

## 16. Nichtgleichgewichtsprozesse an biologischen Membranen

**Nernst-Planck-Gleichung:**

$$J_k = -u_k RT \frac{dc_k}{dx} - u_k z_k F c_k \frac{d\phi}{dx}$$

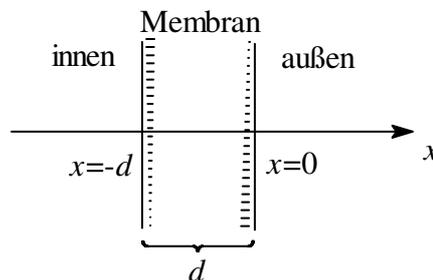
oder mit Ersetzen der Beweglichkeit  $u_k = D_k/RT$  durch Diffusionskoeffizient

$$J_k = -D_k \frac{dc_k}{dx} - \frac{D_k}{RT} z_k F c_k \frac{d\phi}{dx}$$

das war die Folgerung aus der linearen Beziehung  $J_{c_k} = J_k = L_{kk} X_k = L_{kk} \text{grad} \left( -\frac{\eta_k}{RT} \right)$

mit  $L_{kk} = c_k u_k T$  und  $u_k = D_k/RT$

Geometrie:



**Diffusion ungeladener Stoffe:**

aus der Kontinuitätsgleichung  $\frac{\partial c_k}{\partial t} + \frac{\partial J_k}{\partial x} = 0$  folgt

$$J_k = -D_k \frac{dc_k}{dx}$$

$$\text{und } \int_{-d}^0 J_k dx = -D_k \int_{-d}^0 \frac{dc_k}{dx} dx = -D_k (c_k^a - c_k^i)$$

und im stationären Fall:  $J_k = -\frac{D_k}{d} (c_k^a - c_k^i) = -P_k (c_k^a - c_k^i)$

wobei sich aus  $c_k^a > c_k^i$  '  $J_k < 0$  ergibt

## 16.1. Diffusion von Ionen

es war  $J_k = -D_k \frac{dc_k}{dx} - \frac{D_k}{RT} z_k F c_k \frac{d\varphi}{dx}$  und wird jetzt mit Trick integriert

Multiplizieren beider Seiten mit  $e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}}$

$$J_k e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} = -D_k \left( \frac{dc_k}{dx} + \frac{z_k F c_k}{RT} \frac{d\varphi}{dx} \right) e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}}$$

$$J_k e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} = -D_k \frac{d}{dx} \left( c_k e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} \right)$$

**Annahme stationärer Fluß:**  $J_k = konst.$  (unabhängig von  $x$ )  $\rightarrow$  Integration

$$J_k \int_{-d}^0 e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} dx = -D_k \left( c_k^a e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} - c_k^i e^{\frac{z_k F \varphi^i}{RT}} \right) \quad (*)$$

Auf der linken Seite kann die Integration vorerst nicht ausgeführt werden, da  $\varphi(x)$  innerhalb der Membran nicht bekannt ist.

Bestimmte Schlüsse lassen sich aber doch ziehen:

### Ussing'sche Gleichung

Aus (\*) folgt, dass sich der Nettofluß  $J_k$  aus der Differenz zweier Elementarflüsse ergibt:

$$J_k = J_k^{i \rightarrow a} - J_k^{a \rightarrow i}$$

Benutzt man für das Integral die Abkürzung  $I = \int_{-d}^0 e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} dx$

erhält man:

$$J_k = \underbrace{\frac{D_k}{I} c_k^i e^{\frac{z_k F \varphi^i}{RT}}}_{J_k^{i \rightarrow a}} - \underbrace{\frac{D_k}{I} c_k^a e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}}}_{J_k^{a \rightarrow i}}$$

für  $c_k^a = 0$  gilt dann:  $J_k = J_k^{i \rightarrow a}$  (plausibel)

für  $c_k^i = 0$  gilt dann:  $J_k = -J_k^{a \rightarrow i}$

Für das Verhältnis der Elementarflüsse findet man

$$\frac{J_k^{i \rightarrow a}}{J_k^{a \rightarrow i}} = \frac{c_k^i}{c_k^a} e^{\frac{z_k F (\varphi^i - \varphi^a)}{RT}} = \frac{c_k^i}{c_k^a} e^{\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}}$$

Das ist die Ussingsche Gleichung (Ussing 1949). Das Verhältnis der Elementarflüsse ist unabhängig vom Integral  $I$  und damit vom speziellen Potentialverlauf durch die Membran.

Die Elementarflüsse sind meßbar mittels radioaktiver Isotope.

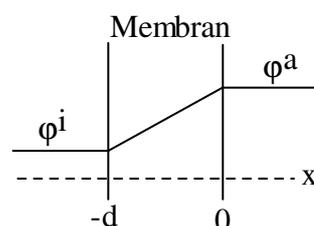
Spezialfall:  $J_k = 0$  folgt:  $\frac{c_k^i}{c_k^a} = e^{-\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}}$ , Nernst'sche Gleichung

### Goldman-Gleichung

Goldman integrierte die Elektrodifusionsgleichung (\*) unter der Annahme, dass die Feldstärke innerhalb der Membran konstant ist

$$E = -\frac{d\varphi}{dx} = \text{konst.}$$

$$\text{bzw. } \frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{\rho}{\epsilon\epsilon_0} = 0, \text{ also } \rho = 0$$



also gilt:

$$\varphi = \varphi^a - \left(\varphi^i - \varphi^a\right) \frac{x}{d} = \varphi^a - \Delta\varphi \frac{x}{d} \quad \text{für } -d \leq x \leq 0$$

$$(x = 0 \rightarrow \varphi = \varphi^a; x = -d \rightarrow \varphi = \varphi^i)$$

Damit läßt sich das Integral berechnen:

$$I = \int_{-d}^0 e^{\frac{z_k F \varphi}{RT}} dx = \int_{-d}^0 e^{\frac{z_k F \left( \varphi^a - \Delta\varphi \frac{x}{d} \right)}{RT}} dx$$

$$I = e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \int_{-d}^0 e^{-\frac{z_k F \Delta\varphi x}{RT d}} dx$$

$$I = -e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \left[ e^{-\frac{z_k F \Delta\varphi x}{RT d}} \right]_{-d}^0 \frac{RTd}{z_k F \Delta\varphi}, \quad \int e^{-\lambda x} = -\frac{1}{\lambda} e^{-\lambda x}$$

$$I = -e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \left[ 1 - e^{\frac{z_k F \Delta\varphi}{RT}} \right] \frac{RTd}{z_k F \Delta\varphi}$$

Berücksichtigt man dieses Ergebnis in der Gleichung  $J_k = \frac{D_k}{I} \left( c_k^i e^{\frac{z_k F \varphi^i}{RT}} - c_k^a e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \right)$

ergibt sich:

$$J_k = -\frac{D_k z_k F \Delta\varphi}{RTd} \left( c_k^i e^{\frac{z_k F \varphi^i}{RT}} - c_k^a e^{\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \right) e^{-\frac{z_k F \varphi^a}{RT}} \left( 1 - e^{\frac{z_k F \Delta\varphi}{RT}} \right)^{-1}$$

mit  $D_k/d = P_k$  und Zusammenfassung der e-Terme ergibt sich:

$$J_k = \frac{P_k z_k F \Delta \varphi}{RT} \left( c_k^a - c_k^i e^{\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}} \right) \left( 1 - e^{\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}} \right)^{-1} \quad (\#)$$

Diese Gleichung beschreibt die **Ionenflußdichte**  $J_k$  in Abhängigkeit von den Ionenkonzentrationen  $c_k^a$  und  $c_k^i$  und vom Membranpotential  $\Delta\varphi$ . Sie kann auch dazu verwendet werden, den Permeabilitätskoeffizienten unter beliebigen Bedingungen ( $\Delta\varphi \neq 0$ ) mit Hilfe von Isotopenflußmessungen zu bestimmen.

Für  $\Delta\varphi \rightarrow 0$  wird der Nenner in der Gleichung für die Ionenflußdichte singular, aber mit der Näherung  $e^x \cong 1+x$  folgt

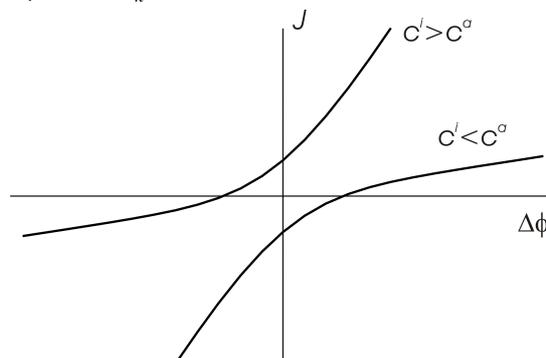
$$J_k \cong \frac{P_k z_k F \Delta \varphi}{RT} \left( c_k^a - c_k^i e^{\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}} \right) \left( 1 - 1 - \frac{z_k F \Delta \varphi}{RT} \right)^{-1} \stackrel{\Delta\varphi=0}{=} P_k (c_k^i - c_k^a)$$

(wie gefordert für ungeladene Stoffe)

Mit der Abkürzung  $u = \frac{F \Delta \varphi}{RT}$  erhält man:

$$J_k = P_k z_k u \frac{\left( c_k^a - c_k^i e^{z_k u} \right)}{\left( 1 - e^{z_k u} \right)} .$$

Verlauf der Funktion  $J_k(\Delta\varphi)$  für  $z_k > 0$ :



Da im Ruhezustand kein Strom durch die Membran fließt, muß der Ladungstransport durch Kationen und Anionen ausgeglichen sein und es gilt:

$$\sum_{\text{Kationen}} J_K = \sum_{\text{Anionen}} J_A \quad \text{bzw.} \quad I = F \sum_k z_k J_k = 0$$

wobei  $I$  hier die Stromdichte ist. Diese Summation ist über alle permeablen Ionensorten zu erstrecken. Angenommen, wir haben eine Membran, durch die nur  $K^+$ ,  $Na^+$  und  $Cl^-$  fließen, dann gilt:

$$J_K + J_{Na} - J_{Cl} = 0$$

und damit

$$P_K u \frac{(c_K^a - c_K^i e^u)}{(1 - e^u)} + P_{Na} u \frac{(c_{Na}^a - c_{Na}^i e^u)}{(1 - e^u)} + P_{Cl} u \frac{(c_{Cl}^a - c_{Cl}^i e^{-u})}{(1 - e^{-u})} = 0$$

Multiplikation mit  $\frac{(1 - e^u)}{u}$  liefert unter Berücksichtigung von  $\frac{1 - e^u}{1 - e^{-u}} = -e^u$

$$P_K (c_K^a - c_K^i e^u) + P_{Na} (c_{Na}^a - c_{Na}^i e^u) - P_{Cl} (c_{Cl}^a e^u - c_{Cl}^i) = 0$$

Auflösen nach  $e^u$ :

$$e^u = e^{\frac{F\Delta\phi}{RT}} = \frac{P_K c_K^a + P_{Na} c_{Na}^a + P_{Cl} c_{Cl}^i}{P_K c_K^i + P_{Na} c_{Na}^i + P_{Cl} c_{Cl}^a}$$

$$\Delta\phi = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K c_K^a + P_{Na} c_{Na}^a + P_{Cl} c_{Cl}^i}{P_K c_K^i + P_{Na} c_{Na}^i + P_{Cl} c_{Cl}^a} \quad , \quad \text{Goldman-Gleichung}$$

Diese Gleichung geht auf Arbeiten von D.E. Goldman (1943) sowie von A.L. Hodgkin und B. Katz (1949) zurück. Die Goldman-Gleichung stellt gewissermaßen eine verallgemeinerte

Nernst-Gleichung dar, wobei die Beiträge einzelner Ionensorten nach dem Permeabilitätskoeffizienten  $P_k$  gewichtet sind.

Im Grenzfall  $P_K \gg P_{Na}, P_{Cl}$  (Membran überwiegend  $K^+$ -permeabel) geht die Goldman-Gleichung in die Nernst-Gleichung über:

$$\Delta\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{c_K^a}{c_K^i}$$

Die Goldman-Gleichung ist trotz der bei der Ableitung benutzten Einschränkungen von großer Bedeutung. Ihre näherungsweise Gültigkeit ist durch unabhängige Messungen der Permeabilitäten in Isotopenfluß-messungen nachweisbar.

Die **allgemeine Form der Goldman-Gleichung** für beliebig viele Kationen und Anionen lautet:

$$\Delta\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{\sum P_{Kation} c_{Kation}^a + \sum P_{Anion} c_{Anion}^i}{\sum P_{Kation} c_{Kation}^i + \sum P_{Anion} c_{Anion}^a}$$

### **Berechnung des Konzentrationsprofils innerhalb der Membran**

Ausgangspunkt:  $J_k = -D_k \frac{dc_k}{dx} - \frac{D_k}{RT} z_k F c_k \frac{d\varphi}{dx}$

wir nehmen wieder an, dass Feldstärke innerhalb der Membran konstant ist:

$$\varphi = \varphi^a - \left( \varphi^i - \varphi^a \right) \frac{x}{d} = \varphi^a - \Delta\varphi \frac{x}{d} \quad \text{damit:} \quad \frac{d\varphi}{dx} = -\frac{\Delta\varphi}{d}$$

also ist:  $J_k = -D_k \left( \frac{dc_k}{dx} - c_k \frac{z_k F}{RT} \frac{\Delta\varphi}{d} \right)$

$$\frac{dc_k}{c_k \left( \frac{z_k F \Delta \varphi}{RTd} \right) - \frac{J_k}{D_k}} = dx$$

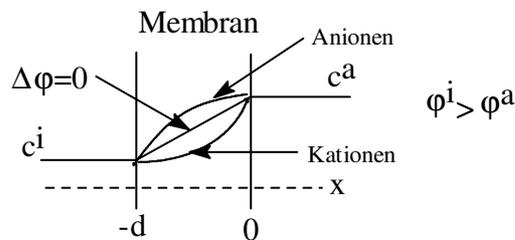
Bei Intergration erhält man auf der linken Seite ein Integral vom Typ:  $\int \frac{dy}{ay-b} = \frac{1}{a} \ln(ay-b)$

unter Berücksichtigung der Randbedingungen  $c_k(0) = c_k^a$ ,  $c_k(-d) = c_k^i$ ,  $\Delta c_k = c_k^i - c_k^a$  folgt

$$c_k(x) = c_k^i - \Delta c_k \frac{\exp\left(\frac{z_k F \Delta \varphi (x+d)}{RTd}\right) - 1}{\exp\left(\frac{z_k F \Delta \varphi}{RT}\right) - 1}$$

für  $\varphi^i > \varphi^a$  ist  $c_k^i < c_k^a$

für  $\Delta \varphi \neq 0$  erhält man ein  
nichtlineares Konzentrationsprofil



also keine Elektroneutralität innerhalb der Membran.

Grenzfall  $\Delta \varphi = 0$ : mit  $e^\lambda \cong 1 + \lambda$  folgt  $c_k(x) = c_k^i - \Delta c_k \frac{x+d}{d}$  lineare Fkt. von x

## 16.2. Transport durch elektroneutrale Membranen

Es gibt noch eine andere, erstmals von Planck (1890) angegebene Integration der Elektrodifusionsgleichung.

$$J_k = -D_k \frac{dc_k}{dx} - \frac{D_k}{RT} z_k F c_k \frac{d\varphi}{dx}$$

Es wird wieder eine spezielle Annahme gemacht: Nicht nur in den homogenen Kompartimenten, sondern auch innerhalb der Membran besteht **Elektroneutralität**

Anionen:  $z_k = -1$ , Kationen:  $z_k = +1$  (also z.B. Salz, dass in 2 einwertige Ionen zerfällt)

Es gelte: innen:  $c_+^i = c_-^i = c^i$ , außen:  $c_+^a = c_-^a = c^a$

in Membran:  $c_+(x) = c_-(x) = c(x)$  für  $-d \leq x \leq 0$

$$\frac{J_+}{D_+} = -\frac{dc_+}{dx} - \frac{c_+ F}{RT} \frac{d\varphi}{dx}$$

$$\frac{J_-}{D_-} = -\frac{dc_-}{dx} + \frac{c_- F}{RT} \frac{d\varphi}{dx}$$

mit obigen Annahmen ergibt die Addition bzw. Subtraktion der beiden Zeilen

$$\frac{J_+}{D_+} + \frac{J_-}{D_-} = -2 \frac{dc}{dx} \quad (1)$$

$$\frac{J_+}{D_+} - \frac{J_-}{D_-} = -2 \frac{cF}{RT} \frac{d\varphi}{dx} \quad (2)$$

unter stationären Bedingungen gilt:  $J_+ = konst.$  und  $J_- = konst.$

daraus folgt mit Gl.(1)  $\frac{dc}{dx} = konst.$  (konstanter Konzentrationsgradient)

damit ist  $c$  darstellbar als  $c(x) = c^a - \Delta c \frac{x}{d}$ ,  $\Delta c = c^i - c^a$ ;  $\frac{dc}{dx} = -\frac{\Delta c}{d}$

für Gl. (1) gilt dann:  $\frac{1}{2} \left( \frac{J_+}{D_+} + \frac{J_-}{D_-} \right) = \frac{\Delta c}{d} \quad (1^*)$

und Gl. (2) ergibt durch Umstellen

$$\frac{d\varphi}{dx} = - \left( \frac{J_+}{D_+} - \frac{J_-}{D_-} \right) \frac{RT}{2F \left( c^a - \Delta c \frac{x}{d} \right)}$$

Durch Integration folgt

$$\Delta\varphi = \varphi^i - \varphi^a = \left( \frac{J_+}{D_+} - \frac{J_-}{D_-} \right) \frac{RT}{2F} \frac{d}{\Delta c} \ln \frac{c^i}{c^a} \quad (2^*)$$

Mit den Gleichungen (1\*) und (2\*) hat man zwei Gleichungen zur Bestimmung von  $J_+$  und  $J_-$ .

Man erhält:

$$J_+ = D_+ \frac{\Delta c}{d} \left( 1 + \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right)$$

$$J_- = D_- \frac{\Delta c}{d} \left( 1 - \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right)$$

$$\text{Für } \Delta\varphi \rightarrow 0 \Rightarrow J_+ = D_+ \frac{\Delta c}{d} = D_+ \Delta c$$

$$J_- = D_- \frac{\Delta c}{d} = D_- \Delta c$$

$\Delta\varphi = \varphi^i - \varphi^a$  falls  $\Delta\varphi > 0; \varphi^i > \varphi^a$  positive Ionen werden nach außen gedrückt

### 16.3 Diffusionspotentiale (aus Planck'scher Integration)

Im stationären Fall (Flüsse nicht unabhängig)

$J_+ = J_- = J$  da Elektroneutralität gewahrt bleiben muß

$$D_+ \frac{\Delta c}{d} \left( 1 + \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right) = D_- \frac{\Delta c}{d} \left( 1 - \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right)$$

$$D_+ + \frac{D_+ F \Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} = D_- - \frac{D_- F \Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}}$$

Auflösen nach  $\Delta\varphi$  liefert

$$\Delta\varphi = -\frac{RT}{F} \left( \frac{D_+ - D_-}{D_+ + D_-} \right) \ln \frac{c^i}{c^a}, \quad \text{Diffusionspotential}$$

korrespondiert mit der Gleichung

$$\Delta\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_+ c_+^a + P_- c_-^i}{P_+ c_+^i + P_- c_-^a} \quad \text{aus dem Goldman'schen Ansatz}$$

mit  $P = D/d$

In beiden Ansätzen entsteht ein Diffusionspotential nur dann, wenn sowohl  $D_+ \neq D_-$  als auch  $c^i \neq c^a$ . Außerdem geht für sehr hohe Permeabilität von einer Ionensorte, dass Diffusionspotential in das Nernst-Potential dieser Ionensorte über.

Einsetzen von  $\Delta\varphi$  in

$$J_+ = D_+ \frac{\Delta c}{d} \left( 1 + \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right) = J_- = D_- \frac{\Delta c}{d} \left( 1 - \frac{F\Delta\varphi}{RT \ln \frac{c^i}{c^a}} \right) = J$$

liefert

$$J_+ = D_+ \frac{\Delta c}{d} \left( 1 - \frac{D_+ - D_-}{D_+ + D_-} \right) = D_+ \frac{\Delta c}{d} \left( \frac{2D_-}{D_+ + D_-} \right) = J$$

$$J_- = D_- \frac{\Delta c}{d} \left( 1 + \frac{D_+ - D_-}{D_+ + D_-} \right) = D_- \frac{\Delta c}{d} \left( \frac{2D_+}{D_+ + D_-} \right) = J$$

$$J = \frac{\Delta c}{d} \left( \frac{2D_+ D_-}{D_+ + D_-} \right) = D_{eff} \frac{\Delta c}{d}$$

Für den gemeinsamen Transport von Anionen und Kationen ergibt sich ein effektiver Diffusionskoeffizient.

$$\frac{1}{D_{eff}} = \frac{D_+ + D_-}{2D_+D_-} = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{D_+} + \frac{1}{D_-} \right)$$

Annahme  $D_+ > D_-$

$$\frac{1}{D_+} < \frac{1}{D_-}$$

$$\frac{1}{D_+} + \frac{1}{D_-} < \frac{1}{D_-} + \frac{1}{D_-} = \frac{2}{D_-}$$

$$\frac{1}{D_{eff}} = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{D_+} + \frac{1}{D_-} \right) < \frac{1}{D_-} \quad \Rightarrow$$

$D_- < D_{eff}$  , ähnlich folgt:  $D_+ > D_{eff}$

Richtung der Transmembranpotentials so, dass langsam diffundierende Teilchen bescheinigt und schnelle gebremst werden.

## 16.4 Membranwiderstand

Da Diffusion von Ionen mit Ladungstransport verbunden  $\Rightarrow$  elektrische Stromdichte  $I_k$

Es gilt:  $I_k = z_k F J_k$

$$J_k = -D_k \left( \frac{dc_k}{dx} + \frac{c_k z_k F}{RT} \frac{d\phi}{dx} \right)$$

$$I_k = -D_k z_k F \frac{dc_k}{dx} - D_k \frac{c_k z_k^2 F^2}{RT} \frac{d\phi}{dx}$$

$$\begin{aligned} I_k \left( \frac{RT}{D_k z_k^2 F^2 c_k} \right) &= - \frac{RT}{c_k} \frac{dc_k}{dx} \cdot \frac{1}{z_k F} - \frac{d\phi}{dx} \\ &= - \frac{RT}{z_k F} \frac{d \ln c_k}{dx} - \frac{d\phi}{dx} \end{aligned}$$

Durch Integration folgt:

$$I_k \int_{-d}^0 \frac{RT dx}{D_k z_k^2 F^2 c(x)} = \frac{RT}{z_k F} \ln \frac{c_k^i}{c_k^a} + \Delta\phi$$

Mit den Abkürzungen:  $R_k = \int_{-d}^0 \frac{RT dx}{D_k z_k^2 F^2 c_k(x)}$

$$E_k = \frac{RT}{z_k F} \ln \frac{c_k^i}{c_k^a}$$

$$\boxed{I_k R_k = E_k + \Delta\varphi} \quad *) \quad \text{Gleichgewicht: } I_k = 0$$

$$E_k = -\Delta\varphi \quad \frac{RT}{z_k F} \ln \frac{c_k^i}{c_k^a} = -\Delta\varphi$$

Versteht man unter  $R_k$  den Membranwiderstand, entspricht \*) dem Ohmschen Gesetz.

$$I_k R_k = U_k \quad U_k = E_k + \Delta\varphi$$

Strom wird durch zwei Spannungsdifferenzen hervorgerufen.

- 1) Membranpotential  $\Delta\varphi$
- 2) Spannungsdifferenz  $E_k$ , die durch Konzentrationsgrad hervorgerufen wird

$E_k$ : Elektromotorische Kraft, entspricht dem Nernst-Potential der Ionen

Zur expliziten Berechnung des Widerstandes muß  $c(x)$  bekannt sein. Verwendet man den Ausdruck, der aus der „constant field“ Näherung folgt, ergibt sich:

$$R_k = \frac{R^2 T^2 (1-r) \ln \left( \frac{r c_k^i}{c_k^a} \right)}{P_k z_k^3 F^3 \Delta\varphi (c_k^a - r c_k^i)}$$

$$\text{mit } r = \exp\left(\frac{z_k F \Delta\varphi}{RT}\right)$$

Ohne Konzentrationsgrad.  $c_k^i = c_k^a = c_k$  folgt:

$$\boxed{R_k = \frac{RT}{P_k z_k^2 F^2 c_k}} \quad R_k = \frac{d}{U_k z_k^2 F^2 c_k}$$

Mit  $G_k = \frac{1}{R_k}$  erhält man die Leitfähigkeit.

$$\boxed{G_k = \frac{P_k z_k^2 F^2}{RT} c_k} \quad D_k = u_k RT$$

$$P_k = \frac{u_k RT}{d}$$

$$I \cdot \frac{RT}{P_k z_k^2 F^2 c_k} = \Delta\varphi$$

