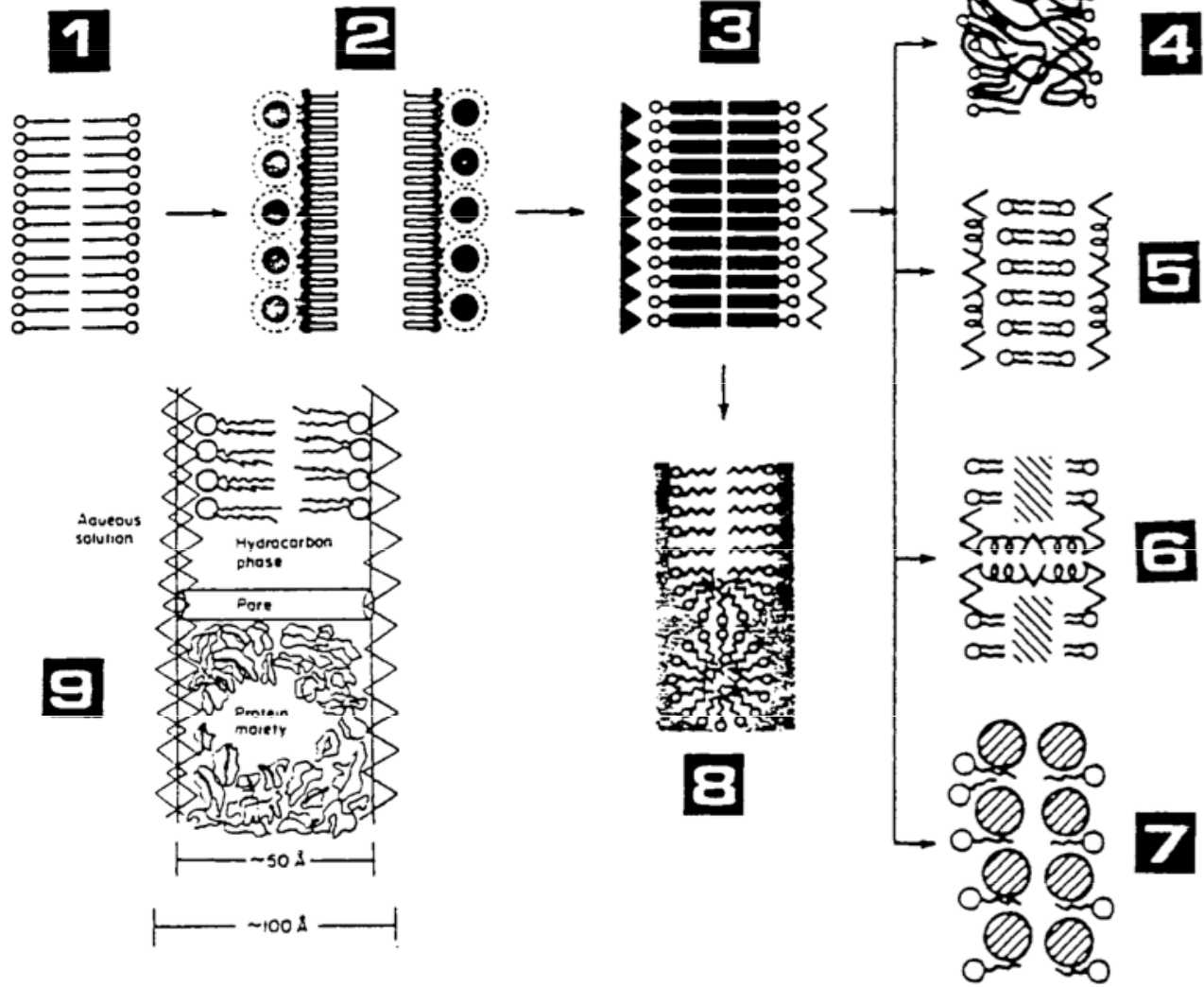


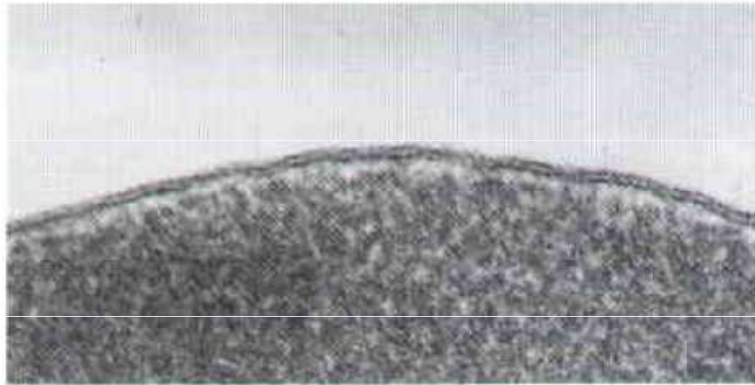
Membrány

Literatura:

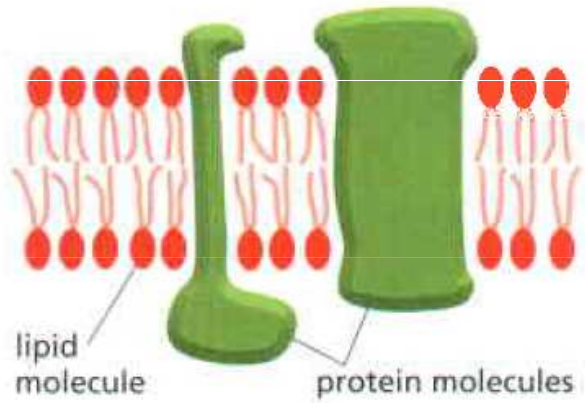
- 1) Cotterill, R.: *Biophysics: An Introduction*, John Wiley & Sons, Ltd. **2002**
- 2) Murray, R.K., Granner, D. K., Mayes, P., A., Rodwell, V., W.: *Harper's Illustrated Biochemistry*, Lange Medical Books, **2003**
- 3) Schuenemann, V.: *Biophysik: Eine Einfuehrung*, Springer, **2005**
- 4) Garrett, R.H., Grisham, C.M.: *Biochemistry*, 2nd ed., **1999**
- 5) Jackson, M.B.: *Molecular and Cellular Biophysics*, Cambridge University Press, **2006**
- 6) Kodíček, M. & Karpenko, V.: *Biofyzikální chemie*, Academia
- 7) Cooper, G.M.: *Cell – A molecular approach*, ASM Press
- 8) Ti Tien, H. & Ottova-Leitnmannova, A.: *Membrane biophysics (As viewed from experimenta bilayer lipid membranes; Planar Lipid Bilayers and Spherical Liposomes)*, Elsevier, **2000**
- 9) Templer, R.H. & Leatherbarrow, R.: *Biophysical Chemistry – Membranes and Proteins*, Royal Society of Chemistry, **2002**
- 10) Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter, P.: *Molecular Biology of The Cell*, 5th ed., Garland Science, **2008**
- 11) Bergethon, P.R.: *The Physical Basis of Biochemistry – The Foundations of Molecular Biophysics*, 2nd ed. Springer, **2010**



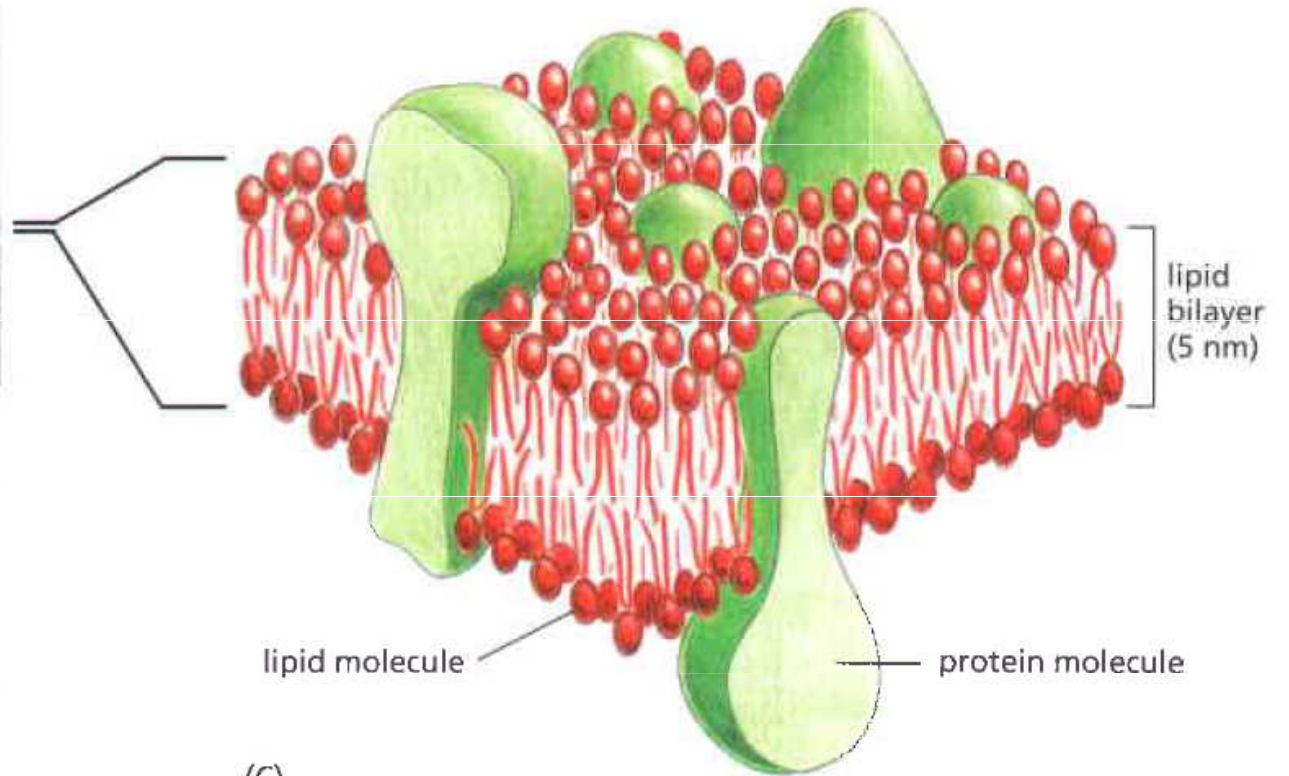
- 1) Gorter & Grendel
- 2) Harvey, Danielli, Davson
- 3) Robertson (X-ray diffraction)
- 4) Benson
- 5) Singer & Nicolson
- 6) -----"-----
- 7) Green
- 8) Sjostrand & Lucy
- 9) Brown (1971)



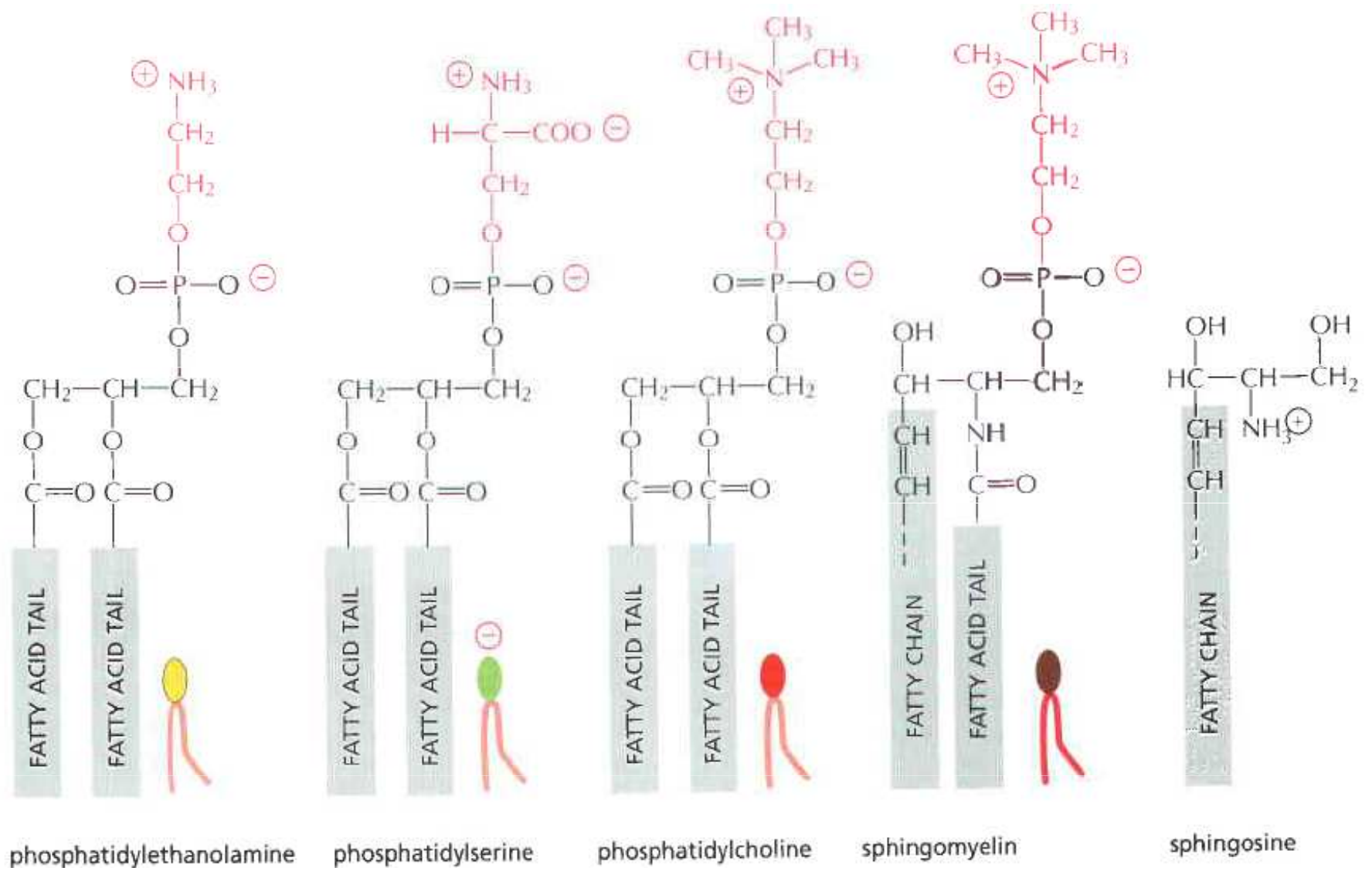
(A)

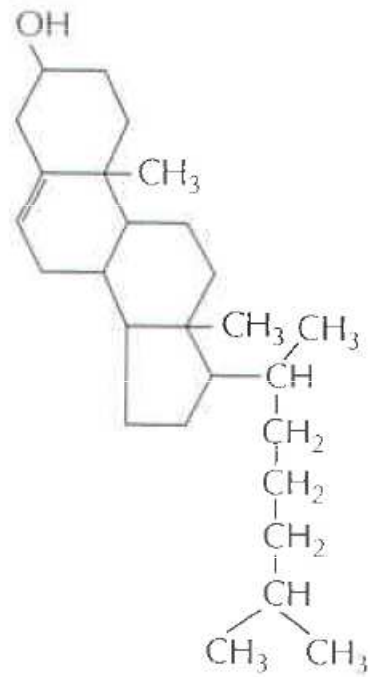


(B)

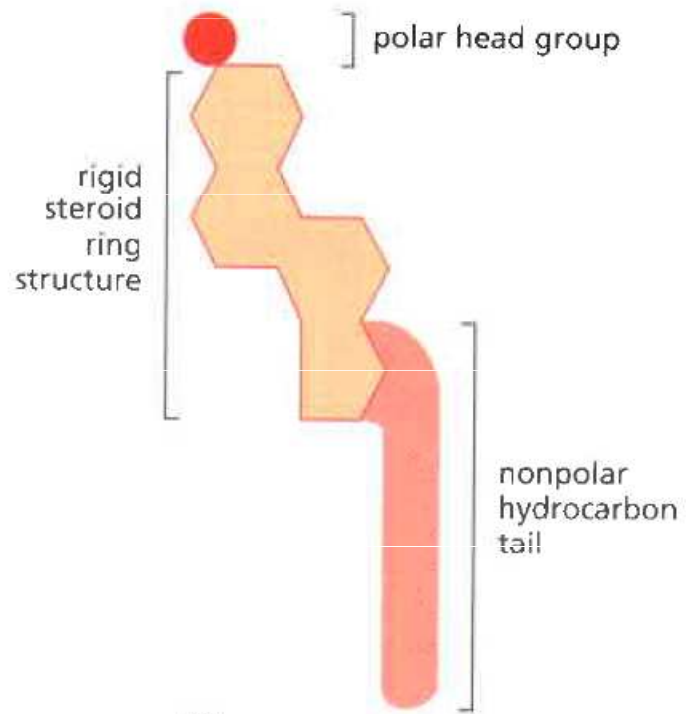


(C)

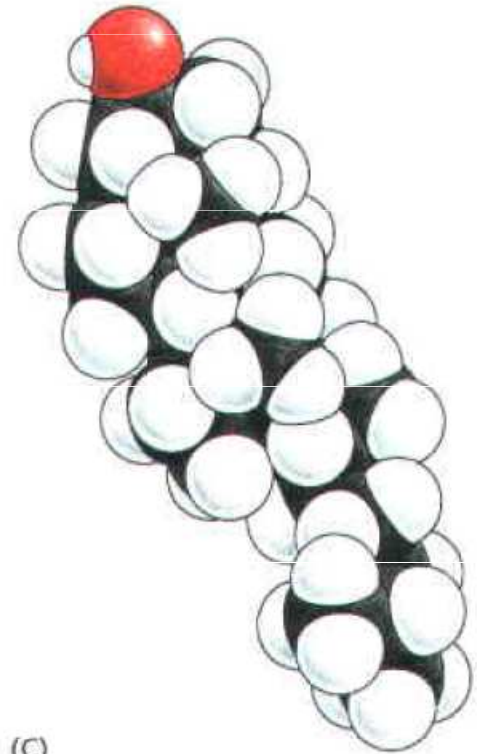




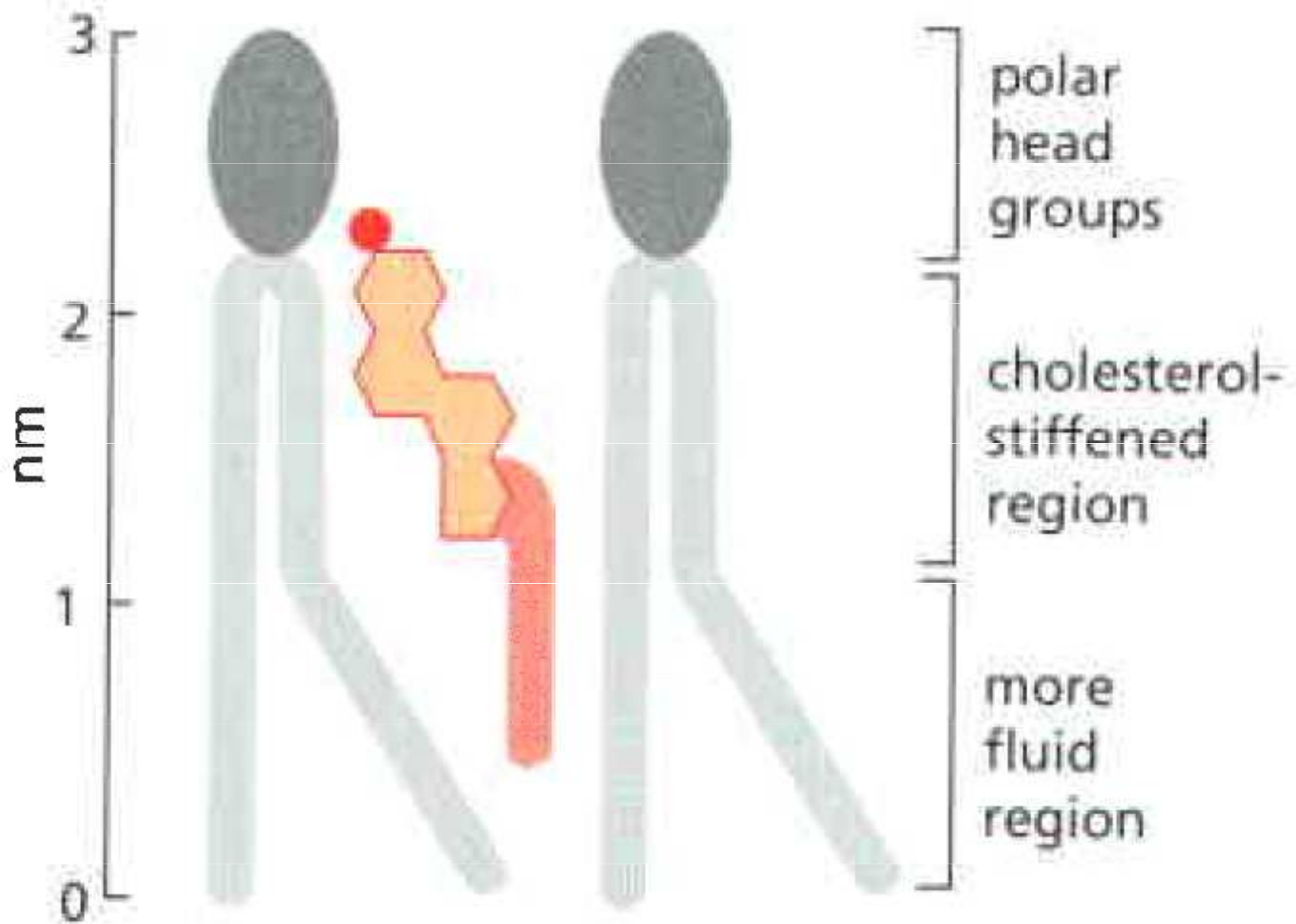
(A)

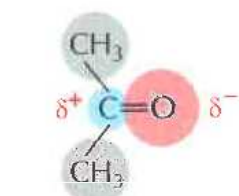


(B)

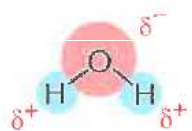


(C)

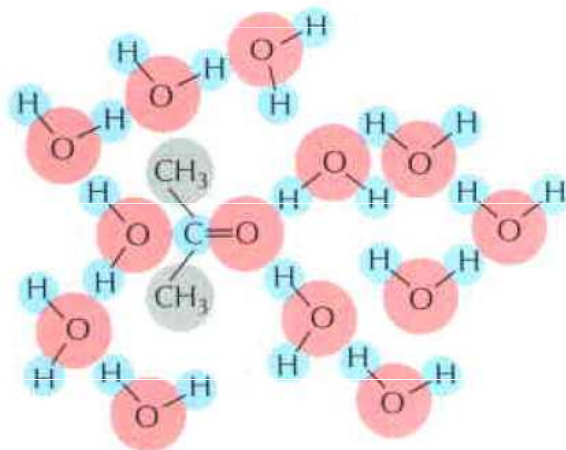




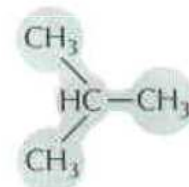
acetone



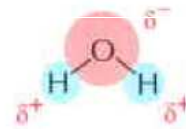
water



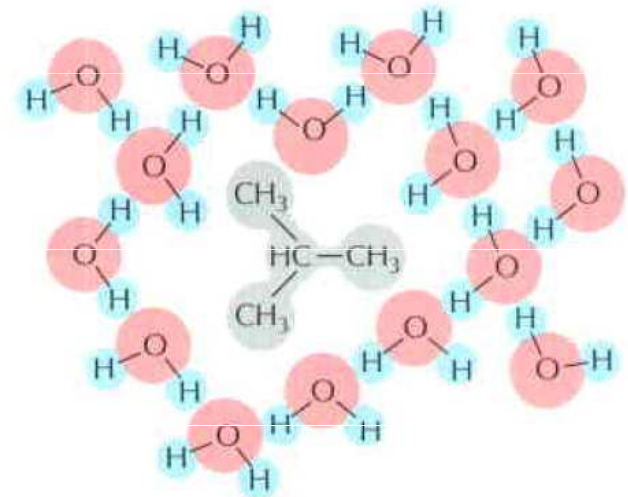
acetone in water



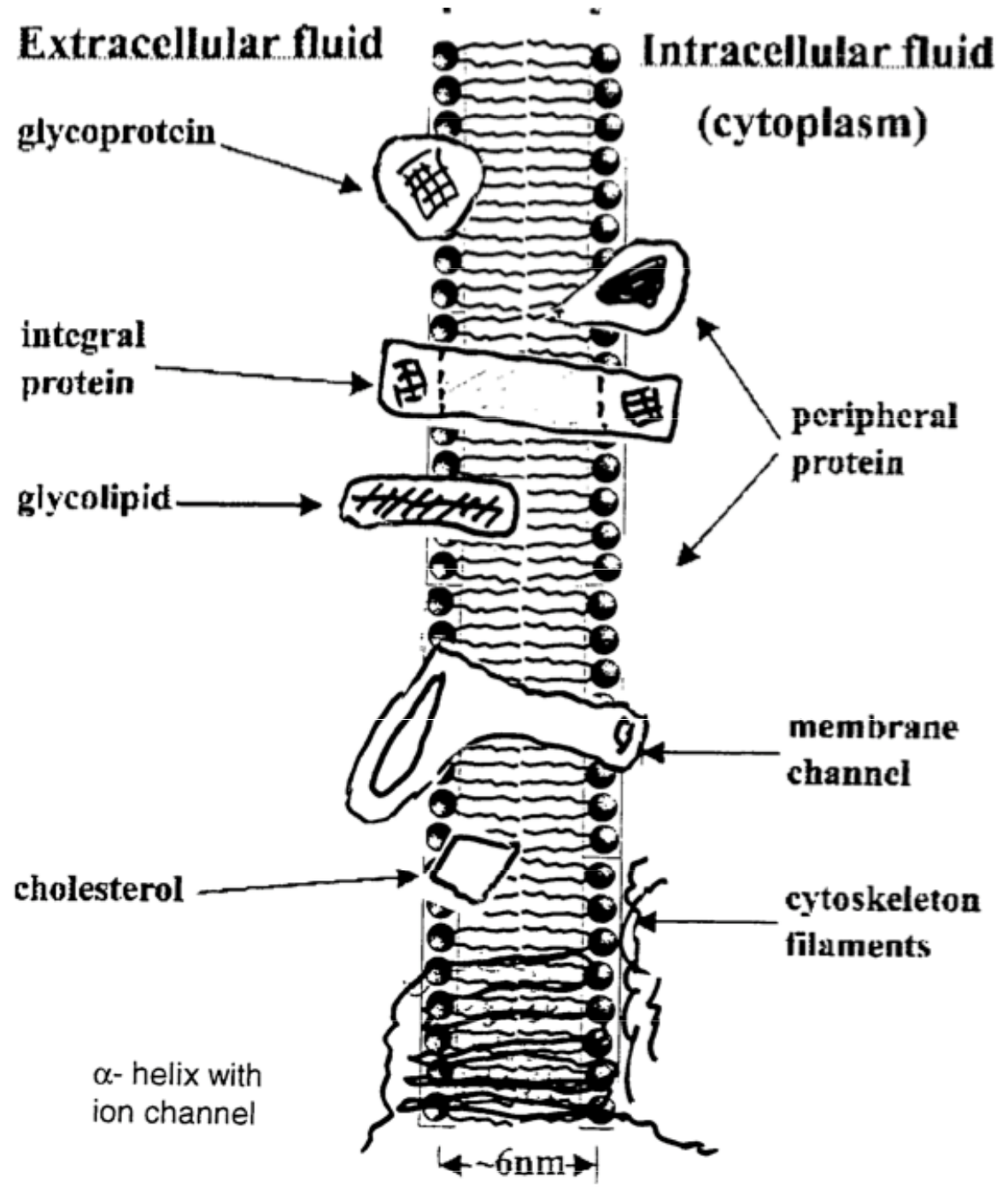
2-methyl propane



water

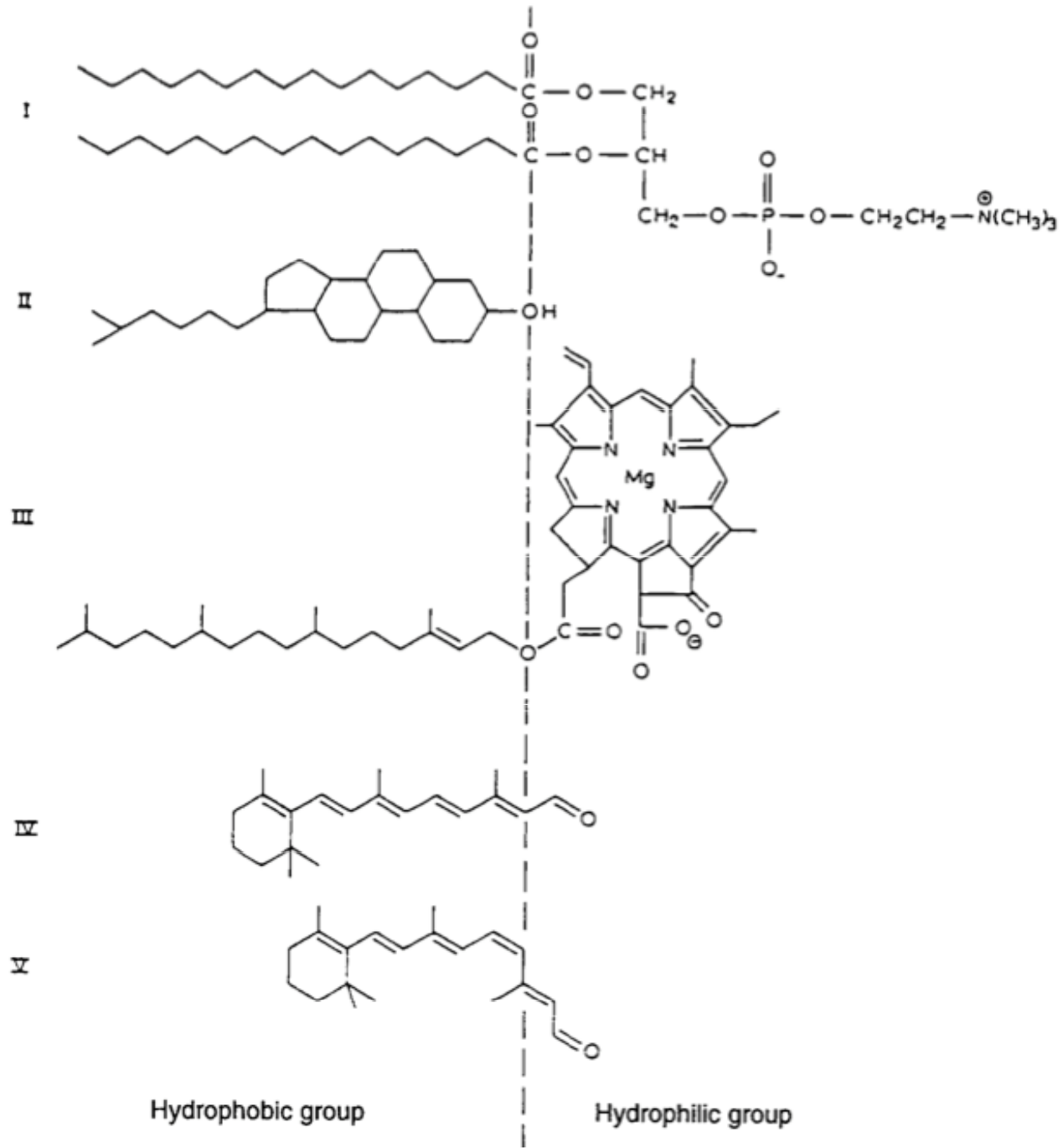


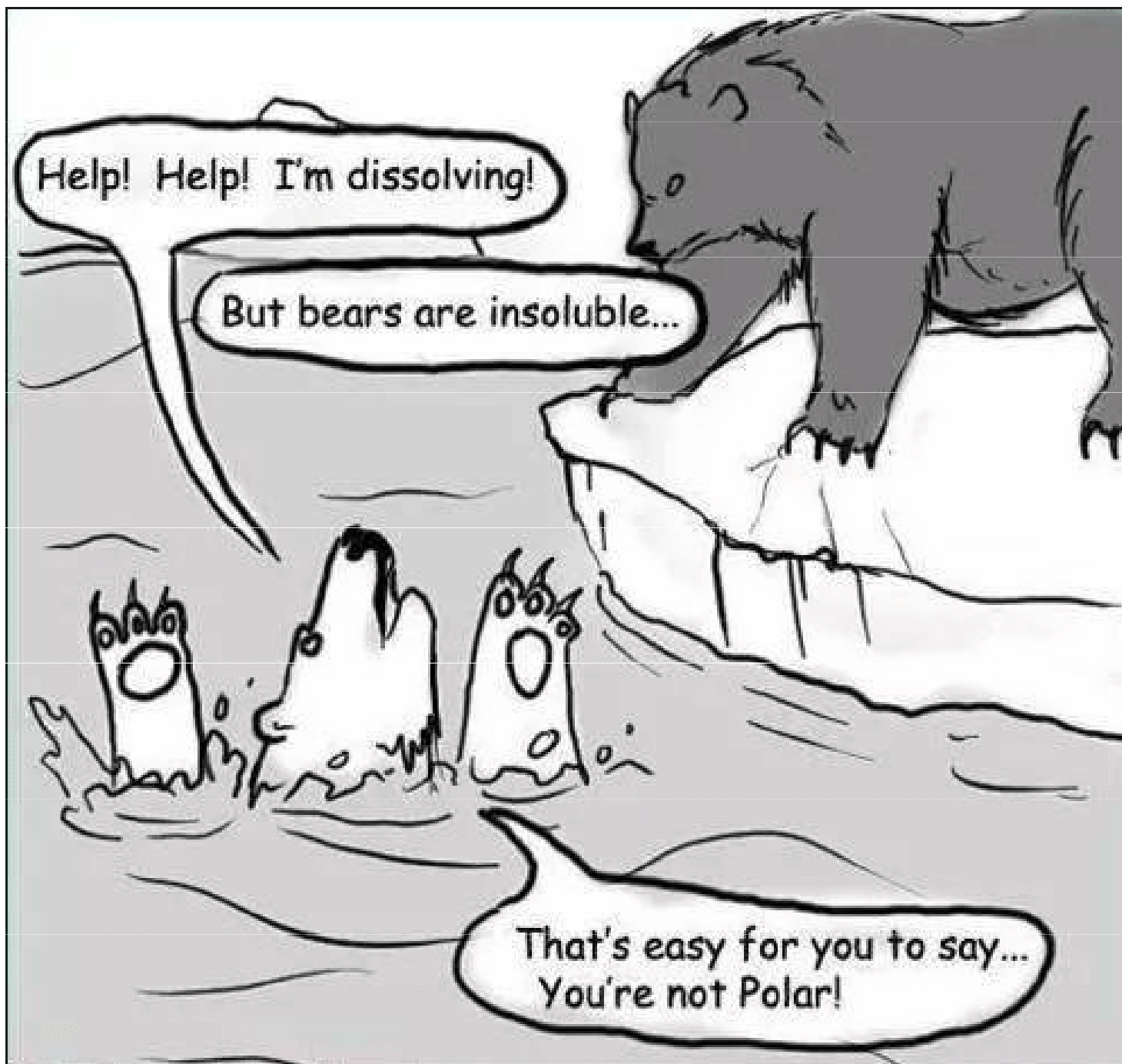
2-methyl propane in water



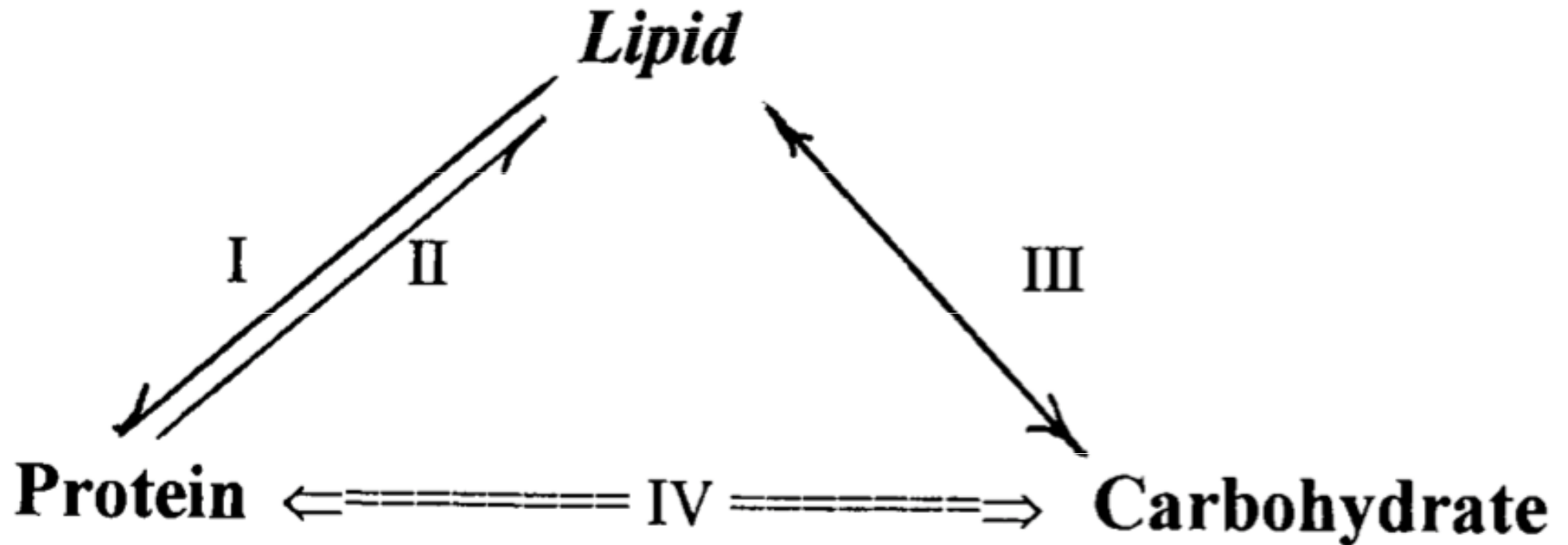
Stavební jednotky lipidů/membrán

- A) Mastné kyseliny ($\epsilon=2..10$)
- B) Glycerol; anorganický fosfát (PA) ($\epsilon=80$)
- C) **Choline** (PC), **Ethanolamin** (PE), **Serin** (PS), **Inositol** (PI – fosfatidylinositol, IP₃ – inositol trifosfát, PIP₂ – fosfatidylinositol-4,5-bifosfát), **Galactóza**, **N-acetyl-neuroaminová kyselina**, **Organický sulfát**
- D) **Sfingosin** => **Sfingolipidy**, **Glycolipidy** => **sulfolipidy**, **steroidy**,





Membránové komponenty

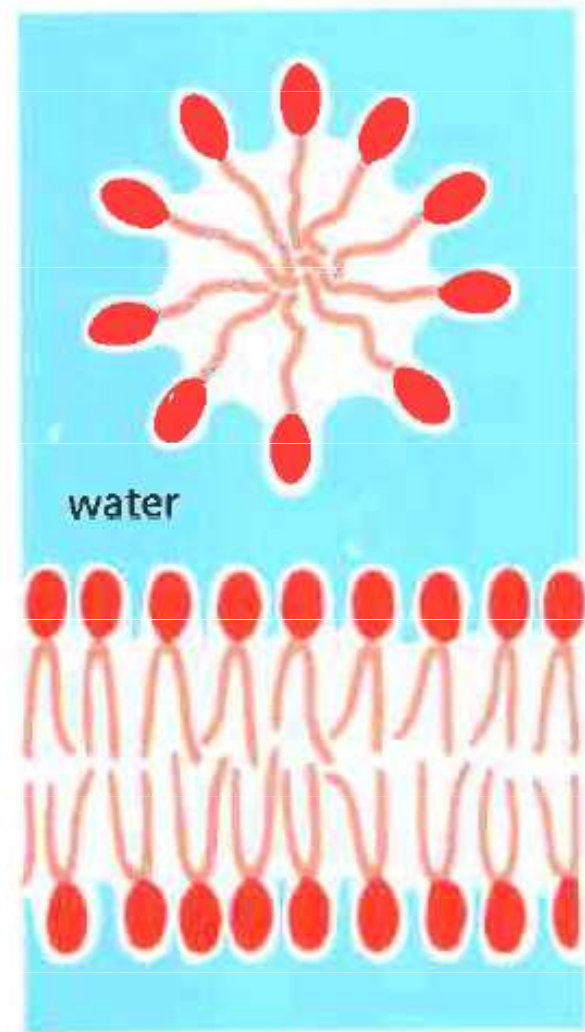
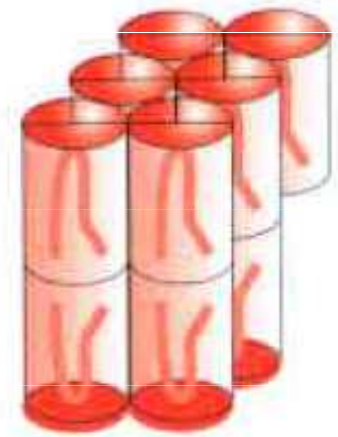
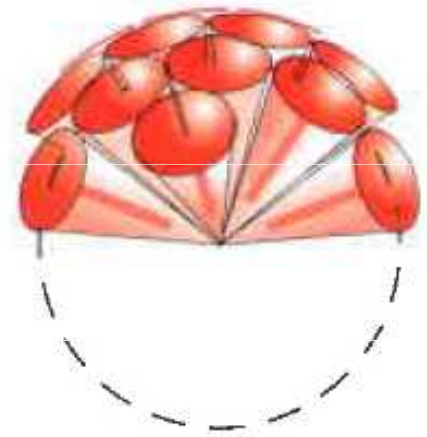


- 1) Lipoprotein: lipid + protein, který je většinou rozpustný v H₂O
- 2) Proteolipid: protein + lipid, -----"----- v organice (e.g. 2:1 = CHCl₃ : CH₃OH)
- 3) Glycolipid: lipid + carbohydrate. Cukry glycolipidů jsou na vnějším povrchu a velmi pravděpodobně se účastní mezibuněčných komunikací
- 4) Glycoprotein: carbohydrate + protein. Podobně jako glycolipidy, cukerné zbytky glycoproteinů jsou připojeny na ne-cytoplasmické straně membrány.

shape of lipid molecule



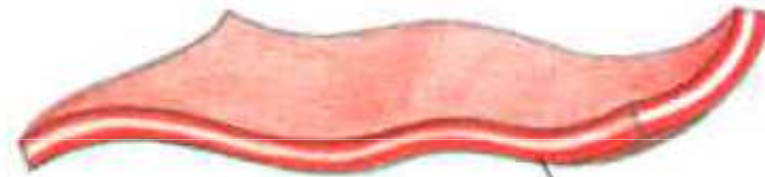
packing of lipid molecules



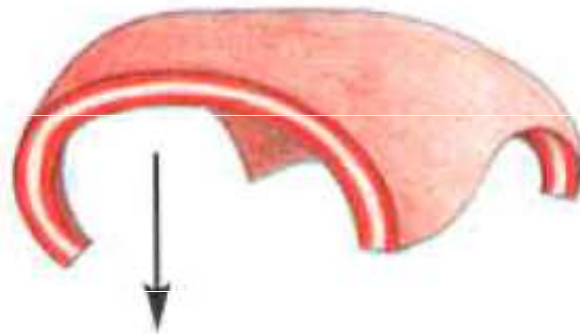
lipid micelle

lipid bilayer

ENERGETICALLY UNFAVORABLE



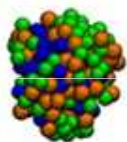
planar phospholipid bilayer
with edges exposed to water



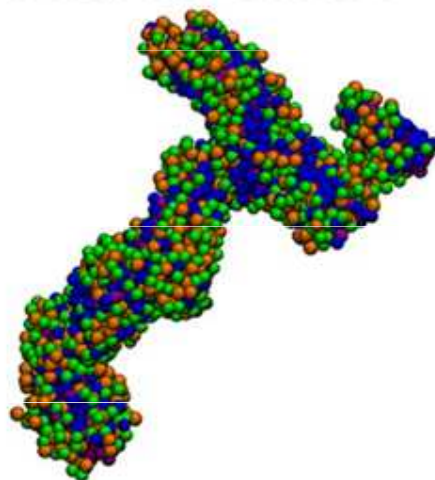
sealed compartment
formed by phospholipid
bilayer

ENERGETICALLY FAVORABLE

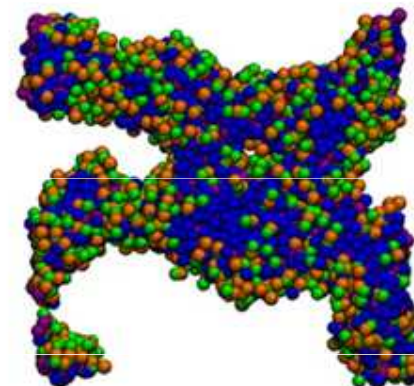
Micelle



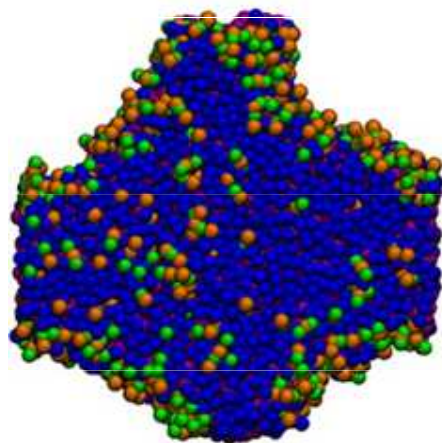
Worm like micelle



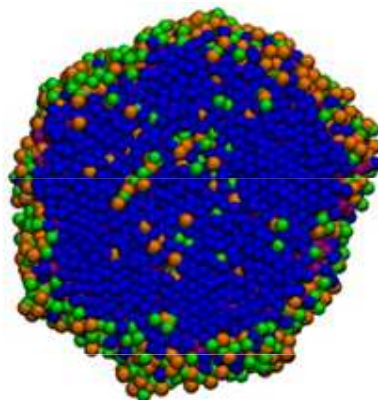
Micelle/lamella



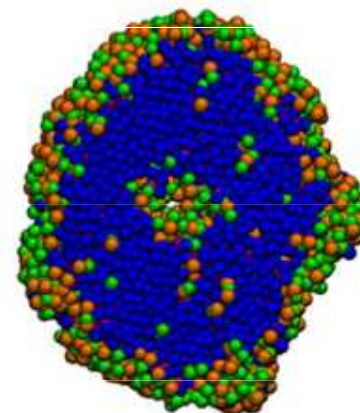
Perforated lamella



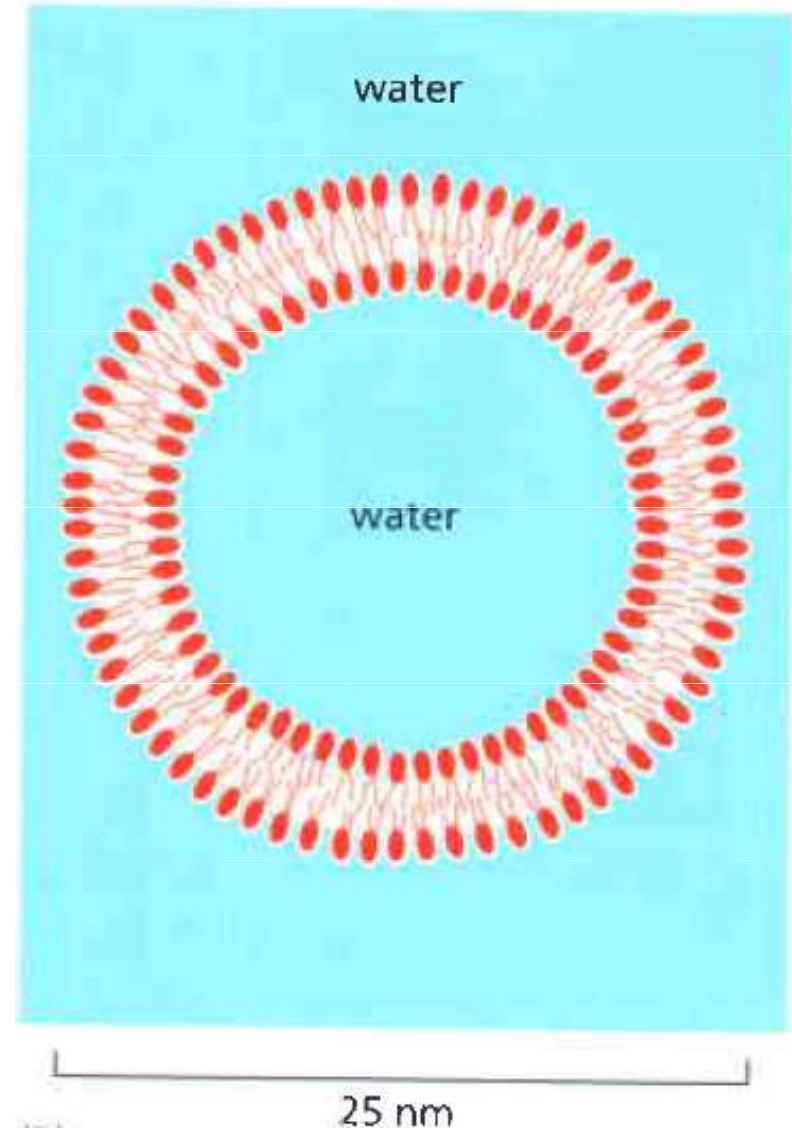
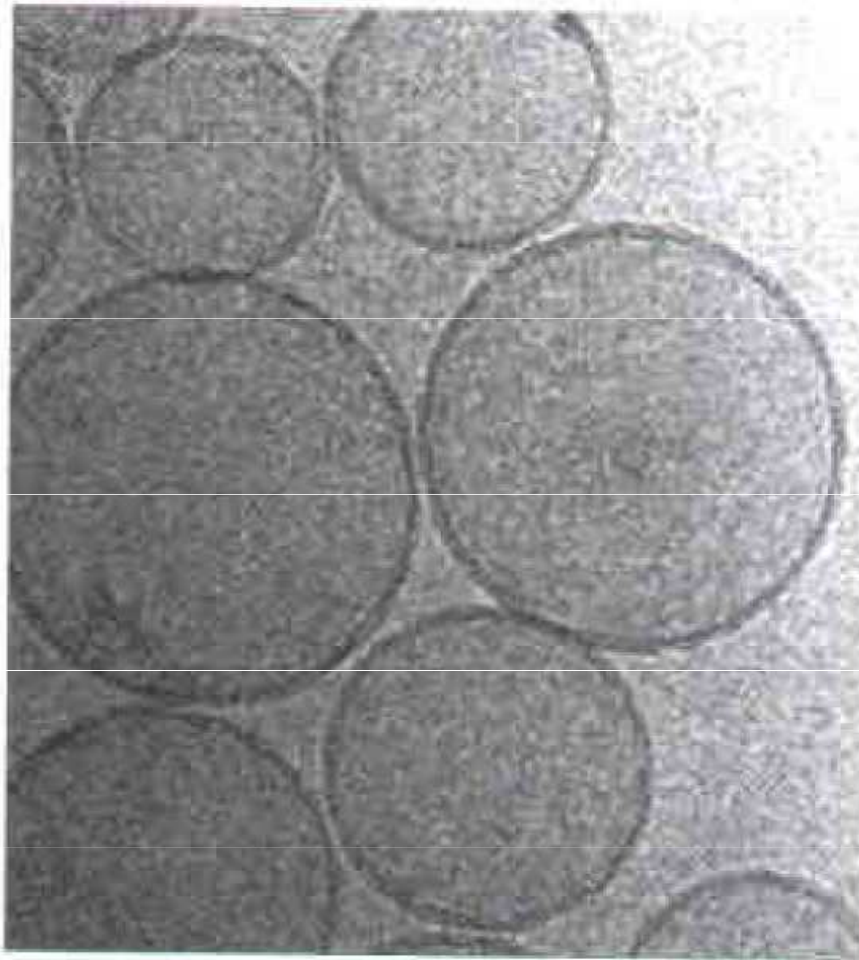
Bicelle

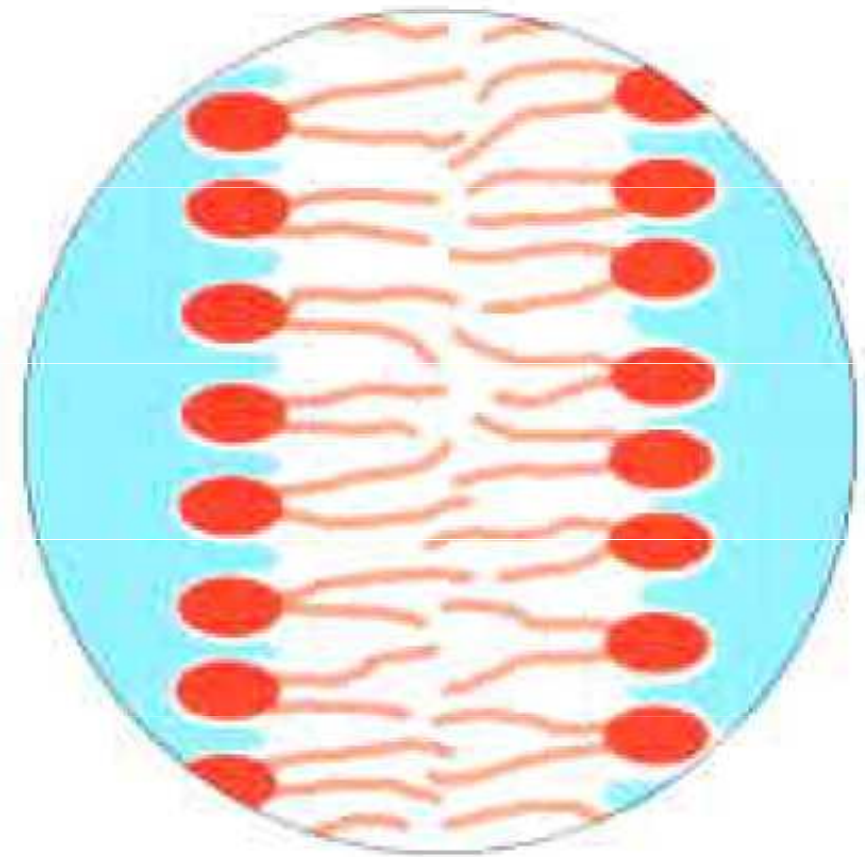
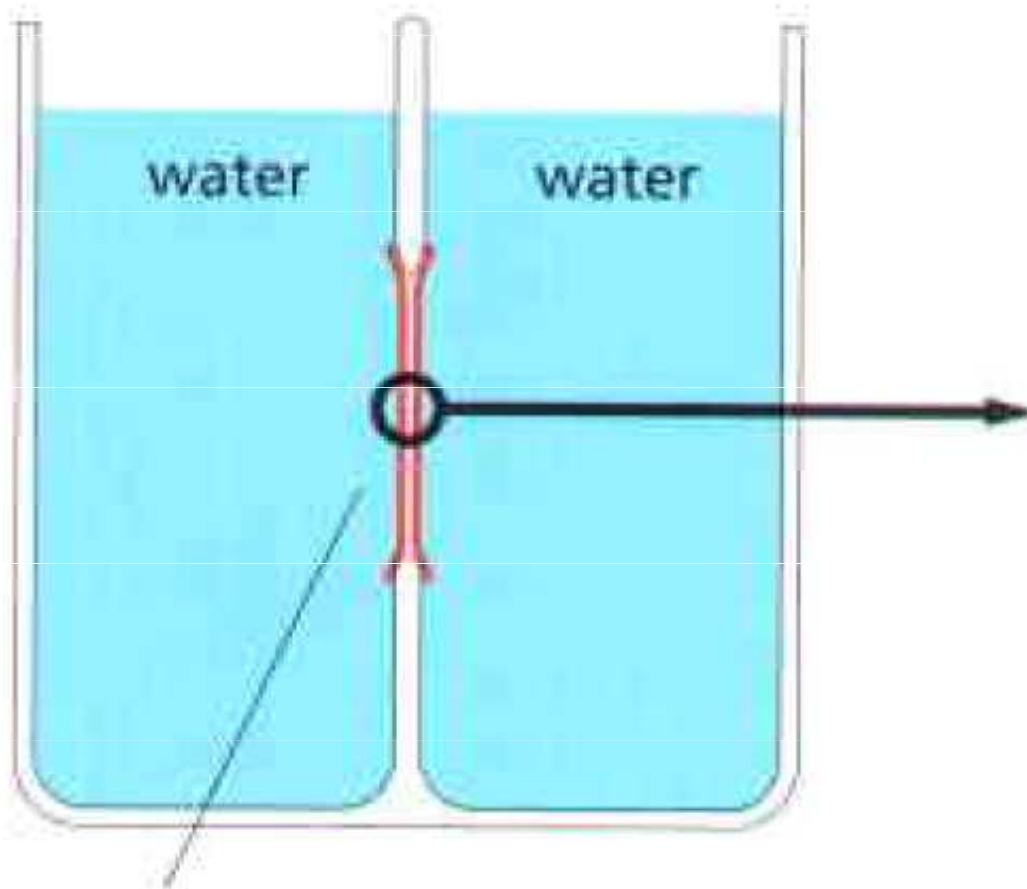


Perforated bicelle

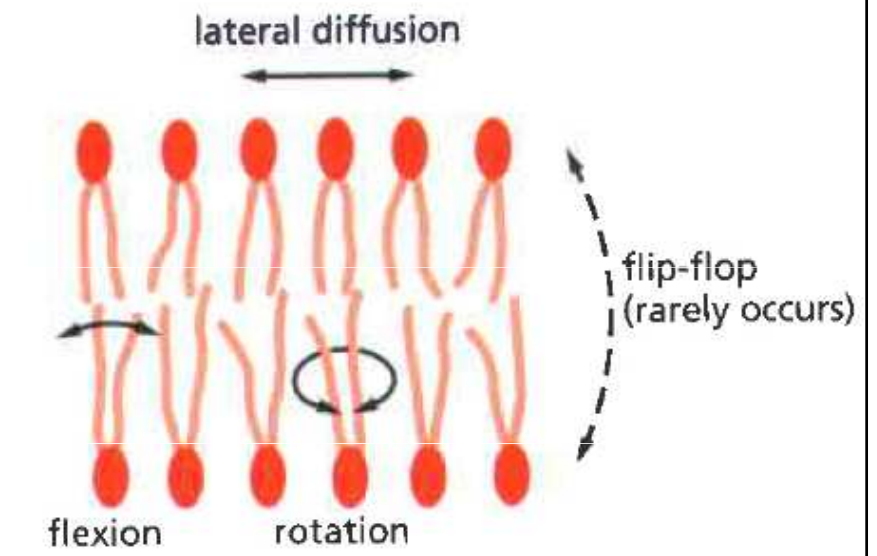
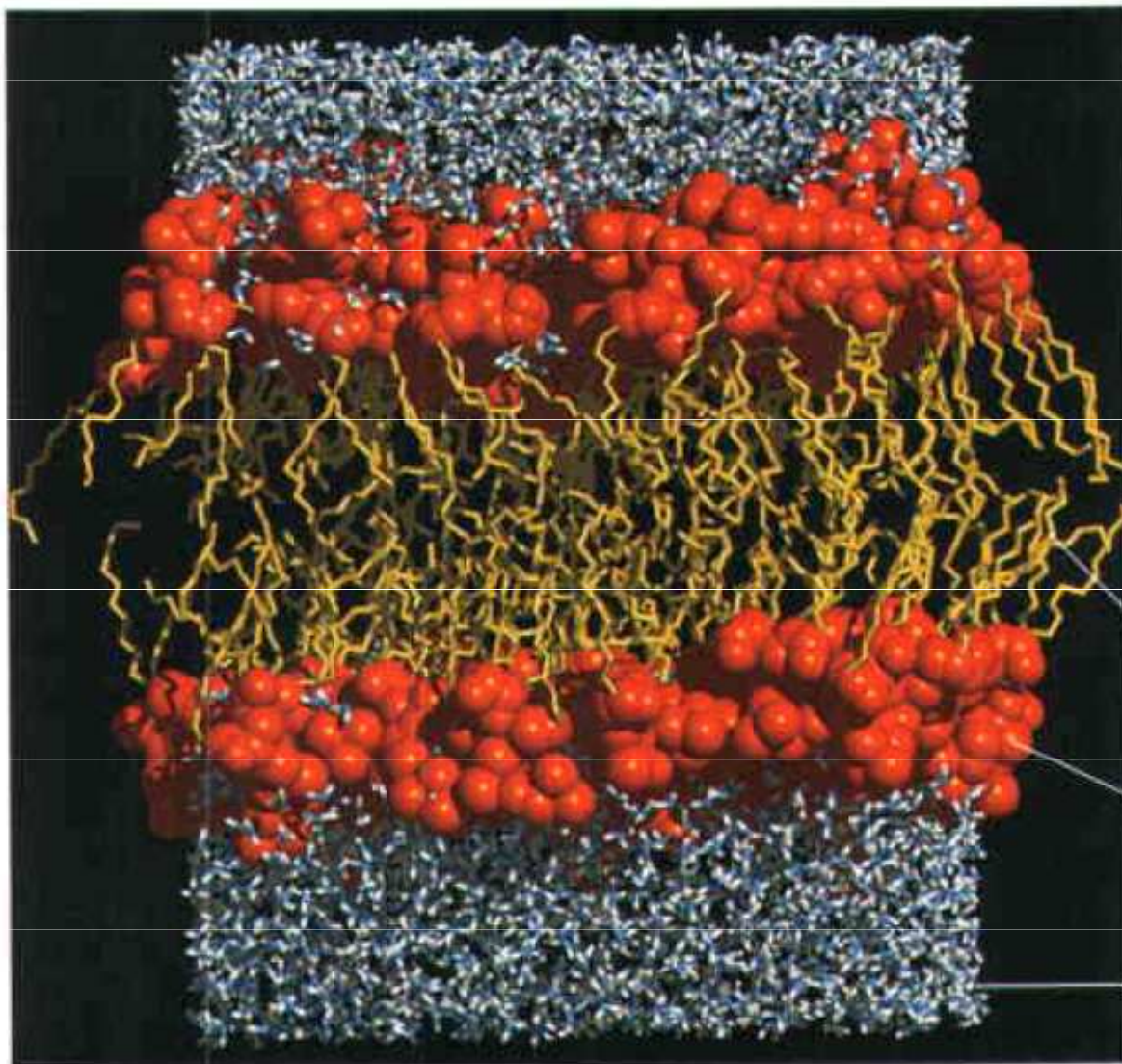


Liposome





lipid bilayer (black membrane)

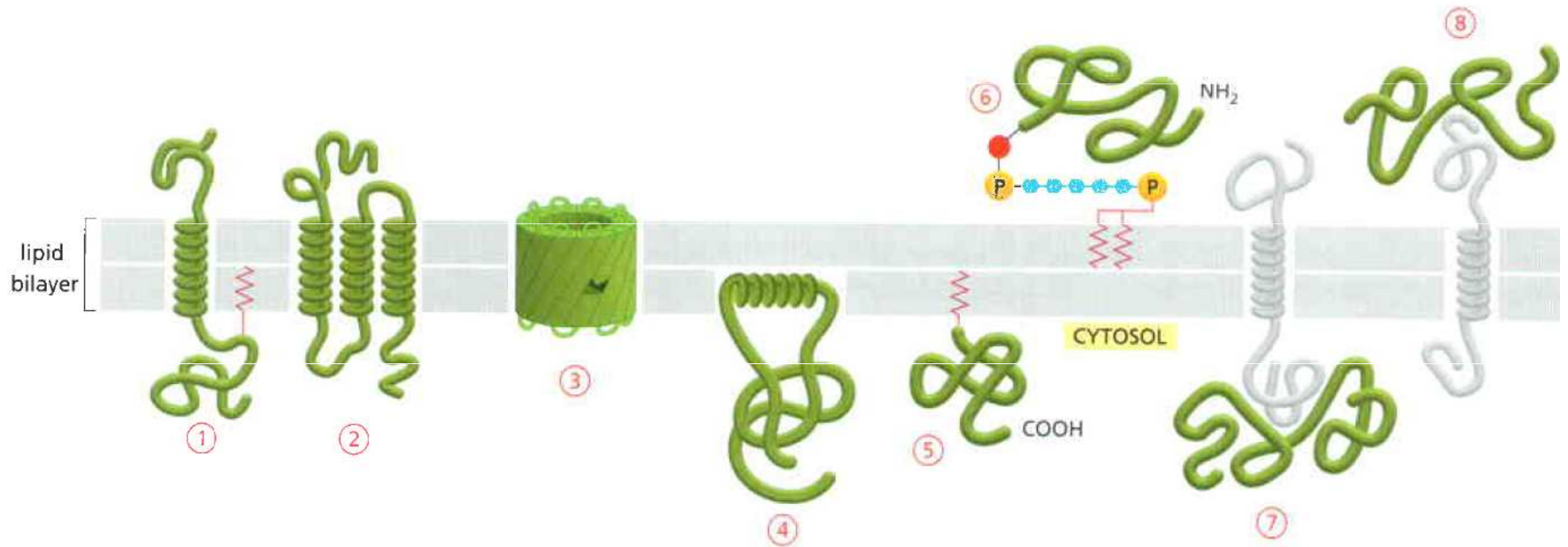


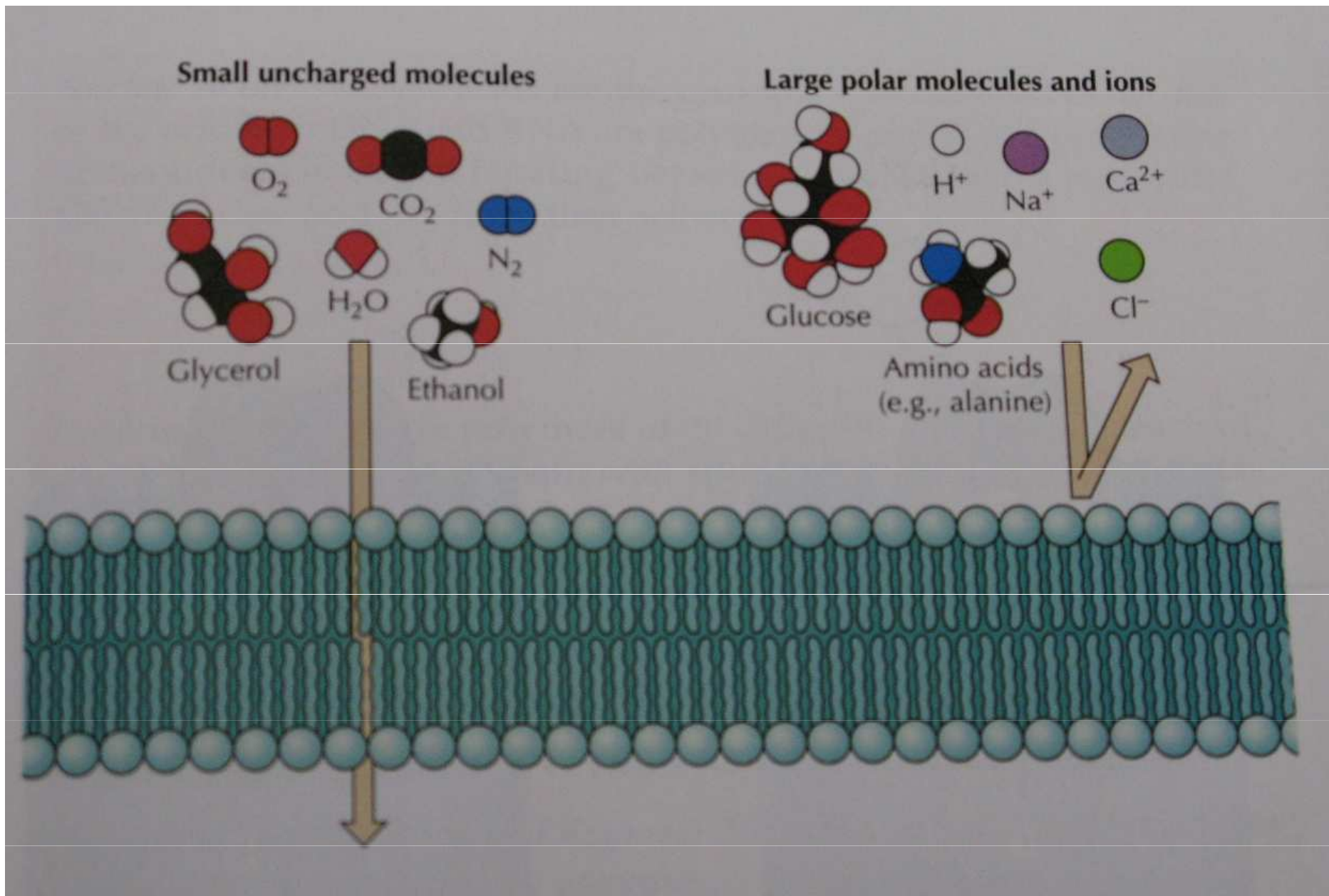
(B)

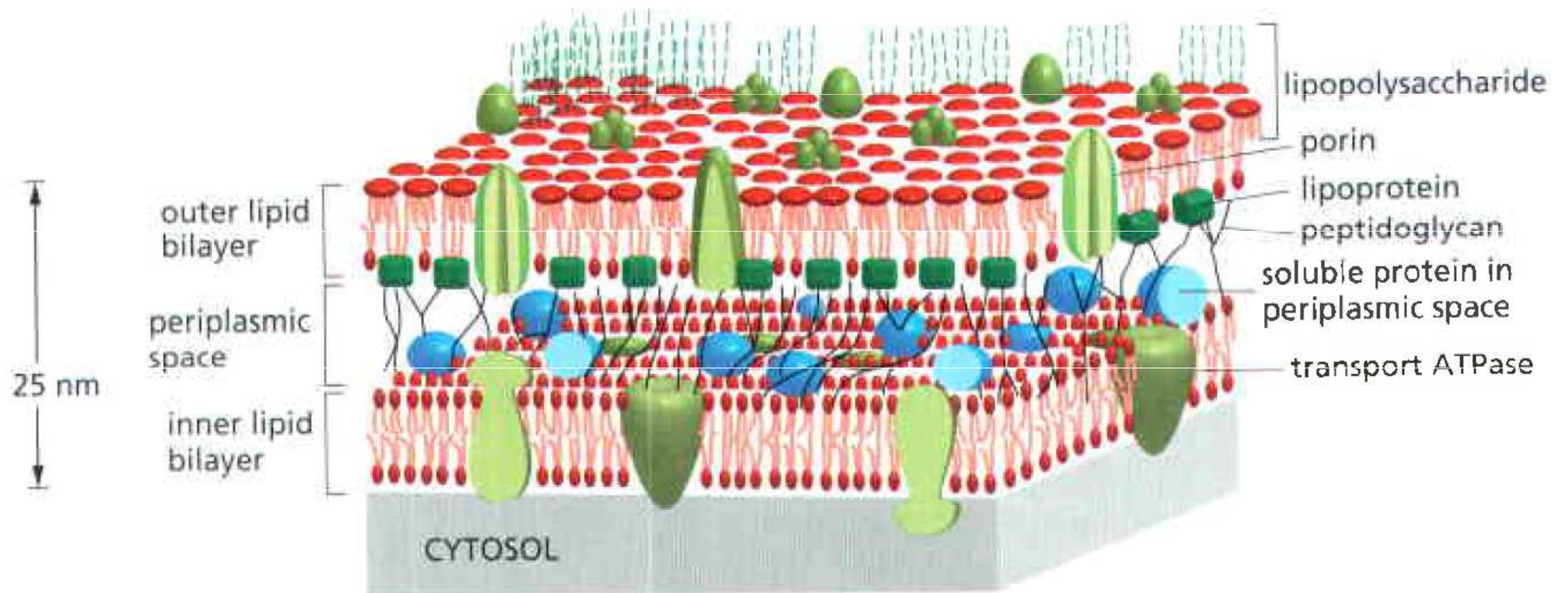
fatty acid tails

lipid head groups

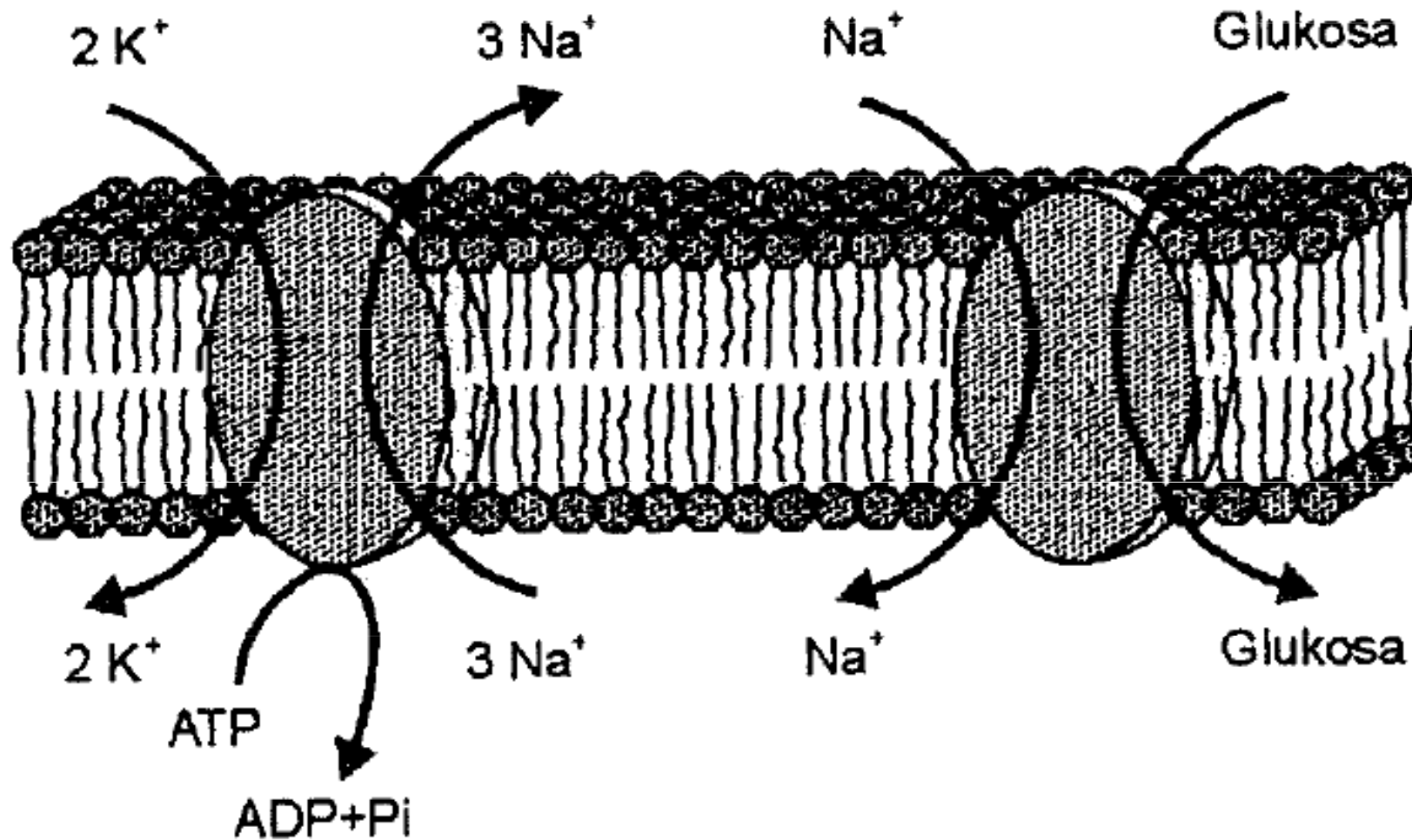
water molecules



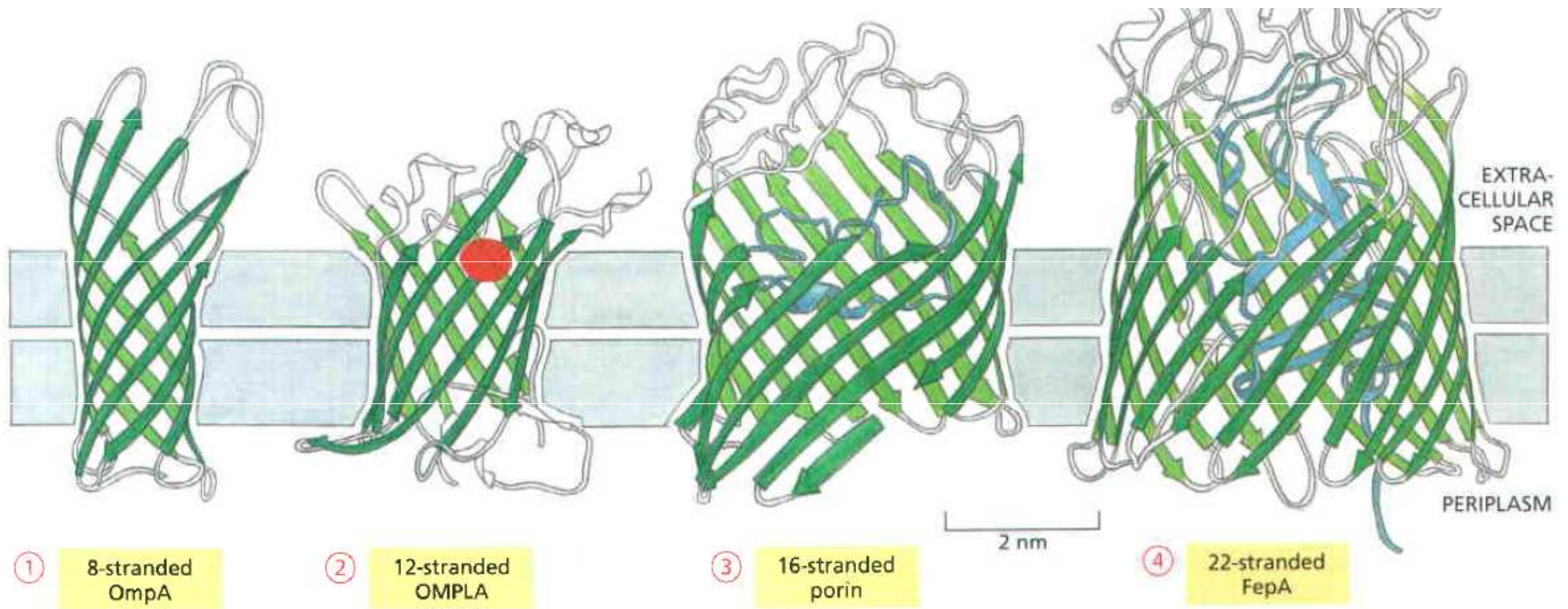


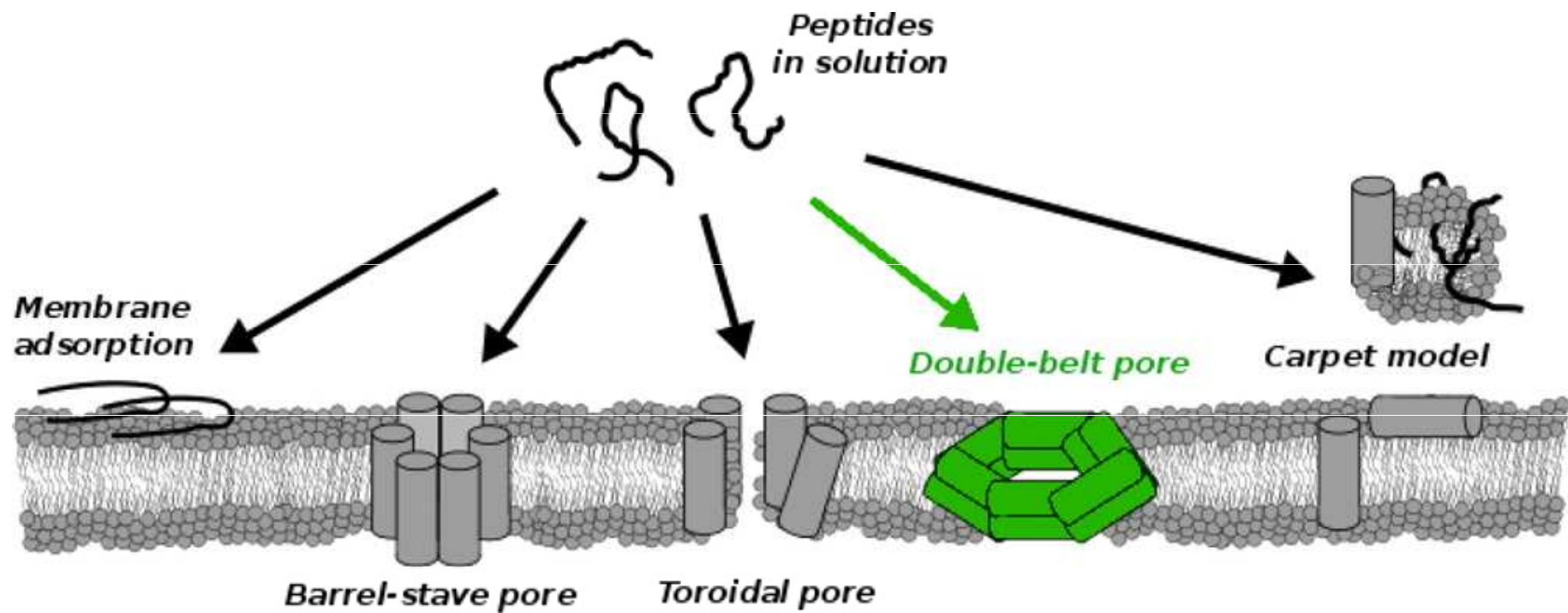


MIMOBUNĚČNÝ PROSTOR



CYTOSOL



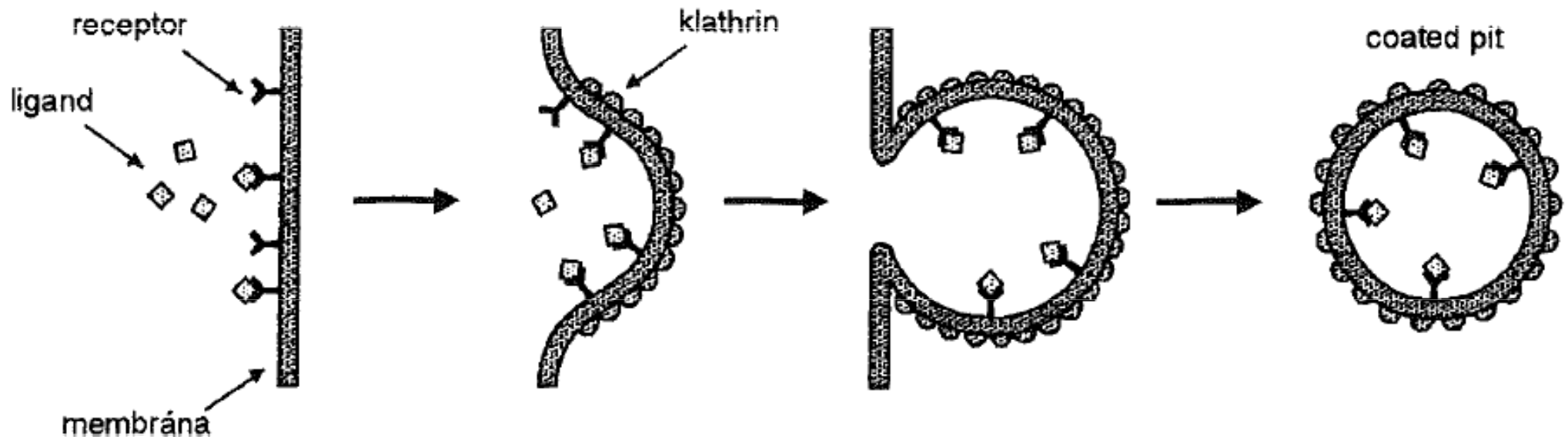


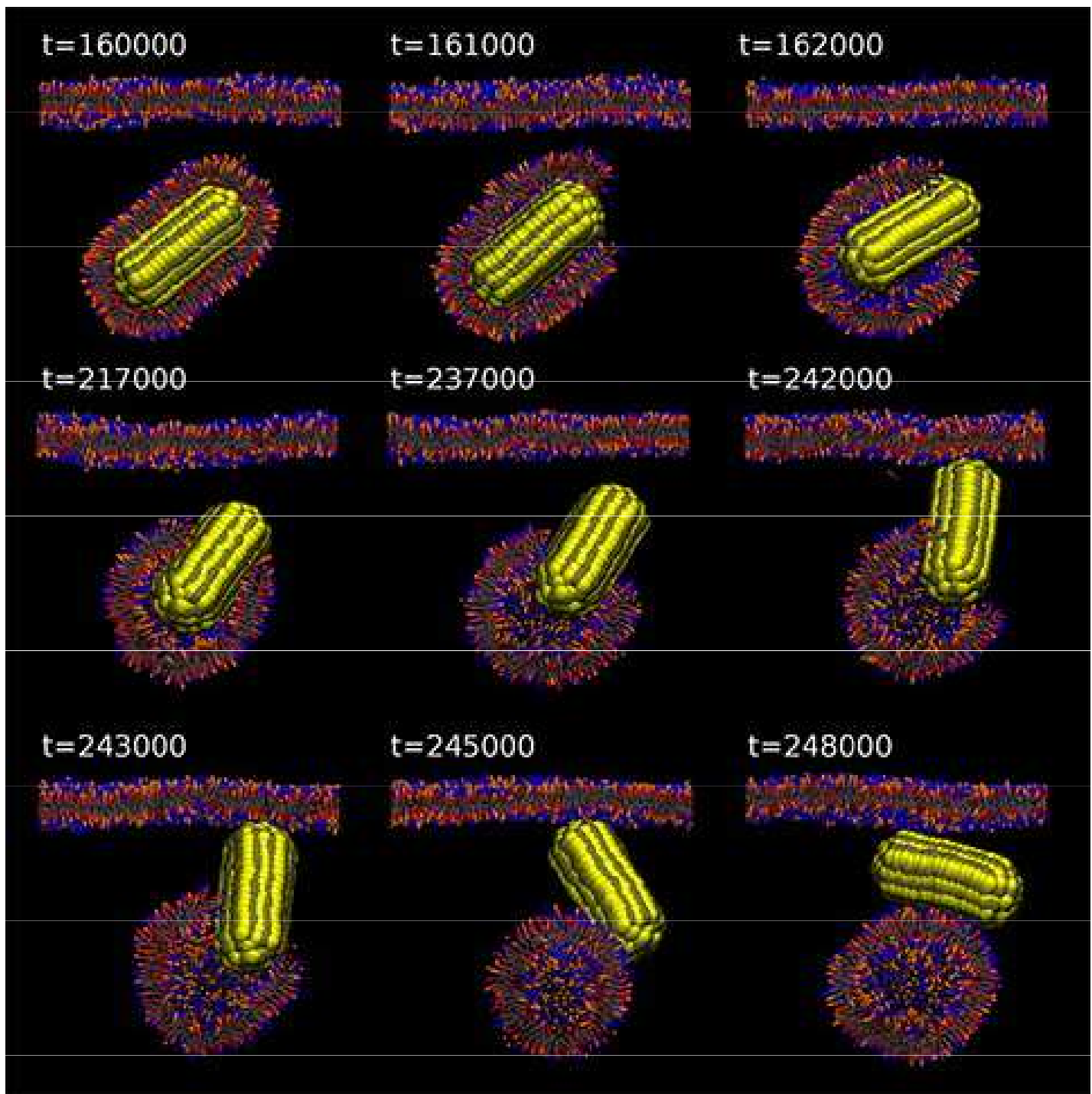
Membrány oddělují různé útvary buněk a selektivním transportem látek umožňují komunikaci mezi kapalnými fázemi.

Transport hmoty přes membránu

A] Pasivní transport (ve směru gradientu elektrochemického potenciálu)

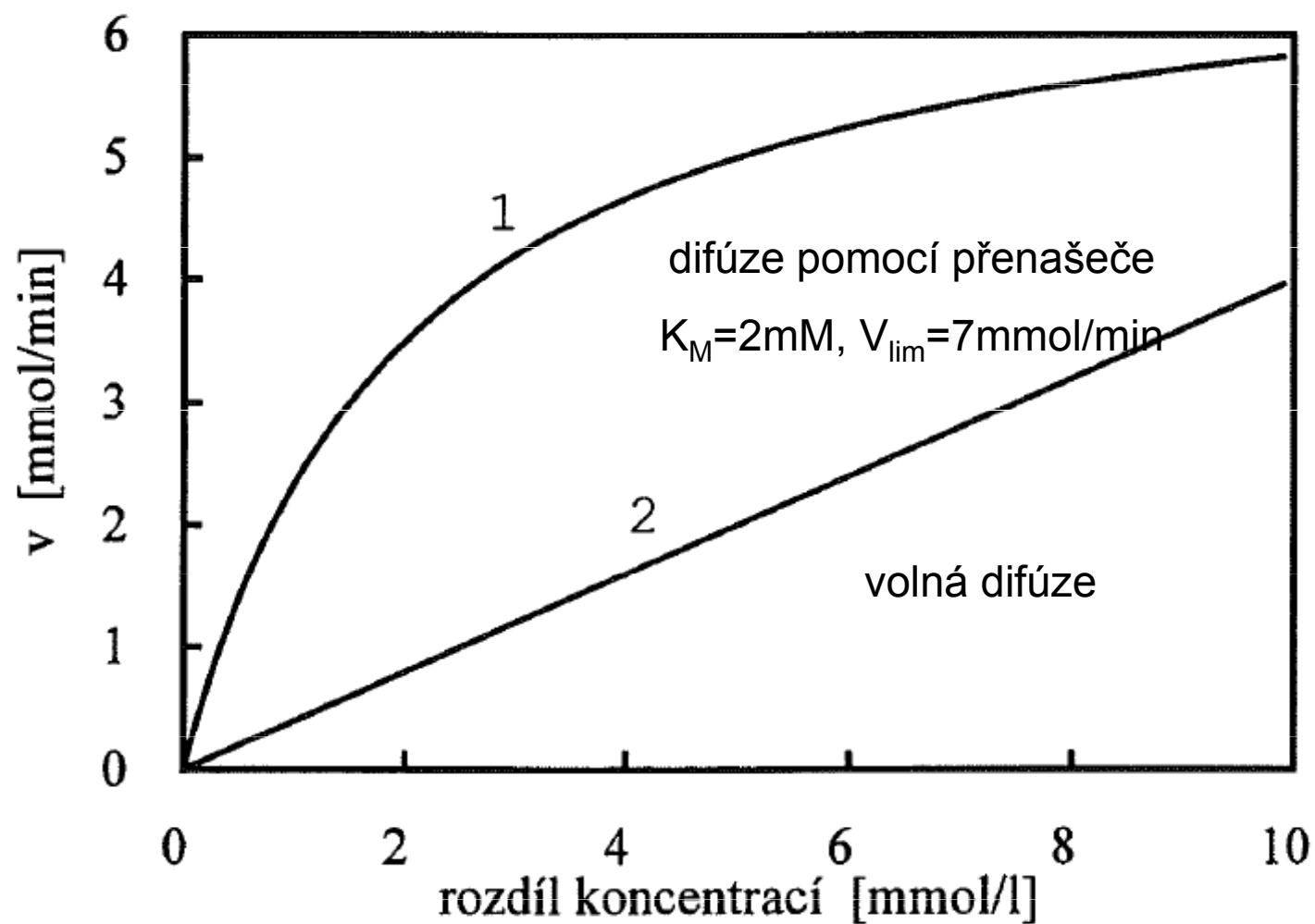
- 1) Volná difúze
- 2) Exo-/endocytoza
- 3) (Ne) specifickými póry/kanály – gramicidin A





4) Přenašeče – např. Valinomycin

- i) saturační kinetika
- ii) vysoká specifická
- ii) transport může být inhibován



Efektivita transportu pomocí specifických přenašečů může být ovlivněna:

- a) Koncentračním spádem
- b) Elektrické řízení
- c) Chemické řízení
- d) Řízení mechanickými podněty

5) Aktivní transport (viz. tabulka)

6) Skupinová translokace

Transportovaná částice	Mechanismus transportu	Lokalisace v savčím organismu
Glukosa	pasivní	většina tkání
	aktivní symport s Na^+	tenké střevo, ledvinové tubuly
Fruktosa	pasivní	střevo, játra
Aminokyseliny	aktivní symport s Na^+ (specificky pro skupiny AK)	střevo, ledviny, játra
	aktivní skupinová transpolace	játra
	pasivní (některé AK)	tenké střevo
Malát, glutamát, aspartát, 2-oxoglutarát, citrát, pyruvát...	pasivní antiport	vnitřní membrána mitochondrie
ATP-ADP	antiport (aktivní nebo pasivní)	vnitřní membrána mitochondrie
H^+	aktivní (respirační řetězec)	vnitřní membrána mitochondrie
Na^+	pasivní	distální tubuly, neuron
$\text{Na}^+ - \text{H}^+$	aktivní antiport	proximální tubuly ledvin, tenké střevo
$\text{Na}^+ - \text{K}^+$	primární aktivní antiport	plasmová membrána všech buněk
Ca^{2+}	primární aktivní	plasmová membrána, endoplasmatická a sarko- plasmatická membrána
$\text{Ca}^{2+} - \text{Na}^+$	aktivní antiport	většina tkání
$\text{H}^+ - \text{K}^+$	aktivní antiport	buňky žaludečního epithelu
Cl^- , HCO_3^-	pasivní antiport	většina buněk, zejména erythrocyty

Vizualizace membrán, např.:

<http://www.youtube.com/watch?v=ULR79TiUj80>

<http://www.youtube.com/watch?v=moPJkCbKjBs&feature=related>

<http://www.youtube.com/watch?v=LKN5sq5dtW4&feature=related>

<http://www.youtube.com/watch?v=lzuKhespz20&feature=related>

Osmóza

z řeckého tlak/tlačit

Π – velké řecké pí

Síla, kterou je třeba aplikovat na roztok k zastavení přítoku rozpouštědla

Osmotický tlak roztoku je úměrný koncentraci rozpuštěné látky

Osmóza umožňuje buňkám držet jejich tvar

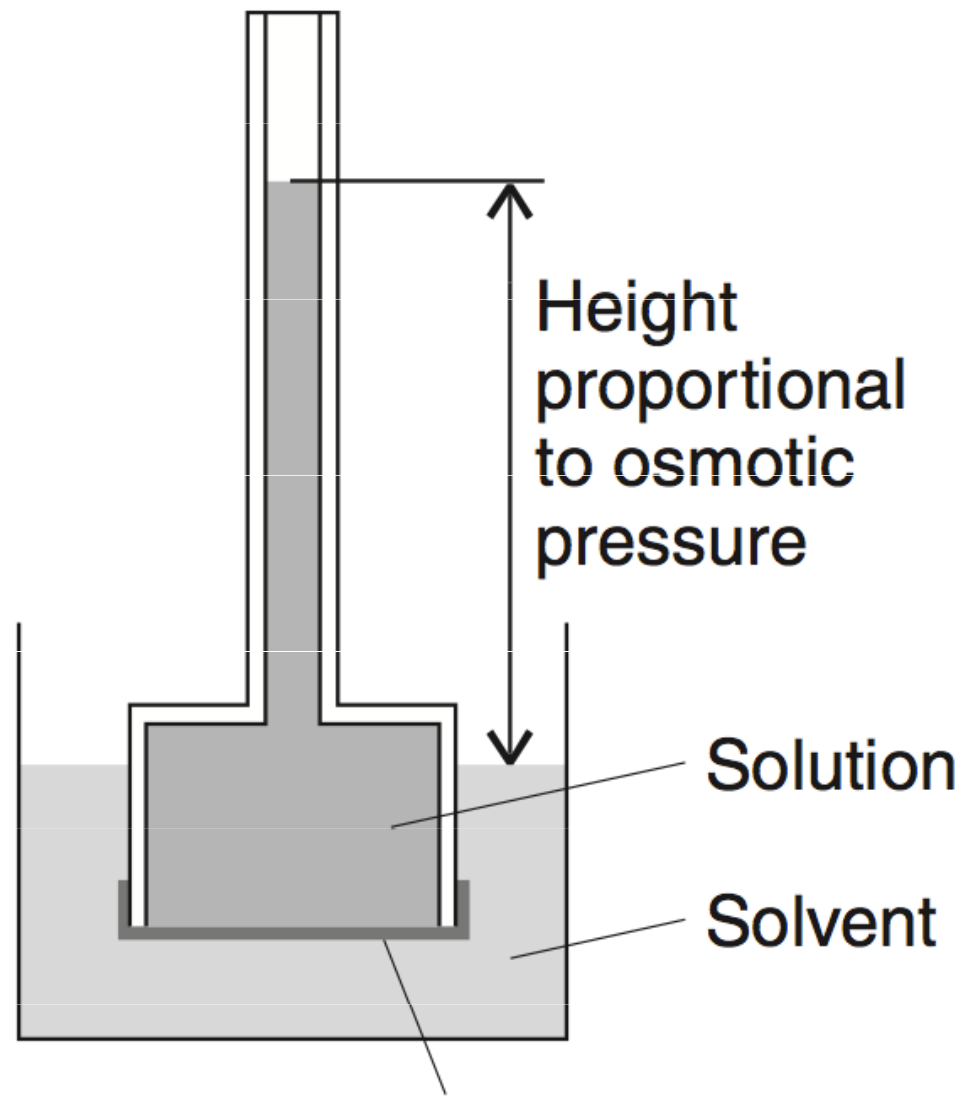
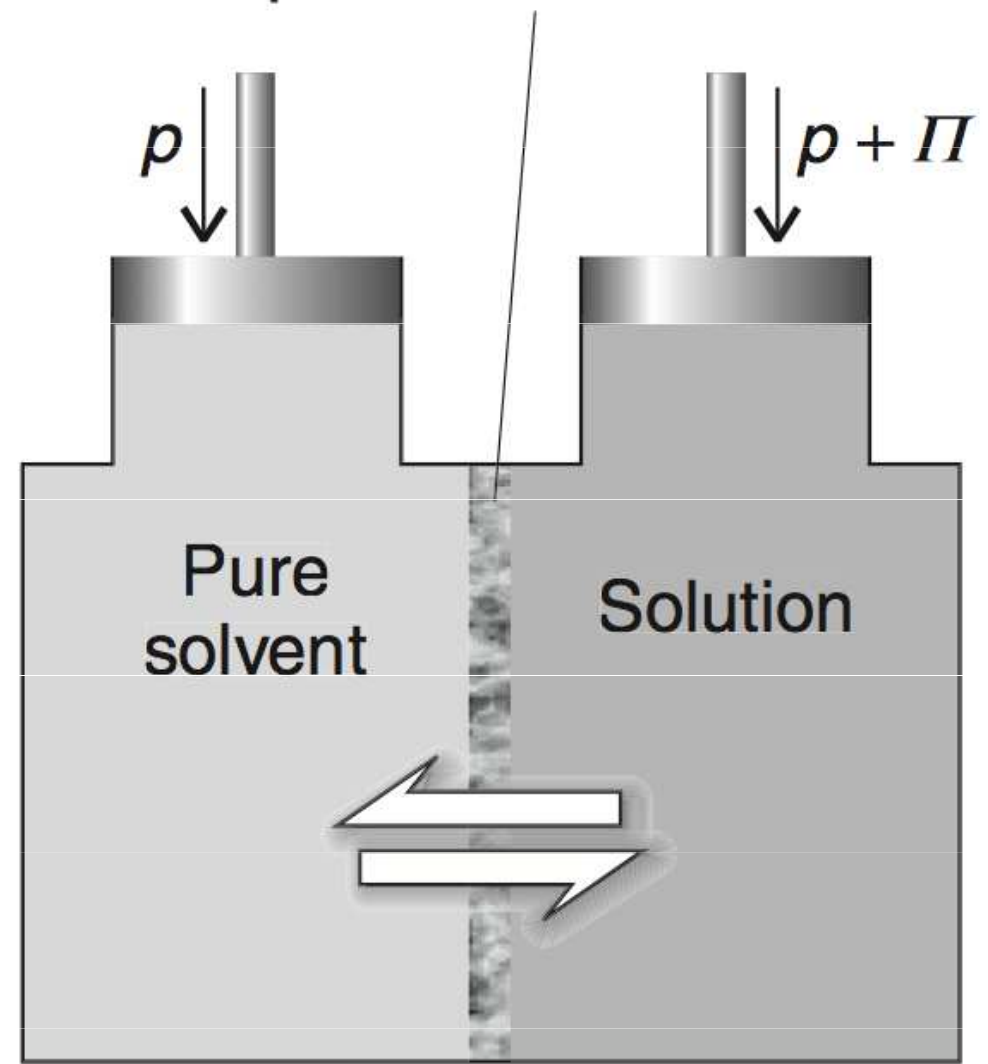
$$\Pi V \approx n_B RT$$

van't Hoffova rovnice

$$n_B/V = [B]$$

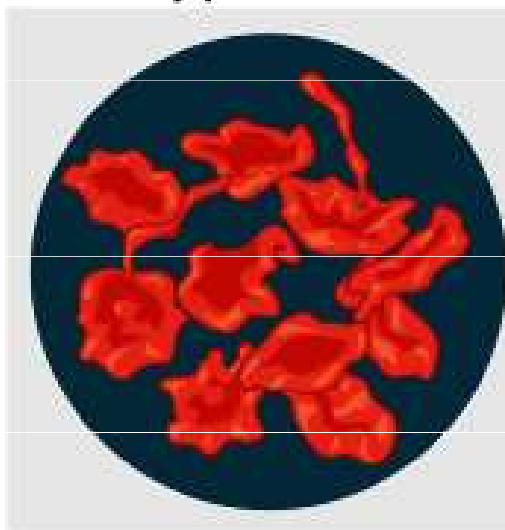
$$\Pi \approx [B]RT$$

Semipermeable membrane

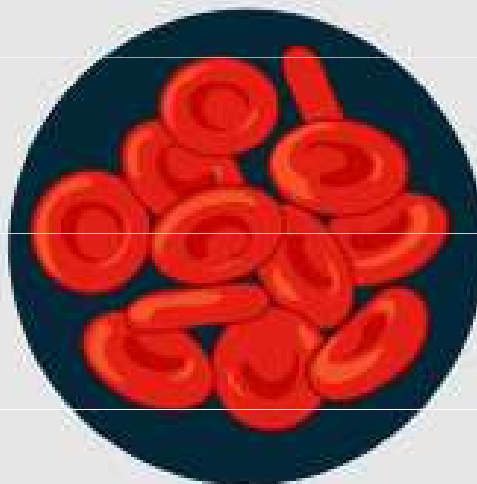


Semipermeable membrane

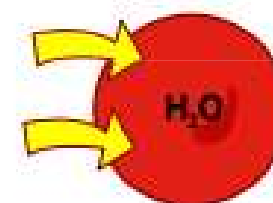
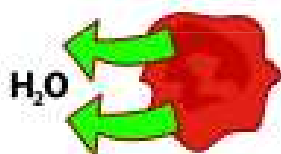
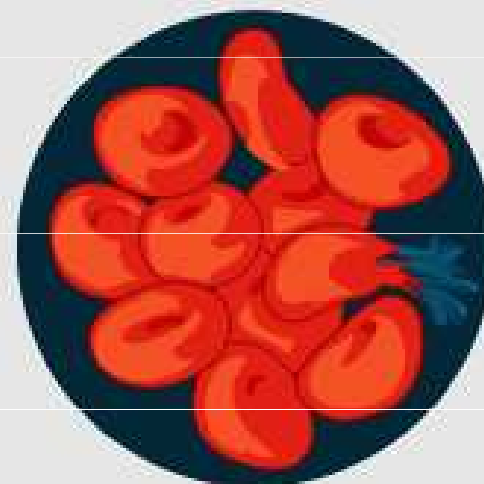
Hypertonic



Isotonic



Hypotonic



hemolýza

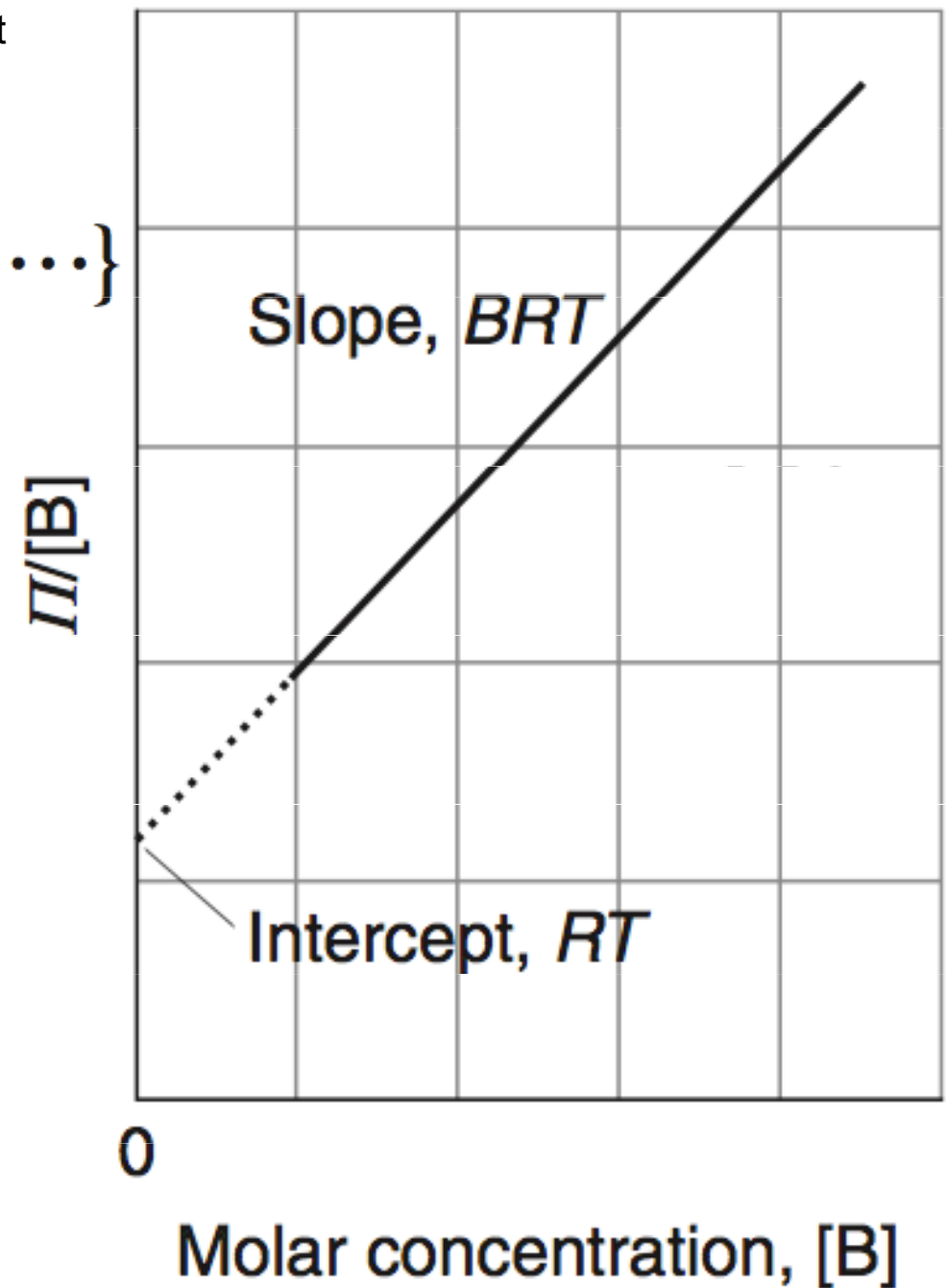
$$\Pi = [B]RT\{1 + B[B] + \dots\}$$

$$\frac{\Pi}{[B]} = RT + BRT[B] + \dots$$

Intercept

Slope

$$c_B = m_B/V$$



$c/(\text{g L}^{-1})$	1.00	2.00	4.00	7.00	9.00
$\Pi/(10^{-2} \text{ kPa})$	2.75	6.96	19.7	50.0	78.5

$$c_B = \frac{m_B}{V} = \frac{m_B}{n_B} \times \frac{n_B}{V} = M \times [B], \quad [B] = c_B/M$$

$$\frac{\Pi}{c_B/M} = RT + \frac{BRTc_B}{M} + \dots$$

$$\frac{\Pi}{c_B} = \frac{RT}{M} + \left(\frac{BRT}{M^2} \right) c_B + \dots$$

$c_B/(g\ L^{-1})$	1.00	2.00	4.00	7.00	9.00
$(\Pi/10^{-2}\ kPa)/(c_B/g\ L^{-1})$	2.75	3.48	4.93	7.15	8.72

$$\frac{\Pi/(10^{-2}\ kPa)}{c_B/(g\ L^{-1})} = 1.98$$

$$\Pi/c_B = 1.98 \times 10^{-2}\ kPa\ g^{-1}\ L$$

$$M = \frac{RT}{1.98 \times 10^{-2}\ kPa\ g^{-1}\ L}$$

$$M = \frac{(8.314\ 47\ kPa\ L\ K^{-1}\ mol^{-1}) \times (298\ K)}{1.98 \times 10^{-2}\ kPa\ g^{-1}\ L} = 1.25 \times 10^5\ g\ mol^{-1}$$

Rešení příkladu pomocí programu excel s grafem a bez grafu

fx $= (A8 * D8 - B8 * C8) / (A8 * E8 - B9)$

A	B	C	D	E	F	G	H	I
x	y	xy	x^2	y^2				
1	2.75	2.75	1.00	7.56	2.75			
2	3.48	6.96	4.00	12.11	6.96			
4	4.93	19.70	16.00	24.26	19.70			
7	7.14	50.00	49.00	51.02	50.00			
9	8.72	78.50	81.00	76.08	78.50			
n	Σ	Σ	Σ	Σ	Σ			
5	23.00	27.02	157.91	151.00	171.03		pi=B.R.T	
	529.00	730.08					R	8.314
							T	25

smernice 125019.111 Da

výpočet směrnice

fx $= (A8 * D8 - B8 * C8) / \text{SQRT}((A8 * E8 - B9) * (A8 * F8 - C9))$

A	B	C	D	E	F	G	H	I
x	y	xy	x^2	y^2				
1	2.75	2.75	1.00	7.56	2.75			
2	3.48	6.96	4.00	12.11	6.96			
4	4.93	19.70	16.00	24.26	19.70			
7	7.14	50.00	49.00	51.02	50.00			
9	8.72	78.50	81.00	76.08	78.50			
n	Σ	Σ	Σ	Σ	Σ			
5	23.00	27.02	157.91	151.00	171.03		pi=B.R.T	
	529.00	730.08					R	8.314
							T	25

smernice 0.7438
konst 1.9828
r 0.99976

n – počet měření/bodů

Σ_B – suma sloupce hodnot X

Σ_C – suma sloupce hodnot Y

Σ_D – suma sloupce součinu X.Y

Σ_E – suma druhých mocnin hodnot X

Σ_F – suma druhých mocnin hodnot Y

fx $= B13^2$

A	B	C
x	y	
1	2.75	
2	3.48	
4	4.93	
7	7.14	
9	8.72	
n	Σ	Σ
5	23.00	27.02
	529.00	730.08
smernice	0.7438	
konst	1.9828	
	0.99988	=B13^2

výpočet regresního koeficientu

fx $= (C8 - B11 * B8) / A8$

A	B	C	D	E	F	G	H	I
x	y	xy	x^2	y^2				
1	2.75	2.75	1.00	7.56	2.75			
2	3.48	6.96	4.00	12.11	6.96			
4	4.93	19.70	16.00	24.26	19.70			
7	7.14	50.00	49.00	51.02	50.00			
9	8.72	78.50	81.00	76.08	78.50			
n	Σ	Σ	Σ	Σ	Σ			
5	23.00	27.02	157.91	151.00	171.03		pi=B.R.T	
	529.00	730.08					R	8.314
							T	25

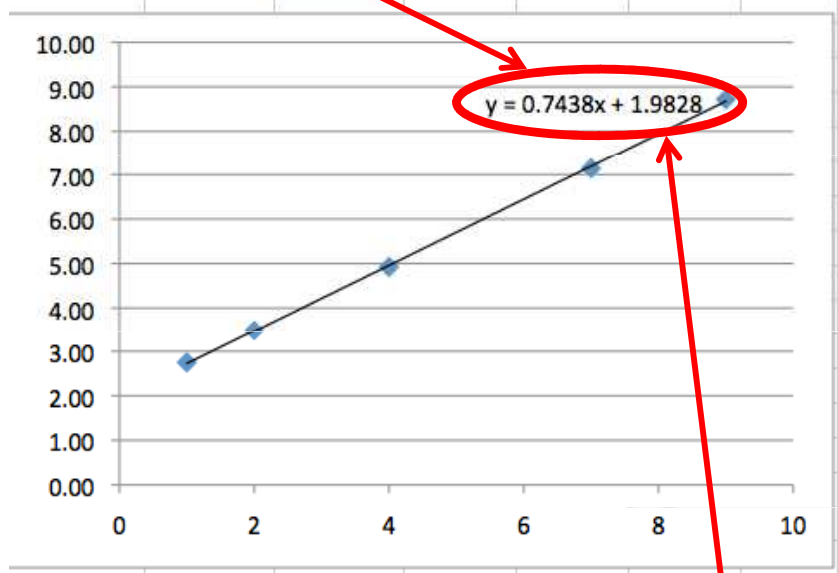
smernice 0.7438

výpočet průsečíku

$529 = 23^2; 730 = 27.02^2$

smernice	0.7438
konst	1.9828
r	0.99988 0.99976

Porovnání vypočítaných hodnot s hodnotami získanými grafu; finální výpočet M_w



fx = (H10+273.15)*H9/(B12/100)



A	B	C	D	E	F	G	H	I
	x	y	xy	x^2	y^2			
	1	2.75	2.75	1.00	7.56	2.75		
	2	3.48	6.96	4.00	12.11	6.96		
	4	4.93	19.70	16.00	24.26	19.70		
	7	7.14	50.00	49.00	51.02	50.00		
	9	8.72	78.50	81.00	76.08	78.50		
n	Σ	Σ	Σ	Σ	Σ			
	5	23.00	27.02	157.91	151.00	171.03		
		529.00	730.08					
	smernice	0.7438						
	konst	1.9828						
							pi=B.R.T	
							R	8.314
							T	25
							Mw	=125019,111
								Da

2021/11/23

Jaká je mol. hmotnost (M_w) proteinu v roztoku, jehož osmotický tlak je:

$c/(\text{g L}^{-1})$	0.50	1.00	1.50	2.00	2.50
$\Pi/(10^{-2} \text{ kPa})$	4.00	11.0	20.0	33.0	49.0

Biologické membrány

- Membrána - nevodivá tenká ~6nm dvojvrstva fosfolipidů
- Membrána může být přerušena transmembrálními proteiny, které obstarávají transportní mechanismy a fungují v nich jako (***iontové***) **kanály a přenašeče**.

Bio-elektrický jev

- **Elektrické signály zprostředkovávají rychlý přenos informací v organismu.**
- **Šíří se buňkami nervového systému i svalovými buňkami**
- **Jsou zahrnuty v základních mechanizmech funkce smyslových a jiných orgánů.**

Membránové kanály

Výměna iontů mezi vnitřním a vnějším prostředím buňky je uskutečňována membránovými kanály.

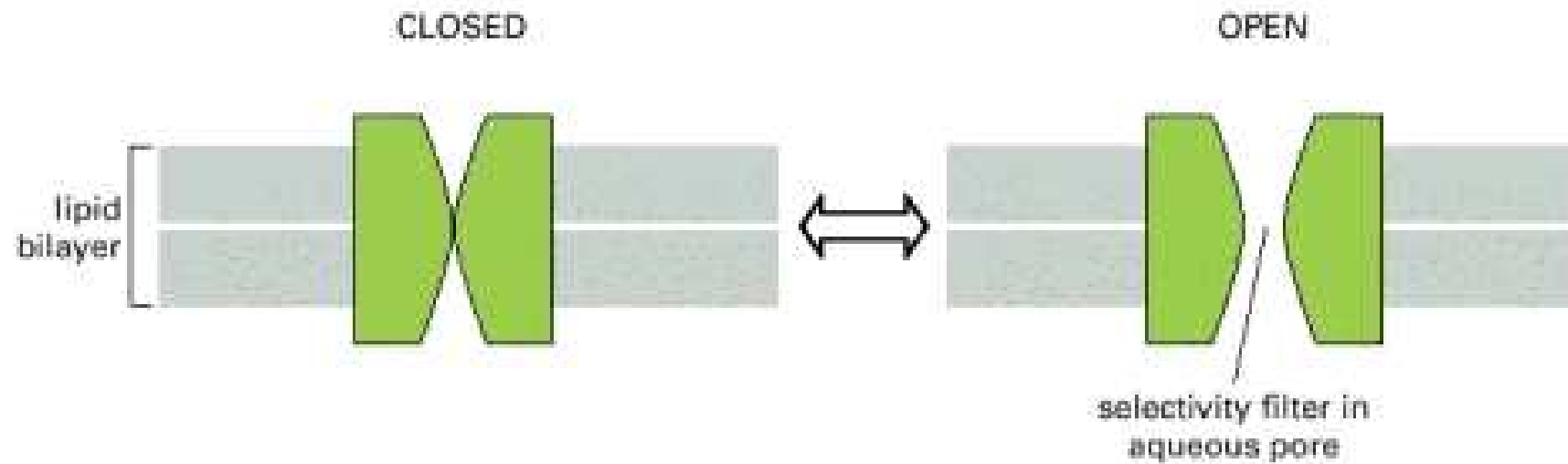
Kanály se liší od přenašečů mají pevná vazebná místa pro ionty a v membráně vytvářejí póry propustné pro vodu.

Otevírání/uzavírání těchto pórů/kanálů (vrátkování/gating) se může dít několika mechanismy. Vedle elektrického je vrátkování některých kanálů ovládáno jinými podněty (chemickou vazbou látek, mechanickým napětím aj.).

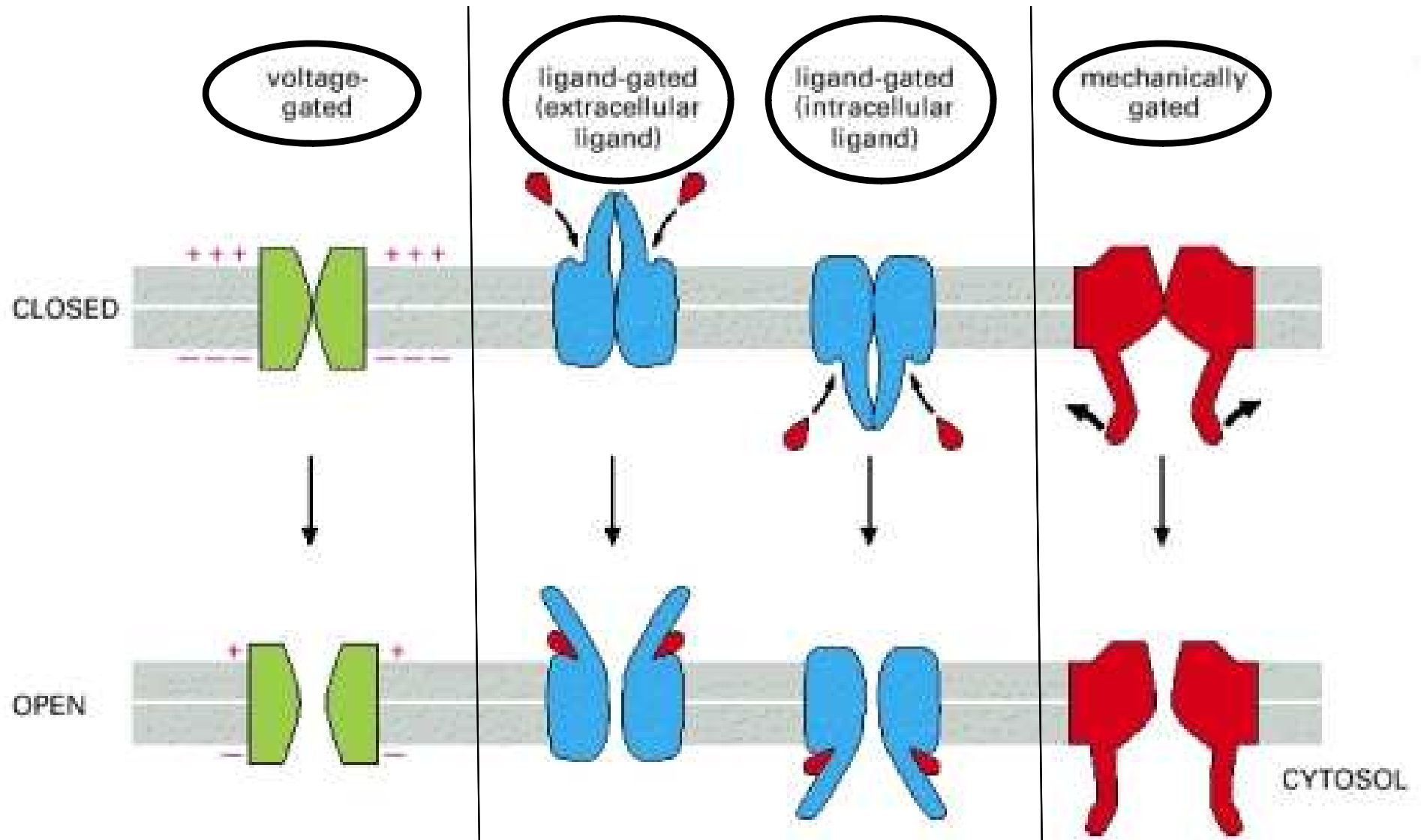
Průchod iontů celým kanálem nelze považovat za volnou difuzi. Většina kanálů je totiž charakterizována větší či menší mírou selektivity v propustnosti iontů. V tomto smyslu hovoříme o sodíkových, draslíkových, vápníkových nebo chloridových kanálech.

Transport iontů kanály nevyžaduje dodání energie.

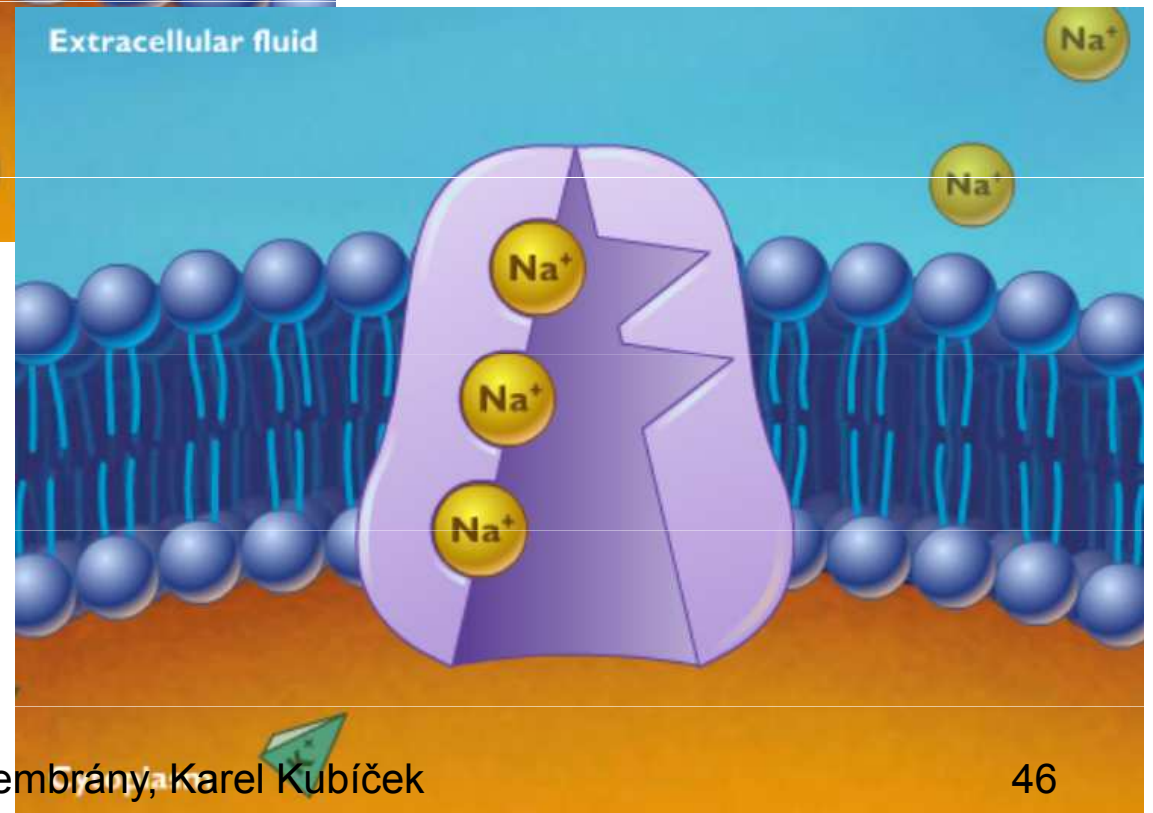
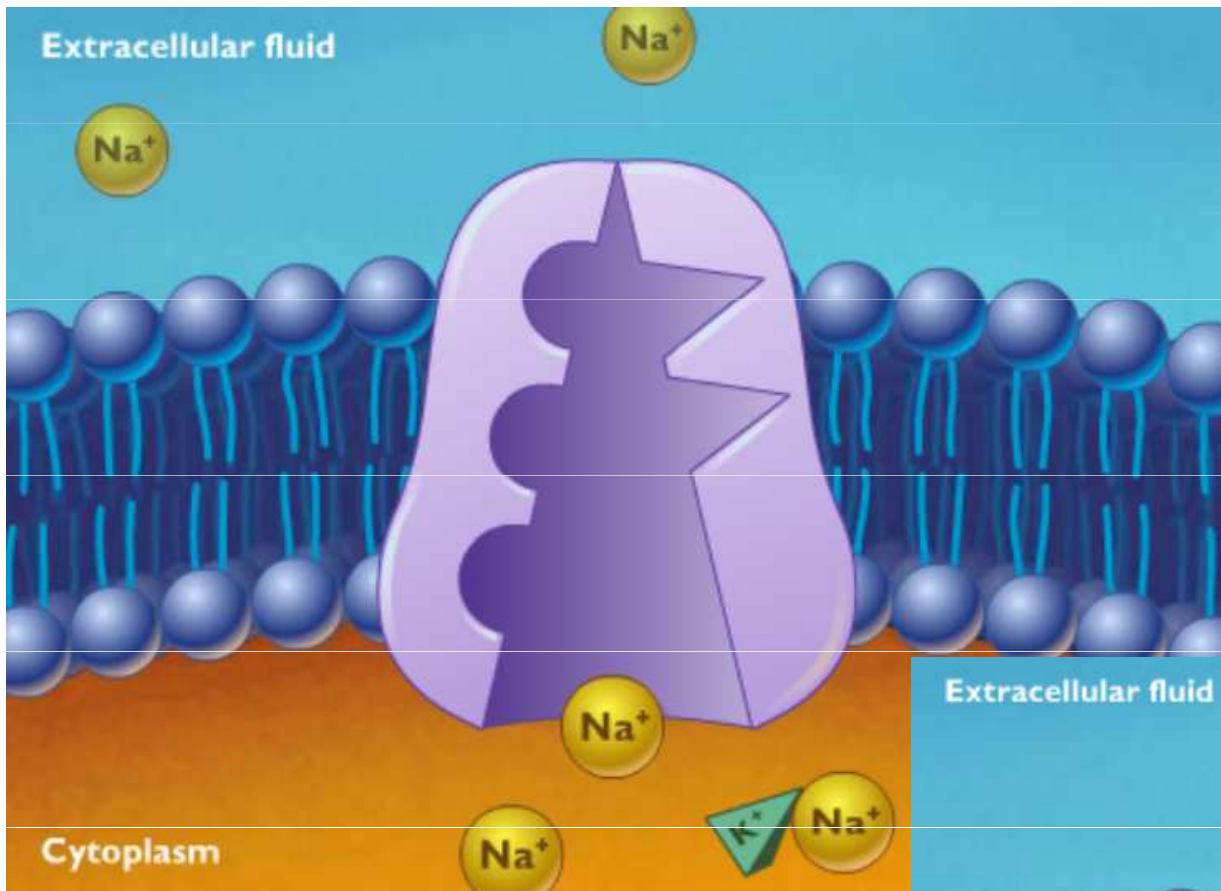
Otevírání/zavírání kanálů (gating/vrátkování)



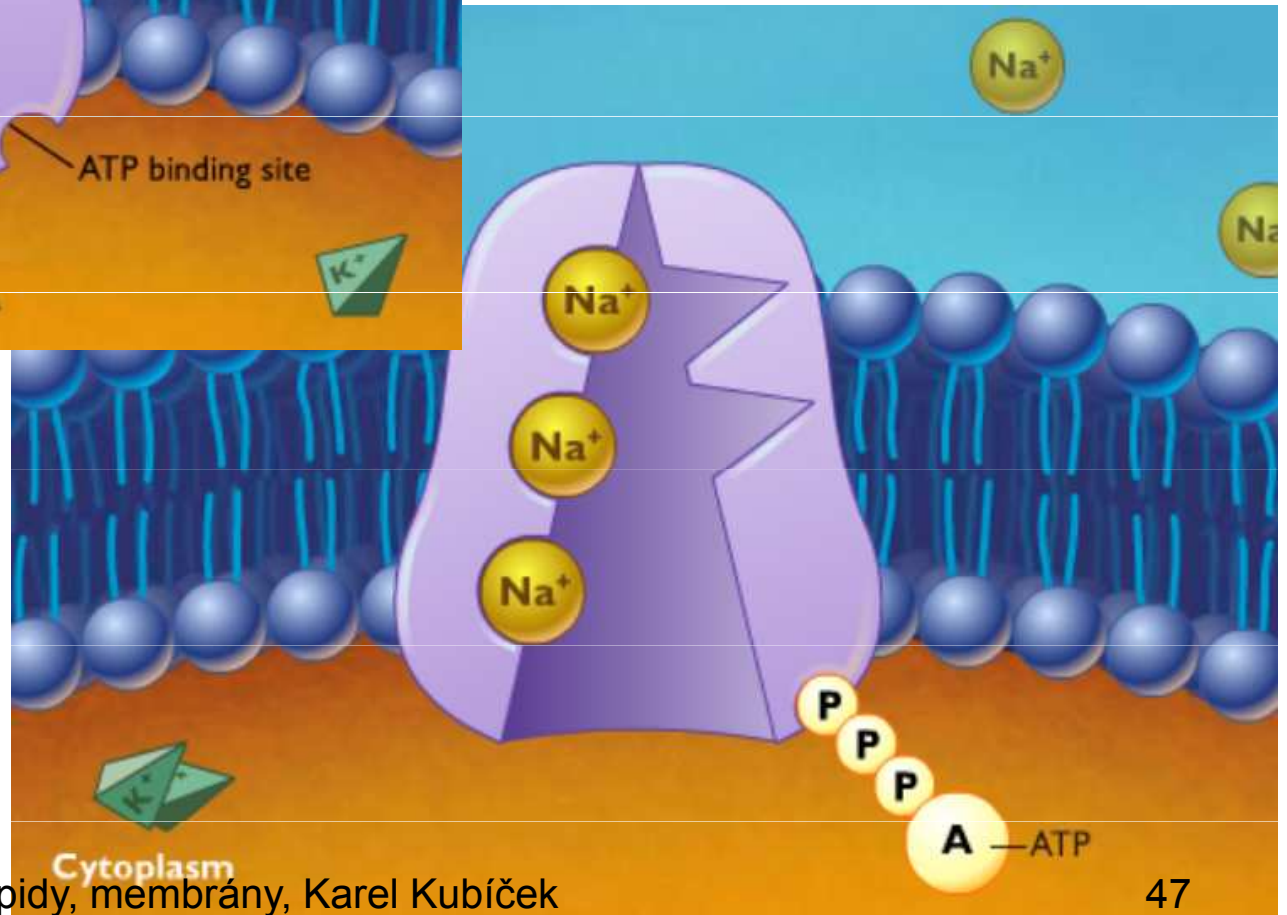
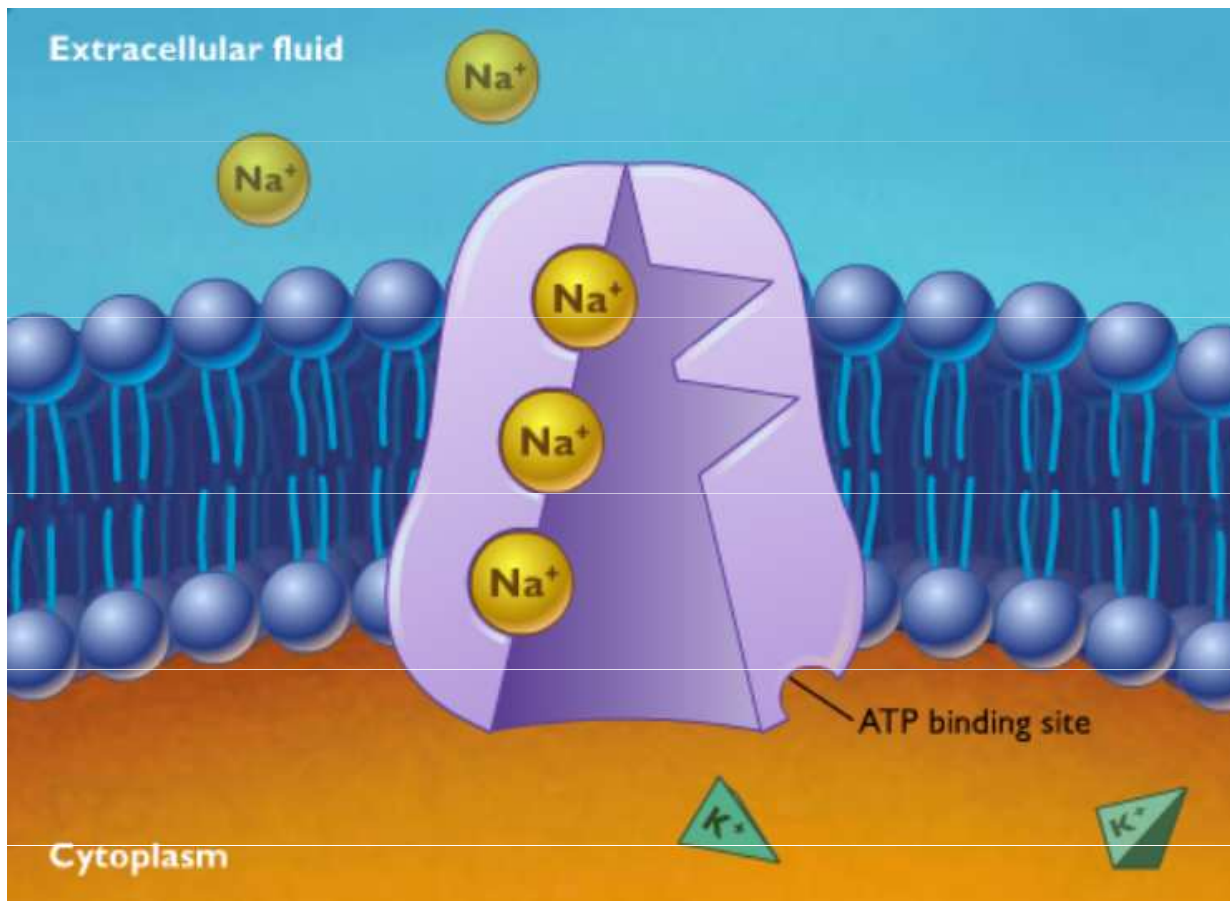
Otevírání/zavírání kanálů (gating/vrátkování)



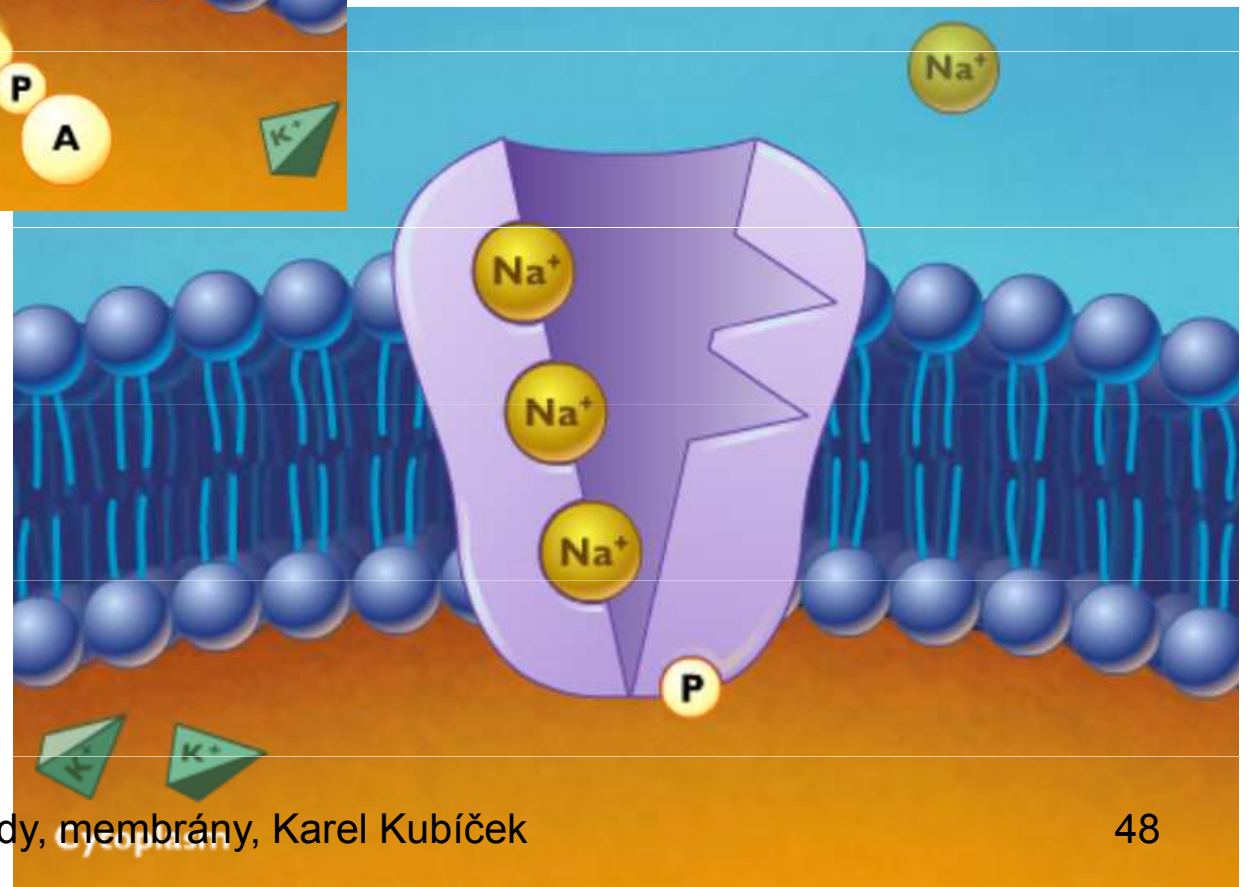
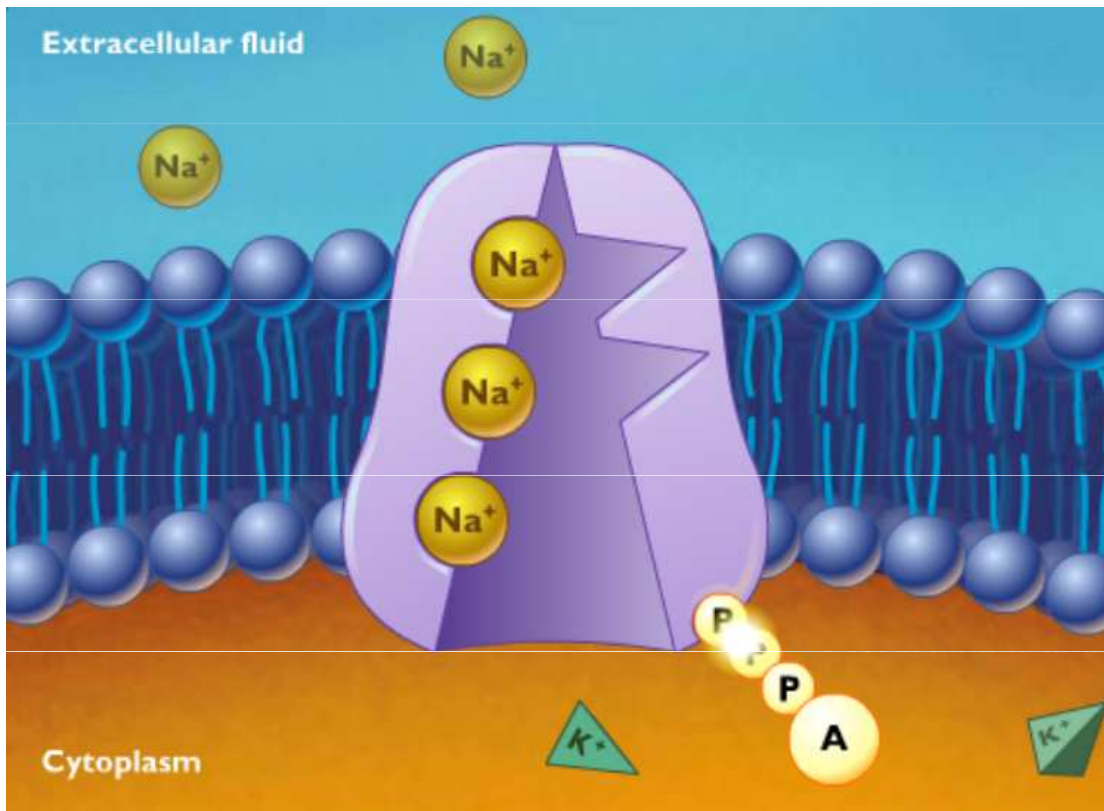
Na⁺/K⁺ pumpa



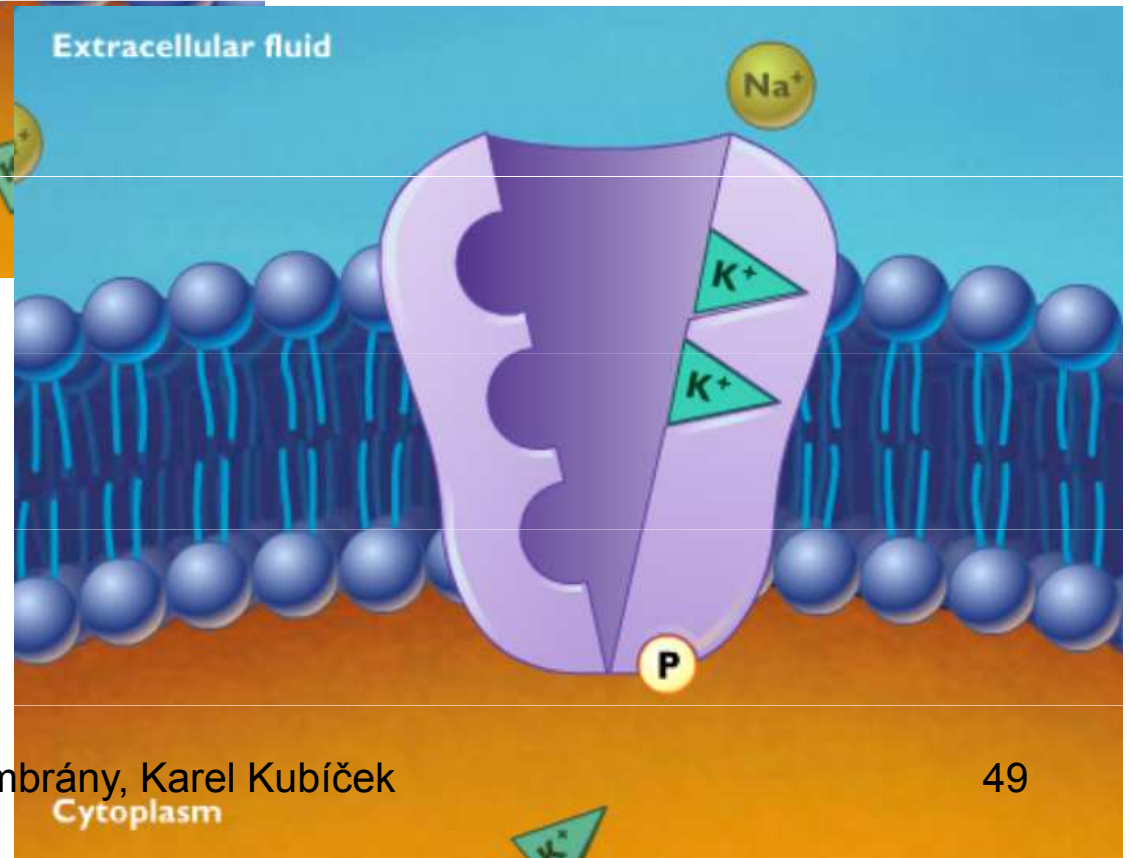
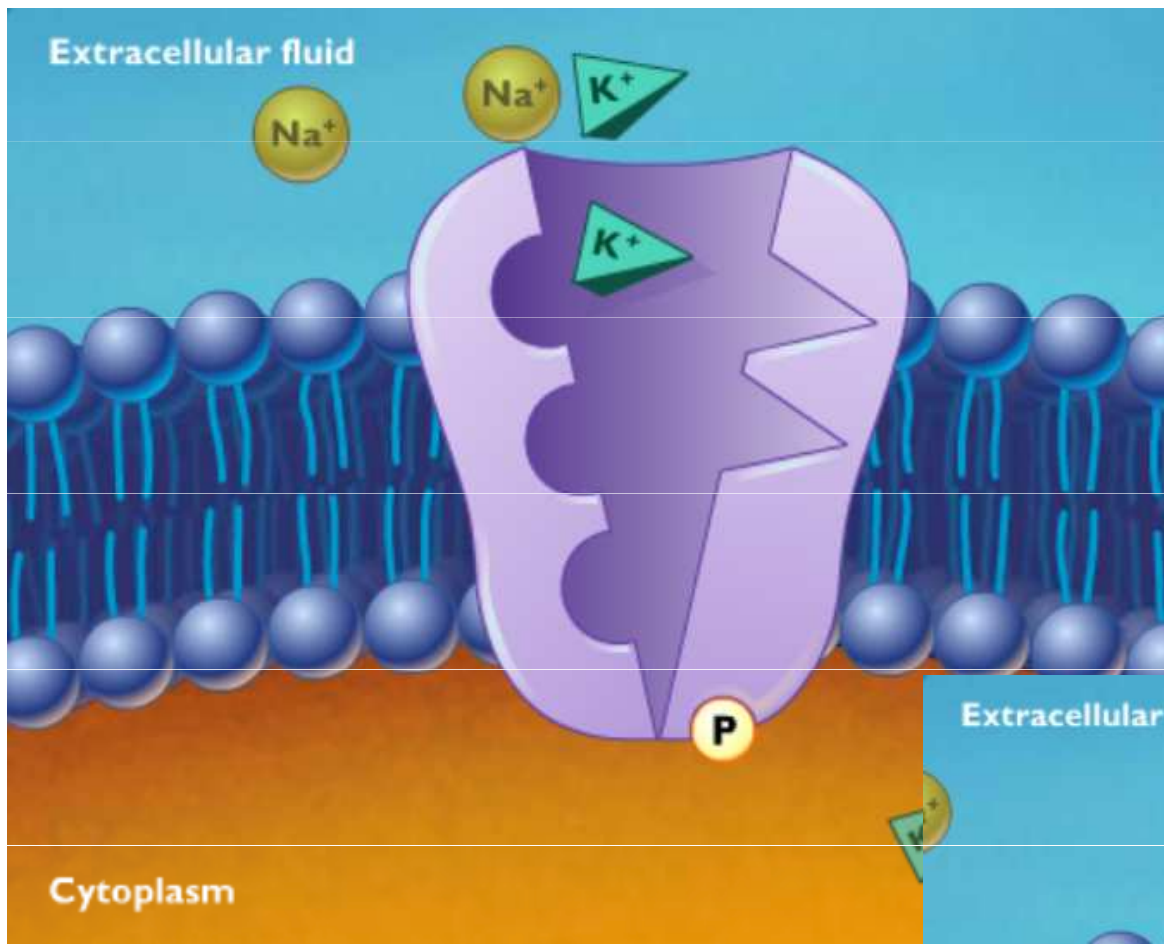
Na⁺/K⁺ pumpa



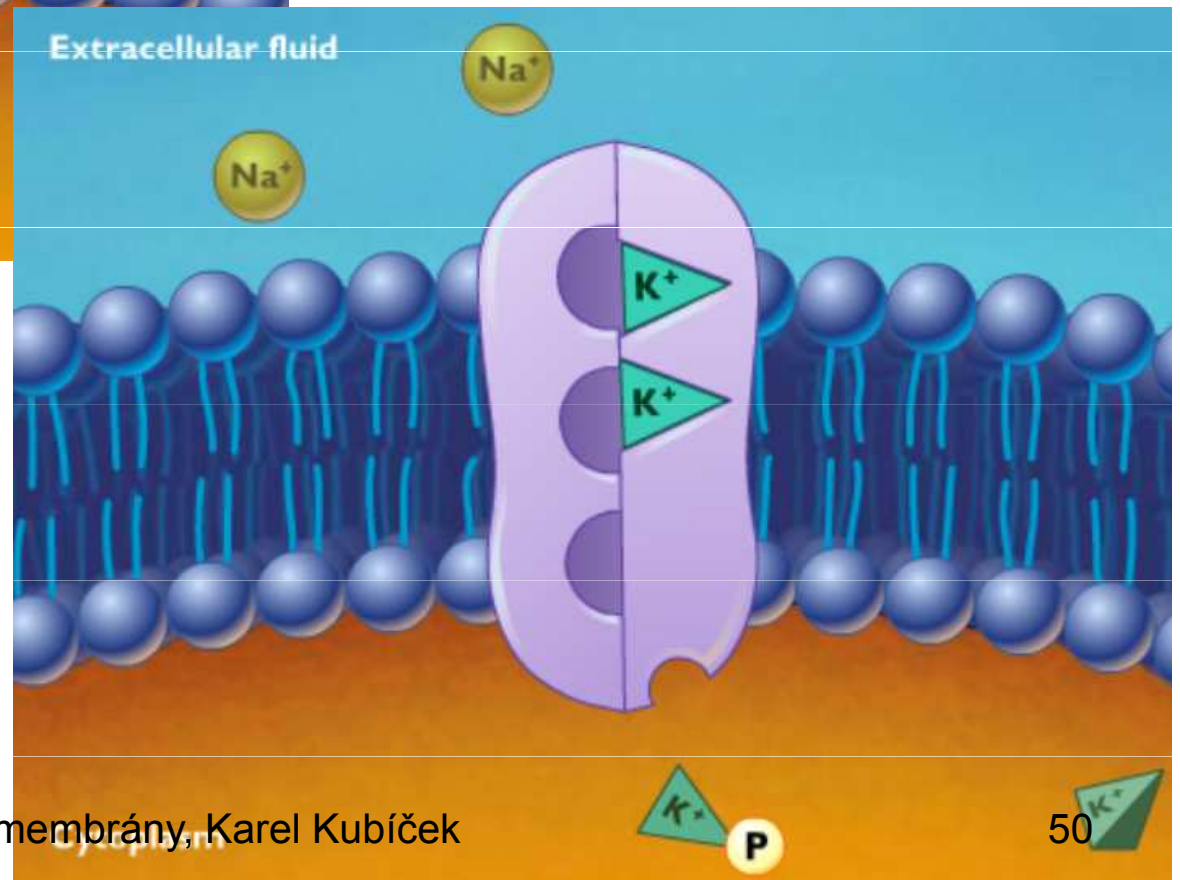
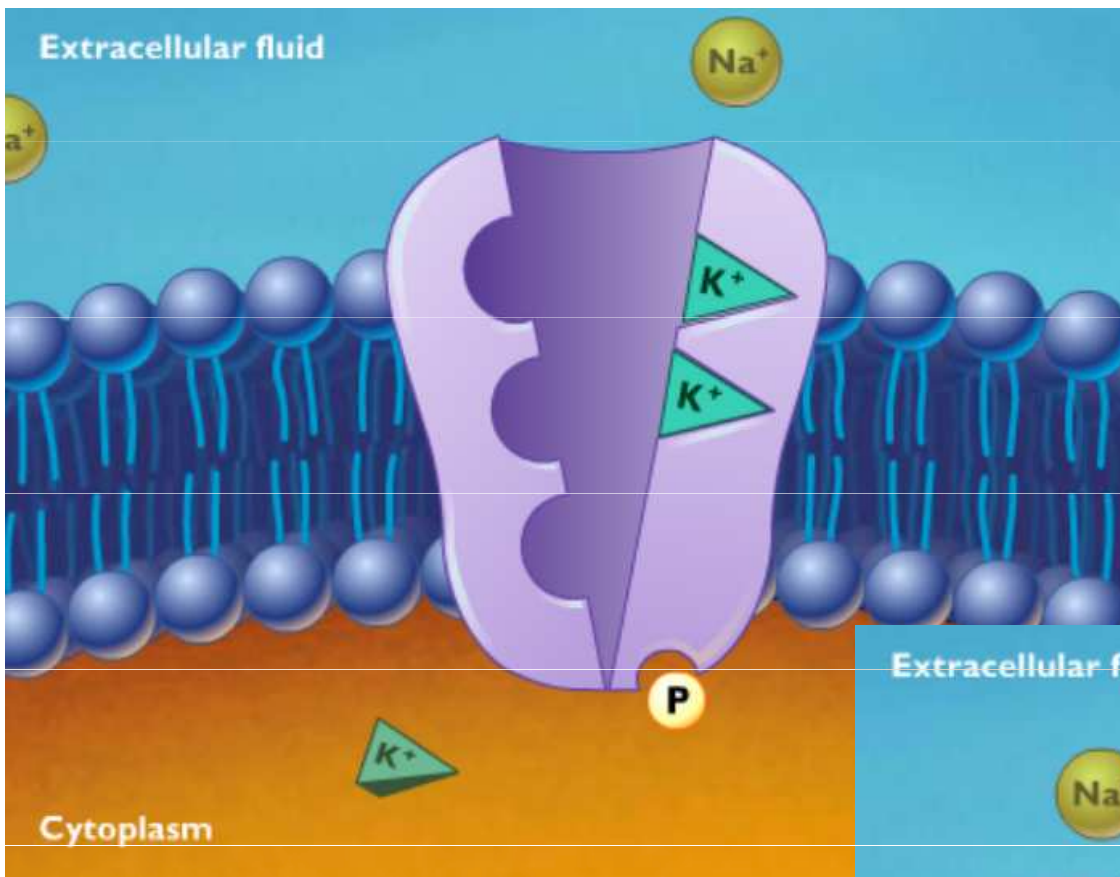
Na⁺/K⁺ pumpa



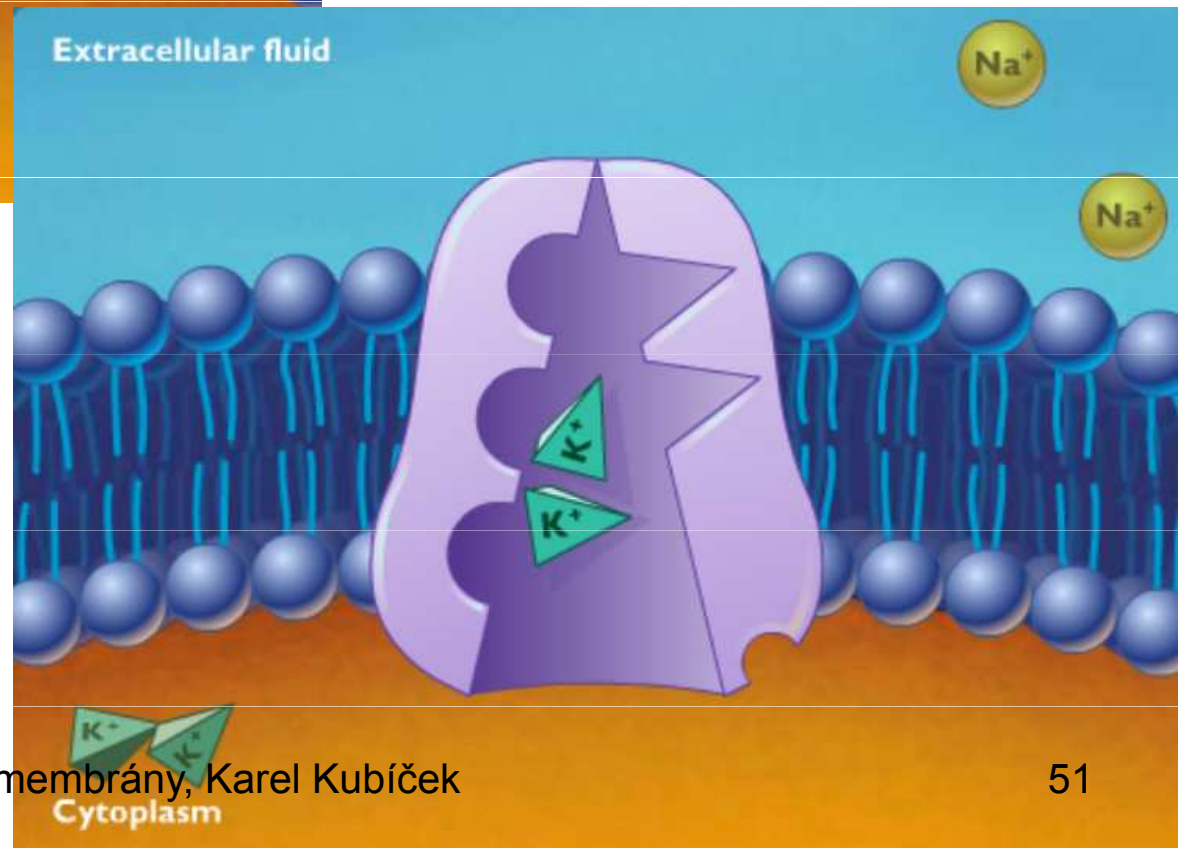
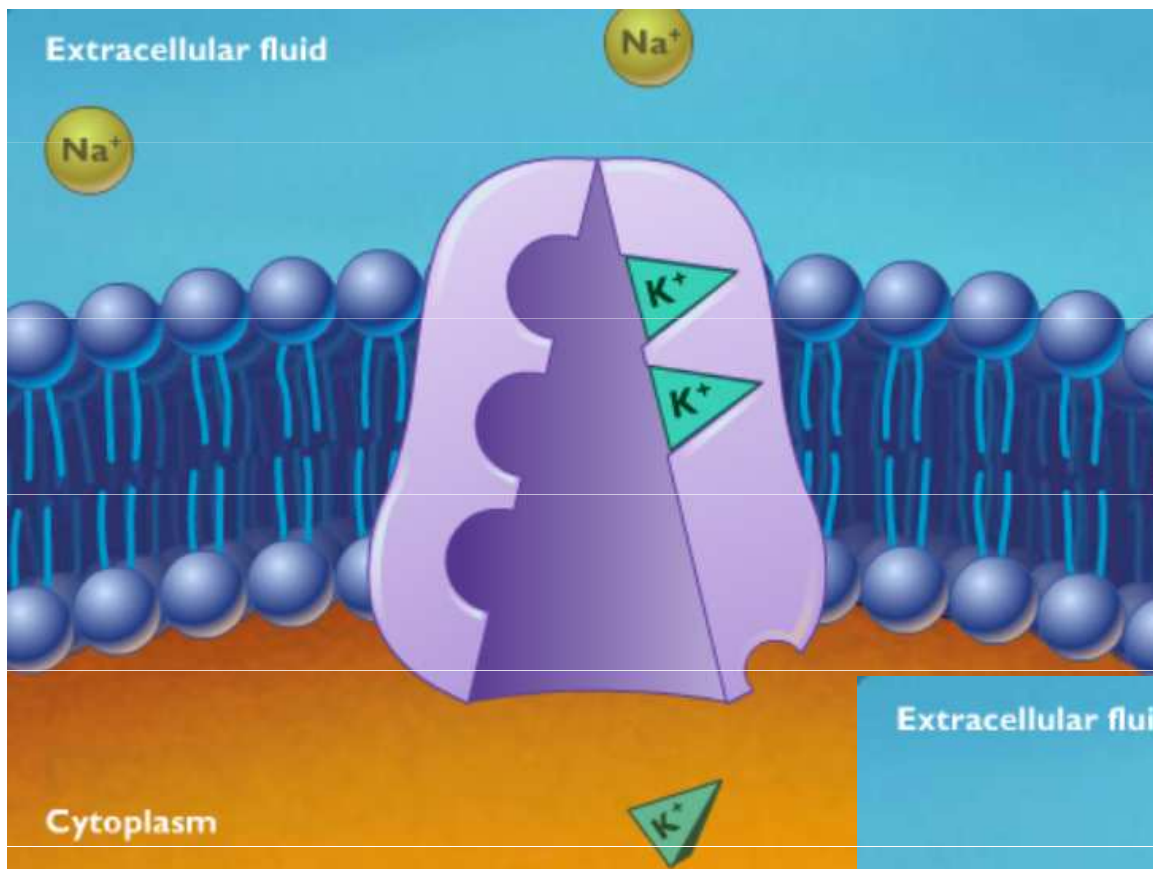
Na⁺/K⁺ pumpa



Na⁺/K⁺ pumpa

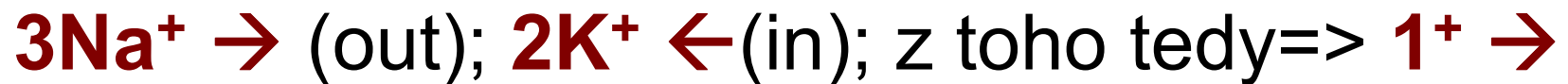


Na⁺/K⁺ pumpa



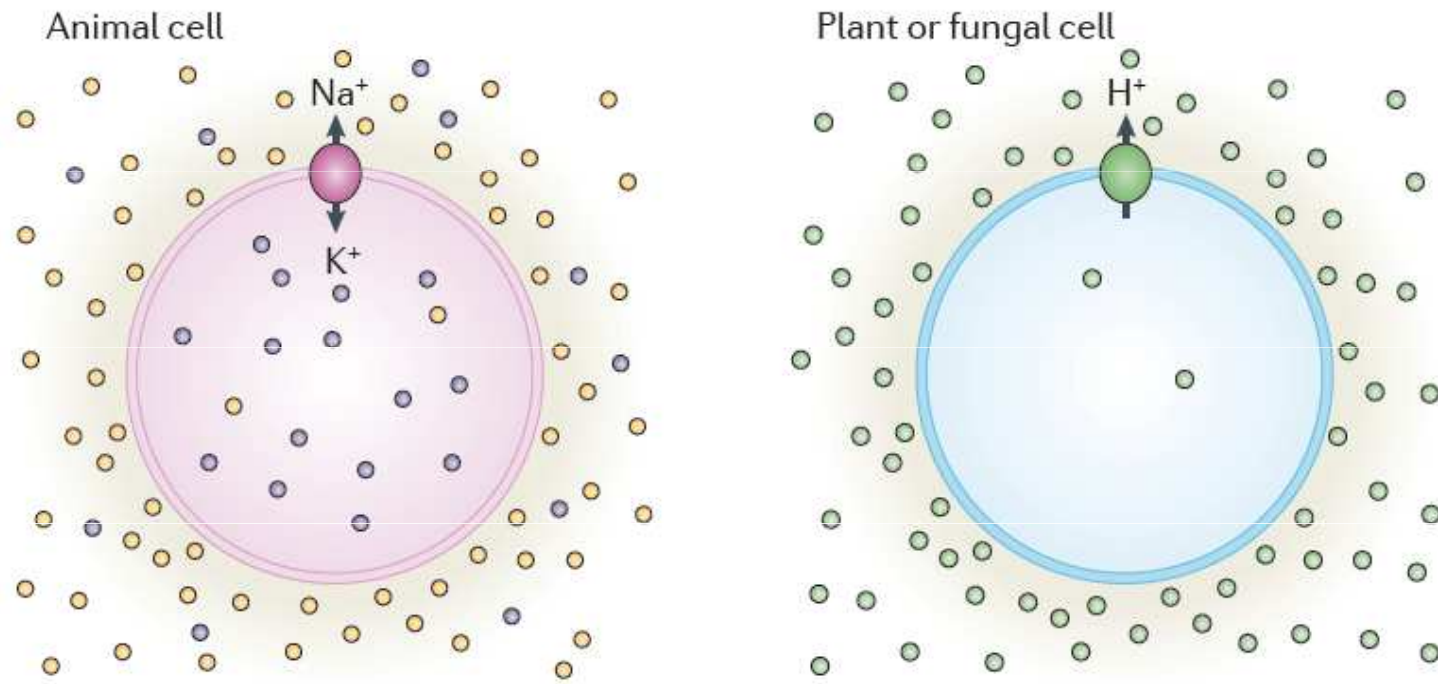
Sodno-draselná pumpa

- Objevena cca v 1957 **Jensem Christianem Skou**, který za ni v r. 1997 dostal $\frac{1}{2}$ **NC za chemii** za “objev iontového přenašeče Na^+/K^+ ATPázy”
- Poskytuje $\frac{1}{3}$ energetického výdaje (některých) buněk a až $\frac{2}{3}$ energetického výdaje neuronů
- Kontroluje mj. objem buňky (zabraňuje prasknutí buňky vlivem osmózy)
- Udržuje klidový (resting) potenciál buňky

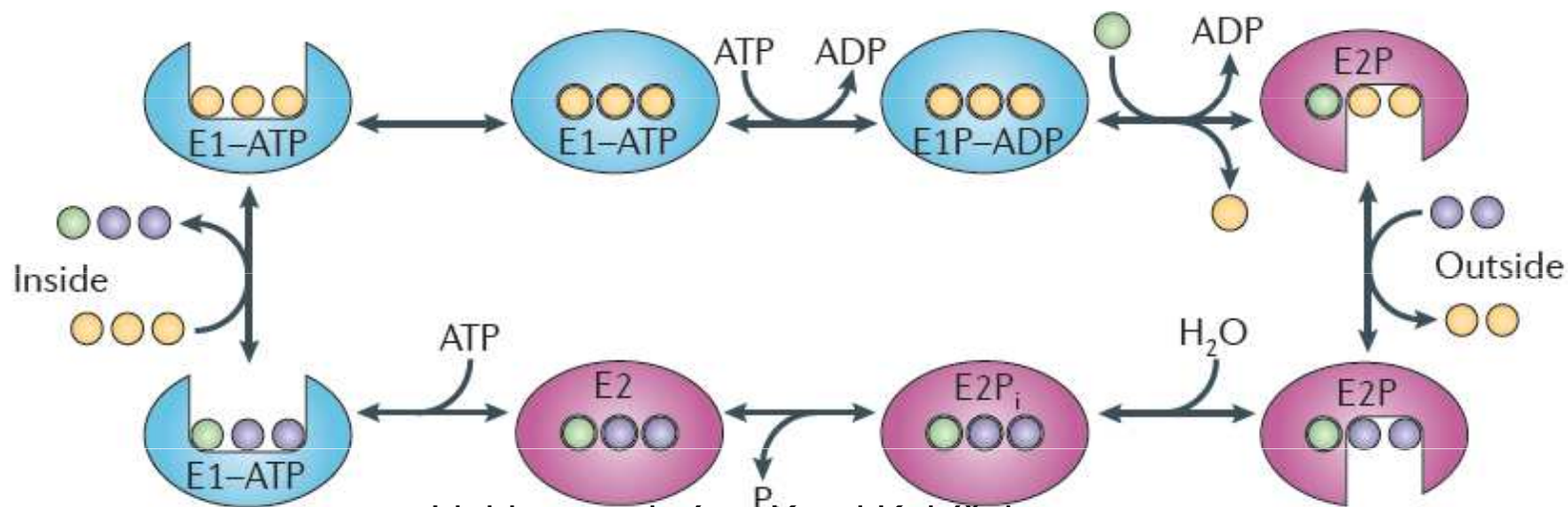


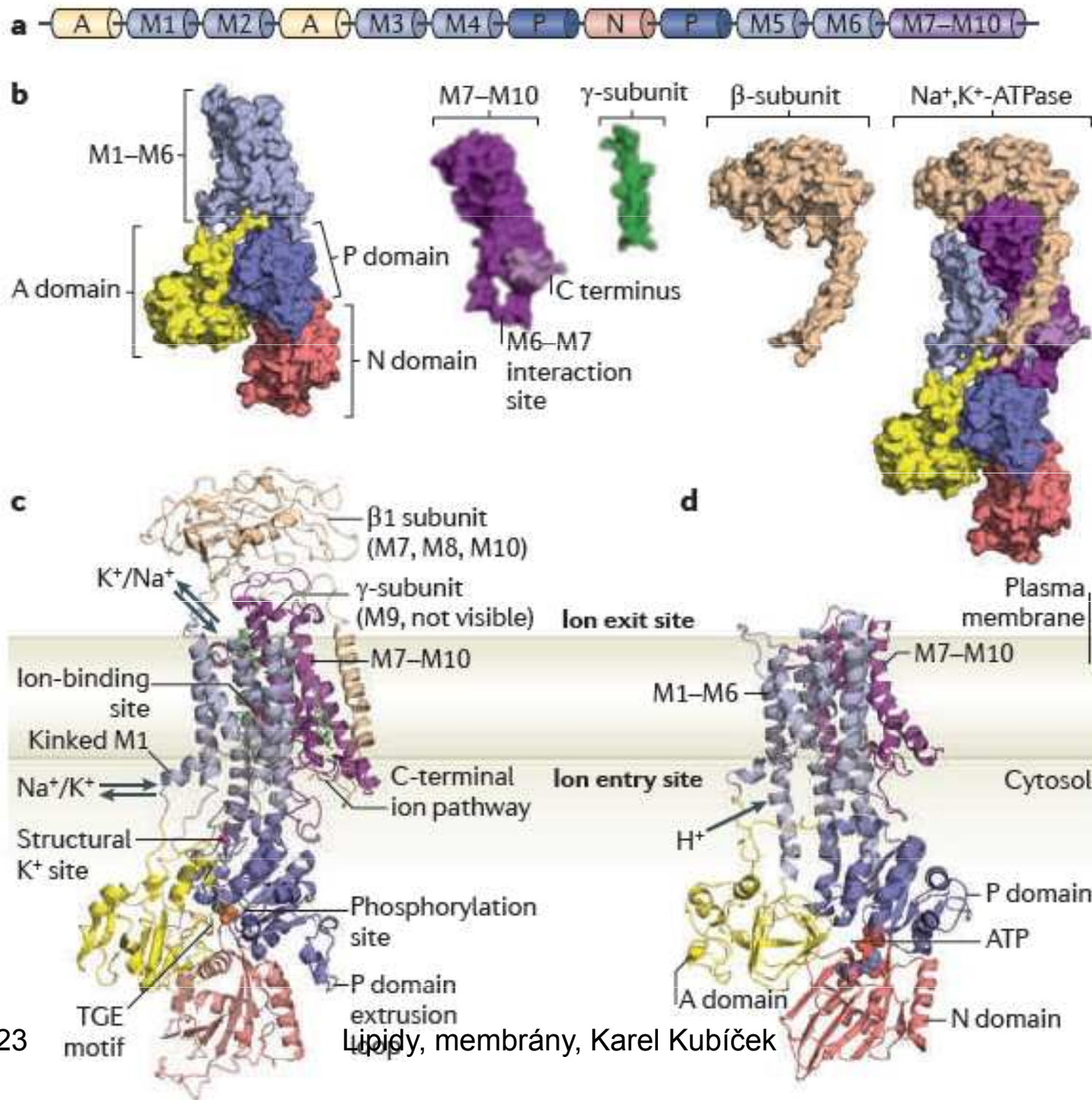
- Export Na^+ poskytuje hnací sílu pro další sekundární aktivní membránové přenašeče (např. import glukózy, amino kys. a dalších živin)

Na⁺/K⁺; H⁺; Ca²⁺ - pumpy

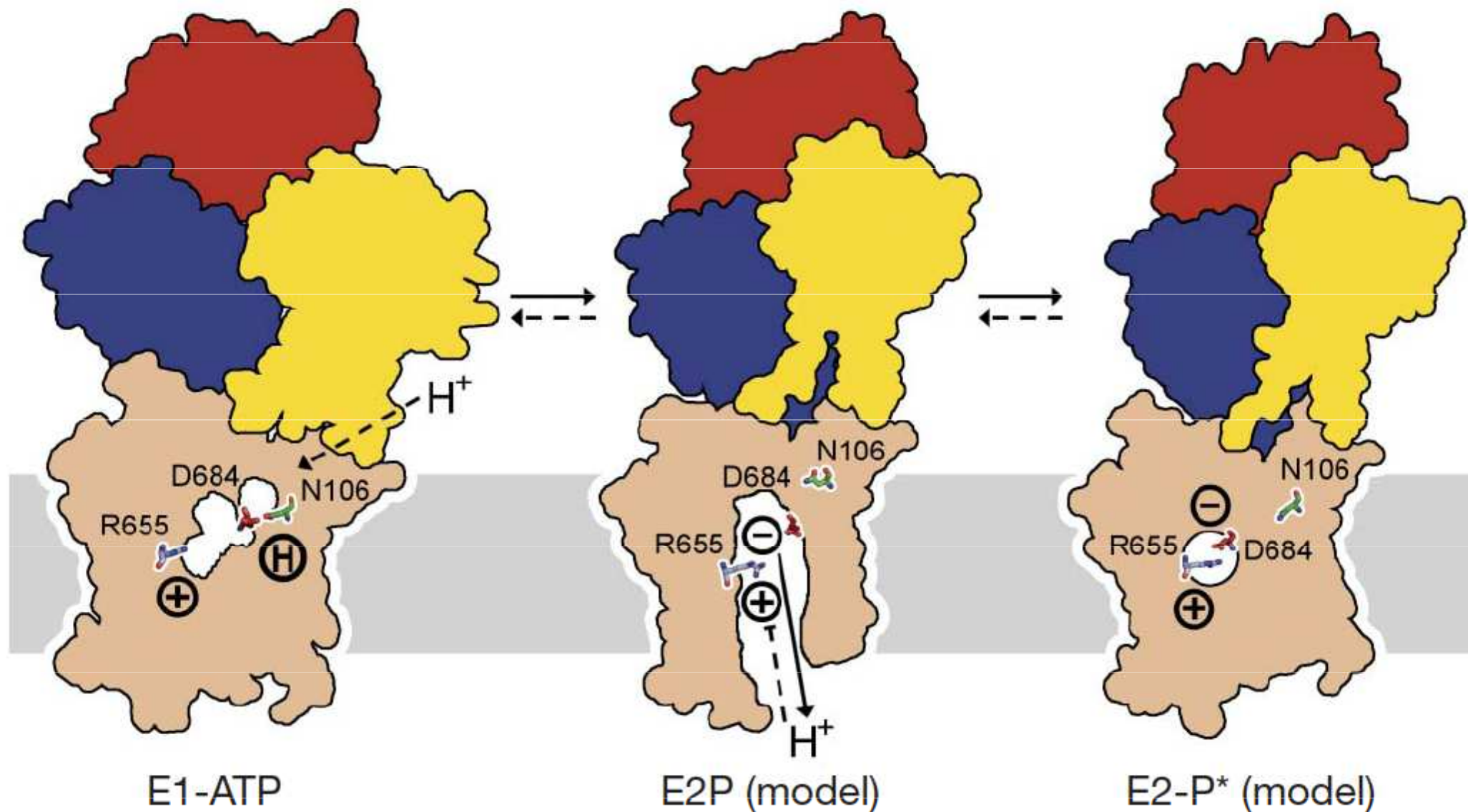


● Na⁺ ● K⁺ ● H⁺

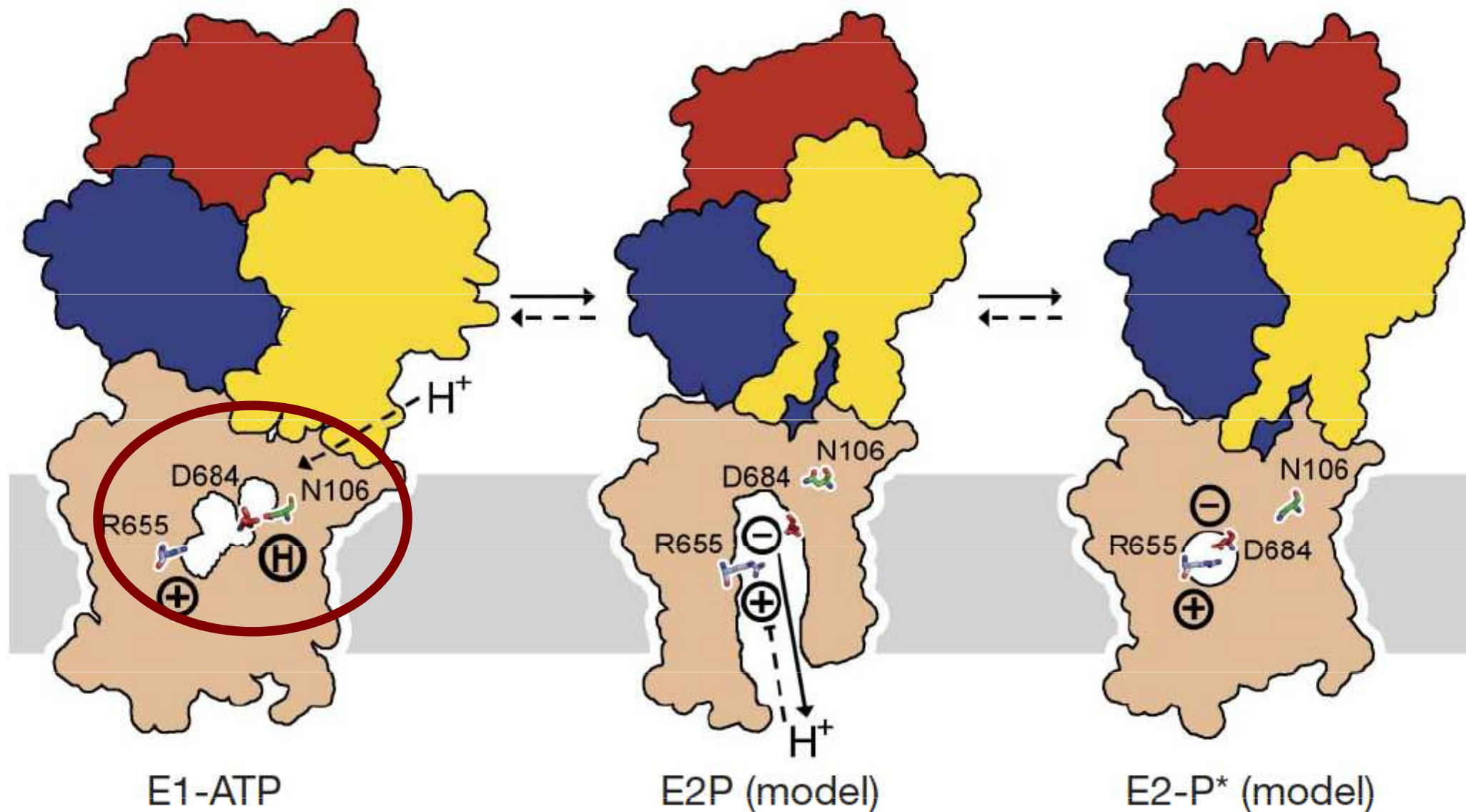




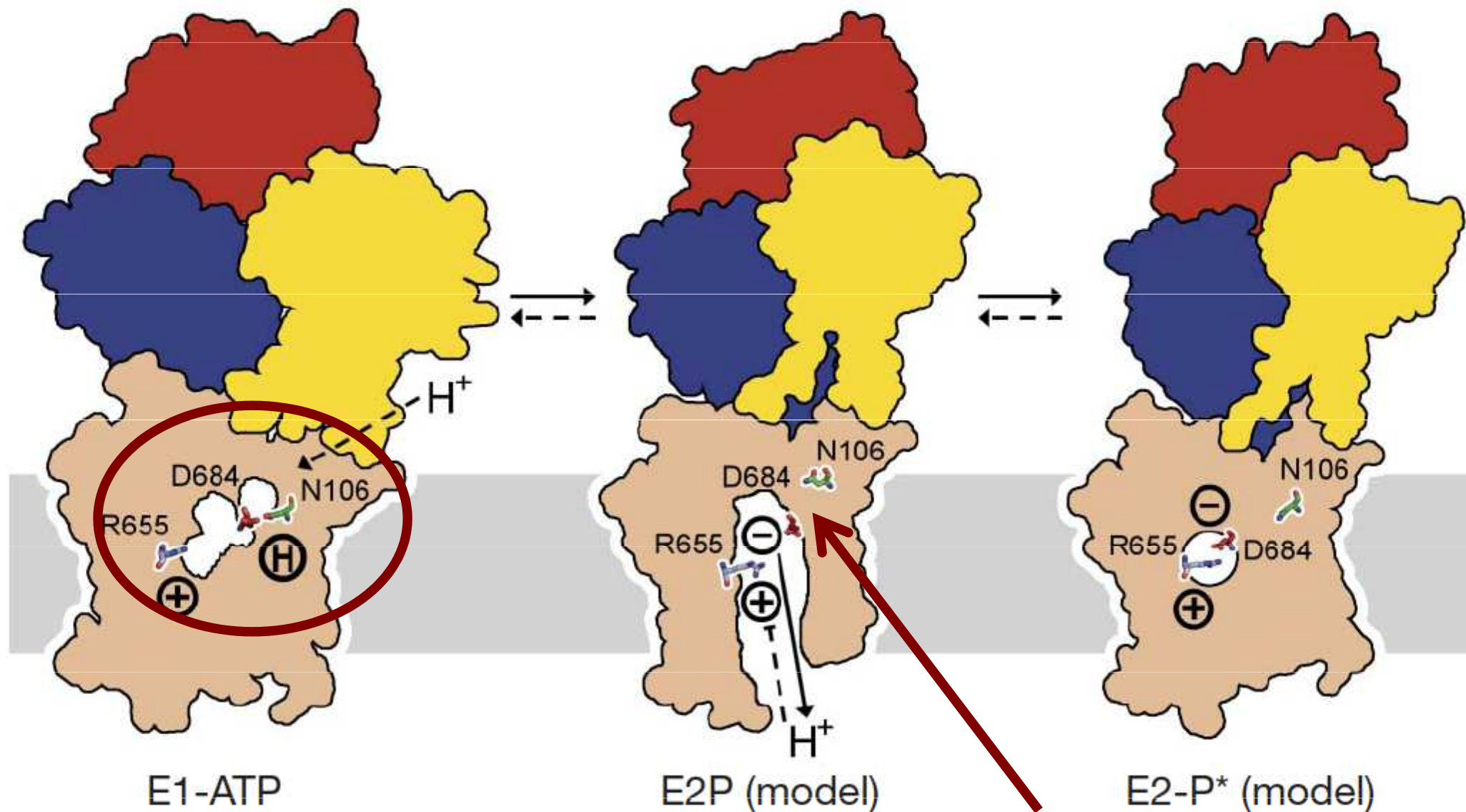
H⁺ - pumpa



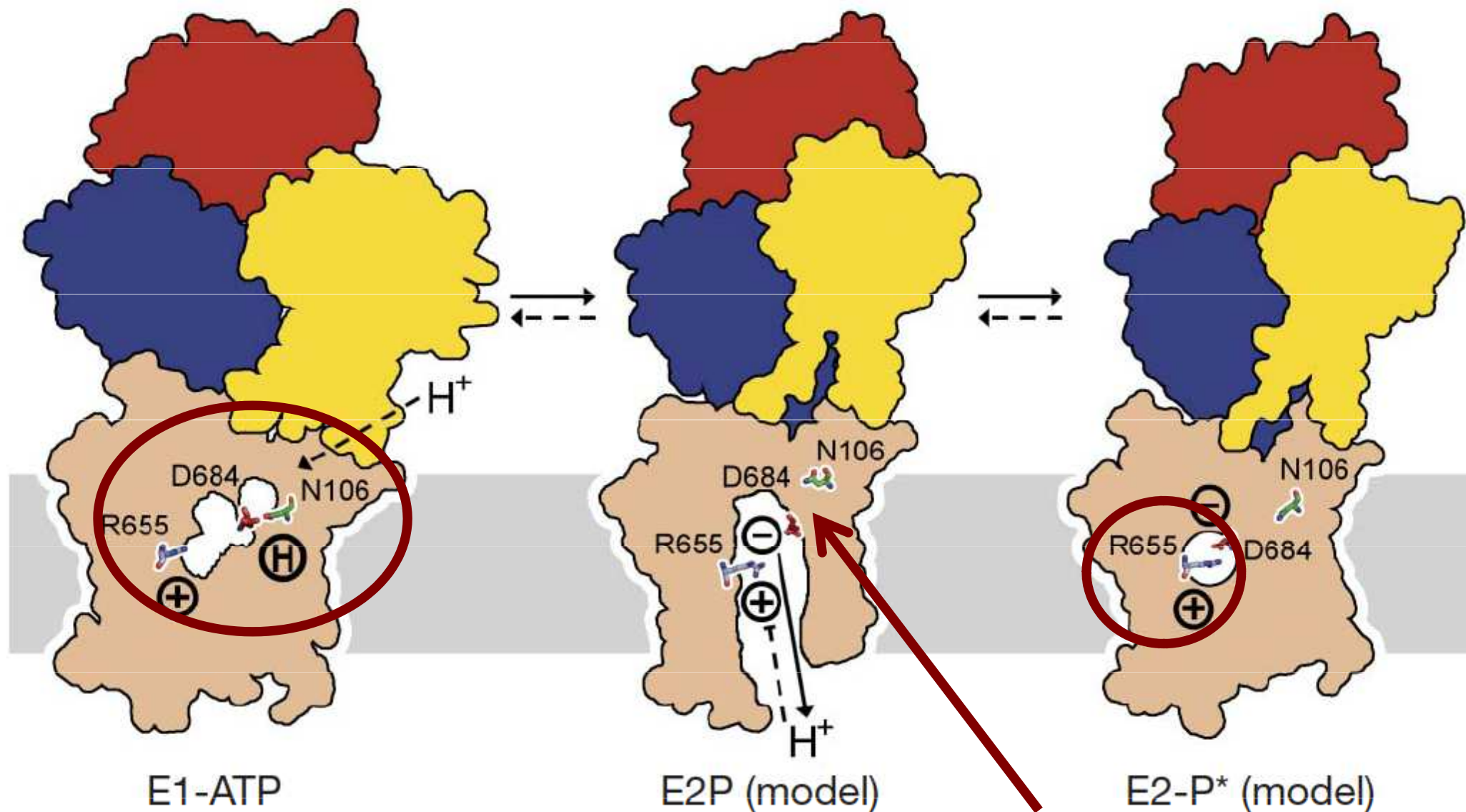
H⁺ - pumpa



H⁺ - pumpa

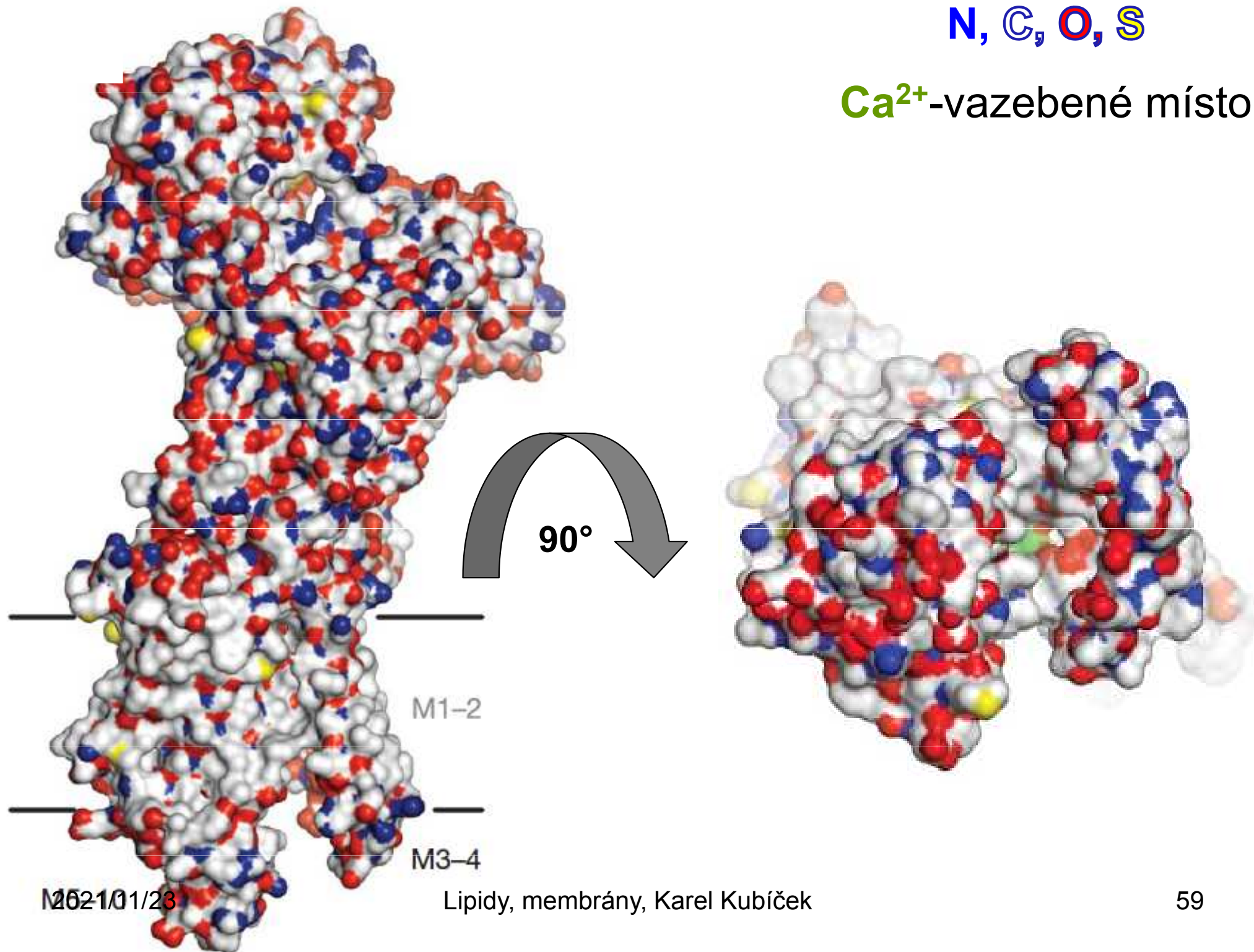


H⁺ - pumpa



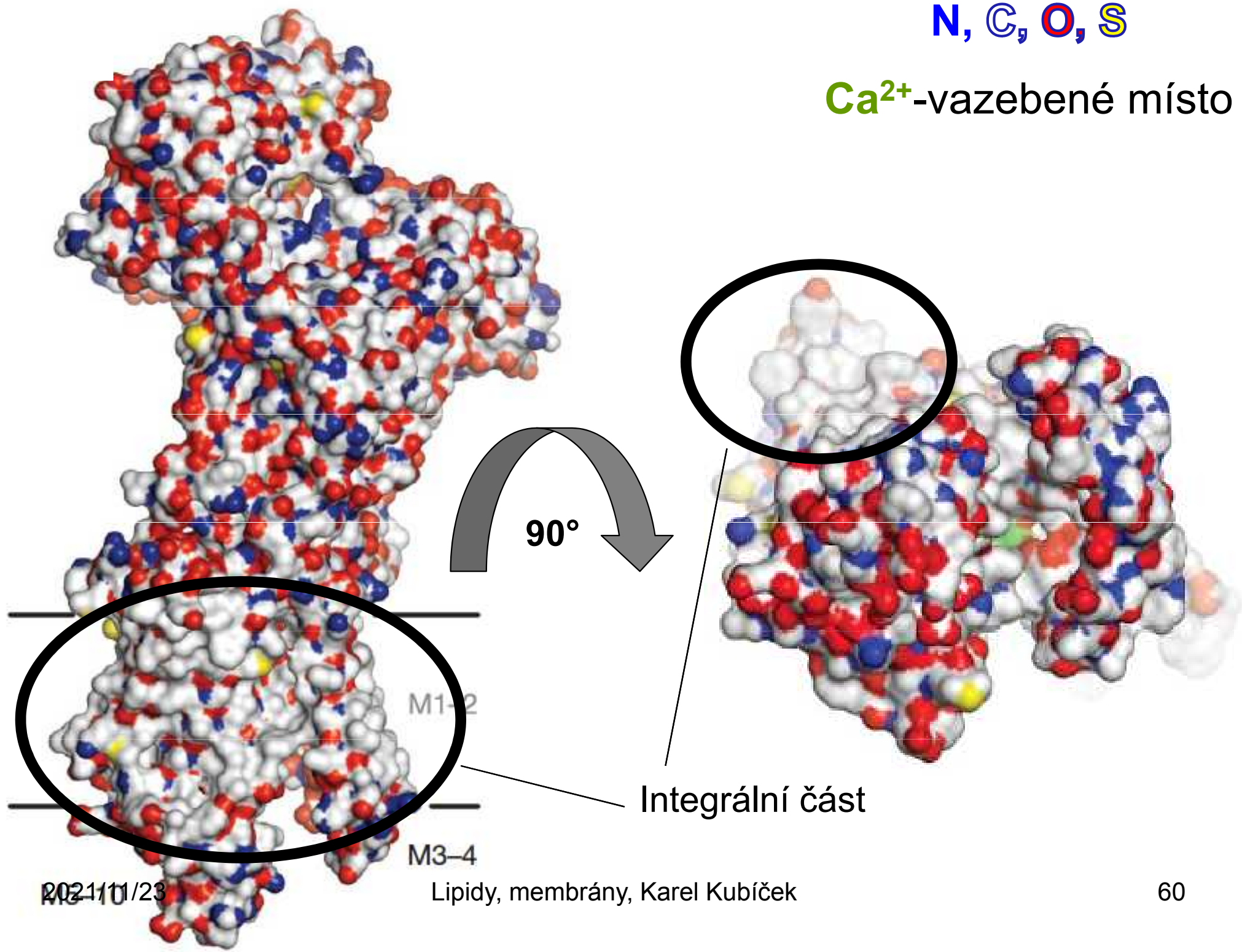
N, C, O, S

Ca²⁺-vazebné místo



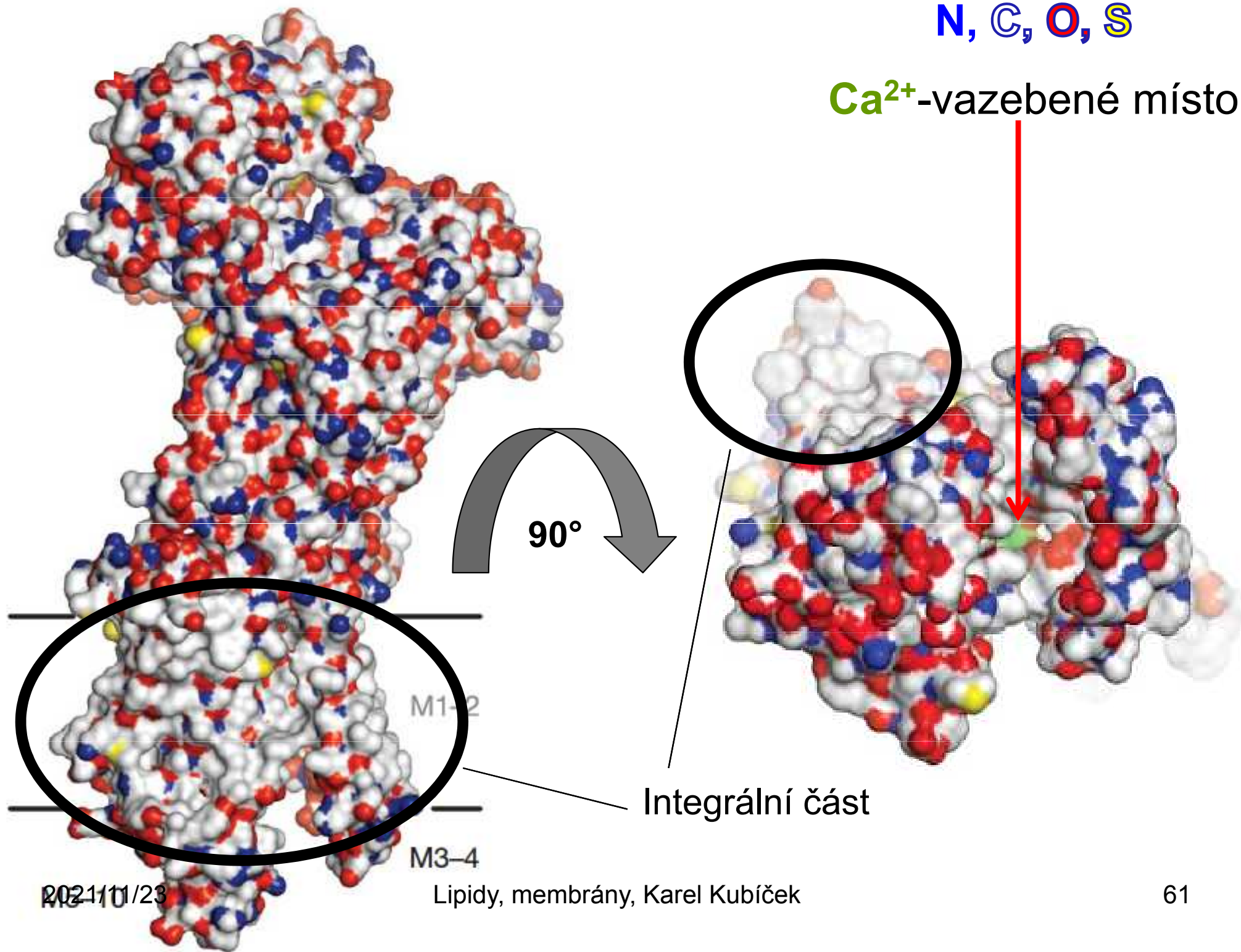
N, C, O, S

Ca²⁺-vazebné místo



N, C, O, S

Ca²⁺-vazebné místo



Integrální část

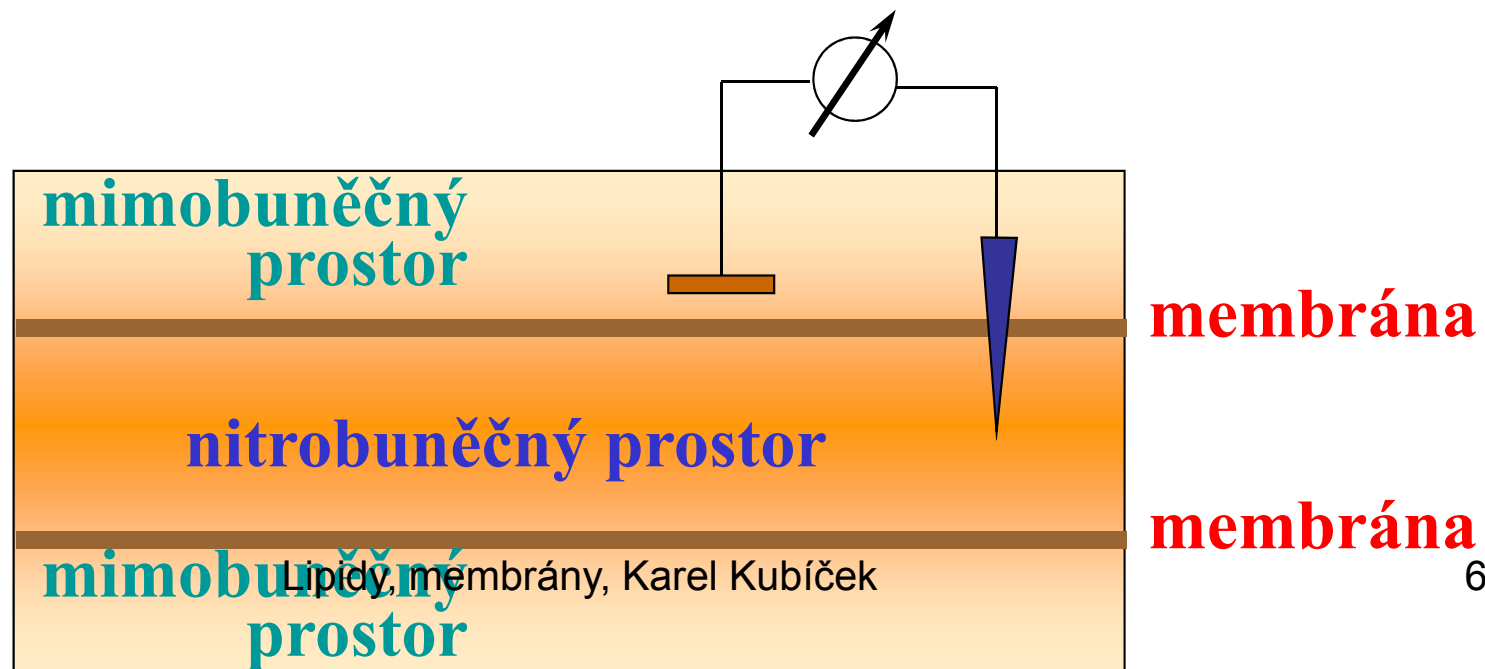
Funkce biologických membrán

- Tvoří rozhraní mezi buňkami i uvnitř buněk.
- Udržují stálé chemické složení uvnitř ohraničených prostorů, a to selektivními transportními mechanismy.
- Jsou prostředím pro rychlou biochemickou transformaci pomocí enzymových systémů.
- Specifická struktura a selektivní iontová propustnost je základem bioelektrických jevů

Klidové membránové napětí (1)

membránové napětí představuje
potenciálový rozdíl mezi mikroelektrodou zavedenou do buňky
(negativní potenciál) a povrchovou elektrodou mimo buňku
(nulový potenciál)

Používají se nepolarizovatelné elektrody



Klidové membránové napětí (2)

Jeho hodnoty závisí na:

- **typu buňky**
- **druhu živočicha, z něhož buňka pochází**
- **u identických buněk – na skladbě a koncentraci iontových složek roztoků obklopujících buňky**

• **Hodnota klidového membránového napětí při normálním iontové skladbě IC a EC tekutiny: (-100 mV; -50 mV)**

tloušťka membrány ~ 6 nm

intenzita elektrického pole v membráně ~ 10^7 V/m

intenzita elektrického pole na povrchu Země ~ 10^2 V/m

Modely klidového membránového potenciálu

(1):elektrodifuzní:

- popisují procesy fenomenologicky na základě termodynamiky
- spojují vznik napětí s difuzí iontů přes membránu
- Nernstův a Donnanův model, model transportu iontů

(2): fyzikální na bázi chování pevných látek nebo tekutých krystalů:

- popisují pohyb iontů přes membránu a jeho blokování
- uvažují charakteristické vlastnosti strukturních prvků membrány (lipidy, proteiny)

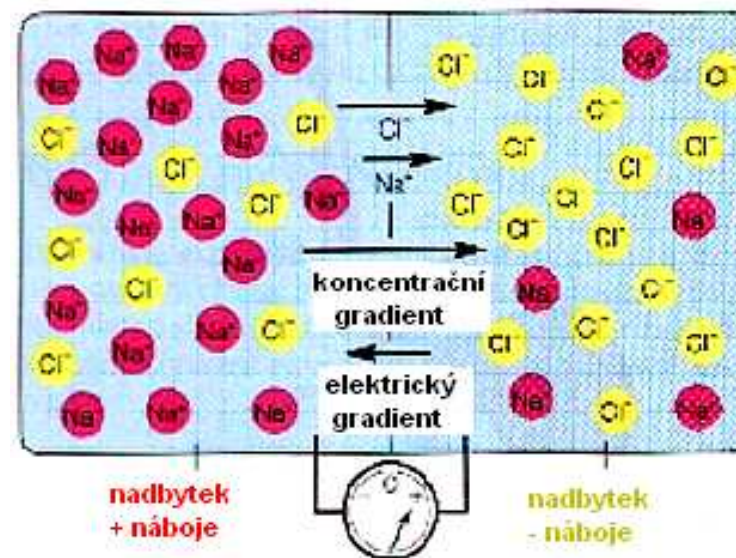
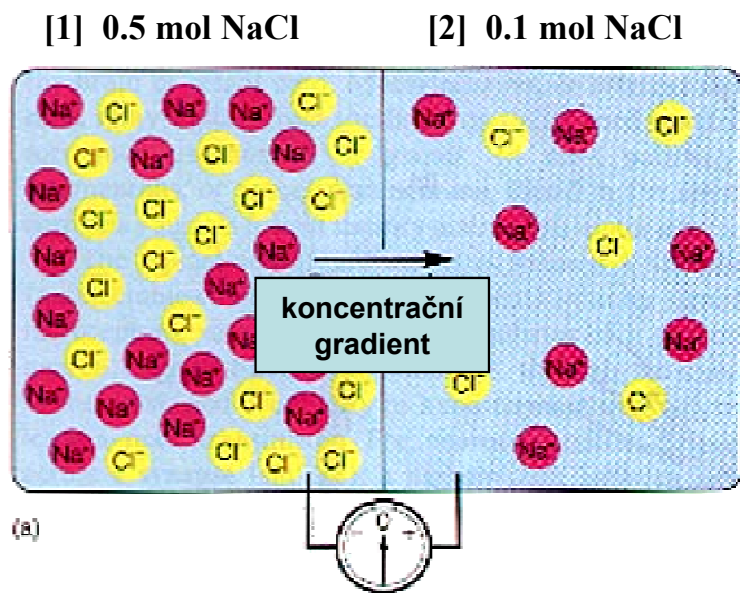
(3): na bázi ekvivalentních elektrických obvodů:

- popisují chování buněk v klidu a při jejich excitaci
- využívají elektrické vlastnosti buněk v souladu s elektrodifuzními a pevnolátkovými modely

Difuzní napětí (1)

vzniká při difuzi nabitých částic

Difuzní napětí v neživých systémech - roztoky jsou oddělené membránou permeabilní pro Na^+ a Cl^-



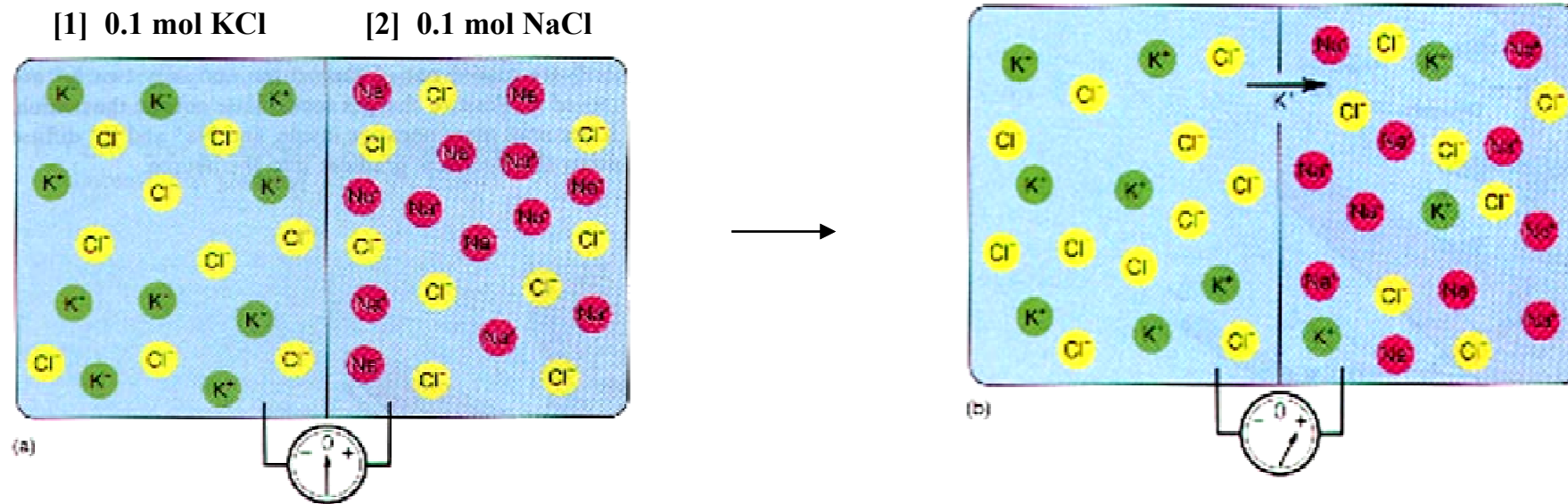
Kompartmenty jsou elektricky neutrální, ale je přítomen koncentrační gradient

⇒ vznikne dočasné napětí mezi oběma kompartmenty

⇒ difuzní napětí

Difuzní napětí (2)

Difuzní napětí v živých systémech - roztoky oddělené membránou selektivně propustnou pro K^+ (vpravo)

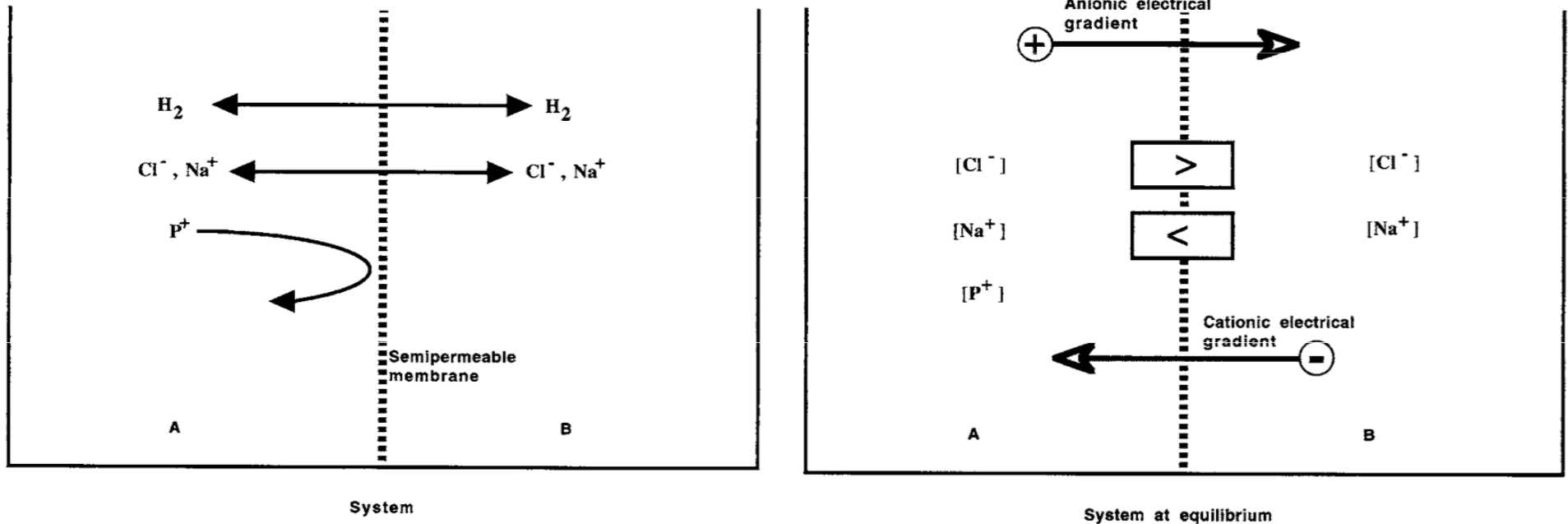


V takovém systému nastává rovnováha, když tam není žádný výsledný tok jednotlivých iontů

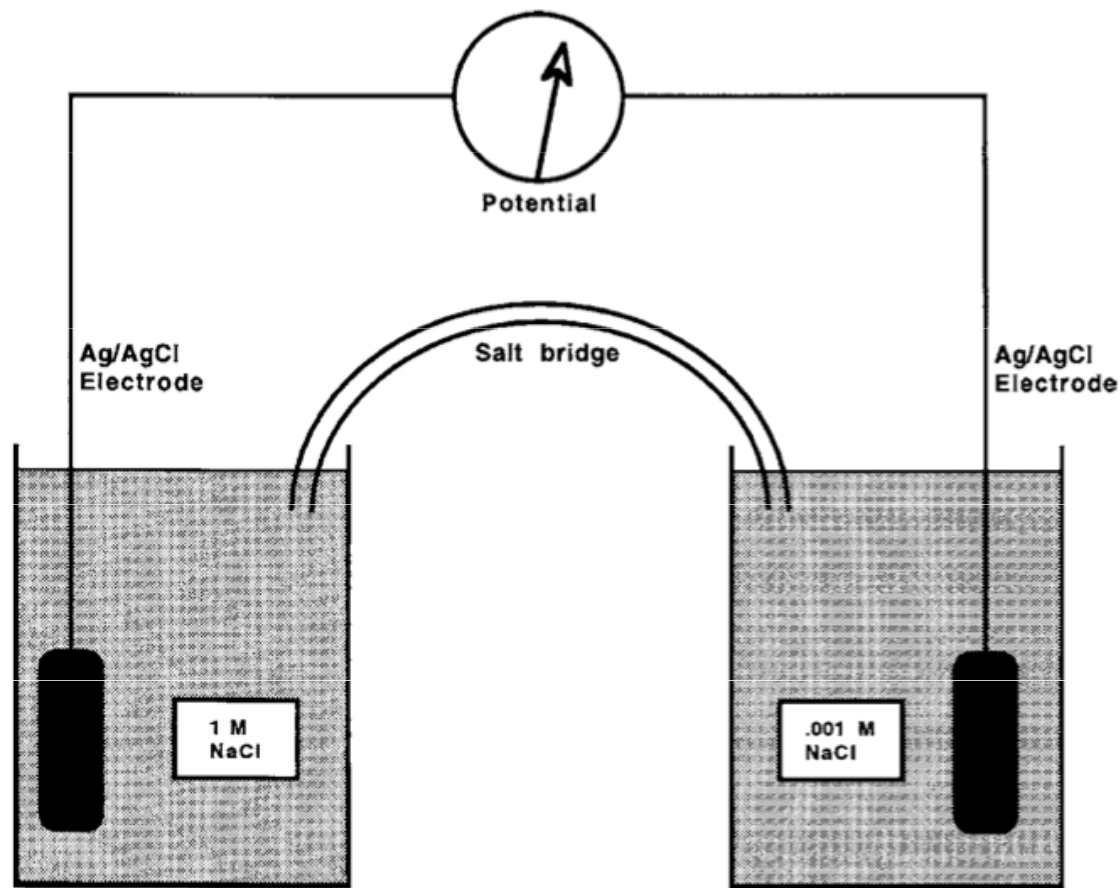
⇒ difuze K^+ po jeho koncentračním spádu, dokud nevznikne stejně velký, avšak opačně orientovaný elektrický gradient

⇒ vznikne rovnovážné napětí je-li výsledný difuzní tok nulový

Nernstova rovnice a (Gibbsova -) Donnanova rovnováha



- GDE or Donnan effect states that when an ion on one side of a membrane, cannot diffuse through the membrane, the distribution of other permeable ions across the cell membrane is affected in a permeable way.

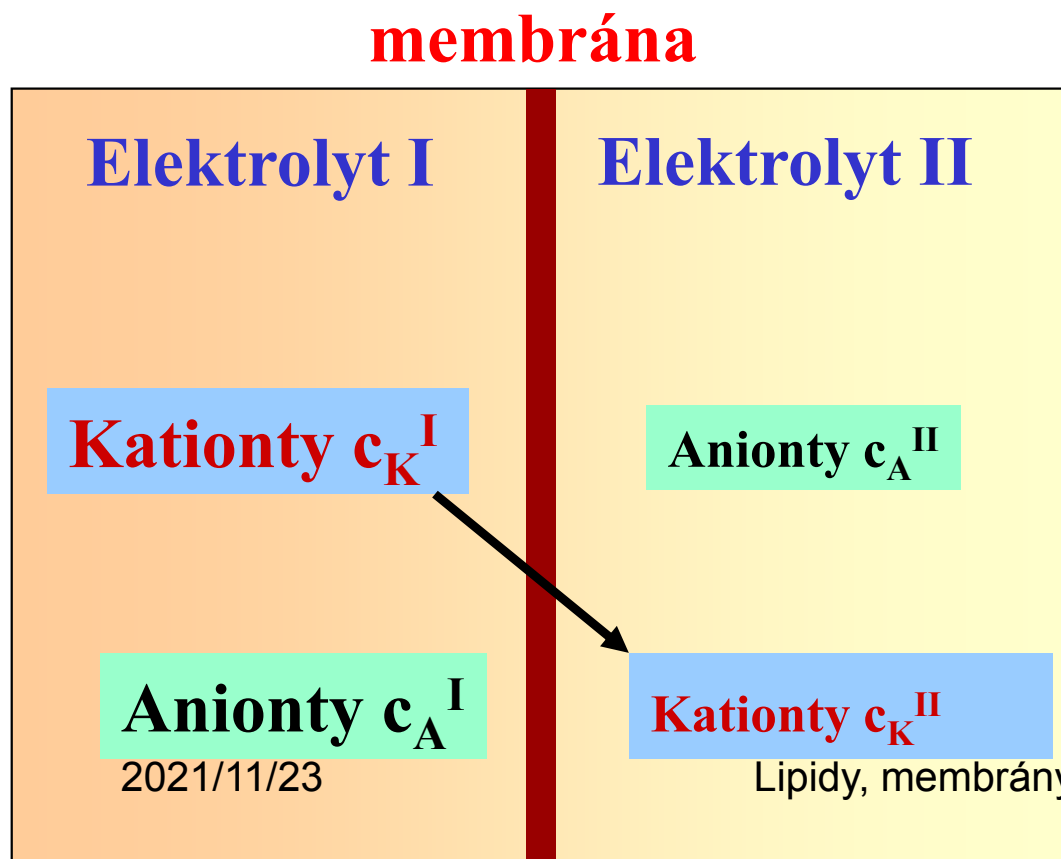


THE MEMBRANE POTENTIAL AT WHICH THE MOVEMENT INTO THE CELL EQUALS THE MOVEMENT OUT OF THE CELL

$$E = -2.303 \frac{RT}{nF} \log \frac{C_2}{C_1}$$

Jednoduchý případ membránové rovnováhy (1)

Týž elektrolyt na obou stranách membrány, ale v různých koncentracích ($c^I > c^{II}$), membrána je permeabilní jen pro kationty

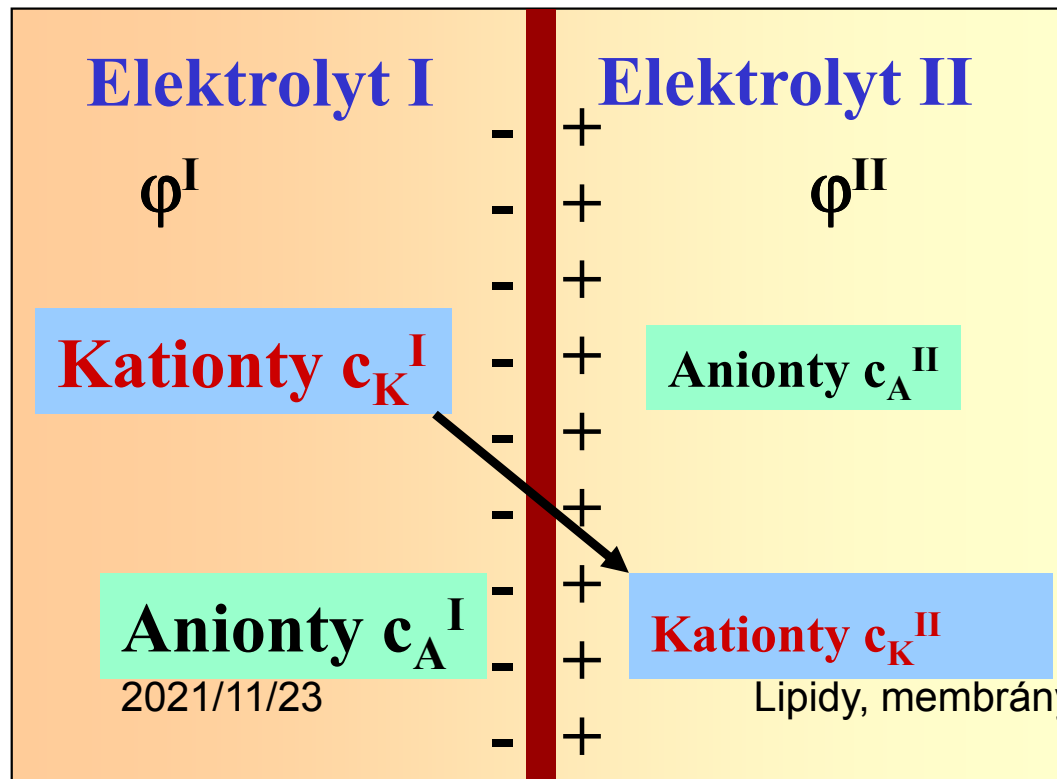


Výsledek:
elektrická dvojvrstva
vytvoří se na membráně
vrstva 1:
anionty zastaveny na straně I
vrstva 2:
kationty přitahovány k aniontům (II)

Jednoduchý případ membránové rovnováhy (2)

Koncentrační rozdíl "pohání" kationty,
elektrické pole dvojvrstvy je "tlačí zpět"

membrána



V rovnováze: vznikne
potenciálový rozdíl U :

$$U = \varphi^{II} - \varphi^I =$$

$$= -\frac{R \times T}{z_C \times F} \ln \frac{c_K^I}{c_K^{II}}$$

(Nernstova rovnice)

Donnan equilibrium

The equilibrium characterized by an unequal distribution of diffusible ions between two ionic solutions (one or both of the solutions may be gelled) separated by a membrane which is impermeable to at least one of the ionic species present, e.g. because they are too large to pass through the pores of the membrane. The membrane may be replaced by other kinds of restraint, such as gelation, the field of gravity, etc., which prevent some ionic components from moving from one phase to the other, but allow other components to do so.

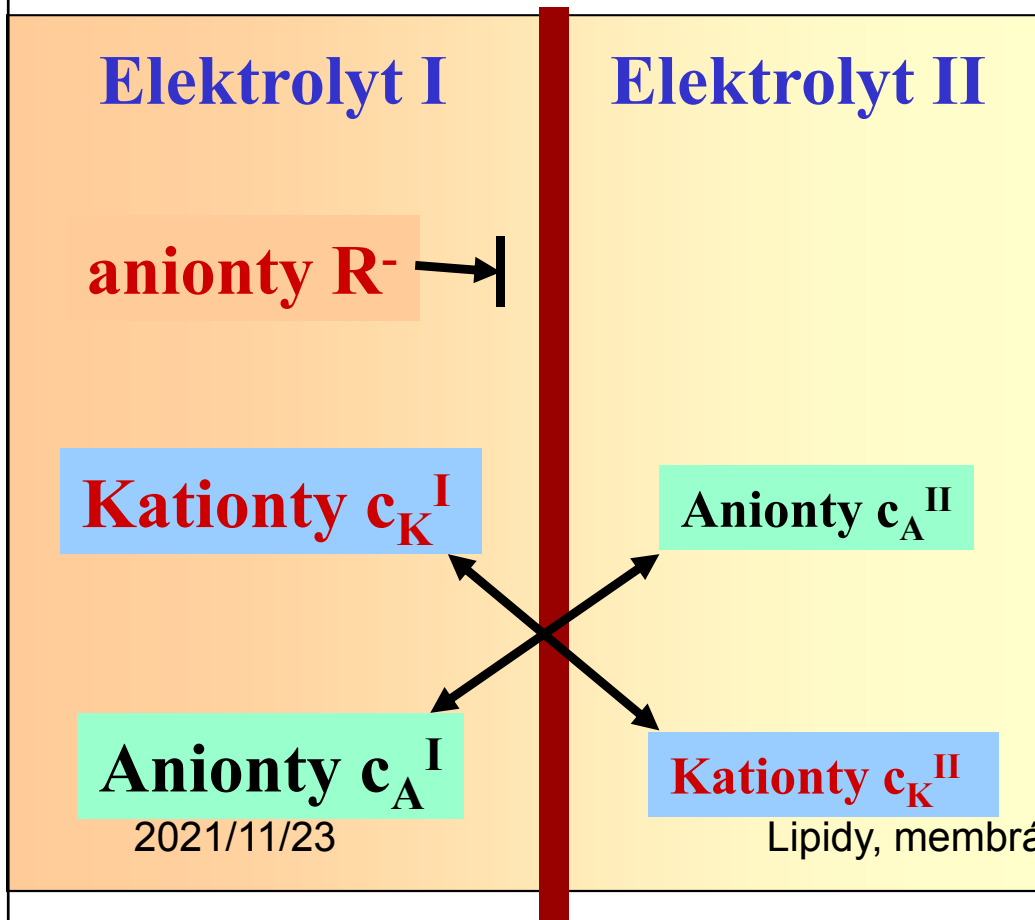
1972, 31, 619

IUPAC Compendium of Chemical Terminology 2nd Edition (1997)

Donnanova rovnováha (1)

Stejný elektrolyt na obou stranách, různé koncentrace ($c^I > c^{II}$), membrána permeabilní pro malé jednomocné ionty K^+ a A^- , nepermeabilní pro R^-

membrána



difuzibilní ionty: K^+ , A^-
volně difundují

nedifuzibilní ionty: R^-

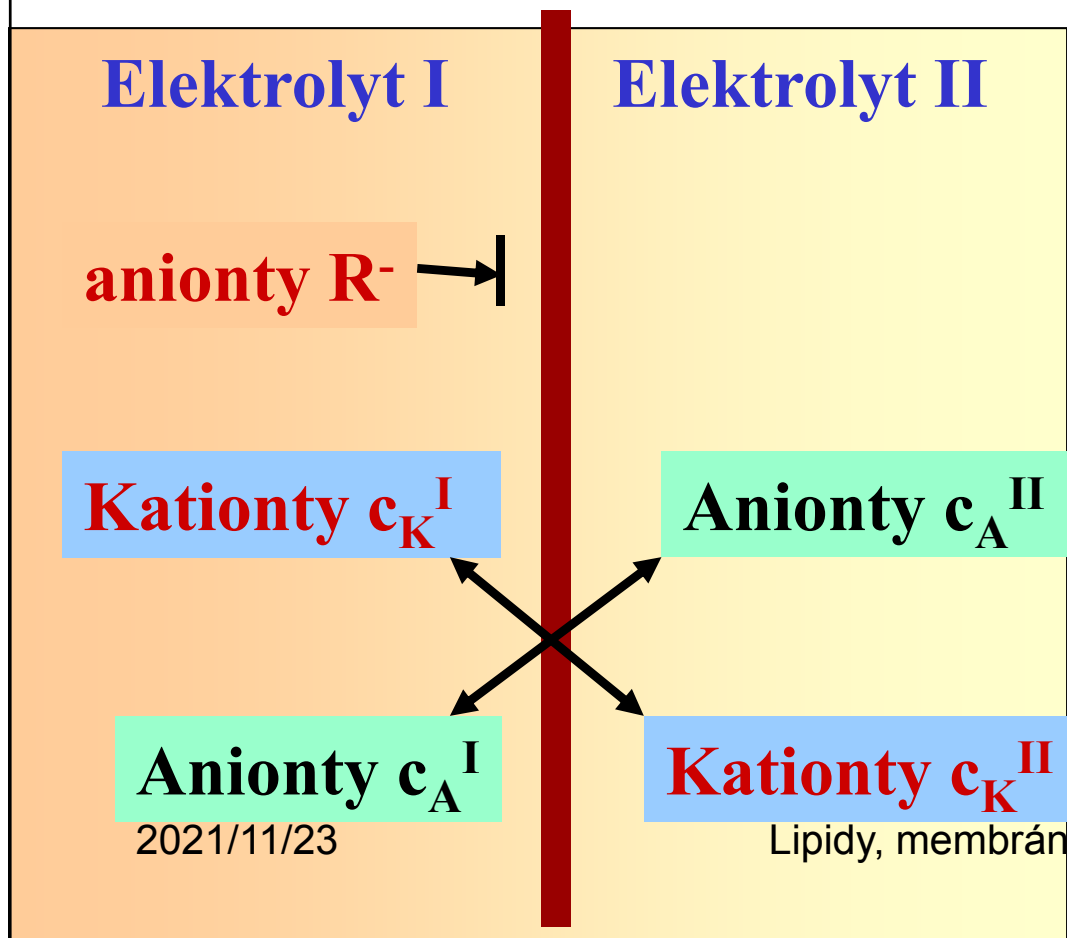
přítomnost R^- :
nevznikne rovnoměrné
rozdělení K^+ i A^-
 \Rightarrow speciální případ
rovnováhy -
Donnanova rovnováha

Donnanova rovnováha (2)

Rovnovážné koncentrace:

$$c_K^I \times c_A^I = c_K^{II} \times c_A^{II}$$

membrána



Donnanův poměr:

$$\frac{c_K^I}{c_K^{II}} = \frac{c_A^{II}}{c_A^I} = r$$

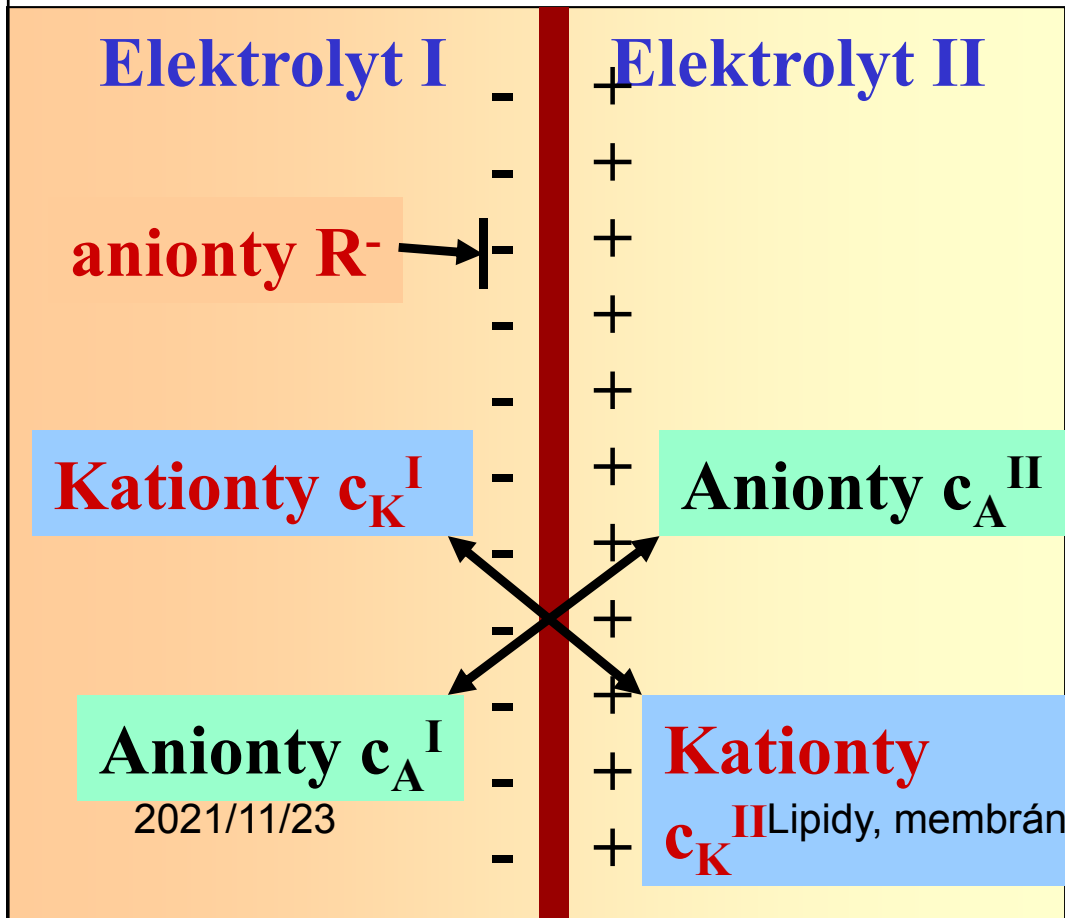
Donnanova rovnováha (3)

Donnanův poměr:

$$\frac{c_K^I}{c_K^{II}} = \frac{c_A^II}{c_A^I} = r$$

$$r = \sqrt[z_i]{\frac{c_i^I}{c_i^{II}}}$$

membrána

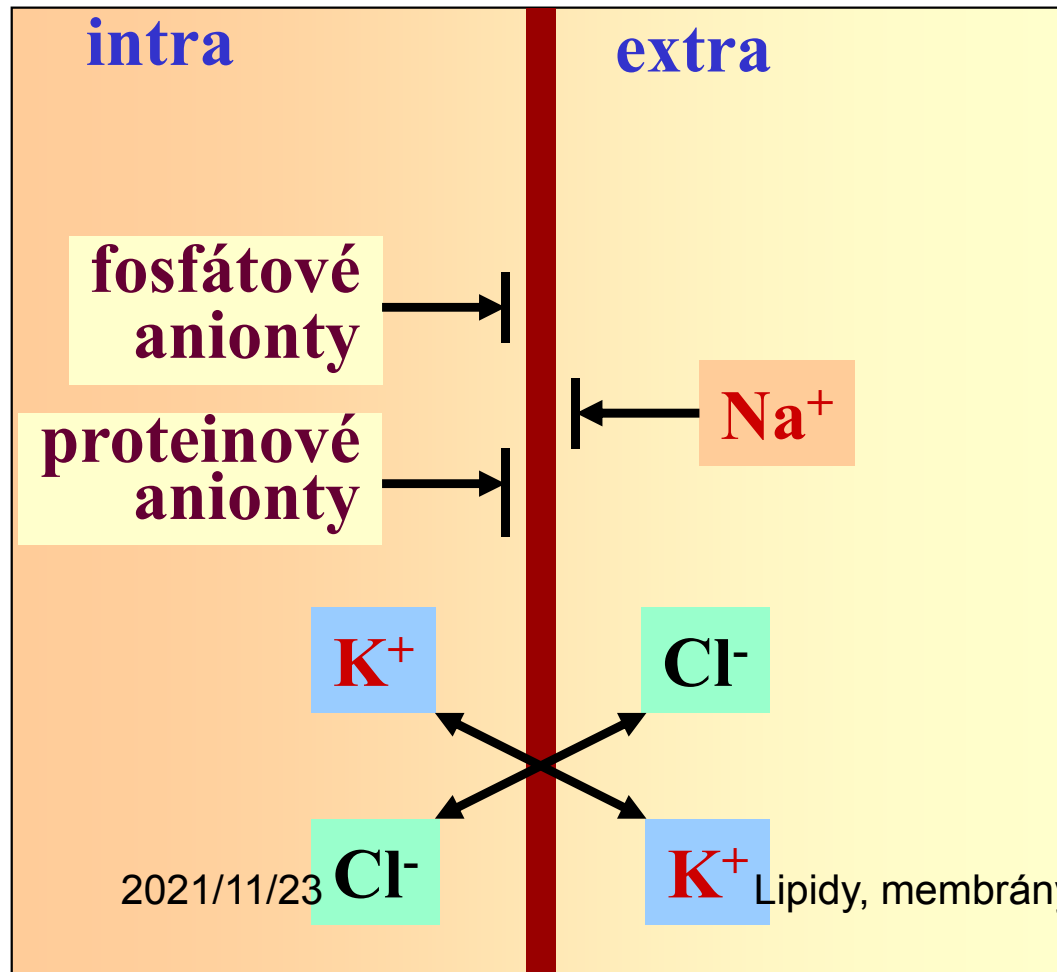


Donnanovo napětí:

$$\begin{aligned}
 U &= \varphi^{II} - \varphi^I = \\
 &= -\frac{R \times T}{F} \ln \frac{c_K^I}{c_K^{II}} = \\
 &= -\frac{R \times T}{F} \ln \frac{c_A^{II}}{c_A^I} = \\
 &= \frac{R \times T}{F} \ln r
 \end{aligned}$$

Donnanův model v živé buňce (1)

**buněčná
membrána**



difuzibilní: K^+ , Cl^-
nedifuzibilní: Na^+ , anionty

též bílkoviny a nukleové kyseliny

Koncentrace:

$$[\text{K}^+]_{\text{in}} > [\text{K}^+]_{\text{ex}}$$

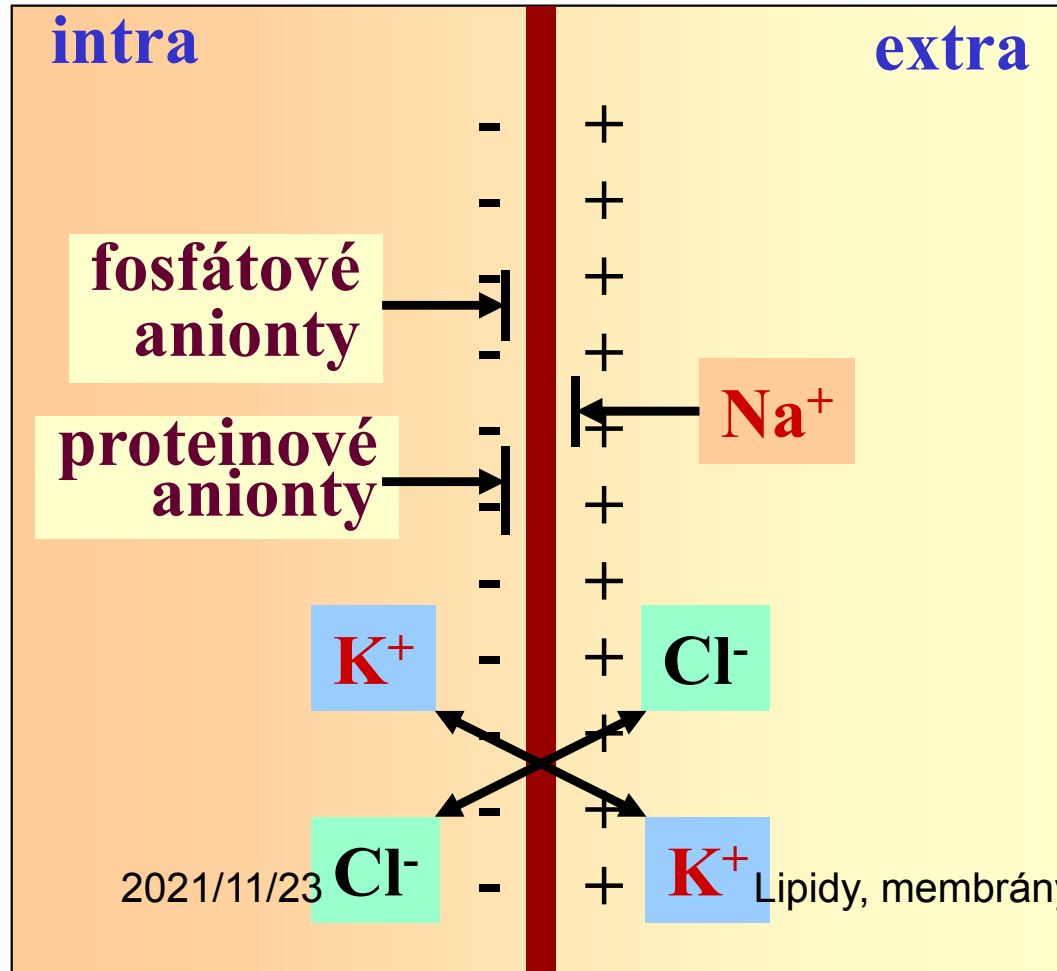
$$[\text{Cl}^-]_{\text{in}} < [\text{Cl}^-]_{\text{ex}}$$

Donnanův model v živé buňce (2)

Donnanův poměr:

buněčná membrána

$$\frac{[K^+]_{in}}{[K^+]_{ex}} = \frac{[Cl^-]_{ex}}{[Cl^-]_{in}}$$



Donnanovo napětí:

$$U = \varphi_{in} - \varphi_{ex} =$$

$$= - \frac{R \times T}{F} \ln \frac{[K^+]_{in}}{[K^+]_{ex}} =$$

$$= - \frac{R \times T}{F} \ln \frac{[Cl^-]_{ex}}{[Cl^-]_{in}}$$