

En el caso que consideramos, la fuerza depende del gradiente del potencial electroquímico $f_i = -\frac{d\tilde{\mu}_i}{dx}$, de donde obtenemos:

$$J_i = -u_i c_i \frac{d\tilde{\mu}_i}{dx}. \quad (4.8)$$

Por otro lado, el potencial electroquímico de la especie i a temperatura y presión constantes, se expresa mediante la ecuación (4.5):

$$\tilde{\mu}_i = \mu^0 + z_i F \psi + RT \ln c_i. \quad (4.9)$$

Sustituyendo esta última relación en la expresión del flujo, ec.(4.8), obtenemos la siguiente ecuación:

$$J_i = -u_i c_i z_i F \frac{d\psi}{dx} - u_i RT \frac{dc_i}{dx}, \quad (4.10)$$

que se denomina *ecuación de Nernst-Planck*. Esta ecuación describe cómo el flujo de una especie iónica a través de una membrana depende del gradiente del potencial y del gradiente de la concentración. Es una ecuación básica para la descripción de los procesos de difusión pura a través de membranas.

En el caso de que en el sistema existan flujos de varias especies distintas, como primera aproximación, despreciando los flujos acoplados, el flujo resultante viene dado por la suma de cada especie por separado, lo que constituye el *principio de independencia*.

4.1.3. Teoría de Campo Constante

El modelo de campo constante fue propuesto originalmente por Goldman (1943) y más tarde desarrollado por Hodgkin y Katz (1949). Es el modelo más sencillo para la integración y el estudio posterior de la ecuación de Nernst-Planck.

Supongamos un sistema constituido por una membrana de espesor Δx que separa los compartimientos *int* (interior) y *ext* (exterior), presentados en la figura 4.3.

Fijamos el origen $x = 0$ en la interfase entre la membrana y el compartimiento *ext*. Según la ecuación de Nernst-Planck, el flujo total del componente i , $J_i(x)$, a través de la membrana en el punto x en su interior, se da mediante la siguiente expresión:

$$J_i(x) = -u_i \bar{c}_i(x) z_i F \frac{d\bar{\psi}(x)}{dx} - u_i RT \frac{d\bar{c}_i(x)}{dx}. \quad (4.11)$$

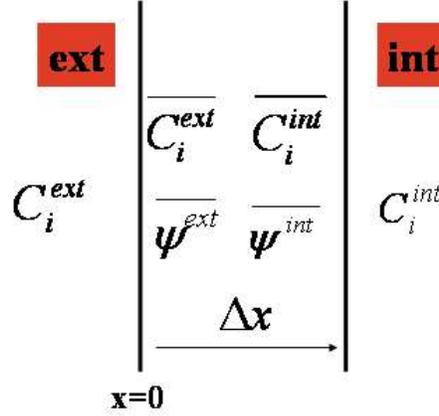


Figura 4.3: Representación de una membrana de espesor Δx que separa dos compartimentos.

Las variables $(\bar{c}_i \equiv \bar{c}_i^{int}, \bar{c}_i^{ext})$, $(\bar{\psi} \equiv \bar{\psi}^{int}, \bar{\psi}^{ext})$ son las concentraciones y los potenciales electrostáticos en el *interior* de la membrana, en las interfases con los compartimentos *int* y *ext* respectivamente, (Fig.4.3).

Para obtener la expresión del flujo en función de las concentraciones en los compartimentos que separa la membrana, o la diferencia del potencial a través de la membrana, hay que hacer varias suposiciones:

1) El sistema está en estado estacionario y el flujo J_i es constante para todo componente i .

2) La movilidad es constante en el interior de la membrana.

3) El campo eléctrico a través de la membrana es constante. Esto significa que la derivada del potencial se puede expresar como la variación del potencial en un intervalo Δx : $\frac{d\bar{\psi}}{dx} = \frac{\Delta\bar{\psi}}{\Delta x}$ con $\Delta\bar{\psi} = \bar{\psi}^{int} - \bar{\psi}^{ext}$.

Integrando la ecuación (4.11) entre los límites $x = 0$ y $x = \Delta x$, con la suposición anterior de que $\bar{\psi}(x)$ es una función lineal de x ($\frac{d\bar{\psi}}{dx} = const.$), obtenemos:

$$-\frac{1}{u_i RT} \int_0^{\Delta x} dx = \int_{\bar{c}_i^{ext}}^{\bar{c}_i^{int}} \frac{d\bar{c}_i}{J_i + u_i z_i F \frac{\Delta\bar{\psi}}{\Delta x} \bar{c}_i}.$$

De aquí,

$$\frac{\Delta x}{u_i RT} = \frac{1}{u_i z_i F \frac{\Delta \bar{\psi}}{\Delta x}} \ln \frac{J_i + u_i z_i F \frac{\Delta \bar{\psi}}{\Delta x} \bar{c}_i^{ext}}{J_i + u_i z_i F \frac{\Delta \bar{\psi}}{\Delta x} \bar{c}_i^{int}}.$$

Despejando J_i , finalmente tenemos:

$$J_i = -\frac{u_i z_i F \Delta \bar{\psi}}{\Delta x} \left(\frac{\bar{c}_i^{ext} - \bar{c}_i^{int} e^{z_i F \Delta \bar{\psi} / RT}}{1 - e^{z_i F \Delta \bar{\psi} / RT}} \right). \quad (4.12)$$

Esta ecuación da la forma explícita del flujo de la especie i a través de la membrana en función de las concentraciones y los potenciales electrostáticos en el interior de la membrana en la interfase con el exterior.

Vamos ahora a relacionar las concentraciones y los potenciales en el interior de la membrana con las mismas cantidades en el exterior. Podemos considerar que la interfase entre la membrana y el medio exterior es tal que cualquier especie disuelta en uno de los medios, se disuelve en la fase contigua. En equilibrio, la relación entre las concentraciones de la especie i en las dos fases viene dada por el coeficiente de reparto β_i , definido a continuación.

Si además suponemos que:

1) El intercambio de iones entre la membrana y el exterior es mucho más rápido que el proceso de difusión a través de la membrana, esto permitirá trabajar en condiciones de equilibrio en las fases *int* y *ext* en todo instante y relacionar las concentraciones en el interior y en el exterior de la membrana a través del coeficiente de reparto.

2) El coeficiente de reparto β_i de la componente i es constante e idéntico en las interfases con el interior y el exterior. Entonces:

$$\frac{\bar{c}_i^{ext}}{c_i^{ext}} = \frac{\bar{c}_i^{int}}{c_i^{int}} = \beta_i. \quad (4.13)$$

Usando la condición de equilibrio en cada una de las interfases, podemos aplicar la ecuación de Nernst (4.7) para cada interfase, con lo que se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} \bar{\psi}^{ext} - \psi^{ext} &= -\frac{RT}{z_i F} \ln \frac{\bar{c}_i^{ext}}{c_i^{ext}}, \\ \bar{\psi}^{int} - \psi^{int} &= -\frac{RT}{z_i F} \ln \frac{\bar{c}_i^{int}}{c_i^{int}}. \end{aligned} \quad (4.14)$$

En consecuencia, tenemos:

$$\Delta \bar{\psi} \equiv \bar{\psi}^{int} - \bar{\psi}^{ext} = \psi^{int} - \psi^{ext} \equiv \Delta \psi. \quad (4.15)$$

Ahora, introduciendo el parametro $p_i = \frac{u_i RT}{\Delta x} \beta_i$, que tiene el sentido de permeabilidad de la membrana a la especie i , y usando las ecuaciones (4.13-4.15), la ecuación (4.12) se transforma en:

$$J_i = -\frac{p_i z_i F \Delta \bar{\psi}}{RT} \left(\frac{c_i^{ext} - c_i^{int} \exp^{z_i F \Delta \psi / RT}}{1 - \exp^{z_i F \Delta \psi / RT}} \right). \quad (4.16)$$

Esta ecuación de campo constante se denomina también *ecuación de flujo de Goldman-Hodgkin-Katz*. A partir de ella se puede estudiar la dependencia del flujo de una componente a través de la membrana, de las concentraciones en cada uno de los compartimentos y de la diferencia de potencial existente entre ellos, cuando el sistema está en un estado estacionario.

En el caso en el que las concentraciones en el interior y en el exterior de la membrana sean iguales, sustituyendo $c_i^{int} = c_i^{ext} = c_i$ en la ecuación (4.16), obtenemos la siguiente expresión para los flujos:

$$J_i = -\frac{p_i c_i z_i F}{RT} \Delta \psi.$$

Esta forma del flujo se puede interpretar, según la ley de Ohm, como una corriente que atraviesa un conductor eléctrico.

En el caso de ausencia de corriente de la componente i , $J_i = 0$, de la ecuación (4.16), obtenemos la ecuación de Nernst:

$$c_i^{ext} = c_i^{int} e^{z_i F \Delta \psi / RT}.$$

Finalmente, cuando las dos concentraciones c_i^{ext} , c_i^{int} son distintas, $c_i^{ext} \neq c_i^{int}$, la relación entre el potencial y el flujo no es una recta, sino una curva con mayor pendiente cuando el flujo va desde el compartimento externo al compartimento interno que en el caso contrario. Por consiguiente, la resistencia de la membrana al flujo del interior es menor en el caso en el que hay intercambio de materia $ext \rightarrow int$ que en el que hay intercambio de materia $int \rightarrow ext$.

Problema.

A partir de la ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz, (4.16), sabiendo el valor del flujo de la especie, expresar la concentración de la especie en el compartimento *int* en el exterior de la membrana en función de las demás variables en el caso de valor pequeño de la diferencia del potencial.

Solución.

De la ecuación (4.16), cuando $\Delta\psi \ll 1$, desarrollando la exponencial hasta el primer orden en $\Delta\psi$, es decir, $e^x \simeq 1 + x$, obtenemos

$$J_i RT(-z_i F \Delta\psi / RT) = -p_i z_i F \Delta\psi (c_i^{ext} - c_i^{int} - c_i^{int} z_i F \Delta\psi / RT),$$

de donde

$$c_i^{int} = \frac{p_i c_i^{ext} - J_i}{p_i (1 + \frac{z_i F \Delta\psi}{RT})}.$$

4.2. Difusión Iónica a Través de la Membrana

En esta sección vamos a estudiar los fenómenos de difusión iónica. Estos procesos son fundamentales para explicar las diferencias de potencial de membrana que aparecen en las células. El objetivo será presentar las distintas distribuciones iónicas que contribuirán a la generación de potenciales de membrana. Esto se aplicará a lo largo del capítulo al estudio de modelos de generación del potencial de membranas en los sistemas biofísicos.

Como punto de partida vamos a introducir el *principio de electroneutralidad*. Este principio establece que la suma de las cargas positivas es igual a la suma de las cargas negativas en cualquiera de los compartimentos separados por una membrana. Es un principio fundamental y se establece a nivel macroscópico. Sin embargo, las membranas biológicas son capaces de almacenar cargas en las superficies de contacto con algunos medios, actuando como condensadores. No obstante, la magnitud de la carga es despreciable y el principio de la electroneutralidad es exacto en el límite termodinámico.

4.2.1. Potenciales de Gibbs-Donnan

Consideramos el sistema de la figura 4.4, donde una membrana separa dos compartimentos en los cuales se introducen sales monovalentes A^+X^- y A^+B^- de la misma concentración. Supongamos que los iones A^+ y B^- pueden

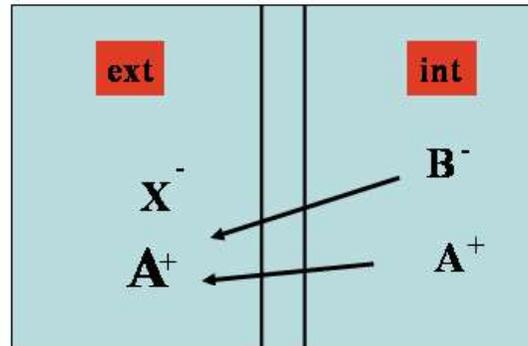


Figura 4.4: Esquema del sistema compuesto por las dos fases.

difundir a través de la membrana, mientras que los iones X^- se quedan confinados en el compartimento *ext*. Supongamos también que no existe potencial eléctrico externo aplicado sobre el sistema.

En el caso de la figura 4.4, el anión B^- se dirige hacia la parte exterior de la membrana (parte *ext*) arrastrando al anión A^+ para satisfacer el principio de electroneutralidad. Esto conlleva un aumento de la concentración de A^+ en la parte *ext* y una disminución en la parte *int*. Como consecuencia se genera un gradiente de concentraciones de iones A^+ , que se opone al flujo del mismo anión. En el equilibrio se alcanza una distribución asimétrica de los dos iones A^+ y B^- en ambos lados de la membrana. Esta distribución asimétrica genera una diferencia de potencial electrostático entre las dos partes, que se denomina *potencial de Gibbs-Donnan*.

En la parte exterior de la membrana la concentración de A^+ es mayor que en la parte interior y se compensa con el potencial electrostático. Lo mismo ocurre con el anión B^- , pero de manera opuesta, debido a que su carga es negativa.

Aplicando la condición del equilibrio de Nernst, para la variable $\Delta\psi = \psi^{int} - \psi^{ext}$ tenemos:

$$\Delta\psi = -\frac{RT}{F} \ln \frac{c_A^{int}}{c_A^{ext}}$$

y

$$\Delta\psi = \frac{RT}{F} \ln \frac{c_B^{int}}{c_B^{ext}}.$$

Estas dos expresiones se cumplen si las respectivas razones entre las concentraciones en el interior y en el exterior son iguales, lo que introduce la *razón*(o

tasa) de Donnan r :

$$\frac{c_A^{int}}{c_A^{ext}} = \frac{c_B^{ext}}{c_B^{int}} = r.$$

En términos de este parámetro, el potencial de Gibbs-Donnan tiene la siguiente forma:

$$\Delta\psi = -\frac{RT}{F} \ln r. \quad (4.17)$$

Si el ión indifundible X tiene su propia carga z_X y su concentración es c_X , se puede demostrar, que la razón de Donnan correspondiente es:

$$r = -R + \sqrt{R^2 + 1}, \quad (4.18)$$

donde $R = \frac{|z_X|c_X}{2c_{eq}}$ y c_{eq} es la concentración de sal en equilibrio en el compartimento opuesto al compartimento donde se encuentra el ión X.

Como se observa, la razón de Donnan es una función no lineal del parámetro R , aumentando con la concentración de los iones X positivos y disminuyendo con la misma para iones negativos.

El potencial de Gibbs-Donnan está determinando básicamente por la cantidad de componentes cargados de la célula no intercambiables, que provocan la distribución asimétrica de los demás iones. Si el sistema está compuesto por iones X débilmente difundibles, entonces aparecerá un flujo lento que tenderá a igualar las concentraciones de estos iones en los dos lados de la membrana. El tiempo característico de este proceso es mucho más grande que el tiempo característico de difusión de los demás iones.

Resumiendo, los potenciales de Gibbs-Donnan (4.17) son potenciales de equilibrio y aparecen cuando la presencia de un ión indifundible provoca la distribución asimétrica de los demás iones. Estos potenciales son una aproximación muy buena para el estudio del potencial de membrana en sistemas biológicos, aunque presentan una simplificación por no tener en cuenta los cambios en el volumen celular, lo que conllevaría alteraciones de todas las concentraciones intracelulares.

4.2.2. Creación de Potenciales de Difusión

Consideramos el siguiente sistema, presentado en la figura 4.5. Supongamos que no existe potencial eléctrico externo aplicado sobre el sistema y que se ha introducido una sal en el compartimento izquierdo siendo la movilidad del catión A^+ menor que la del anión B^- . Esto conlleva que haya una difusión más rápida del ión con mayor movilidad hacia el otro compartimento. Por otro lado, los dos iones difunden con la misma velocidad para no violar el principio de

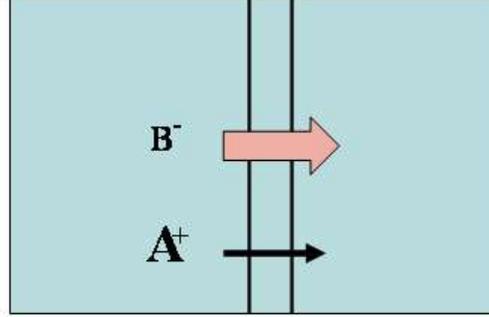


Figura 4.5: Representación esquemática para la obtención de los potenciales de difusión.

electroneutralidad. Esto significa que el ión más rapido difunde más despacio, frenado por el más lento. En el mismo tiempo, el ión más lento está acelerado por su ión opuesto. Como resultado, la difusión se realiza mediante una velocidad intermedia a la de los dos iones. Esta difusión crea una diferencia de potencial, que lleva el nombre de *potencial de difusión*.

Usando la ecuación de Nernst-Planck (4.10) para los flujos de los cationes (+) y los aniones (-), podemos obtener la expresión del potencial de difusión:

$$J_+ = -u_+ RT \frac{d\bar{c}_+}{dx} - u_+ z_+ \bar{c}_+ F \frac{d\bar{\psi}}{dx}, \quad (4.19)$$

y

$$J_- = -u_- RT \frac{d\bar{c}_-}{dx} - u_- z_- \bar{c}_- F \frac{d\bar{\psi}}{dx}. \quad (4.20)$$

Para simplificar el análisis, vamos a considerar el caso de iones monovalentes, $z_+ = -z_- = 1$, $c_+ = c_- = c$ en el exterior de la membrana y $\bar{c}_+ = \bar{c}_- = \bar{c}$ en su interior.

Según la condición de electroneutralidad, tenemos:

$$J_+ = J_-.$$

De aquí, igualando la parte derecha de las ecuaciones (4.19,4.20) para los flujos de ambos iones, tenemos:

$$u_+ RT \frac{d\bar{c}}{dx} + u_+ \bar{c} F \frac{d\bar{\psi}}{dx} = u_- RT \frac{d\bar{c}}{dx} - u_- \bar{c} F \frac{d\bar{\psi}}{dx}.$$

Ahora, reorganizando e integrando entre los dos extremos de la membrana, tenemos:

$$(u_+ + u_-)F \int_{\bar{\psi}^{ext}}^{\bar{\psi}^{int}} d\bar{\psi} = (u_- - u_+)RT \int_{\bar{c}^{ext}}^{\bar{c}^{int}} \frac{d\bar{c}}{\bar{c}},$$

lo que nos permite obtener la expresión final para la variación del potencial:

$$\Delta\bar{\psi} = -\frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \frac{RT}{F} \ln \frac{\bar{c}^{int}}{\bar{c}^{ext}}. \quad (4.21)$$

Suponiendo ahora que existe un equilibrio en las interfaces y que la membrana es simétrica obtenemos, según hemos visto en la sección anterior, la ecuación final para el potencial de difusión de una sal formada por iones monovalentes:

$$\Delta\psi = -\frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \frac{RT}{F} \ln \frac{c^{int}}{c^{ext}}. \quad (4.22)$$

Para iones de la misma movilidad, $u_+ = u_-$, $\Delta\psi = 0$ y el potencial de difusión es cero. Esto significa que para tener un potencial de difusión es necesario que uno de los iones tenga una movilidad distinta que el otro.

Problema.

Comparar el potencial de difusión antes y después de aumentar la concentración en el compartimento interior 2 veces.

Solución.

Según la ecuación (4.22), antes de variar los parámetros, tenemos:

$$\Delta\psi_{antes} = \frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \frac{RT}{F} \ln \frac{c^{int}}{c^{ext}}$$

Después de variar la la concentración tenemos:

$$\Delta\psi_{despues} = \frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \frac{RT}{F} \ln \frac{2c^{int}}{c^{ext}},$$

de donde:

$$\frac{\Delta\psi_{despues}}{\Delta\psi_{antes}} = 1 + \frac{\ln 2}{\ln c^{int}/c^{ext}}.$$

4.2.3. Ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz

En una distribución iónica que existe alrededor de la membrana de un axón, hay que superar las aproximaciones triviales. Una forma de hacer esto es aplicar la teoría del campo constante, (4.16). La aplicación de esta teoría a una distribución de varios aniones y cationes monovalentes, da las siguientes ecuaciones para los flujos:

$$J_+ = -\frac{p_+ F \Delta\psi}{RT} \left[\frac{c_+^{ext} - c_+^{int} e^{F\Delta\psi/RT}}{1 - e^{F\Delta\psi/RT}} \right]$$

y

$$J_- = \frac{p_- F \Delta\psi}{RT} \left[\frac{c_-^{ext} - c_-^{int} e^{-F\Delta\psi/RT}}{1 - e^{-F\Delta\psi/RT}} \right],$$

donde de nuevo los subíndices $+$ y $-$ se refieren a los cationes y a los aniones respectivamente y los parámetros p_{\pm} son sus permeabilidades.

De la condición de electroneutralidad, sumando por separado sobre todos los iones positivos y negativos:

$$\sum_+ J_+ = \sum_- J_-, \quad (4.23)$$

se obtiene:

$$\sum_+ (-p_+) \left[\frac{c_+^{ext} - c_+^{int} b}{1 - b} \right] = \sum_- (p_-) \left[\frac{c_-^{ext} - c_-^{int}/b}{1 - 1/b} \right], \quad (4.24)$$

donde el factor $b = e^{F\Delta\psi/RT}$.

Por otro lado, despejando b , tenemos:

$$b = \frac{\sum_+ p_+ c_+^{ext} + \sum_- p_- c_-^{int}}{\sum_+ p_+ c_+^{int} + \sum_- p_- c_-^{ext}}. \quad (4.25)$$

Comparando las dos expresiones para el factor b , obtenemos finalmente la expresión del potencial de la membrana:

$$\Delta\psi = -\frac{RT}{F} \ln \frac{\sum_+ p_+ c_+^{int} + \sum_- p_- c_-^{ext}}{\sum_+ p_+ c_+^{ext} + \sum_- p_- c_-^{int}}. \quad (4.26)$$

La ecuación (4.26) es la famosa *ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz* (GHK) que expresa el potencial de la membrana en función de las concentraciones y

las permeabilidades de los distintos aniones y cationes monovalentes, que la atraviesan.

En un caso concreto de estudio, que es el caso del axón de una neurona, el potencial de membrana se debe principalmente a los iones de Na^+ , K^+ y Cl^- . La ecuación de GHK entonces se transforma en:

$$\Delta\psi = -\frac{RT}{F} \ln \frac{p_{Na}c_{Na}^{int} + p_Kc_K^{int} + p_{Cl}c_{Cl}^{ext}}{p_{Na}c_{Na}^{ext} + p_Kc_K^{ext} + p_{Cl}c_{Cl}^{int}}. \quad (4.27)$$

A partir de la ecuación (4.27) se ve que si la permeabilidad de uno de los iones es mucho mayor que la de los demás, los términos correspondientes a los demás iones se pueden despreciar y el potencial determinado por la ecuación de GHK se aproxima al potencial de Nernst del ión con la mayor permeabilidad.

La expresión (4.27) es aplicable a la descripción del potencial generado por la distribución de iones de Na^+ , K^+ y Cl^- en membranas excitables en estado de reposo. En sistemas biológicos reales, la concentración de estos iones se mantiene constante gracias a la bomba Na^+ , K^+ -ATPasa y es interesante ver cómo esta bomba de iones afecta al potencial de la membrana en medios excitables.

Se sabe que la bomba Na^+ , K^+ -ATPasa intercambia 3 iones de Na^+ por 2 iones de K^+ y que el transporte debido al efecto de la bomba compensa la difusión de los iones por el gradiente de concentración.

Vamos a ver cómo se modifica la ecuación de GHK en presencia de la Na^+ , K^+ -ATPasa. Sean \tilde{J}_{Na} y \tilde{J}_K los flujos de los iones de Na^+ y K^+ debidos a la Na^+ , K^+ -ATPasa y sea $d = -\frac{\tilde{J}_{Na}}{\tilde{J}_K}$. En nuestro caso, la razón es $d = 3/2$. En el estado de reposo, la concentración de Na^+ en ambos lados de la membrana es constante y por consiguiente $J_{Na} = -\tilde{J}_{Na}$.

Usando la condición de la electroneutralidad (4.23),

$$J_{Na} + \tilde{J}_{Na} + J_K + \tilde{J}_K = J_{Cl}$$

e introduciendo la razón d , teniendo en cuenta que los dos primeros términos se cancelan debido a la concentración constante de Na^+ en ambos lados de la membrana, obtenemos la siguiente relación entre los flujos de los distintos iones:

$$\frac{1}{d}J_{Na} + J_K = J_{Cl}.$$

Como se observa, el efecto de la Na^+ , K^+ -ATPasa es la presencia del factor $\frac{1}{d}$ en comparación con el caso de ausencia del flujo. Esto se puede interpretar

como una reducción efectiva del flujo de los iones Na^+ . Si ahora sustituimos cada uno de los flujos por su expresión correspondiente de la ecuación de campo constante, y despejando $\Delta\psi$ de la ecuación resultante, obtenemos una expresión análoga a (4.27), donde el término relacionado con el ión Na^+ está modificado por el factor de la razón entre los flujos d :

$$\Delta\psi = -\frac{RT}{F} \ln \frac{\frac{1}{d}p_{Na}c_{Na}^{int} + p_Kc_K^{int} + p_{Cl}c_{Cl}^{ext}}{\frac{1}{d}p_{Na}c_{Na}^{ext} + p_Kc_K^{ext} + p_{Cl}c_{Cl}^{int}}. \quad (4.28)$$

La ecuación (4.28) es la ecuación GHK modificada por la presencia de las bombas Na^+, K^+ -ATPasa.

En el caso de $d = 1$, la ecuación (4.28) se reduce a la ecuación GHK. En esta condición se puede demostrar que la ATPasa es capaz de mantener las concentraciones de Na^+ y de K^+ y el potencial de la membrana estacionarios. De aquí se puede afirmar que el papel principal de la Na^+, K^+ -ATPasa en el funcionamiento de la membrana está basado en su capacidad de transportar iones de Na^+ y K^+ gracias a la energía metabólica.

4.3. Nociones Básicas de la Electrofisiología

En los capítulos anteriores presentamos el estudio de los flujos iónicos y la generación del potencial de membrana desde el punto de vista termodinámico, describiendo el movimiento de los iones gracias al gradiente electroquímico.

En este capítulo vamos a presentar los fenómenos desde el punto de vista de la Electrofisiología. Ahora los flujos iónicos son considerados como corrientes eléctricas que atraviesan la membrana y el potencial de la membrana se introduce a partir de un circuito equivalente.

Esta teoría clásica tiene su origen en los trabajos pioneros del estudio de la excitabilidad del nervio y del músculo y tuvo su mayor éxito con el modelo de Hodgkin y Huxley del potencial de acción del axón gigante de calamar. Por sus descubrimientos importantísimos en el campo de la Neurofisiología, Hodgkin y Huxley fueron galardonados en los años 60 con el premio más prestigioso en el ámbito de la investigación, el premio Nobel.

4.3.1. Propiedades Eléctricas de las Membranas: Fuerza Electromotriz

Consideramos el potencial de la membrana como una fuerza electromotriz que influye sobre el movimiento de los iones a través de la membrana de forma similar a como afecta a las cargas eléctricas a través de un conductor.