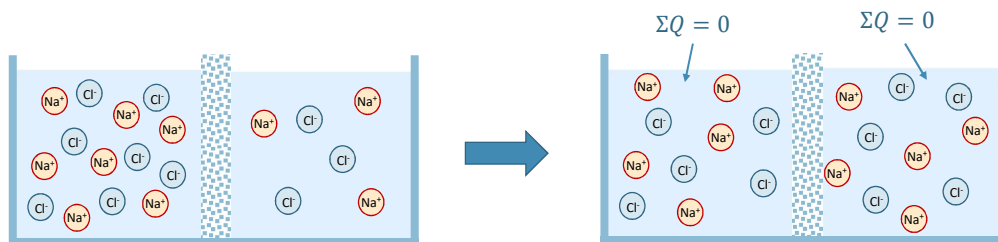
No compartimento I é dissolvido cloreto de sódio (NaCl).



Iões em solução

Como a membrana é permeável ao sódio e ao cloro, os iões vão atravessar a membrana por difusão. Quando é atingido o equilíbrio as concentrações são iguais em ambos compartimentos:

$$[Na^+]_I = [Na^+]_{II} = [Cl^-]_I = [Cl^-]_{II} = n$$



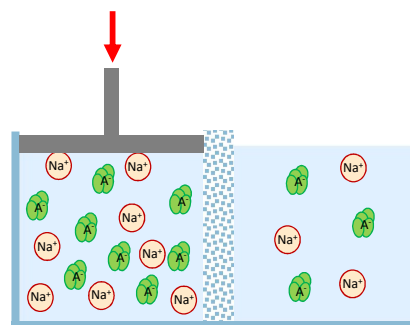
Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

5

Iões em solução

Imaginemos agora que as soluções colocadas nos dois depósitos, são de iões Na^+ e de uma proteína com carga negativa, A^- , para a qual a membrana é impermeável. Vamos admitir que ambos os iões são monovalentes e têm concentrações iguais. Para evitar o movimento do solvente devido à pressão osmótica é utilizado um êmbolo no depósito I.



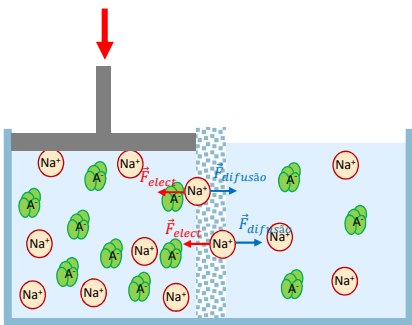
Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

6

Iões em solução

Agora há duas forças contrárias: as forças de difusão actuam no sentido da menor concentração, forçando o movimento iões de sódio de I para II, já as forças eléctricas tendem a impedir os iões Na^+ de sair do depósito I.



Júlia Tovar

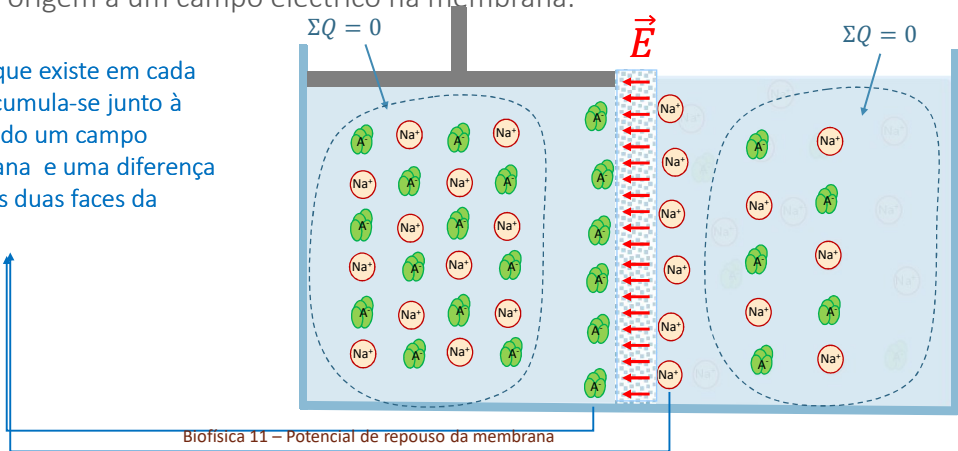
Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

7

Iões em solução

Em cada depósito o movimento dos iões é livre, as cargas vão-se distribuir de modo a que, quando é atingido o equilíbrio, o fluido é neutro e o excesso de cargas acumula-se junto à membrana, dando origem a um campo eléctrico na membrana.

O excesso de carga que existe em cada um dos depósitos acumula-se junto à membrana, originando um campo eléctrico na membrana e uma diferença de potencial entre as duas faces da membrana



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

8

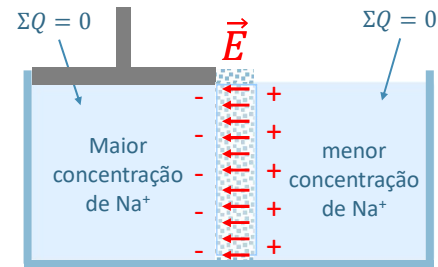
Resumindo:

Como os fluidos são neutros, as cargas em excesso apenas se podem localizar à superfície da membrana, polarizando-a. Acumula-se então um excesso de cargas $+$ dum lado da membrana e um excesso de cargas $-$ do outro.

Este excesso de cargas junto à membrana faz surgir uma diferença de potencial e origina um campo eléctrico, \vec{E} .

O campo eléctrico vai opor-se agora à difusão do ião Na^+ do compartimento de maior concentração para o de menor.

Como consequência desta distribuição de carga é criada uma diferença de potencial entre as duas faces da membrana, que permanece no estado de equilíbrio.



Bioelectricidade – a origem

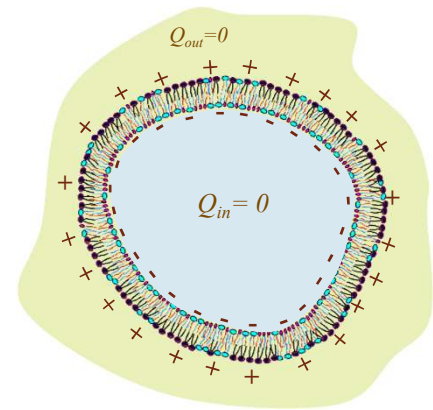
Isto é o que se passa na célula:

- No interior e no exterior da célula existem iões (com carga positiva e negativa) que se podem movimentar
- Como as membranas não são igualmente permeáveis a todos os iões, estabelece-se uma diferença de densidade de carga entre as faces interior e o exterior da membrana celular.

propriedades eléctricas da membrana

Na situação de equilíbrio verifica-se que:

- Os meios interiores e exterior são electricamente neutros
- A distribuição de carga de sinal oposto nas duas faces da membrana dá origem da diferença de potencial eléctrico entre o interior e o exterior da célula



propriedades eléctricas da membrana

A membrana é impermeável a solutos de grandes dimensões, como por exemplo os iões proteicos, mas é permeável a pequenos iões como o K^+ e Cl^-

É essencialmente o movimento destes iões mais pequenos que garante a neutralidade dos fluídos intracelular e extracelular.

O excesso de carga que se acumula junto à membrana dá origem ao chamado “potencial de membrana”.

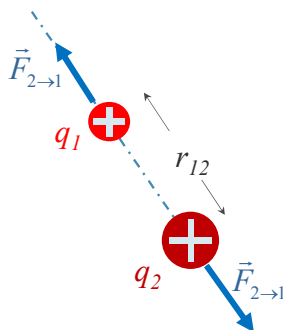
Transporte de iões

A análise do transporte que foi feita até agora não contabilizou o efeito das forças eléctricas - para se perceber o transporte de iões através da membrana celular será preciso relembrar alguns conceitos de electricidade:

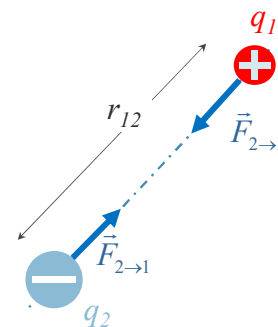
- Campo eléctrico e força eléctrica
- Potencial eléctrico e diferença de potencial
- Condensador de placas paralelas
- Corrente eléctrica

Força de Coulomb

A força de interacção entre duas cargas é directamente proporcional às cargas e é inversamente proporcional ao quadrado da distância (**lei de Coulomb**).



$$|\vec{F}_{21}| = |\vec{F}_{12}| = k \frac{q_1 q_2}{r_{12}^2}$$

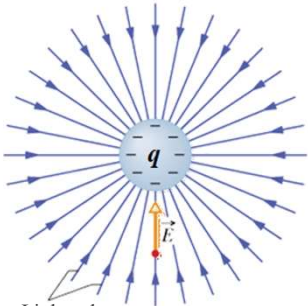
 $\vec{F}_{2 \rightarrow 1}$ 

Campo eléctrico

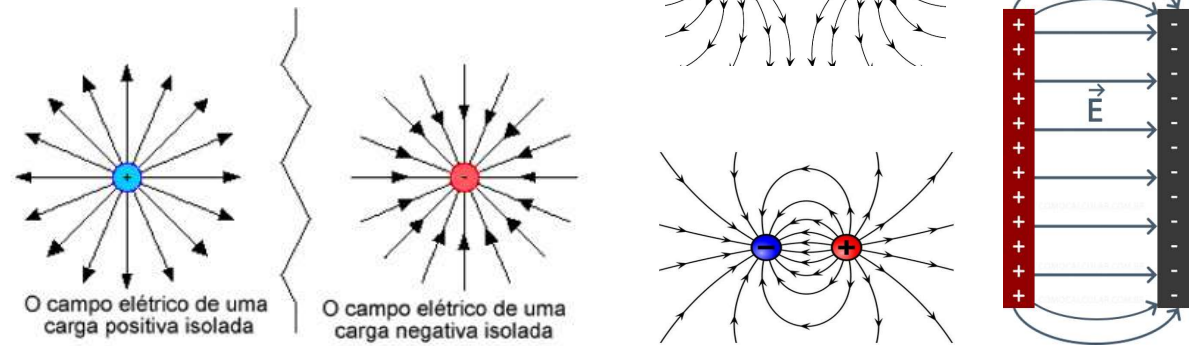
Uma carga, ou uma distribuição de carga, cria à sua volta um campo eléctrica.

Este pode ser detectado, num ponto qualquer P , usando uma carga de prova q_0 a qual colocada no referido ponto P fica sujeita a uma força, F_e .

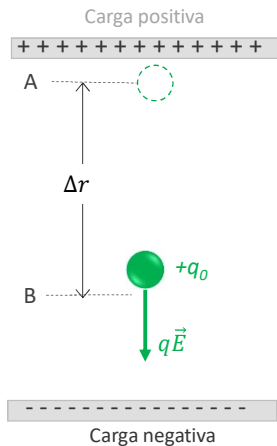
O campo eléctrico num ponto é, por definição, igual à força que actuaria numa carga unitária e positiva colocada nesse ponto.



Campo eléctrico



Energia potencial eléctrica



O trabalho realizado pelo campo eléctrico no transporte de uma carga de A para B é simétrico da variação da energia potencial eléctrica da carga, quando se move de A até B:

$$W_{F_{el}}^{A \rightarrow B} = -\Delta U_{A \rightarrow B}$$

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

17

Diferença de potencial eléctrico

Quando a carga se desloca de A até B, o trabalho realizado pela força eléctrica e a variação da energia potencial dependem da magnitude da carga. Por vezes é conveniente expressar a diferença de energia por unidade de carga:

$$\Delta U^{A \rightarrow B} = -W_{F_{el}}^{A \rightarrow B} \quad \frac{\Delta U^{A \rightarrow B}}{q_0} = \frac{-W_{F_{el}}^{A \rightarrow B}}{q_0}$$

diferença de potencial entre A e B

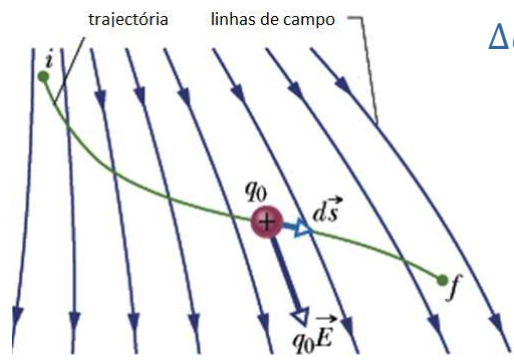
$$\Delta V^{A \rightarrow B} = - \int_A^B \vec{E} \cdot d\vec{r}$$

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

18

Diferença de potencial eléctrico



$$\Delta U^{i \rightarrow f} = U_f - U_i$$

$$\Delta U^{i \rightarrow f} = -W_{\vec{F}}^{i \rightarrow f}$$

A força eléctrica é conservativa:
o trabalho realizado pelo campo eléctrico no transporte da carga de A até B não depende do trajeto.

$$\Delta V^{i \rightarrow f} = - \frac{W_{\vec{F}}^{i \rightarrow f}}{q_0}$$

Diferença de potencial (“ddp”) entre os pontos *i* e *f* não depende do trajeto – só das posições inicial e final

Potencial eléctrico num ponto P

$$V_P = - \int_{\infty}^P \vec{E} \cdot d\vec{r}$$

O potencial é um escalar (energia por unidade de carga)

tem origem na carga que cria o potencial eléctrico e termina no ponto P onde se pretende calcular o potencial

Unidade de potencial eléctrico no SI: J/C ou V (Volt)

Diferença de Potencial

$$\Delta V^{A \rightarrow B} = - \int_A^B \vec{E} \cdot d\vec{s} \quad \vec{E} = \frac{dV}{d\vec{s}}$$

Se o campo é constante: $V_B - V_A = \vec{E} \cdot \vec{d}_{AB}$

Se o campo é nulo o potencial é constante $V_B - V_A = 0$

Unidades:

$$1 \text{ V} = 1 \text{ J/C} \quad (\text{unidade de potencial})$$

$$1 \text{ N/C} = 1 \text{ V/m} \quad (\text{unidade de campo})$$

$$1 \text{ eV} = e \cdot 1 \text{ V} \quad (\text{unidade de energia})$$

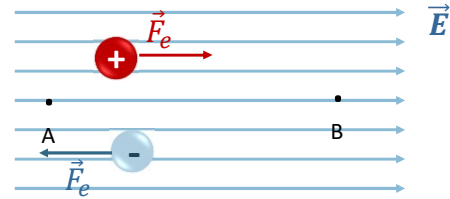
$$1 \text{ eV} = (1.60 \times 10^{-19} \text{ C})(1 \text{ J/C})$$

$$1 \text{ eV} = 1.60 \times 10^{-19} \text{ J}$$

Energia potencial & trabalho:

$$U_B - U_A = -q\vec{E} \cdot \vec{d}_{AB}$$

$$U_B - U_A = -\vec{F}_e \cdot \vec{d}_{AB}$$



- Se uma carga positiva se deslocar no sentido do campo eléctrico, (ou seja no sentido do potencial decrescente), a sua energia potencial diminui.
- Se uma carga negativa se deslocar no sentido contrário ao do campo eléctrico, (ou seja no sentido do potencial crescente), a sua energia potencial diminui.
- Pelo contrário, se uma carga positiva se deslocar no sentido oposto ao do campo eléctrico, ou se uma carga negativa se deslocar a favor do campo eléctrico, a energia potencial aumenta

Júlia Tovar

Biofísica 11– Potencial de repouso da membrana

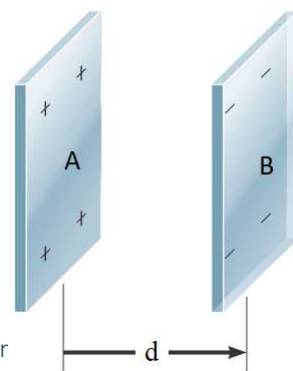
23

Condensador de placas paralelas

Se a carga estiver uniformemente distribuída por uma superfície, é útil definir o conceito “distribuição superficial de carga”, σ :

$$\sigma = \frac{Q}{A} \quad (\text{Cm}^{-2})$$

Duas placas condutoras, carregadas com cargas de sinal oposto, separadas por um isolado, permitem o armazenamento de energia. A este dispositivo chama-se um condensador de placas paralelas.



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

24

Condensador de placas paralelas

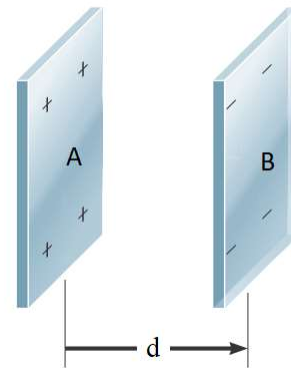
Para deslocar uma carga eléctrica $+1\text{ C}$ da placa B até à placa A, é necessário realizar trabalho exterior – o sistema ganha energia:

$$W_{\text{exterior}}^{A \rightarrow B} > 0 \rightarrow \text{o sistema "ganha" energia potencial}$$

$$\Delta E_{\text{pot}} = W_{\text{exterior}}^{A \rightarrow B}$$

$$\Delta E_{\text{pot}} = -q \cdot E \cdot d$$

$$\Delta E_{\text{pot}} = q \cdot \Delta V$$



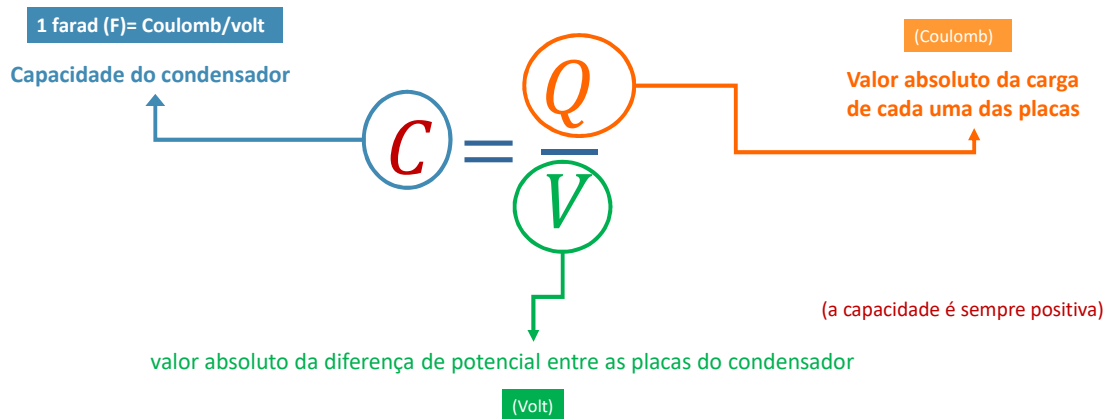
A isto chama-se um condensador de placas paralelas

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

25

Capacidade de um condensador



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

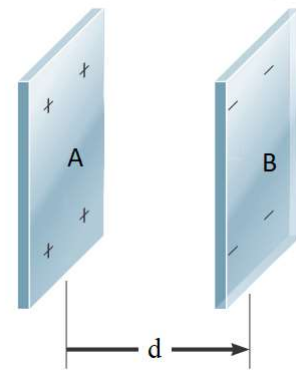
26

Condensador de placas paralelas

Capacidade do condensador: $C = \frac{Q}{V} \quad (F)$

Num condensador de placas paralelas: $C = \epsilon \frac{A}{d}$

$$\frac{C}{A} = \epsilon \frac{1}{d} \quad \frac{Q/V}{A} = \epsilon \frac{1}{d} \quad \frac{Q}{A} = \epsilon \frac{V}{d} \quad \sigma = \epsilon E$$



$$\epsilon_0 = 8.85 \times 10^{-12} \text{ C}^2\text{N}^{-1}\text{m}^{-2}$$

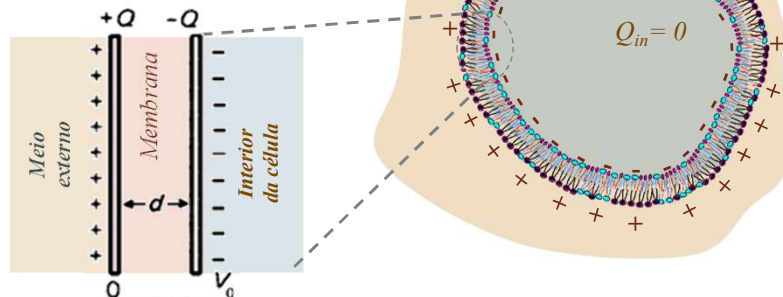
Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

27

Membrana modelo do condensador

O modelo do condensador plano e infinito de placas paralelas pode ser um bom modelo para perceber as trocas de iões nesta estrutura biológica: as duas “placas” condutoras serão as interfaces da membrana com os fluidos extra e intracelulares e a camada isoladora é a espessura d da membrana.



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

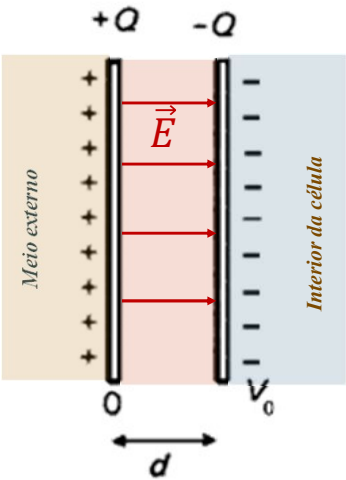
28

Membrana modelo do condensador

A diferença de potencial (V_0 ou V_M) entre o interior e o exterior da membrana designa-se por **potencial de repouso da membrana**.

Esta diferença de potencial resulta duma distribuição de cargas não homogénea nas superfícies interior e exterior da membrana. Numa célula em repouso, a superfície exterior da membrana tem uma densidade de carga positiva enquanto a superfície interior uma densidade de carga negativa.

O vector campo eléctrico aponta para dentro da célula e o potencial eléctrico no interior é menor do que no exterior.

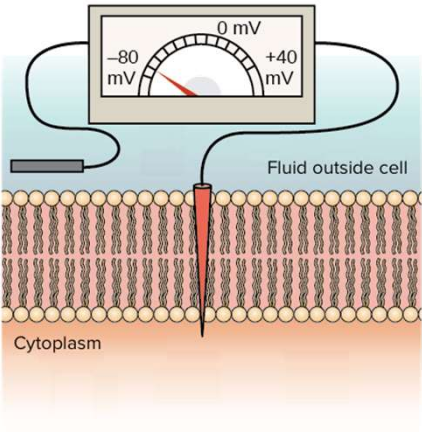


Potencial de repouso da membrana

A diferença de potencial entre o interior e o exterior da célula da ordem de algumas dezenas de milivolts.

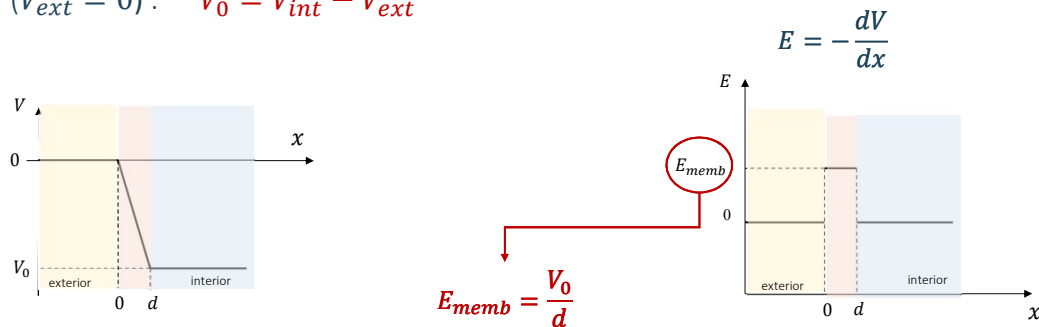
O potencial de repouso tem um valor característico para cada tipo de célula:

Tipo de célula	Potencial de repouso
Fibra nervosa	-55mV a -110mv
Fibra muscular	-30mV a -55mv



Potencial de repouso da membrana

O potencial de repouso da célula, V_0 , por convenção, é definido em relação ao potencial exterior ($V_{ext} = 0$): $V_0 = V_{int} - V_{ext}$



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

31

Exemplo

Uma célula aproximadamente esférica tem $30.0 \mu\text{m}$ de raio. A membrana celular tem 80 \AA de espessura e permitividade eléctrica $\epsilon_m = 10\epsilon_0$. Sabendo que o potencial de repouso da célula é $V_0 = -70 \text{ mV}$, Calcule:

- O campo eléctrico na membrana.
- A carga superficial na membrana.
- A capacidade por unidade de área
- A variação de energia potencial do sistema quando um ião de potássio entra na célula

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

32

Exemplo

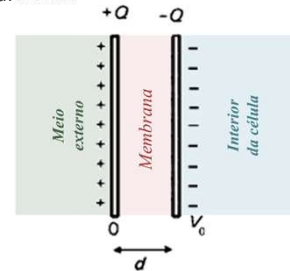
$$R = 30 \mu m \quad d = 80 \text{ \AA}$$

$$\varepsilon_m = 10\varepsilon_0 \quad V_0 = -70$$

- a) O campo eléctrico na membrana.

$$V = Ed \Rightarrow E = \frac{70 \times 10^{-3}}{80 \times 10^{-10}} = 8.75 \times 10^6 \text{ NC}^{-1}$$

Nota: Como $d \ll A$ podemos admitir o modelo do condensador infinito de placas paralelas.



Exemplo

- b) A carga superficial na membrana.

$$C = \frac{Q}{V} = \varepsilon \frac{A}{d}$$

$$\frac{Q}{A} = \varepsilon \frac{V}{d}$$

$$\sigma = \varepsilon \frac{V}{d}$$

$$\sigma = 10 \times 8.85 \times 10^{-12} \frac{70 \times 10^{-3}}{80 \times 10^{-10}} \quad \sigma = 7.74 \times 10^{-4} \text{ Cm}^{-2}$$

- c) A capacidade por unidade de área.

$$C = \varepsilon \frac{A}{d}$$

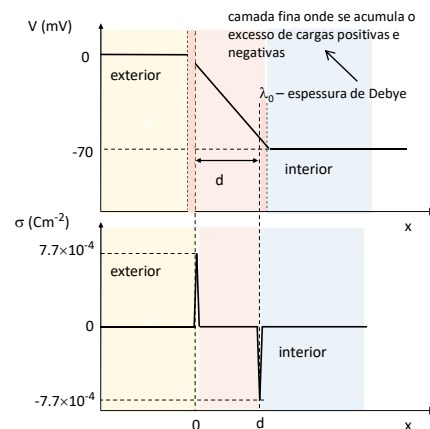
$$\frac{C}{A} = \frac{8.85 \times 10^{-11}}{80 \times 10^{-10}}$$

$$\frac{C}{A} = 1.1 \times 10^{-2} \text{ Fm}^{-2}$$

Exemplo

$$\sigma = 7.74 \times 10^{-4} \text{ Cm}^{-2}$$

A carga distribui-se apenas na interface da membrana – positiva de um lado e negativa do outro – numa zona muito estreita chamada espessura de Debye.



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

35

Exemplo

d) Variação de energia do sistema, quando um íon de potássio entra na célula:

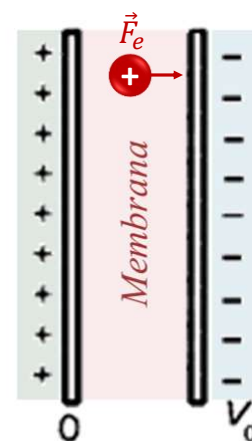
$$U_{A \rightarrow B} = q(V_B - V_A)$$

vai de fora ($V_{out} = 0 \text{ mV}$)
para dentro ($V_{in} = -70 \text{ mV}$)

$$U_{out \rightarrow in} = 1.6 \times 10^{-19}(-70 \times 10^{-3} - 0)$$

$$U_{out \rightarrow in} = -1.12 \times 10^{-20} \text{ J}$$

(o sistema perde energia potencial)



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

36

De que depende V_0 ?

O potencial de membrana tem origem nas diferenças de concentrações de iões no interior e no exterior das células, mas estas diferenças existem porque a permeabilidade da membrana é diferente para cada ião.

E como é que a carga eléctrica interfere no movimento do ião? Como é que as diferenças na permeabilidade dão origem ao potencial de membrana?

Vamos começar por um exemplo muito simples: uma célula que tem, no seu interior, apenas dois tipos de iões, A^- e K^+ e que a membrana é apenas permeável ao K^+ .

Movimento de iões

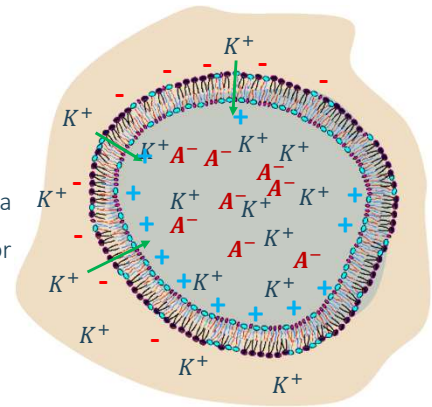
Vamos supor que as concentrações de K^+ não são iguais dentro e fora da célula. Então, por difusão, os iões irão deslocar-se na direcção da menor concentração. Se a concentração for maior fora da célula, então:

Por difusão, os iões K^+ começam a entrar na célula.

Como os fluidos são neutros, as cargas em excesso localizam-se à superfície da membrana, polarizando-a. Acumula-se então um excesso de cargas + dum lado da membrana e um excesso de cargas – do outro.

Esta acumulação de carga provoca uma diferença de potencial e origina um campo eléctrico, \vec{E} na membrana.

O campo eléctrico vai opor-se agora à difusão do ião K^+ .



Distribuição de carga na membrana

Dissemos atrás que os fluídos interior e exterior da célula eram electricamente neutros e que o excesso de carga se concentra apenas na zona da fronteira e é responsável pelo potencial de membrana

Vamos agora fazer uma estimativa da percentagem de iões responsáveis pelo potencial da membrana em relação ao total de iões existentes na célula.

$$f_{\text{íões na sup.}} = \frac{\text{Nº de iões responsável por } V_0}{\text{Nº de iões no interior da célula}}$$

Iões na superfície da membrana

Vamos partir do exemplo anterior. Vimos que a densidade de carga na membrana era:

$$\sigma = 7.74 \times 10^{-4} \text{ Cm}^{-2}$$

Se a célula tiver um raio de 30 μm , a carga total na superfície será:

$$Q = 7.74 \times 10^{-4} \times 4\pi(30 \times 10^{-6})^2 =$$

Se mantivermos o exemplo anterior, em que só há iões de potássio, o numero de iões responsáveis por esta carga, será:

$$N_{\text{íões na sup}} = \frac{Q_{\text{total}}}{Q_{\text{ião}}} = \frac{7.74 \times 10^{-4} \times 4\pi(30 \times 10^{-6})^2}{1.64 \times 10^{-19}} \quad N_{\text{íões na sup}} = 5.34 \times 10^7$$

Iões na superfície da membrana

No interior de uma célula a concentração de iões de potássio é da ordem de: $[K^+]_{int} = 0.12\text{ M}$

O número de iões de potássio no interior da célula, assumindo um raio de $30\text{ }\mu\text{m}$, vem:

$$N_{\text{íões no interior}} = \frac{4}{3}\pi(30 \times 10^{-6})^3 \times 0.12 \times 10^3 \times 6.023 \times 10^{23} = 8.174 \times 10^{12}$$

Se mantivermos o exemplo anterior, em que só há iões de potássio, o numero de iões responsáveis por esta carga, será:

$$f = \frac{5.34 \times 10^7}{8.174 \times 10^{12}}$$

$$f = 6.5 \times 10^{-6}$$

Fracção de iões da célula envolvidos no potencial da membrana, cerca de 6 por milhão

Concentração iónica dentro e fora da célula

Na célula e no exterior existem vários iões com concentrações diferentes fora e dentro, A situação de equilíbrio depende da forças de difusão e da força eléctrica que actua em cada um (e da permeabilidade selectiva da membrana)

Concentrações iónicas dentro e fora de uma célula muscular de rã, em repouso.

ião	C _{out} (10 ⁻³ mol/l)	C _{in} (10 ⁻³ mol/l)
K ⁺	2.25	124
Na ⁺	109	10.4
Ca ⁺	2.1	4.9
Mg ⁺⁺	1.25	14.0
Cl ⁻	77.5	1.5
HCO ₃ ⁻	26.5	12.4
iões orgânicos (negativos)	13	74

Corrente eléctrica (recordar...)

- Uma **corrente eléctrica** é um fluxo de cargas eléctricas. No caso dos metais os portadores de carga são electrões, nas soluções electrolíticas são iões.
- Para que seja mantida uma corrente eléctrica num meio condutor, é necessário que exista uma diferença de potencial no condutor, ou, dito de outro modo, que exista um campo eléctrico no condutor.
- A **intensidade de corrente eléctrica**, I , através de uma secção A , é a quantidade de carga que passa nessa secção por unidade de tempo:

$$i = \frac{dQ}{dt}$$

E a que propósito vem isto?

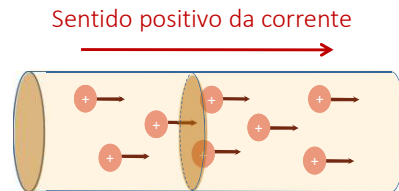
E o que tem a ver a corrente eléctrica com o transporte em membranas?!

Vimos nas primeiras aulas o transporte de solutos neutros, nesta aula estamos a analisar o movimento de iões – se há um movimento orientado de iões, este movimento constitui uma corrente eléctrica.

Usando os conceitos que estudaram em electricidade (Física II) é fácil relacionar o movimento dos iões (a corrente eléctrica) com o campo eléctrico na membrana ou com o potencial de repouso da membrana.

Corrente eléctrica (recordar...)

A **corrente eléctrica** (I) através de uma dada secção, é a quantidade de carga que atravessa essa secção por unidade de tempo.



$$i_{média} = \frac{\Delta Q}{\Delta t}$$

$$1A = 1C/1s$$

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Transporte por arrastamento

45

Corrente eléctrica (recordar...)

A intensidade de corrente eléctrica depende do número de portadores, da sua carga e velocidade:

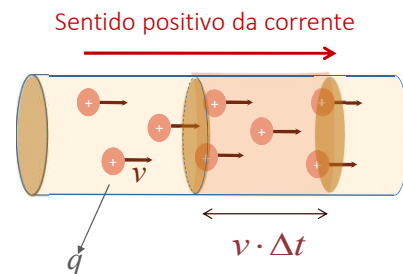
$$i_{média} = \frac{\Delta Q}{\Delta t}$$

$$\Delta Q = n \times q \times A \times v \times \Delta t$$

volume

Carga de cada portador

Número de portadores /unidade de volume



$$i = n \times q \times A \times v$$

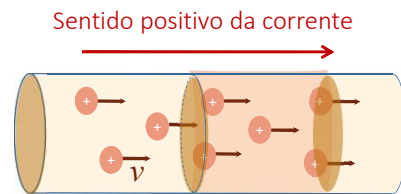
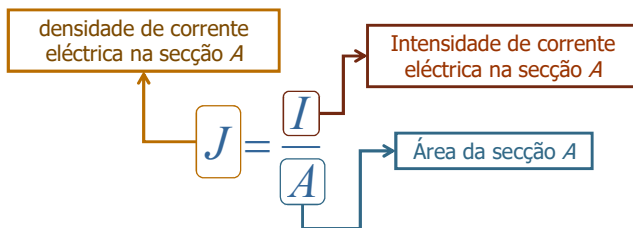
Júlia Tovar

Biofísica 11 – Transporte por arrastamento

46

Densidade de corrente eléctrica

A densidade de corrente eléctrica (J) numa dado condutor é a intensidade de corrente por unidade de área.



$$J = n \times q \times v$$

A densidade de corrente eléctrica depende do número de portadores "disponíveis", da carga de cada portador e a velocidade com que se movem.

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Transporte por arrastamento

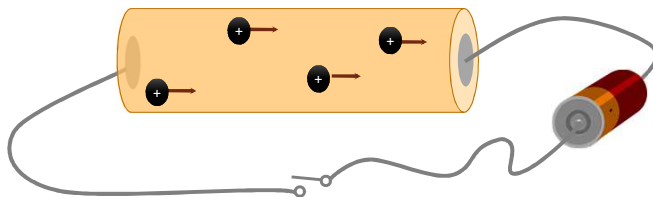
47

Mobilidade dos iões na membrana

Uma **densidade de corrente**, J , e um campo eléctrico \vec{E} só se estabelecem-se num condutor, quando é assegurada uma diferença de potencial entre os terminais do condutor.

$$J^E = \frac{V/R}{A} = \sigma E$$

Conductividade eléctrica do meio
($\sigma = \frac{1}{\rho}$)



Se a diferença de potencial é constante, o **campo eléctrico** e a **intensidade de corrente** são também constantes.

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Transporte por arrastamento

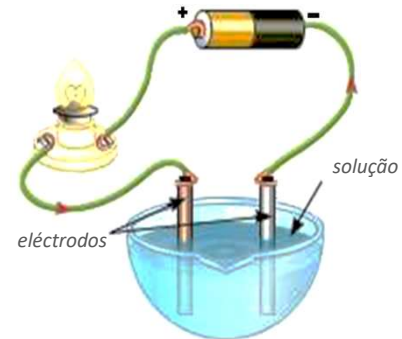
48

Solução electrolítica

Numa **solução electrolítica** a densidade de corrente e a resistividade dependem do número de cargas disponíveis, ou seja da **concentração de cada ião, C_i** , e da sua **mobilidade, μ_i** , na solução.

Pode-se verificar experimentalmente que numa solução:

$$\frac{1}{\rho_i} = \mu_i q_i^2 C_i$$



Solução electrolítica

Substituindo na expressão da densidade de corrente, originada pelo movimento do ião i :

$$J_i^E = \sigma E \qquad J_i^E = \mu_i q_i^2 C_i E$$

Que permite prever a densidade de corrente, J_i , originada por um dado ião, que está presente com a **concentração, C_i** , e que tem **mobilidade, μ_i** , quando se aplica um campo eléctrico, E , a uma dada solução,

Se estiverem presentes vários iões, a corrente total na solução será a soma algébrica das correntes devidas a cada ião.

Densidade de corrente eléctrica por difusão

Mas, mesmo sem campo eléctrico aplicado, se na solução electrolítica houver um gradiente de contracção, vai haver difusão. Se há um movimento orientado de iões há uma corrente

Se para um ião i , o gradiente de concentração for $\Delta C_i / \Delta x$ for uniforme na direcção x , a densidade de corrente eléctrica J_i^D pode ser calculada pela lei de Fick.

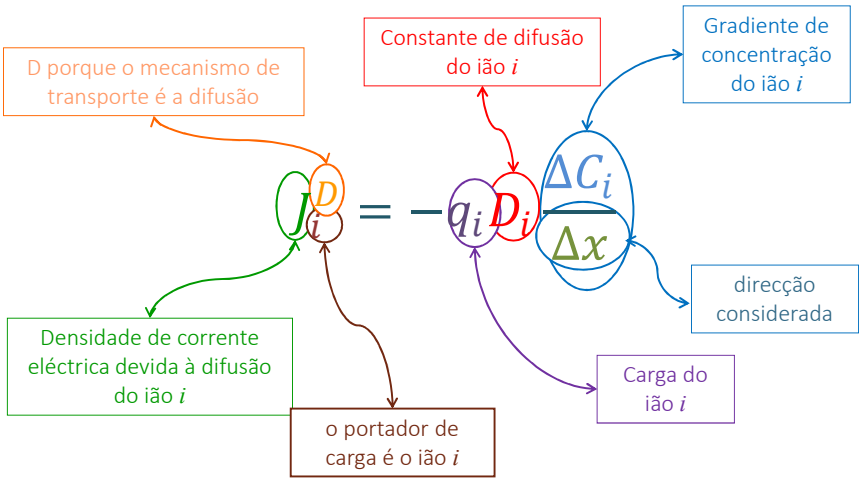
Densidade de corrente eléctrica por difusão

Para um ião i , se a sua concentração variar linearmente com x , a densidade de corrente eléctrica devida à difusão será:

$$J_i^D = -q_i D_i \frac{\Delta C_i}{\Delta x}$$



Densidade de corrente eléctrica por difusão



Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

53

Densidade de corrente eléctrica por difusão

A constante de difusão D e a constante de mobilidade, μ , estão relacionadas através de:

The diagram illustrates the Einstein relation: $\mu_i = \frac{D_i}{k_B T}$. The terms are labeled as follows:

- μ_i : Constante de mobilidade (Mobility constant)
- D_i : Constante de difusão do ião i (Diffusion constant of ion i)
- k_B : Constante de Boltzmann $k_B = 1.38 \times 10^{-23} \text{ J} \cdot \text{K}^{-1}$ (Boltzmann constant)
- T : Temperatura absoluta da solução (Absolute temperature of the solution)

A densidade de corrente eléctrica devido à difusão poderá então escrever-se:

$$J_i^D = -q_i \mu_i k_B T \frac{dC_i}{dx}$$

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

54

Equação de Nernst-Planck

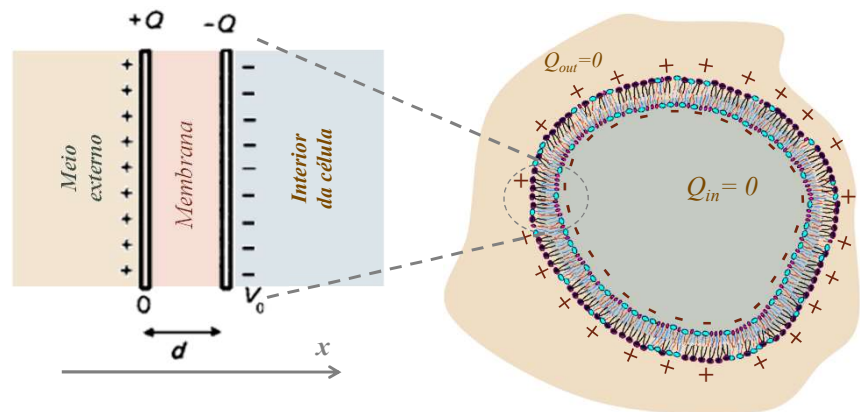
A densidade total de corrente eléctrica, J_i , para o ião i , de carga eléctrica q_i , pode ser escrita como:

$$J_i = -q_i \mu_i \left(\overbrace{k_B T \frac{dC_i}{dx}}^{\text{Termo devido à difusão}} + \overbrace{C_i q_i \frac{dV}{dx}}^{\text{Termo devido ao potencial da membrana}} \right)$$

Esta é a **equação de Nernst-Planck**, que permite calcular a densidade de corrente eléctrica que ocorre devido à existência de um gradiente de concentração e um gradiente de potencial eléctrico numa dada direcção.

Equação de Nernst-Planck

A equação de N-P pode ser aplicada para calcular o movimento dos iões através da membrana.



As variações de concentração e de potencial são medidas ao longo da direcção x , perpendicular à membrana considerada infinita (ou seja correspondem às diferenças de concentração e de potencial entre o interior e o exterior da célula).

Modelo de Donnan

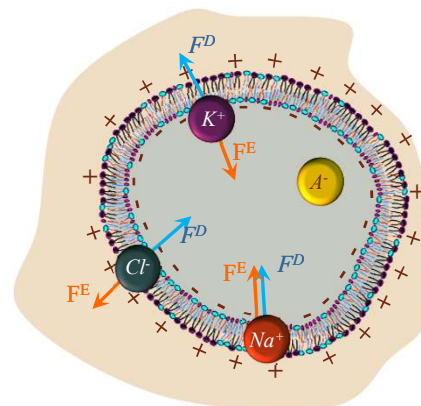
A membrana celular não é permeável a todos os iões, e mesmo para aqueles iões que a podem atravessar, a permeabilidade é diferente para cada ião.

Como no interior da célula existem aniões “impermeáveis” (A^-), existem mais catiões permeáveis (K^+ e Ca^{++}) dentro da célula do que aniões permeáveis (Cl^-).

Se a concentração de catiões dentro da célula é maior, a difusão “empurra-os” para fora, mas existem também forças eléctricas que têm sentido oposto...

Força eléctrica & força de difusão

ião	C_{out} (mM)	C_{in} (mM)
K^+	2	124
Na^+	109	10
Ca^{++}	2	5
Mg^{++}	1	14
Cl^-	78	2
HCO_3^-	27	13
iões orgânicos	13	74



Modelo de Donnan

O modelo assume que a membrana é uma barreira porosa, através da qual alguns iões monovalentes se podem mover.

O fluxo de cada tipo de ião permeável i corresponde a uma densidade de corrente eléctrica j_i .

Numa situação de equilíbrio as concentrações dos iões dentro da célula são aproximadamente constantes.

Equilíbrio de Donnan

Então, nessa situação, a densidade de corrente através da membrana será nula:

$$J_i = 0 \quad \rightarrow J_i^D + J_i^E = 0 \quad q_i \mu_i \left(k_B T \frac{dC_i}{dx} + C_i q_i \frac{dV}{dx} \right) = 0$$

$$C_i q_i \frac{dV}{dx} = -k_B T \frac{dC_i}{dx} \quad C_i q_i dV = -k_B T dC_i \quad dV = -\frac{k_B T}{q_i} \times \frac{1}{C_i} dC_i$$

Integrando, na membrana ao longo da direcção x :

$$\int_{V_1}^{V_2} dV = -\frac{k_B T}{q_i} \times \int_{C_1}^{C_2} \frac{1}{C_i} dC_i$$

Equilíbrio de Donnan

Resolvendo o integral, obtém-se:

$$V_2 - V_1 = - \frac{k_B T}{q_{i\tilde{a}o}} \ln \left(\frac{[i\tilde{a}o]_2}{[i\tilde{a}o]_1} \right)$$

Diagram illustrating the components of the Donnan equilibrium equation:

- $V_2 - V_1$: Diferença de potencial entre as duas faces da membrana (Potential difference between the two sides of the membrane)
- k_B : Constante de Boltzman (Boltzmann constant)
- T : Temperatura (K) (Temperature in Kelvin)
- $q_{i\tilde{a}o}$: Carga do ião (Ion charge)
- $[i\tilde{a}o]_2$: Concentração do ião no compartimento II (Ion concentration in compartment II)
- $[i\tilde{a}o]_1$: Concentração do ião no compartimento I (Ion concentration in compartment I)

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

61

Equilíbrio de Donnan

Esta equação estabelece qual é a diferença de potencial para a qual as forças eléctricas e de difusão estão em equilíbrio, para um dado ião e para uma dada razão entre as concentrações de um e de outro lado da membrana:

$$V_2 - V_1 = - \frac{k_B T}{q_{i\tilde{a}o}} \ln \left(\frac{[i\tilde{a}o]_2}{[i\tilde{a}o]_1} \right)$$

Diagram illustrating the components of the Donnan equilibrium equation:

- $V_2 - V_1$: Diferença de potencial entre as duas faces da membrana (Potential difference between the two sides of the membrane)
- $k_B T / q_{i\tilde{a}o}$: Term representing the thermal energy per unit charge.
- $\ln \left(\frac{[i\tilde{a}o]_2}{[i\tilde{a}o]_1} \right)$: Razão entre as concentrações do ião nos dois compartimentos (Ratio between the concentrations of the ion in the two compartments)

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

62

Modelo de Donnan

De acordo com o modelo de Donnan, o potencial de Nerst para cada ião deve ser igual ao potencial de repouso da membrana:

$$V_2 - V_1 = - \frac{k_B T}{q_i} \times \ln \frac{C_{2(i)}}{C_{1(i)}}$$

Potencial de Donnan (V_D): Diferença de potencial através da membrana, é a mesma para todos os iões.

Potencial de Nerst (V_N): é calculado para cada um dos iões.

Notação: Geralmente usa-se (1) para fora e (2) para dentro da célula.

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

63

Modelo de Donnan

Se o modelo de Donnan for correcto, em equilíbrio dever-se-ia obter, para qualquer ião permeável:

$$V_D = V_2 - V_1 = V_0 \Rightarrow V_D = V_i^N$$

No entanto, o que se observa na realidade é que só alguns iões permeáveis estão em equilíbrio de Donnan...

Júlia Tovar

Biofísica 11 – Potencial de repouso da membrana

64

Exemplo:

$$V_2 - V_1 = -\frac{k_B T}{q_i} \times \ln \frac{C_{2(i)}}{C_{1(i)}}$$

Esta equação apenas se pode aplicar a iões que se possam difundir livremente através da membrana (o que, como veremos, não é verdade para todos os iões).

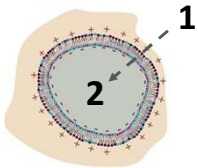
Tabela de concentrações iónicas para uma célula nervosa (V₀= -85 mV)

Ião	[C] _{exterior} (M)	[[C] _{interior} (M)
K ⁺	0.005	0.141
Na ⁺	0.142	0.010
Total de iões monopositivos	0.147	0.151
Cl ⁻	0.103	0.004
A ⁻	0.044	0.147
Total de iões mononegativos	0.147	0.151

Exemplo:

Usando a tabela anterior podemos calcular o potencial de Nernst para os iões da célula nervosa que se podem difundir livremente, os iões K⁺ e Cl⁻.

$$V_2 - V_1 = -\frac{k_B T}{q_i} \times \ln \frac{C_{2(i)}}{C_{1(i)}}$$



Para o ião K⁺

$$V_0 - 0 = -\frac{1.38 \times 10^{-23} \times 310.15}{1.6 \times 10^{-19}} \times \ln \frac{0.141}{0.005}$$

$$V_0 = -89.3 \text{ mV}$$

Para o ião Cl⁻

$$V_0 - 0 = -\frac{1.38 \times 10^{-23} \times 310.15}{-1.6 \times 10^{-19}} \times \ln \frac{0.004}{0.103}$$

$$V_0 = -86.9 \text{ mV}$$

Os valores obtidos para o potencial de Nernst para os iões K⁺ e Cl⁻ são próximos do valor experimental do potencial de repouso da célula nervosa (V₀ = - 85 mV).

Potencial de Nernst e equilibrio de Donnan

Quando os meios intra e extracelulares contêm iões monovalentes P^+ , Q^+ , R^- e a membrana é permeável a esses iões, o potencial de Nernst é alcançado. Quando se atinge o potencial de Nernst verifica-se que:

$$\frac{C_{P(2)}}{C_{P(1)}} = \frac{C_{Q(2)}}{C_{Q(1)}} = \frac{C_{R(1)}}{C_{R(2)}} = \beta$$

Para estes iões o equilíbrio de Donnan é atingido e o potencial de repouso da membrana será:

$$V_{0M} = -\frac{k_B T}{q_i} \times \ln(\beta)$$

Outro exemplo:

Concentrações iónicas, potencial de Nernst para cada ião e potencial de repouso numa célula muscular da rã ($T=16^{\circ}\text{C}$).

ião	$C_1(\text{mM})$	$C_2(\text{mM})$	C_2/C_1	$V_i^N(\text{mV})$
K^+	2.3	124.0	55.0	-99.8
Na^+	109.0	10.4	0.1	+58.6
Ca^{++}	2.1	4.9	2.3	-10.4
Mg^{++}	1.3	14.0	11.2	-30.1
Cl^-	77.5	1.5	0.02	-98.7
HCO_3^-	26.6	12.4	0.5	-18.8
Iões orgânicos	13.0	74.0	-	-

$V_0 \cong -98\text{mV}$

Apenas K^+ e o Cl^- estão em equilíbrio de Donnan.

O modelo de Donnan

Vimos que as correntes eléctricas devidas ao movimento dos iões através das membranas dependem de:

- da **permeabilidade seletiva** das membranas para esses mesmos iões
- dos **gradientes de potencial eléctrico** que forçam os iões através delas

Habitualmente uma membrana celular é permeável a vários tipos de iões.

No modelo de Donnan, a membrana é considerada como uma barreira porosa, através da qual alguns iões monovalentes se podem mover .

Estes iões, devido à acção das forças de difusão e eléctricas irão atingir as concentrações previstas pela equação de N-P – diz-se que estão em equilíbrio de Donnan

Notar que:

- Se apenas houvesse o transporte passivo através da membrana, as concentrações dos iões no interior da célula não se iriam manter constantes ao longo do tempo.
- Essas concentrações só se podem manter constantes, porque simultaneamente com o transporte passivo ocorre também processos de transporte activo.