

Ejercicios complementarios: POTENCIAL DE MEMBRANA

1) Deducir la ecuación de Nernst a partir de la ecuación de Nernst-Planck:

$$J = -uRT \frac{dC}{dx} - zFuC \frac{dV}{dx} \quad \text{Ecuación de Nernst - Plank}$$

Donde u es la movilidad iónica, R la constante universal de los gases, T la temperatura absoluta, z la carga del ión, F la constante de Faraday, mientras C representa la concentración y V el potencial eléctrico.

Nota: considerar que para resolver la ecuación debe considerarse que se está frente a un campo constante.

Resolución:

Se puede deducir la ecuación de Nernst a partir de la ecuación de Nernst-Planck, considerando la situación de equilibrio, donde el flujo neto de partículas es 0.

$$J = -uRT \frac{dC}{dx} - zFuC \frac{dV}{dx} = 0$$

$$-uRT \frac{dC}{dx} = zFuC \frac{dV}{dx}$$

Suponiendo un campo eléctrico constante y separando las variables C y x , tenemos

$$-uRT \frac{dC}{C} = zFu \frac{V}{a} dx$$

donde a es el espesor una membrana imaginaria que separa el espacio en dos compartimentos, 1 y 2.

Integrando, obtenemos

$$-uRT \int_{C_1}^{C_2} \frac{dC}{C} = zFu \frac{V}{a} \int_0^a dx$$

$$-uRT \ln\left(\frac{C_2}{C_1}\right) = zFuV$$

Finalmente, despejando V , tenemos la **Ecuación de Nernst**

$$V = \frac{RT}{zF} \ln\left(\frac{C_1}{C_2}\right)$$

2) Considere dos compartimientos, "I" y "E", cada uno de los cuales contiene una solución con diferente concentración de un determinado catión monovalente i^+ . Proponga un procedimiento experimental para calcular la concentración del catión en el compartimiento "I" ($[i^+]_I$), basado en medidas del potencial electroquímico del mismo (ΔV). Calcule dicha concentración, sabiendo que el cociente entre la concentración de ambos compartimientos es 10 y que $[i^+]_E = 110$ mM.

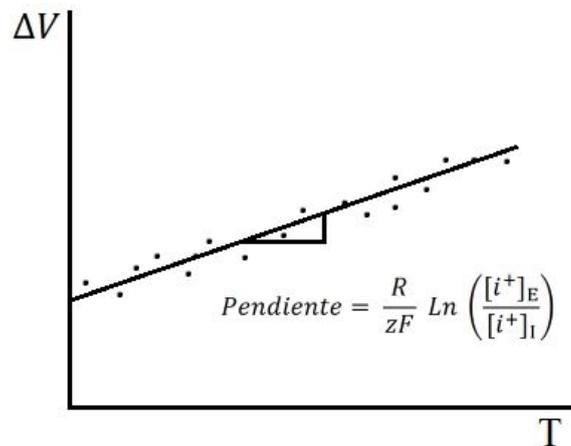
Datos: $R = 8.314$ J/mol.K; $F = 96500$ C/mol (R : constante universal del los gases; F : constante de Faraday).

Resolución:

Si consideramos la ecuación de Nernst, podemos ver claramente que la misma establece una relación lineal entre el potencial de equilibrio electroquímico de un ión (ΔV) y la temperatura (T).

$$\Delta V = \frac{RT}{zF} \ln \left(\frac{[i^+]_E}{[i^+]_I} \right)$$

Por lo tanto, un posible procedimiento experimental podría consistir en realizar una serie de medidas del (ΔV) del catión para diferentes valores de T , y relevar el gráfico correspondiente:



Así, conociendo el cociente entre la concentración del ión entre ambos compartimientos y la $[i^+]_E = 0.11$ M, podemos calcular la $[i^+]_I$, a partir de la pendiente del gráfico:

$$Pendiente = \frac{8.314}{96500} \ln(10) = 2.0 \times 10^{-4} \text{ J/C.K}$$

$$\frac{2.0 \times 10^{-4}}{8.6 \times 10^{-5}} = 2.31 = \text{Ln}[i^+]_E - \text{Ln}[i^+]_I$$

Por tanto:

$$\text{Ln}[i^+]_I = \text{Ln}(0.11) - 2.3 = -4.51$$

$$[i^+]_I = e^{-4.51} = 0.011 \text{ M} = 11 \text{ mM}$$

3) Un catión hipotético se distribuye a ambos lados de la membrana de una célula animal de forma tal que su potencial de equilibrio es de -10mV. En condiciones de reposo para la membrana celular, es decir, para un $\Delta V_m \approx -90\text{mV}$, ¿usted esperaría que el flujo pasivo del catión sea nulo, entrante o saliente?

Resolución:

Rápidamente podemos descartar el hecho de que el flujo pasivo del catión sea nulo, puesto que el potencial de membrana es distinto al potencial de equilibrio del catión. Recordemos que el potencial de equilibrio se define como la diferencia de potencial para la cual no hay flujo neto del soluto cargado.

Abordaremos este problema a partir de analizar el potencial electroquímico en cada compartimiento.

Considerando el valor del potencial de equilibrio del catión ($E_{\text{catión}}$) y el potencial de membrana ΔV_m tenemos que:

$$E_{\text{catión}} > \Delta V_m$$

Recordando la definición de potencial de membrana y la ecuación de Nernst tenemos que:

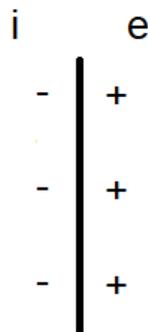
$$\frac{RT}{zF} \ln \left(\frac{[\text{catión}]_e}{[\text{catión}]_i} \right) > \Psi_i - \Psi_e \Rightarrow RT \ln([c]_e) - RT \ln([c]_i) > zF\Psi_i - zF\Psi_e \Rightarrow$$

$$\begin{aligned} RT \ln([c]_e) + zF\Psi_e &> zF\Psi_i + RT \ln([c]_i) \\ \tilde{\mu}_0 + RT \ln([c]_e) + zF\Psi_e &> \tilde{\mu}_0 + RT \ln([c]_i) + zF\Psi_i \\ \tilde{\mu}_e &> \tilde{\mu}_i \end{aligned}$$

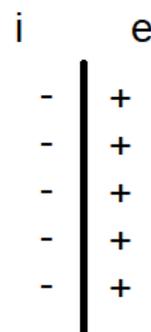
Por tanto, como el potencial electroquímico del catión será mayor en el exterior que en el interior, el flujo pasivo será un flujo desde el exterior hacia el interior, es decir, un flujo entrante.

Esta es un desarrollo aceptable para explicar hacia dónde es esperable el flujo pasivo del ion en cuestión. También es posible analizar esta situación a partir del estudio del signo del flujo pasivo del catión a partir de la ecuación de flujo de Goldman. Sin embargo, de una forma mucho menos formal, es posible generar una intuición al respecto. Dado que el potencial de membrana es más bajo que el potencial de equilibrio, podríamos representar ambas situaciones de la siguiente forma:

Situación de Equilibrio



Situación del Sistema



Podemos pensar que el catión se moverá de forma de cambiar la distribución de cargas, haciendo que el potencial de membrana se aproxime a su potencial de equilibrio. En este caso, eso ocurriría con un flujo entrante del catión, de forma que se reduce la carga positiva del exterior celular y se anula parcialmente la carga negativa en el interior.

Esta es una explicación extremadamente simplificada y frágil en muchos aspectos, pero permite pensar este tipo de situaciones y generar una intuición antes de abordar un ejercicio de este tipo. Abordajes de este tipo deben ser utilizados con cuidado según sea el caso.

4) Un catión monovalente se dispone en equilibrio a ambos lados de una membrana semipermeable. Si la diferencia de potencial entre los compartimientos es de -60mV, y la temperatura del sistema es de 20 °C, ¿cuál es la razón entre las concentraciones del catión en ambos comportamientos?

Resolución:

A partir de la ecuación de Nernst tenemos:

$$E = \frac{RT}{zF} \ln \left(\frac{[catión]_e}{[catión]_i} \right)$$

Aquí, ya aparece la razón entre las concentraciones, de forma que solamente resta despejarla. Esto es:

$$\frac{[catión]_e}{[catión]_i} = e^{(zFE/RT)} = e^{\left(\frac{1 \times 96500 C/mol \times (-90 \times 10^{-3} V)}{8.3145 J/mol-K \times (20 + 273) K} \right)} = 0.03$$

5) Supongamos que tenemos una célula que presenta una permeabilidad al potasio cien veces mayor que al sodio. A su vez, sabemos que las concentraciones de iones son las siguientes:

$$[Na^+]_e = 109 \text{ mM}; [Na^+]_i = 10.4 \text{ mM}$$

$$[K^+]_e = 2.25 \text{ mM}; [K^+]_i = 124 \text{ mM}$$

¿Cuál será su potencial de reposo?

Datos:

$$R = 8.314 \text{ J/mol.K}; F = 96500 \text{ C/mol}; T = 20^\circ\text{C}.$$

Resolución:

Si consideramos que los iones principales a la hora de definir el potencial de reposo son sodio y potasio, a la vez que el valor del potencial de reposo viene dado por la ecuación de Goldman, Hodgkin y Katz, tenemos que

$$\Delta V_{re} = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{P_{Na}[Na^+]_e + P_K[K^+]_e}{P_{Na}[Na^+]_i + P_K[K^+]_i} \right) \quad (1)$$

Además, se nos dice que la permeabilidad de potasio es cien veces mayor que la de sodio, es decir

$$P_K = 100P_{Na} \quad (2)$$

Combinando las ecuaciones 1 y 2, obtenemos

$$\Delta V_{re} = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{P_{Na}[Na^+]_e + 100 P_{Na}[K^+]_e}{P_{Na}[Na^+]_i + 100 P_{Na}[K^+]_i} \right) = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{[Na^+]_e + 100[K^+]_e}{[Na^+]_i + 100[K^+]_i} \right)$$

$$\Delta V_{re} = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{[Na^+]_e + 100[K^+]_e}{[Na^+]_i + 100[K^+]_i} \right) \quad (3)$$

De la expresión 3, solo resta sustituir los parámetros y concentraciones por sus correspondientes valores para obtener el potencial de reposo.

$$\Delta V_{re} = \frac{8.314 * 293}{96500} \ln \left(\frac{109 + 100 * 2.25}{10.4 + 100 * 125} \right) = -0.09146 \dots V \quad (3)$$

$$\Delta V_{re} = -92 \text{ mv}$$

6) Considere una célula animal no excitable en condiciones fisiológicas, cuya concentraciones interna y externa de sodio y potasio son las siguientes: $[Na^+]_i = 10 \text{ mM}$; $[Na^+]_e = 110 \text{ mM}$; $[K^+]_i = 124 \text{ mM}$; $[K^+]_e = 2 \text{ mM}$. Por su parte, la permeabilidad de la membrana a dichos iones es $P_{K^+} = 1.6 \times 10^{-6} \text{ cm/s}$ y $P_{Na^+} = 1.6 \times 10^{-8} \text{ cm/s}$.

Datos: $RT/F = 25.7 \text{ mV}$ (R : constante universal del los gases; T : temperatura en K ; F : constante de Faraday).

a) Calcule la diferencia de potencial transmembrana (V_m) de la célula bajo dichas condiciones.

b) Se somete a la célula a un determinado agente que aumenta la permeabilidad de la membrana al Na^+ , alcanzándose un nuevo estado estacionario donde $[\text{Na}^+]_i = 50 \text{ mM}$, $[\text{Na}^+]_e = 70 \text{ mM}$ y $V_m = -10 \text{ mV}$. ¿Por qué factor se ha incrementado la permeabilidad de la membrana al Na^+ en comparación con el valor exhibido en condiciones fisiológicas?

Resolución:

a) Para calcular el V_m podemos aplicar la ecuación de voltaje de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK):

$$V_m = \frac{RT}{F} \text{Ln} \left[\frac{P_K[K^+]_e + P_{Na}[Na^+]_e}{P_K[K^+]_i + P_{Na}[Na^+]_i} \right] = 25.7 \text{Ln} \left[\frac{1.6 \times 10^{-6}[2] + 1.6 \times 10^{-8}[110]}{1.6 \times 10^{-6}[124] + 1.6 \times 10^{-8}[10]} \right]$$

$$V_m = -94.8 \text{ mV}$$

b) Introduciendo los nuevos valores de $[\text{Na}^+]_i$, $[\text{Na}^+]_e$ y V_m en la ecuación de GHK tendremos que:

$$\begin{aligned} -10 &= 25.7 \text{Ln} \left[\frac{1.6 \times 10^{-6}[2] + P_{Na}[70]}{1.6 \times 10^{-6}[124] + P_{Na}[50]} \right] \\ \Rightarrow e^{-0.39} &= \frac{1.6 \times 10^{-6}[2] + P_{Na}[70]}{1.6 \times 10^{-6}[124] + P_{Na}[50]} \end{aligned}$$

Así, operando lograremos despejar el nuevo valor de la P_{Na} :

$$(1.6 \times 10^{-6}[124] + P_{Na}[50])e^{-0.39} = 1.6 \times 10^{-6}[2] + P_{Na}[70]$$

$$1.34 \times 10^{-4} - 3.2 \times 10^{-6} = 70P_{Na} - 33.85P_{Na}$$

$$1.3 \times 10^{-4} = 36.15P_{Na}$$

$$P_{Na} = 3.6 \times 10^{-6} \text{ cm/s.}$$

De esta forma, podremos calcular el valor por el cual se ha incrementado la P_{Na} después de la introducción del agente modificador del potencial de membrana:

$$\Rightarrow \frac{3.6 \times 10^{-6}}{1.6 \times 10^{-8}} = 225$$

7) Considere una célula animal no excitable en un medio de cultivo que posee concentraciones de Na^+ y K^+ similares a las fisiológicas. La concentración intracelular de Na^+ es 10.4 mM mientras que la de K^+ es 124 mM; la concentración extracelular de Na^+ es 109 mM y la de K^+ es 2.25 mM. La permeabilidad de la membrana al K^+ es 100 veces superior a la del Na^+ . Estos dos son los únicos iones transportados a través de la membrana.

Datos: $RT/F = 25.7 \text{ mV}$ (R : constante universal del los gases; T : temperatura en K ; F : constante de Faraday).

- Calcule el valor de la diferencia de potencial transmembrana.
- Describa un procedimiento experimental que permita igualar ambas permeabilidades iónicas. ¿Qué efecto tendría esto sobre las concentraciones iónicas en condiciones fisiológicas? Justifique su respuesta.

Resolución:

a) Para calcular el V_m podemos aplicar la ecuación de voltaje de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK):

$$V_m = \frac{RT}{F} \text{Ln} \left[\frac{P_K[K^+]_e + P_{Na}[Na^+]_e}{P_K[K^+]_i + P_{Na}[Na^+]_i} \right] = 25.7 \text{ Ln} \left[\frac{100[2.25] + 1[109]}{100[124] + 1[10.4]} \right]$$

$$V_m = -92.9 \text{ mV}$$

b) Para igualar la permeabilidad de la membrana a ambos iones, una posibilidad es añadir un ionóforo al medio de cultivo (ej. Gramicidina D). Las moléculas de ionóforo se insertan a través de la membrana, formando un poro que permite el libre pasaje de los iones a su través. De esta manera, la permeabilidad de la membrana a los iones Na^+ y K^+ será la misma. Como consecuencia, en función de los distintos gradientes electroquímicos que presentan ambos iones, éstos difundirán hacia uno u otro lado de la membrana plasmática a favor de su potencial de equilibrio electroquímico (ΔV). Así, el K^+ , que en condiciones fisiológicas se encuentra cercano a su ΔV ($\sim -110 \text{ mV}$), tenderá a salir un poco de la célula, disminuyendo levemente su concentración intracelular y aumentando en la misma proporción la extracelular. Por su parte, el Na^+ , que se fisiológicamente encuentra muy desplazado de su ΔV ($\sim +55 \text{ mV}$), tenderá a entrar en gran medida a la célula, aumentando mucho su concentración intracelular y disminuyendo la extracelular.

8) Supongamos que tenemos una membrana que separa dos compartimentos A y B. En ambos compartimentos hay concentraciones de iones Na^+ y K^+ , según la tabla adjunta. Si sabemos que la membrana es 10 veces más

permeable a Na⁺ que a K⁺, ¿Puede aplicarse un potencial transmembrana para que este sistema esté en equilibrio (sin que varíen el resto de los parámetros)?
 ¿Cuánto debería valer el mismo?

	Compartimento A	Compartimento B
[Na ⁺] (mM)	1	100
[K ⁺] (mM)	60	2

Resolución:

No hay ningún potencial para el cual se pueda alcanzar el equilibrio. Esto puede demostrarse fácilmente de la siguiente forma:

Supóngase que existe un potencial transmembrana V_m que efectivamente mantiene al sistema en equilibrio bajo estas condiciones. Si una especie iónica está en equilibrio, entonces V_m debe ser su potencial de equilibrio (si el sistema entero está en equilibrio, también lo deben estar sus distintas especies químicas, de lo contrario habría un flujo neto de algún tipo de ión en un sentido). Por la Ley de Nernst, el potencial de equilibrio de un ión X sería:

$$E_X = \frac{RT}{z_x F} \log \frac{[X_A]}{[X_B]}$$

donde E_X es la diferencia medida respecto a B (V_B - V_A). Ahora, si para un ión la concentración en A es mayor que en B, el logaritmo será positivo, y si para el otro ión la concentración en B es mayor que en A, el logaritmo será negativo. ¡Sin embargo estamos suponiendo que ambos están en equilibrio, con lo que E_{Na} = E_K! Esto sólo se podría compensar si tuviesen distintas valencias (en particular, deberían ser de distinto signo) o si fueran ambas 0. Es fácil ver que ninguna de estas dos se cumple, y por lo tanto concluimos que toda la situación es imposible.

9) A principios del siglo XX, una de las teorías más aceptadas sobre el potencial transmembrana y el potencial de acción fue la Teoría de Bernstein, basada en mediciones extracelulares (las disponibles en aquella época), que proponía lo siguiente:

1. En reposo, la membrana es selectivamente permeable al ión potasio (es decir, que la permeabilidad del potasio es mucho mayor que la permeabilidad del resto de los iones).

2. Durante un potencial de acción, la membrana deja de ser selectivamente permeable al ión potasio (es decir, todos los iones pasan a tener la misma permeabilidad). Luego de un cierto tiempo, se vuelve a la condición normal.

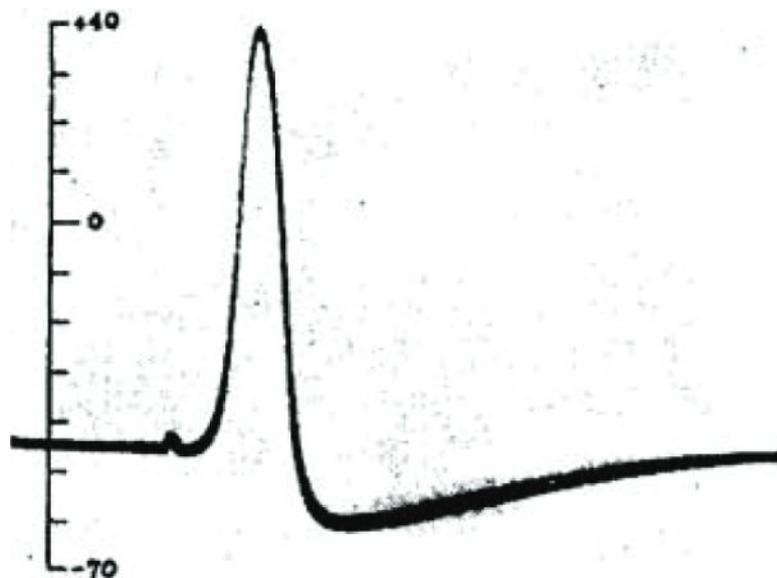
Responda lo siguiente, usando las hipótesis de esta teoría y la ecuación GHK para el potencial de reposo (descubierta, por cierto, bastante después que todo esto, pero nos permitimos el anacronismo), asumiendo que sólo importan los iones monovalentes (es decir, cuya valencia es ± 1) y que se cumple la electroneutralidad:

- a) ¿Cuánto vale el potencial de reposo de la célula?
 b) ¿Qué ocurre con el potencial transmembrana durante un potencial de acción? En particular ¿Aumenta, disminuye o no hay ningún cambio? Si lo hace ¿cuál es el valor máximo/mínimo que alcanza?

Para esto suponga que luego del cambio en permeabilidad se alcanza un nuevo reposo.

- c) En esta figura se muestra mediciones intracelulares del potencial de acción realizadas por Hodgkin y Huxley (1939). (El eje horizontal se corresponde al tiempo, mientras que el vertical se corresponde al potencial de membrana V_m en mV),

¿Son compatibles con el modelo de Bernstein? ¿Por qué?



Resolución:

Usaremos la fórmula de GHK para el potencial de reposo, asumiendo que solo importan los iones monovalentes, es decir:

$$V_{rest} = \frac{RT}{F} \log \frac{\sum_i P_{i^+} [i^+]_{ext} + \sum_j P_{j^-} [j^-]_{int}}{\sum_i P_{i^+} [i^+]_{int} + \sum_j P_{j^-} [j^-]_{ext}}$$

dónde las sumas de la derecha son sobre todos los cationes y los de la izquierda sobre todos los aniones. En general se asume que solo importan los términos de Na^+ y K^+ , pero en la teoría de Bernstein no hay ningún rol especial para el Na^+ , así que no hay ningún motivo para separarlo.

a) Si $P_K \gg P_X$ para cualquier otro ion X, podemos despreciar todos los términos que no se correspondan al potasio (por estar multiplicados por números muy pequeños), con lo que la ecuación se simplifica a

$$V_{rest} = \frac{RT}{F} \log \frac{P_{K^+} [K^+]_{ext}}{P_{K^+} [K^+]_{int}} = \frac{RT}{F} \log \frac{[K^+]_{ext}}{[K^+]_{int}} = E_{K^+}$$

dónde es el potencial de reposo del potasio según las concentraciones usuales.

b) Si se pierde la permeabilidad selectiva, todas las permeabilidades se vuelven iguales (llamémosle P). Si esperamos a que se vuelva al reposo, la ecuación de GHK para el (nuevo) potencial de reposo ahora tiene la forma

$$V_{rest}^* = \frac{RT}{F} \log \frac{P(\sum_i [i^+]_{ext} + \sum_j [j^-]_{int})}{P(\sum_i [i^+]_{int} + \sum_j [j^-]_{ext})} = \frac{RT}{F} \log \frac{\sum_i [i^+]_{ext} + \sum_j [j^-]_{int}}{\sum_i [i^+]_{int} + \sum_j [j^-]_{ext}}$$

ahora, debido a la electroneutralidad, la suma de las cargas en cada uno de los compartimentos (exterior e interior) debe ser 0. Como solo estamos considerando que importan los iones monovalentes, esto equivale a decir que tanto en el interior como en el exterior, debe haber igual concentración de cationes que de aniones, es decir:

$$\sum_i [i^+]_{int} = \sum_j [j^-]_{int}$$

si sustituimos esto en nuestra ecuación para el (nuevo) potencial de reposo, tenemos que:

$$V_{rest}^* = \frac{RT}{F} \log \frac{\sum_i [i^+]_{ext} + \sum_i [i^+]_{int}}{\sum_i [i^+]_{int} + \sum_i [i^+]_{ext}} = \frac{RT}{F} \log(1) = 0 \text{ mV}$$

es decir que según la teoría de Bernstein, **esperaríamos que el potencial de membrana aumentase desde E_K (aproximadamente -100 mV) a 0 mV durante el potencial de acción.** Evtualmente, con la vuelta a la permeabilidad selectiva, sería esperable que V_m volviese a valer E_K .

c) Como se ve en la figura, durante un potencial de acción efectivamente aumenta V_m (hecho que se conocía), pero se alcanzan valores mayores que 0

mV. Este hecho, que fue posible gracias al desarrollo de las mediciones intracelulares, **no es compatible con la teoría de Bernstein**, y fue el principal motivo por el cuál se desechó, prefiriéndose modelos posteriores como el de Hodgkin y Huxley (que estudiamos en el curso durante el módulo de membranas excitables).

Una sutileza extra es que luego de el pico dónde V_m es máximo, existe un mínimo en que V_m es menor al potencial de reposo usual. Esto tampoco está permitido por el modelo de Bernstein, pues se debería volver al potencial de equilibrio del potasio. Que este fuera menor al original implicaría que **el gradiente de potasio se hizo mayor espontáneamente**, lo cual es imposible porque, sin gasto de energía externa, los gradientes tienden a disiparse. A diferencia del anterior punto, sin embargo, esto quizás podría solucionarse (dentro de la teoría de Bernstein) proponiendo la existencia de alguna bomba especial que aumentara el gradiente durante el potencial de acción.

10) Se tiene un contenedor de 2 litros lleno de agua, dividido por una membrana permeable a iones que separa el volumen en partes iguales (llamémosle A y B). En el compartimento A se colocan 5g de NaCl mientras que en el B se colocan 5g de KCl. Suponga que puede aplicar una diferencia de potencial eléctrico cualquiera entre los compartimentos.

- ¿Cuánto es la máxima concentración de ion sodio que podría llegar a tener en el compartimento A en equilibrio? ¿A qué diferencia de potencial se correspondería?
- ¿Qué diferencia de potencial debería aplicar para que la concentración de ion sodio en el compartimento B sea igual a 2mM?
- Bajo las condiciones de la parte (b) ¿Cuáles serían las concentraciones de iones cloruro y potasio en el compartimento B en equilibrio?

Datos:

$R = 8.31 \text{ Jmol}^{-1}\text{K}^{-1}$; $T = 25^\circ\text{C}$; $F = 96500 \text{ C/mol}$

Peso molecular del cloruro de sodio: 58.44 g/mol

Peso molecular del cloruro de potasio: 74.55 g/mol

Resolución:

Por regla de tres: 5g de NaCl son $5/58.44 = 86 \times 10^{-3}$ moles ; 5g de KCl son $5/74.55 = 67 \times 10^{-3}$ moles.

Como ambos compartimentos tienen un volumen de 1L (porque el contenedor de 2L está dividido a la mitad por la membrana), y sabiendo que cada ión aparece una vez por molécula de sal en ambos casos, esto quiere decir que inicialmente

	Compartimento A	Compartimento B
[Na ⁺]	86 mM	0 mM
[K ⁺]	0	67 mM
[Cl ⁻]	86 mM	67 mM

a) En equilibrio, la diferencia de potencial eléctrico está dada por la ecuación de Nernst:

$$E_X = V_B - V_A = \frac{RT}{z_X F} \log \frac{[X]_A}{[X]_B}$$

dónde log es el logaritmo neperiano (base e), R la cte. universal de los gases, T la temperatura absoluta (en Kelvin, en este caso 298K), F la constante de Faraday y z_X la valencia del ion. Por supuesto, se puede definir la diferencia de potencial como $V_A - V_B$, pero en ese caso debe invertirse el término que está adentro del logaritmo. Si se define al revés la diferencia de potencial, los resultados serán opuestos.

Hay varias formas de resolver esta parte:

Una forma larga es despejando $[Na^+]_A$ a partir de la ecuación de Nernst y del hecho que:

$$\begin{aligned} [Na^+]_A + [Na^+]_B &= \frac{(\text{moles de } Na^+ \text{ en A})}{\text{Volumen de A}} + \frac{(\text{moles de } Na^+ \text{ en B})}{\text{Volumen de B}} \\ &= \frac{(\text{moles de } Na^+ \text{ en A}) + (\text{moles de } Na^+ \text{ en B})}{1 \text{ L}} \\ &= 86 \text{ mM} \end{aligned}$$

con lo que se obtiene la expresión

$$[Na^+]_A = 86 \text{ mM} \frac{e^{\frac{F E_{Na^+}}{RT}}}{1 + e^{\frac{F E_{Na^+}}{RT}}}$$

de dónde se ve que máximo ocurre cuando $E_{Na^+} \rightarrow +\infty$, y $[Na^+]_A = 86\text{mM}$ (la fórmula es básicamente una hipérbola rectangular como las que ya vimos, solo que la variable es $e^{\frac{F E_{Na^+}}{RT}}$, pero es claro que la misma tiende a infinito cuando E_{Na} hace lo mismo).

Una forma más fácil es observar que, como no puede aparecer materia, la máxima concentración podría llegar a ser $[Na^+]_A = 86\text{mM}$ (y $[Na^+]_B = 0\text{mM}$) como en las condiciones iniciales. Si se ponen estos datos en la ecuación de Nernst se ve que esto requeriría $E_{Na^+} \rightarrow +\infty$, por lo que es "posible" (en el

sentido que puedo acercarme tanto como quiera). O más fácil aún, se puede pensar que el campo eléctrico debería ser tan fuerte que anule totalmente el flujo pasivo debido al movimiento browniano de A hacia B. Entonces la diferencia de potencial eléctrico debería ser infinita, y como los iones tienden a moverse hacia donde el potencial es mínimo, la diferencia $V_B - V_A$ debería ser positiva.

b) Para esta parte se pueden usar las dos ecuaciones antes mencionadas, la ecuación de Nernst y la de la suma de las concentraciones. De ahí se obtiene:

$$E_{Na^+} = \frac{RT}{F} \log \frac{86 \text{ mM} - [Na^+]_B}{[Na^+]_B}$$

poniendo el valor que queremos para $[Na^+]_B = 2 \text{ mM}$ tenemos que $E_{Na} \sim 100 \text{ mV}$.

c) La ecuación de Nernst sirve para todas las especies iónicas, y como están todas en equilibrio **al mismo tiempo**, todos deben tener el mismo potencial de equilibrio. Hay que tener cuidado, sin embargo, con las leyes de conservación de los distintos iones. En este caso como los dos compartimentos tienen el mismo volumen, la suma de las concentraciones en todo momento es igual al número total de moles de ese ion por litro, que es la suma de las concentraciones iniciales (Si tuviesen distinto volumen no sería tan así, puede verse en la deducción de la fórmula para Na^+). Por lo tanto tenemos que:

$$[K^+]_A + [K^+]_B = 67 \text{ mM}$$

$$[Cl^-]_A + [Cl^-]_B = 86 \text{ mM} + 67 \text{ mM} = 153 \text{ mM}$$

con lo que (tomando en cuenta también la valencia de los iones)

$$100 \text{ mV} = \frac{RT}{F} \log \frac{67 \text{ mM} - [K^+]_B}{[K^+]_B}$$

$$100 \text{ mV} = -\frac{RT}{F} \log \frac{153 \text{ mM} - [Cl^-]_B}{[Cl^-]_B}$$

con lo que **$[K^+]_B = 1.61 \text{ mM}$ y $[Cl^-]_B = 149.3 \text{ mM}$** .

Otra forma es viendo que como

$$\frac{RT}{F} \log \frac{86 \text{ mM} - [Na^+]_B}{[Na^+]_B} = \frac{RT}{F} \log \frac{67 \text{ mM} - [K^+]_B}{[K^+]_B}$$

entonces

$$\frac{86 \text{ mM} - [Na^+]_B}{[Na^+]_B} = \frac{67 \text{ mM} - [K^+]_B}{[K^+]_B} \quad \text{y} \quad \frac{[K^+]_B}{[Na^+]_B} = \frac{67 \text{ mM}}{86 \text{ mM}},$$

con lo que $[K^+]_B$ sería **1.56 mM** (la diferencia está en las aproximaciones hechas durante los cálculos, esta sería la más correcta, porque no involucra aproximaciones intermedias).

Similarmente, y tomando en cuenta el signo negativo, tenemos

$$\frac{86 \text{ mM} - [Na^+]_B}{[Na^+]_B} = \frac{[Cl^-]_B}{153 \text{ mM} - [Cl^-]_B}$$

y de ahí

$$[Cl^-]_B = \frac{(86 \text{ mM})(153 \text{ mM}) - (153 \text{ mM})[Na^+]_B}{(86 \text{ mM})} = 153 \text{ mM} - \frac{153 \text{ mM}}{86 \text{ mM}}[Na^+]_B$$

de donde $[Cl^-]_B = \mathbf{149.4 \text{ mM}}$.