

Az entrópiától az idegsejt-potenciálig *

Meszéna Géza

1. Termodinamikai alapok

1.1. Egy egyszerű példa: dobozba zárt gáz

Tekintsünk egy dobozba zárt gázt (ideálisat, ez azt jelenti, hogy a molekulák egymástól távol, függetlenül mozognak), N számú molekulával. Gondolatban két egyenlő térfogatú részre osztjuk a dobozt. Mi annak a valószínűsége, hogy az összes molekula a bal oldalon található? A válasz:

$$P = \left(\frac{1}{2}\right)^N \quad (1)$$

Legyen a gázunk mennyisége 1 mol, azaz $N = N_A = 6 \cdot 10^{23}$, és számoljuk ki P tízes alapú logaritmusát:

$$\lg P = \lg \left(\frac{1}{2}\right)^N = -N \lg 2 \approx -0,3 \cdot 6 \cdot 10^{23}. \quad (2)$$

Innen

$$P = 10^{-2 \cdot 10^{23}} = 0, \overbrace{00000 \dots 000}^{2 \cdot 10^{23}} 1 \quad (3)$$

vagyis egy olyan kicsi szám, amely $2 \cdot 10^{23}$ számú nullát tartalmaz a tizedespont után, az első értékes jegy előtt! Tanulság: nem csodálkozunk, ha sohasem látunk ilyet.

1.2. Ugyanez, ha tudod, mi az a binomiális eloszlás (átugorható)

Tekintsünk egy V térfogatú dobozba zárt gázt, N számú molekulával. Képzeltben kijelölünk egy v térfogatot a dobozon belül. Mi annak a valószínűsége, hogy pontosan k számú molekula található ebben a térfogatban? Mivel egy molekula $\frac{v}{V}$ valószínűséggel található az adott térfogatban és feltettük, hogy tudod, mi az a binomiális eloszlás, a keresett $P(k)$ valószínűség:

$$P(k) = \binom{N}{k} \cdot \left(\frac{v}{V}\right)^k \cdot \left(1 - \frac{v}{V}\right)^{N-k}. \quad (4)$$

Speciálisan, annak a valószínűsége, hogy minden molekula a kiválasztott térfogatban van:

$$P(N) = \left(\frac{v}{V}\right)^N. \quad (5)$$

* Jegyzet a Biológiai Fizika c. tárgyhoz Biológia BSc szakos hallgatók számára

meg egyezően az előző eredménnyel. A k eloszlásának várható értéke

$$n = E(k) = \frac{v}{V}N, \quad (6)$$

ami aligha lep meg minket: ez felel meg a molekulák egyenletes eloszlásának. A szórás:

$$\sigma(k) = \sqrt{N \frac{v}{V} \left(1 - \frac{v}{V}\right)} = \sqrt{n \left(1 - \frac{v}{V}\right)} \approx \sqrt{n}, \quad (7)$$

mert a binomiális eloszlás már csak ilyen. (Az utolsó, közelítő, lépésnél feltettük, hogy $v \ll V$.) A *relatív* szórás ennek megfelelően:

$$\frac{\sigma(k)}{n} \approx \frac{1}{\sqrt{n}}. \quad (8)$$

Speciálisan, ha $n = N_A = 6 \cdot 10^{23}$, akkor

$$\frac{\sigma(k)}{n} \approx \frac{1}{\sqrt{n}} \approx 10^{-12}. \quad (9)$$

Azaz, ha a v térfogatban makroszkópikus mennyiségű gáz van, akkor gyakorlatilag tökéletesen kizárhatjuk annak a lehetőségét, hogy a molekulák száma észrevehetően eltérjen az egyenletes eloszlásnak megfelelő várható értékétől.

Természetesen, minél kisebb a v térfogat, annál kisebb a benne található molekulák n várható száma, és így annál nagyobb a molekulák számának relatív fluktuációja. A levegő csak makroszkópikus skálán egyenletes. (Ezért kék az ég: minél rövidebb a fény hullámhossza, annál inhomogénebbnek találja a levegő sűrűségét, és annál jobban szóródik a sűrűségfluktuációkon.)

1.3. A statisztikus termodinamika alapjai

Természetesen semmi sem akadályoz meg minket abban, hogy a gázmolekulákat a fent említett doboz bal oldalán lévő lyukon keresztül a doboz bal oldalára vezessük be. Ekkor, egy ideig, nem egyenletesen fognak eloszolni a dobozban. Bizonyos idő múlva azonban már egyenletesen töltik ki a rendelkezésre álló térfogatot, s innentől kezdve, a fentiekben számítottak megfelelően, igen kicsi lesz annak a valószínűsége, hogy újra összegyűljenek a bal oldalon. Hasonlat: kártyát keverünk. Kezdetben valami szabályos sorrendben vannak, a legutóbbi kártyajáték eredményeképpen. A keverés során ez a szabályosság elvész. Noha elvileg lehetséges, de igen kicsi annak a valószínűsége, hogy további keverés során visszacapjunk egy „szabályos” sorrendet. Termodinamikai egyensúlynak nevezzük azt a helyzetet, amikor ez a „véletlen” eloszlás már beállt.

1.4. A termodinamikai valószínűség

A vizsgált rendszer egy *mikroállapotát* definiáljuk, ha (valamilyen pontossággal) megmondjuk az összes részecskéjének a pontos állapotát, helyét, sebességét. (Makroszkópikus testek esetében ez természetesen csak képzeletben tehető meg.) A rendszer egy *makroállapotát* definiáljuk, ha makroszkópikus kijelentéseket teszünk róla, az őt alkotó részecskékre való egyenkénti utalás nélkül. Pl. a dobozba zárt gáz esetében a mikroállapot megadásához az összes molekula koordinátáit és sebességeit specifikálni kell, míg a makroállapot megadásához elegendő megmondani például a sűrűség- és hőmérsékleteloszlást. Értelemszerűen,

egy makroállapothoz általában nagyon sok mikroállapot tartozik. Posztuláljuk, hogy termodinamikai egyensúlyban minden mikroállapot egyenlően valószínű. Ekkor, a kombinatorikus valószínűség elvének megfelelően, az A makroállapot valószínűsége

$$P_A = \frac{\Omega_A}{Z}, \quad (10)$$

ahol Ω_A az A makroállapothoz tartozó mikro-állapotok száma, Z pedig az összes lehetséges mikroállapotok száma. Ezt a valószínűséget *termodinamikai valószínűségnek* nevezzük, és értelemszerűen, csak a termodinamikai egyensúlyban érvényes!

A Z mennyiséggel, ami egy adott rendszer esetében úgyszólván rögzített, legegyszerűbb nem törődni, és azt mondani, hogy

$$P_A \propto \Omega_A, \quad (11)$$

azaz a makroállapot valószínűsége *arányos* az őt megvalósító mikroállapotok számával. Értelemszerűen, két makroállapot, A és B valószínűségeinek aránya megegyezik a mikroállapot-számok arányával:

$$\frac{P_A}{P_B} = \frac{\Omega_A}{\Omega_B}. \quad (12)$$

1.5. Az entrópia

Az A makroállapot „entrópiájá”-t az

$$S_A = k_B \ln \Omega_A \quad (13)$$

kifejezéssel definiáljuk, ahol

$$k_B = 1,38 \cdot 10^{-23} \frac{\text{Joule}}{\text{Kelvin}}$$

az önkényes Boltzmann-állandó, amely egyszerűen történeti okokból ennyi, lásd alább. Megfordítva, a mikroállapotok száma, s ezzel a termodinamikai valószínűség, kifejezhető az entrópiával:

$$P_A \propto \Omega_A = e^{\frac{S_A}{k_B}} \quad (14)$$

Két állapot termodinamikai valószínűségének az aránya az entrópiák különbségével adható meg:

$$\frac{P_A}{P_B} = \frac{\Omega_A}{\Omega_B} = \frac{e^{\frac{S_A}{k_B}}}{e^{\frac{S_B}{k_B}}} = e^{\frac{S_A - S_B}{k_B}} \quad (15)$$

Amennyiben $S_A < S_B$, $P_A < P_B$. Mivel S_A , S_B makroszkopikus mennyiségek, k_B pedig ehhez képest igen kicsi, az $\frac{S_A - S_B}{k_B}$ kitevő (abszolút értékben) nagyon nagy (Avogadro szám nagyságrendű) minden olyan esetben, amikor S_A és S_B makroszkopikusan észrevehetően különböznek. Ez azt jelenti, hogy makroszkopikus testek esetében esetén az A állapot valószínűsége gyakorlatilag elhanyagolható a B -éhez képest. Mint azt fentebb már megbeszéltük, ha egyszer a gáz már egyenletesen eloszlott a dobozban, vagyis már beállt a termodinamikai egyensúly, akkor elhanyagolható annak a valószínűsége, hogy behúzódik a doboz egyik felére. Az ennek megfelelő általános állítás az, hogy az *entrópia magától soha nem csökken*.

1.6. Az entrópia additivitása

Tekintsünk most *két* rendszert, mindegyiket egy-egy meghatározott makroállapotban, és legyen Ω_1 illetve Ω_2 az ezen makroállapotokat megvalósító mikroállapotok száma a két rendszerben. A két rendszer entrópiája (az adott állapotokban) tehát

$$S_1 = k_B \cdot \ln \Omega_1 \quad (16)$$

illetve

$$S_2 = k_B \cdot \ln \Omega_2. \quad (17)$$

Nézzük most a két rendszert együtt. Az egyesített rendszerben a mikroállapotok száma, kombinatorikusan,

$$\Omega_{1+2} = \Omega_1 \cdot \Omega_2, \quad (18)$$

hiszen az egyik rendszer bármelyik mikroállapotához tartozhat a másik rendszer bármelyik mikroállapota. Az egyesített rendszer entrópiája

$$S_{1+2} = k_B \cdot \ln \Omega_{1+2} = k_B \cdot \ln(\Omega_1 \cdot \Omega_2) = k_B \cdot \ln \Omega_1 + k_B \cdot \ln \Omega_2 = S_1 + S_2, \quad (19)$$

azaz megegyezik a részrendszerek entrópiájának összegével. Az entrópia *additív*.

1.7. A hőmérséklet

Melegítünk egy rendszert, azaz egyre több energiája lesz, miközben egyéb makroszkópikus tulajdonságai nem változnak (hőközlés). Legyen $\Omega(\mathcal{E})$ a rendszer mikroállapotainak száma abban a makroállapotban, amelyben a rendszer energiája \mathcal{E} .¹ A rendszer T *hőmérsékletét* a következő összefüggés segítségével definiáljuk:

$$\frac{1}{T} = \frac{dS(\mathcal{E})}{d\mathcal{E}} \quad (20)$$

Az alábbiakban érveket fogunk látni arra, hogy ez a mennyiség azonos a szokásos értelemben vett, és kelvinben mért hőmérséklettel. (20) másként úgy mondható, hogy egy rendszer energiájának (hőközlés során történő) $\delta\mathcal{E}$ megváltozása és az entrópia δS változása között a kapcsolat

$$\delta\mathcal{E} = T\delta S. \quad (21)$$

1.8. Tudománytörténeti megjegyzés

Az entrópia fogalma a „minél jobb hőerőgépet” probléma kapcsán alakult ki. Az energia és a hőmérséklet, tapasztalati ismertnek tekintett fogalma alapján definiálták az entrópiát a (21) formulán keresztül. Kiderült ugyanis, hogy ennek a mennyiségnek a „soha nem csökkenése” segít leírni azt a jelenséget, hogy soha nem lehet hőt teljes egészében munkává alakítani. Ezen a szinten az entrópia fogalmának semmilyen szemléletes jelentése nincs. Mértékegysége mindenestre energia/hőmérséklet, azaz Joule/Kelvin, a definíciónak megfelelően. Posztulálni kellett, hogy az entrópia soha nem csökken, ez a „termodinamika második főtétele” (az első az energiamegmaradás volt).

¹Az energiát azért jelöljük e jegyzetben írott \mathcal{E} -vel, hogy a normál E megmaradhasson az elektromos tér jeleként.

Amikor megértették, hogy az entrópia nem csökkenése mögött valószínűségi okok állnak (valamint persze az, hogy az anyag atomokból áll!), Boltzmann rájött, hogy a korábban már bevezetett entrópia a (13) kapcsolatban áll a mikroállapotok számával. (Ezt a formulát íratta a sírkövére.) A Boltzmann állandóra azért van szükség, mert az entrópia mértékegységét már addigra (az energia és a hőmérséklet önkényesen választott mértékegysége alapján) rögzítették. Használata praktikus is: a J/K mértékegység olyan, hogy egy „hétköznapi” méretű makroszkópikus tárgy entrópiája egy „hétköznapi” szám.

Elkerülendő a hosszadalmas absztrakt gondolatmeneteket, itt most az entrópiát mindjárt a statisztikus felfogásnak megfelelően, a (13) formulával vezettem be. Ekkor viszont a hőmérsékletet kell (20) illetve (21) szerint definiálni, és felmerül az a kérdés, hogy miért lenne az így meghatározott mennyiség azonos a hőmérséklet hétköznapi fogalmával?

1.9. A hő a melegebb helyről áramlik a hidegebbre

Tekintsünk most két rendszert, hőmérsékletük T_1 illetve T_2 , energiájuk \mathcal{E}_1 illetve \mathcal{E}_2 , entrópiájuk S_1 illetve S_2 . Tegyük fel, hogy az első a másodiknak hőközlés révén $\delta\mathcal{E}$ energiát ad át!

Az első test energiája ennyivel csökken:

$$\mathcal{E}_1 \rightarrow \mathcal{E}_1 - \delta\mathcal{E}, \quad (22)$$

míg a másiké ugyanennyivel nő:

$$\mathcal{E}_2 \rightarrow \mathcal{E}_2 + \delta\mathcal{E}. \quad (23)$$

Az összenergia természetesen megmarad!

A két rendszer entrópiájának változása ezzel szemben

$$S_1 \rightarrow S_1 - \frac{1}{T_1}\delta\mathcal{E}, \quad (24)$$

illetve

$$S_2 \rightarrow S_2 + \frac{1}{T_2}\delta\mathcal{E}, \quad (25)$$

ahol a (21) összefüggést alkalmaztuk. Az összentrópia nem marad meg, hanem a

$$\delta S = \left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1} \right) \delta\mathcal{E} \quad (26)$$

értékkel változik. Ha az entrópia nem csökkenhet, csak nőhet, akkor ez azt jelenti, hogy a fenti hőközlés csak $T_1 > T_2$ esetén mehet végbe.

Beláttuk tehát, hogy hő csak melegebb helyről áramolhat a hidegebb felé. Ez az állítás is tekinthető a második főtétel egy megfogalmazásának. Ez az a pont, ahonnan látszik, hogy az általunk definiált T mennyiségnek tényleg a hétköznapi értelemben vett hőmérséklethez van köze.

1.10. A Boltzmann-eloszlás

A dobozba zárt gázzal azt mondtuk, egyenletesen tölti ki a dobozt.. A Föld légköre azonban nem ilyen: magasan ritkább a levegő. Egy részecske nyilvánvalóan nagyobb valószínűséggel tartózkodik a tengerszinten, mint 8 km magasan

a Himalája csúcsánál. Ellentétes-e ez az eddig mondottakkal? Nem. Az a helyzet, hogy ezt a jelenséget is a „minden mikroállapot egyenlően valószínű” elvén lehet és kell megmagyarázni, de a molekulákat nem egyenként, hanem együtt kell tekintetbe venni.

Egy molekula azért tartózkodik csak kis valószínűséggel magasabban, mert ehhez energiát kell nyernie a többitől, ez viszont csökkenti a többi molekula összességének energiáját, s ezzel entrópiáját. Azaz, a kiválasztott molekula egy nagy energiájú állapotához a *többi* molekulának kevesebb állapota tartozik, mint a kiválasztott molekula egy alacsonyabb energiájú állapotához.

Nézzük ezt számszerűen! Legyen $P(\mathcal{E}_1)$ és $P(\mathcal{E}_2)$ annak a valószínűsége, hogy a *kiválasztott* részecske egy *kiválasztott* \mathcal{E}_1 illetve egy \mathcal{E}_2 energiájú állapotban van. (A könnyebb fogalmazás érdekében feltesszük, hogy $\mathcal{E}_1 > \mathcal{E}_2$, de az eredmény ettől függetlenül érvényes lesz.) Keressük a két valószínűség arányát (15) alapján. A részecskék energiája az első állapotban $\delta\mathcal{E} = \mathcal{E}_1 - \mathcal{E}_2$ -vel *nagyobb*, mint a másodikban, tehát a *többi* molekulára eső energia ennyivel *kisebb* az első állapotban. Így az első állapotban a *többi* részecske entrópiája $\frac{\delta\mathcal{E}}{T}$ -vel *kisebb*, mint a másodikban, lásd (21). Alkalmazva (15)-t kapjuk, hogy

$$\frac{P(\mathcal{E}_1)}{P(\mathcal{E}_2)} = e^{-\frac{\delta\mathcal{E}}{k_B T}} = e^{-\frac{\mathcal{E}_1 - \mathcal{E}_2}{k_B T}} \quad (27)$$

Ez a Boltzmann-eloszlás, a legfontosabb eredmény, amire szükségünk lesz. Alkalmazzuk a földi légkör egy molekulájára! Az m tömegű molekula helyzeti energiája h magasságban mgh a tengerszinthez képest, ezért

$$\frac{P(h)}{P(0)} = e^{-\frac{mgh}{k_B T}}, \quad (28)$$

ahol $P(h)$ illetve $P(0)$ annak a valószínűsége, hogy egy molekula h magasságban, vagy a tengerszinten van egy ugyanakkora térfogatban. Ez külön-külön érvényes minden egyes levegőmolekulára, s így ugyan ez a két magasságban mérhető légnyomás aránya is:

$$\frac{p(h)}{p(0)} = e^{-\frac{mgh}{k_B T}}. \quad (29)$$

Ezt a képletet hívják barometrikus magasságformulának.

A Boltzmann-eloszlás egyik folyománya, hogy egy részecske termikus energiája csak igen kis valószínűséggel lesz sokkal nagyobb, mint a $k_B T$. Tehát a $k_B T$ szorzat adja meg a termikus energiák nagyságrendjét. Minél nagyobb a T hőmérséklet, annál nagyobb a részecskék termikus energiája. Ez a másik pont, ahol látszik, hogy a fent definiált T mennyiség megfelel a szokásos értelemben vett hőmérsékletnek.

2. A membránpotenciál

2.1. Termodinamikai egyensúly: Nernst-egyenlet

Tegyük fel, hogy egy biológiai membrán belső oldalán ϕ_b , a külső oldalán pedig ϕ_k az elektromos potenciál. Ekkor egy q elektromos töltésű ion energiája a két oldalon $\phi_b q$, illetve $\phi_k q$. Termodinamikai egyensúlyban a (27) Boltzmann-eloszlás szabja meg, milyen relatív valószínűséggel tartózkodik az ion a belső,

illetve a külső oldalon lévő egy-egy térfogatelemben. Sok ion esetében ez megfelel a koncentrációk arányának:

$$\frac{c_b}{c_k} = e^{-\frac{(\phi_b - \phi_k)q}{k_B T}}, \quad (30)$$

ahol c_b és c_k az ion koncentrációját jelenti a belső, illetve a külső térfogatban. Ez a *Nernst egyenlet*. Ugyanezt szokás egy kissé más jelölésekkel is felírni. Legyen q_e a pozitív elemi töltés (tehát a proton töltése) és írjuk az ion töltését $q = z \cdot q_e$ alakban. (Tehát pl. $z=1$, -1 illetve 2 a Na^+ -ra, Cl^- -ra illetve a Ca^{++} -ra.) Bevezetve az $F = N_A q_e$ „Faraday állandó”-t és az $R = N_A k_B$ „gázállandó”-t (ahol N_A az Avogadro-szám), a Nernst egyenlet ilyen alakba írható:

$$\frac{c_b}{c_k} = e^{-\frac{zF}{RT}(\phi_b - \phi_k)}. \quad (31)$$

Ha a membránpotenciál (elektrodákkal) kísérletileg rögzített, és az ionokat nem pumpáljuk, előbb-utóbb minden egyes ion belső és külső koncentrációjának aránya beáll a Nernst egyenlet által megszabott értékre.

Tegyük fel, hogy *egyetlen* ionfajta van, amely a membránon áthatolhat. Ha a membránpotenciált nem rögzítjük, akkor az ionok átáramlása tölti a membrán kapacitását, és változtatja a membránpotenciált. A membránpotenciál változása az egyik irányban elősegíti az ion áramlását, a másik irányban akadályozza. Végül, amikor a membránpotenciál eléri a Nernst egyenletnek megfelelő értéket, akkor az ionáramlás megáll, és beáll az egyensúly. A membránpotenciál kialakításához igen kis mennyiségű töltésnek kell a membránon áthaladnia és a membránfelszínre kiülnie, úgyhogy ez a folyamat lényegében nem változtatja meg az ionkoncentrációkat a két térfogatban. Azt lehet tehát mondani, hogy a membránpotenciált ebben az esetben a belső és a külső ionkoncentráció szabja meg a Nernst egyenleten keresztül.

Érdeemes megjegyezni, hogy szobahőmérsékleten $\frac{RT}{F} = 0,025$ V. Ez megszabja a normálisan előforduló membránpotenciálok nagyságrendjét. A 25 mV négyszerese, a 100 mV még egy tipikus potenciálérték, ennél sokkal nagyobbakkal nem találkozunk.

2.2. A membránpotenciál kialakulása

Általában igen sok féle ion van jelen, ezek többsége át is tud jutni a membránon akár aktív pumpálás, akár passzív transzport révén. Aktív transzport jelenlétében a termodinamikai egyensúly nem áll fent, tehát ilyenkor a Nernst egyenlet *nem* érvényes. Érvényes marad viszont az, hogy *olyan membránpotenciál alakul ki, amely nullává teszi a membránon keresztüli nettó elektromos áramot*.

Mindaddig ugyanis, amíg a nettó áram nem nulla, töltődik a membránkapacitás és változik a membránpotenciál. A membránpotenciál változása pedig visszahat az ionáramokra. A növekvő membránpotenciál segíti az ionok átlépését az egyik irányba és nehezíti a másik irányba. Ennek eredményeként a növekvő membránpotenciál csökkenti az öt növelő nettó elektromos áramot.

Tehát termodinamikai egyensúly hiányában is gyorsan nullává válik az elektromos áram és beáll egy állandó membránpotenciál. Ennek értékét minden olyan folyamat befolyásolja, amely ionokat juttat át a membránon.

2.3. Az idegsejtek membránpotenciálja

Ismeretes, hogy az idegsejtek akciós potenciálját a Na, K és Cl ionok csatornáinak nyílása, záródása szabályozza. Az akciós potenciál lefutásának rövid ideje alatt az aktív pumpák hatását elhanyagolhatjuk. A fent leírt *elektromos* (nem termodinamikai!) egyensúlyban a három ion passzív transzportja által keltett eredő elektromos áram nulla. Ez így is felírható:

$$\frac{[Na^+]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^{Na} + [K^+]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^K + [Cl^-]_k \cdot P_{k \rightarrow b}^{Cl}}{[Na^+]_k \cdot P_{k \rightarrow b}^{Na} + [K^+]_k \cdot P_{k \rightarrow b}^K + [Cl^-]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^{Cl}} = 1 \quad (32)$$

Itt $[Na^+]_b$ és $[Na^+]_k$ jelöli a nátrium ionok belső és külső koncentrációját. $P_{b \rightarrow k}^{Na}$ jelöli egy a membrán belső oldalához érkező nátrium ion bentről kintre való átjutási valószínűségét, más szóval a mozgékonyágát. $P_{k \rightarrow b}^{Na}$ a hasonló átjutási valószínűség kintről befelé. Analóg jelölések érvényesek a másik két ionra. A kifejezés számlálója a bentről kifelé folyó pozitív áramot írja le. (Mivel a klór negatív töltésű, ennek az ionnak kintről befelé tartó áramát írtuk be a számlálóba.) A nevező az ellenkező irányú áramot adja meg. A kettő egyenlőségét fejezzük ki azáltal, hogy arányuk 1.

A bentről kifelé és a kintről befelé való mozgékonyágok arányát a következő egyenlet adja meg a három ionra:

$$\frac{P_{k \rightarrow b}^{Na}}{P_{b \rightarrow k}^{Na}} = \frac{P_{k \rightarrow b}^K}{P_{b \rightarrow k}^K} = \frac{P_{b \rightarrow k}^{Cl}}{P_{k \rightarrow b}^{Cl}} = e^{-\frac{F}{RT}(\phi_b - \phi_k)}. \quad (33)$$

Ennek belátásához egy pillanatra tételezzük fel, hogy termodinamikai egyensúly van. (Mint ahogy *nincs*.) Ekkor a nátrium ionra külön is érvényes *lenne*, hogy ugyan annyi lép át az egyik irányban, mint a másikban:

$$\frac{[Na^+]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^{Na}}{[Na^+]_k \cdot P_{k \rightarrow b}^{Na}} = 1. \quad (34)$$

Másképpen, a termodinamikai egyensúlyban érvényes *lenne* a Nernst egyenlet:

$$\frac{[Na^+]_b}{[Na^+]_k} = e^{-\frac{F}{RT}(\phi_b - \phi_k)}. \quad (35)$$

(Na-ra $z=1$), amiből (33) következik a nátriumra, és hasonlóképpen a káliumra. A klórra $z=-1$, ezért ugyan ebből a megfontolásból, ott „fordítva” adódik, ahogy a (33) egyenletben írva is nagyon.

Igazából azonban a P mozgékonyágoknak semmi közük sincs ahhoz, hogy van-e termodinamikai egyensúly, vagy nincs. Ha tehát a (33) egyenletnek, mint megmutattuk, érvényesnek kell lennie termodinamikai egyensúlyban, akkor érvényesnek kell lennie az egyensúlytól függetlenül is. Ha viszont (33) érvényes, akkor (32) átírható a következő alakba:

$$\frac{[Na^+]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^{Na} + [K^+]_b \cdot P_{b \rightarrow k}^K + [Cl^-]_k \cdot P_{k \rightarrow b}^{Cl}}{[Na^+]_k \cdot P_{b \rightarrow k}^{Na} + [K^+]_k \cdot P_{b \rightarrow k}^K + [Cl^-]_b \cdot P_{k \rightarrow b}^{Cl}} = e^{-\frac{F}{RT}(\phi_b - \phi_k)}. \quad (36)$$

Ez a Goldman-egyenlet. Azt mondja, hogy mindegyik ion a saját Nernst-potenciálja irányába igyekszik vinni a membránpotenciált, és egy adott ionnak annál nagyobb szava van a végeredmény kialakulásában, minél nagyobb

a transzmembrán mozgékonyága. Fontos, hogy ez a konzekvencia csak akkor érvényes, amikor az aktív pumpák szerepe elhanyagolható.

Innentől élettan: ismert, hogy egyes Na csatornák a szinaptikus ingerlés hatására nyílnak ki, mert ennek megfelelő a fehérjemolekula evolúciósan kialakult szerkezete. Ennek hatására a kívül nagyobb koncentrációban lévő Na ionok beáramlanak és pozitívba viszik az eddig negatív belső potenciált. Más Na csatornák pedig az így megváltozó potenciál hatására nyílnak ki, fokozva és lavinaszerűvé téve a membránpotenciál változását. A K csatornák késve nyílnak ugyancsak a megváltozott membránpotenciál hatására, és visszaállítják az eredeti potenciált. (Az ő koncentrációjuk ugyanis a sejt belsejében nagyobb.) Részletesebben lásd bárhol másutt.

3. Gyakorlófeladatok

1. Egy biológiai membrán két oldala között 100 mV potenciálkülönbség van. Mekkora a Ca ionok egyensúlyi koncentrációjának aránya a membrán két oldalán?
2. Mennyivel kisebb a légnyomás a Himalája csúcsán, mint a tengerszinten?