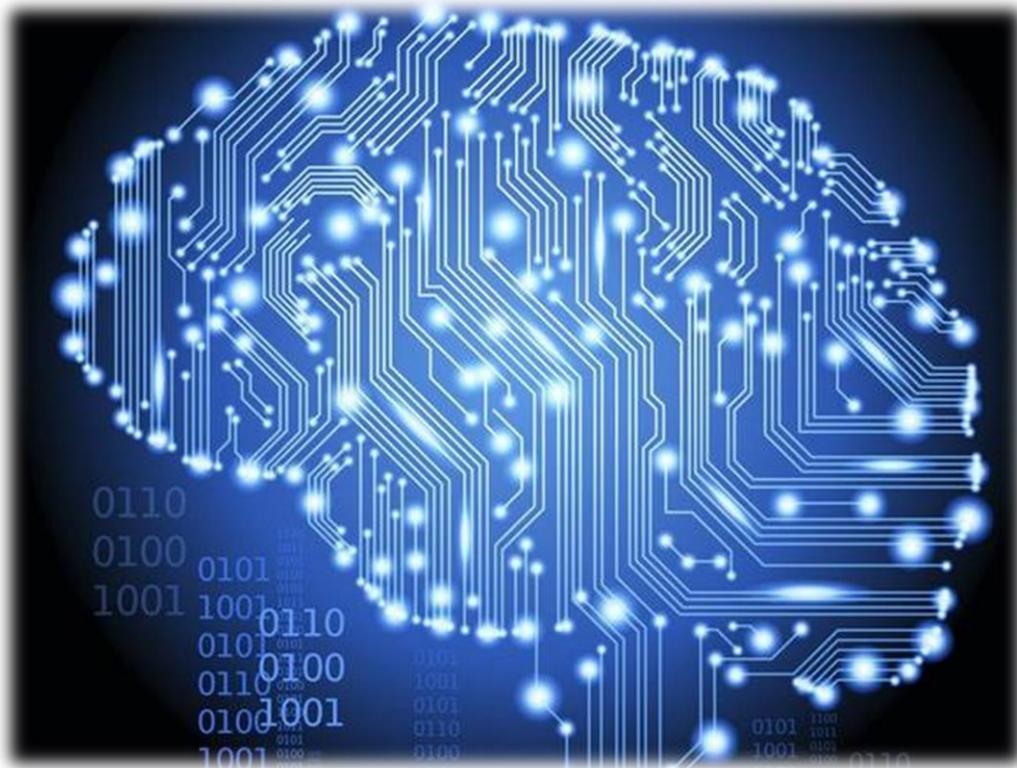


Modelización del transporte eléctrico a través de los axones de las neuronas

Modeling of electrical transport through axons of neurons



Lourdes Ravelo de Armas

Julio de 2018

Trabajo de Fin de Grado tutorizado por Hector
F.Cruz Valentín

Índice

Resumen	2
Abstract	2
Introducción	2
Contexto histórico	2
Sistema Nervioso	3
Objetivos.....	5
Marco teórico	5
➤ Generalidades de la estructura, función y organización neuronal	5
➤ Potencial de membrana en reposo	7
➤ Propiedades eléctricas pasivas que determinan la propagación espacial y temporal de las señales subumbrales.	10
Modelización	11
Propiedades eléctricas pasivas de la membrana de las neuronas.	11
➤ Resistencia	12
➤ Capacitancia de la membrana	14
➤ Los circuitos RC.....	16
➤ Circuitos equivalentes	18
Material y método	20
➤ Materiales.....	21
➤ Procedimientos de los experimentos	23
Resultado y Discusión	25
➤ Resultados del circuito con una resistencia en serie	26
➤ Resultados de de los circuitos de 2 y 3 segmentos	26
Conclusiones.....	29
Conclusions.....	29
Bibliografía.....	30

Resumen

Las neuronas son las células encargadas de percibir, procesar y emitir una respuesta ante un estímulo del mundo exterior de un organismo, estas células utilizan un lenguaje codificado mediante pulsos eléctricos para caracterizar esta información captada. El buen funcionamiento de del análisis de esa información aseguran la supervivencia de los organismos. Para comprender las propiedades eléctricas de la membrana celular es necesario definir el concepto de potencial de membrana en reposo. Para entender mejor dichas propiedades, se comparó una célula nerviosa con un circuito eléctrico llamado circuito equivalente. Con ello observamos la dinámica que presenta la corriente a través de los axones, cuya corriente tiene lugar por estímulos débiles. Básicamente en este trabajo creamos un circuito análogo, comparando fenómenos biológicos con un modelo electrofísico.

Palabras claves: **Circuito equivalente, Resistencia, Capacitancia, Circuito RC, Potencial de reposo, Ley de Ohm.**

Abstract

Neurons are the cells responsible for perceiving, processing and issuing a response to a inducement from the outside world of an organism, these cells use a language encoded by electrical pulses to characterize this information captured. The proper functioning of the analysis of this information ensures the survival of organisms. To understand the electrical properties of the cell membrane, it is necessary to define the concept of membrane potential at rest. To better understand these properties, a nerve cell was compared to an electrical circuit called an equivalent circuit. With this we observe the dynamics of the current through the axons, whose current is produced by weak stimuli. Basically in this work we create an analog circuit, comparing biological phenomena with an electrophysical model.

Key words: **Equivalent circuit, Resistance, Capacity, RC circuit, Resting potential, Ohm law**

Introducción

Contexto histórico

El descubrimiento de la enorme fibra nerviosa del calamar en 1936 por el zoólogo inglés J. Z. Young significó un avance de indiscutible importancia para la ciencia, ya que el tamaño del axón permitía la inserción de un electrodo que registraba el potencial de membrana. La posibilidad de hacer esta medición condujo a electrofisiólogos de la época a realizar una serie de

experimentos que llevaron a una comprensión detallada de la actividad eléctrica de las neuronas y fue un valioso material de experimentación de A. F. Huxley y A. L. Hodgkin, los cuales propusieron un modelo que describía cómo se inician y transmiten los potenciales de acción en las neuronas.

Luigi Galvani demostraba, hace treinta años, lo que conocemos sobre la transmisión eléctrica en el sistema nervioso. Galvani demostró que los músculos de una rana muerta se contraen al aplicar una corriente eléctrica en dichos músculos (Imagen1). Después de muchos experimentos cuidadosos, Galvani concluyó que los nervios pueden transmitir "electricidad animal", lo que de algún modo está implicado en el control de las actividades del cuerpo. Ésta fue una idea revolucionaria, ya que hasta aquel momento se creía que los nervios eran como tubos o canales que transportaban líquidos. Su descubrimiento pionero dejó el campo abierto a la moderna electrofisiología.

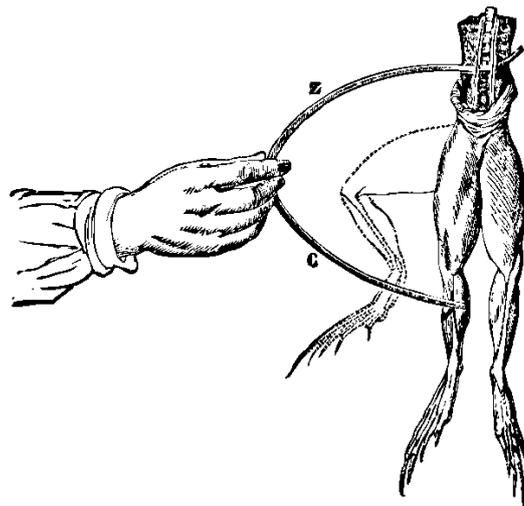


Imagen 1. Experimento de Luis Galvani. Los electrodos tocan una rana y las piernas se contraen hacia arriba

Sistema Nervioso

Así mismo, se ha definido el sistema nervioso como una red compleja de estructuras especializadas (encéfalo, médula espinal y nervios) que tienen como misión controlar y regular el funcionamiento de los diversos órganos y sistemas, coordinando su interrelación y la relación del organismo con el medio externo. Además, también sabemos que los nervios están

compuestos por un grupo de células especializadas denominadas neuronas, las cuales procesan y convierten la información en forma de señales eléctricas. El sistema nervioso está organizado para detectar cambios en el medio interno y externo, evaluar esta información y responder a través de cambios en los músculos o glándulas. La información se transmite en el cuerpo mediante pulsos eléctricos en fibras nerviosas denominadas axones, por donde viaja la señal eléctrica distintiva de las células neuronales, el potencial de acción. Éste es resultado de los cambios dependientes del voltaje que se producen en la membrana por la permeabilidad hacia los iones, denominándose también señales eléctricas del tipo todo o nada. Se propaga a lo largo del axón sin disminución de la amplitud y a una velocidad constante que depende del diámetro del axón.

A parte de todo lo mencionado anteriormente, es importante comprender el gran papel que tiene la propiedad eléctrica de las células excitables para saber que, por un lado, presentan un umbral de excitación que determina respuestas activas, dadas por los potenciales de acción, y por otro lado, para saber que cuando se encuentren en valores subumbrales de potencial de membrana, se den respuestas pasivas. Estas respuestas se presentan gracias a estímulos débiles, sin que haya cambios significativos en el potencial de membrana, al contrario que el potencial de acción.

Las propiedades celulares eléctricas pasivas son las responsables del cambio de los voltajes en el tiempo y el espacio a lo largo de los axones neuronales. No explican la generación de potenciales de acción, pero son importantes para comprender de qué manera las neuronas generan y propagan los potenciales de acción.

El análisis del comportamiento eléctrico de la membrana celular para respuestas pasivas puede simplificarse usando un modelo eléctrico pasivo llamado circuito eléctrico equivalente. El circuito equivalente de la membrana permite operar con elementos físicamente bien definidos cuyo comportamiento eléctrico tiene una representación formal. En cuanto al caso de las respuestas activas, no se puede realizar un circuito equivalente porque se rige por las caídas del voltaje con respecto al movimiento de la corriente y el potencial de acción no decrece en magnitud.

En este estudio nos centraremos en la creación de un modelo del circuito equivalente para la membrana en reposo y en respuesta a estímulos débiles, dejando a un lado el impulso eléctrico producido por respuestas activas.

Objetivos

Según lo expuesto anteriormente, en el presente estudio tenemos como objetivo el modelizar el transporte eléctrico que se produce a través de los axones de las neuronas mediante circuitos.

En concreto, se abordarán los siguientes objetivos:

- Comprender las propiedades eléctricas pasivas de las células neuronales.
- Realizar modelos electrofísicos sencillos que se asemejen a un proceso biológico, teniendo en cuenta las propiedades pasivas de la membrana. En nuestro caso nos centraremos en la propiedad de la resistencia.
- Comprobar la caída del voltaje que sufre la corriente neuroeléctrica, la cuál es descrita por la Ley de Ohm.

Marco teórico

En este estudio, debemos de comprender la importancia que tienen las propiedades pasivas de las membranas de las células neuronales, y con ello, poder crear un modelo o un circuito equivalente. Explicaremos a continuación las diferentes bases biológicas de las neuronas, por lo que, hablaremos sobre su estructura, las diferencias de concentraciones iónicas, el potencial del axón, el importante potencial de reposo y el curioso fenómeno de sumación espacial y temporal que presentan.

Generalidades de la estructura, función y organización neuronal

Las neuronas han desarrollado propiedades especializadas que les permiten recibir, procesar y transmitir información a otras células. Son células excitables que conducen los impulsos que hacen posibles todas las funciones del sistema nervioso. Representan la unidad básica funcional y estructural del sistema nervioso. Los animales tienen muchos tipos de neuronas, y las

neuronas cambian en su estructura y sus propiedades, pero todas las neuronas utilizan mecanismos básicos similares para enviar señales. Estas funciones son realizadas anatómicamente por regiones con características morfológicas y moleculares diferentes.

En el esquema morfológico típico de una neurona hay un cuerpo celular del que salen una serie de ramificaciones o procesos neuronales. El más largo y sobresaliente de los procesos neuronales se llama axón y en ambos extremos tiene arboraciones, una se denomina árbol dendrítico y a la otra se le llama terminal axónica. Bajo este esquema hay cuatro partes esenciales en una neurona: el soma, el axón, las terminales axónicas y las dendritas. En el soma se encuentran los orgánulos y el núcleo celular; el axón, terminales axónicas y dendritas son proliferaciones de la membrana del soma que se alejan del cuerpo celular formando una compleja arborización (Imagen 2).

Las dendritas que en algunos casos puede ser una extensa red de ramificaciones encargadas de recibir información proveniente de otras neuronas, la ubicación de estas dendritas nos puede dar a entender una direccionalidad en la ruta de información. El cuerpo celular y las dendritas contienen una membrana plasmática con receptores que participan en la detección de las señales entrantes. Además, también está presente una zona denominada cono axónico, localizado en la unión entre el cuerpo celular y el axón. Las señales entrantes desde las dendritas y del cuerpo celular se conducen hasta el cono axónico. Si la señal en el cono axónico es lo suficientemente grande, se inicia una señal eléctrica, denominada potencial de acción. Los potenciales de acción se originan en el axón, una extensión larga y delgada que parte del cuerpo celular en el cono axónico.

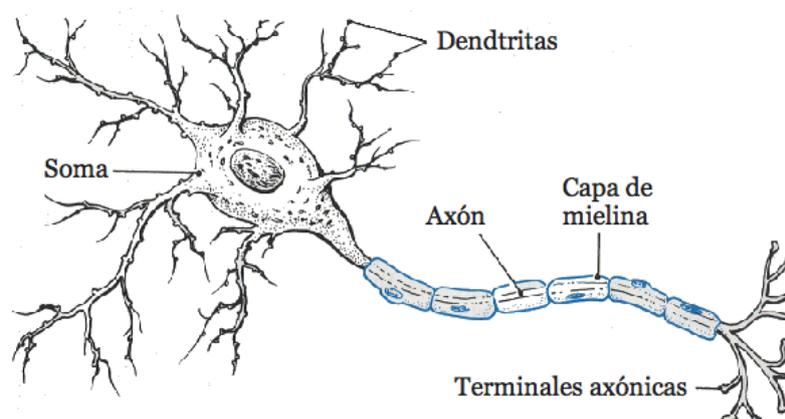


Imagen 2. Estructura de una neurona.

El axón forma otra zona funcional de la neurona, y está especializado en la conducción de señales. Los axones son generalmente bastante cortos (justo unos pocos milímetros), pero los axones de algunas neuronas, como los de las neuronas motoras en los grandes mamíferos, pueden tener muchos metros de longitud. Cada neurona tiene un único axón, aunque un axón puede ramificarse en muchos colaterales. Las neuronas motoras de los vertebrados están envueltas en una vaina de mielina que ayuda a la conducción de los impulsos nerviosos hasta el terminal axónico.

Los terminales axónicos forman la última zona funcional de la neurona, que está especializada en la transmisión de señales a la célula diana. Cada terminal axónico es un ensanchamiento del final del axón que hace sinapsis con la célula diana. En el caso de células neuronales motoras, en el terminal axónico la señal eléctrica se transduce en una señal química en forma de neurotransmisor. El neurotransmisor difunde y se une a un receptor específico de la membrana celular, produciéndose una señal en la célula muscular que causa la contracción muscular.

Por lo tanto, el proceso global de la señalización en una neurona motora implica la recepción de una señal entrante, la conversión de esa señal en un cambio en el potencial de membrana, el disparo de los potenciales de acción que conducen la señal a grandes distancias y la transmisión de la señal a la célula diana en forma de neurotransmisor. En las siguientes secciones examinamos cada uno de estos procesos en detalle, considerando en primer lugar las propiedades generales de las señales eléctricas en las neuronas, y después estudiando los tipos de señales que se dan en cada una de las zonas funcionales de la neurona motora.

En este trabajo solo tendremos en cuenta el potencial de membrana con estímulos débiles, los cuales no producen el disparo de los potenciales de acción.

Potencial de membrana en reposo

En todas las células en general, y en particular en las excitables, existe una diferencia de potencial transmembrana más o menos constante llamada potencial de reposo (V_0) siendo el interior de la célula negativo con respecto al exterior. Esta diferencia de potencial se debe a la existencia de gradientes de concentración iónica a ambos lados de la membrana y a diferencias de la permeabilidad relativa de la membrana celular a las distintas especies iónicas presentes.

Las diferencias de permeabilidad que existen en reposo para distintas especies iónicas se deben a canales iónicos con permeabilidad específica para una determinada especie iónica.

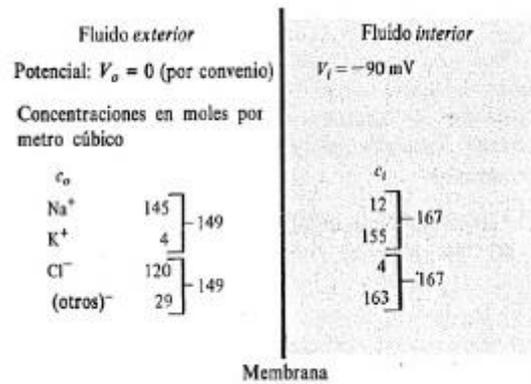


Figura 1. Concentraciones y potenciales en el interior y el exterior de un axón de mamífero típico en estado de reposo.

Como podemos observar en la Figura 1, es una lista de las concentraciones de varios iones en el interior (c_i), y en exterior (c_o), de un axón en reposo. De los iones que pueden atravesar la membrana, el sodio (Na^+) y el cloro (Cl^-) son mucho más numerosos en el exterior, mientras que el potasio (K^+) tiene una mayor concentración en el interior.

Se sabe por convenio que el potencial eléctrico del fluido extracelular se torna igual a cero. Siendo el potencial en el interior celular de 70 mV menor, por lo cual $V_i = -70$ mV. Además de estas observaciones, existe el mismo número de iones positivos y negativos en el interior que en el exterior. Sin embargo, hay una diferencia de potencial a través de la membrana, por lo cual ha de haber cargas netas $\pm Q$ a cada lado de la membrana (Figura 2). En reposo podemos encontrar más cargas positivas en el exterior y por lo tanto menos cargas positivas en el interior. De esta forma el interior celular es negativo y extracelularmente hablamos de un medio positivo en reposo.

Lógicamente esta separación de cargas es mantenida por la bicapa lipídica que es impermeable a los iones. Esta diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana se denomina potencial de membrana (V_0) siendo:

$$V_0 = V_e - V_i$$

En donde V_i es el potencial intracelular y V_e el potencial extracelular.

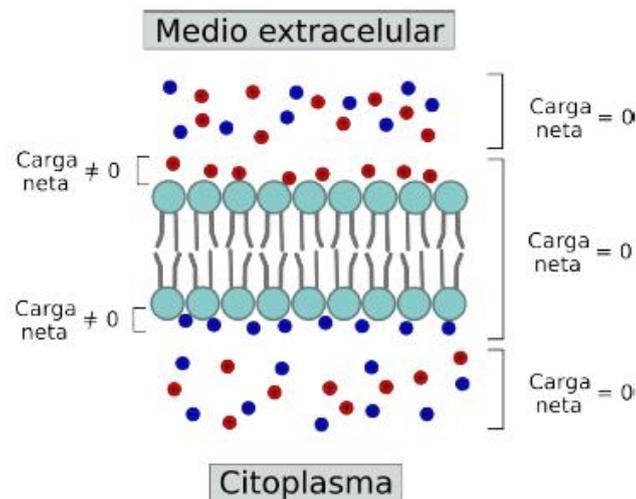


Figura 2. Esquema de la distribución de cargas en los medios intra y extracelular. La distribución de iones provoca que exista una carga neta en las cercanías de la membrana.

Las diferencias de concentración entre el medio intracelular y el espacio extracelular de las especies iónicas K^+ y Na^+ son la llave de la generación del potencial de reposo. Los gradientes de concentración de estos iones se mantienen por un proceso metabólico de transporte que consume energía en forma de ATP y que es realizado por la bomba Na/K, que traslada Na^+ al exterior celular y K^+ al interior celular, manteniendo alta la concentración intracelular de K^+ . Además, se ha observado que en condiciones de reposo la bomba contribuye eléctricamente a V_0 . Esto se debe a que la bomba saca más Na^+ que el K^+ que hace ingresar al interior celular, existiendo por lo tanto una corriente neta de cargas positivas que atraviesa la membrana de dentro afuera, hiperpolarizando la membrana. El potencial de reposo es negativo, por lo que el campo eléctrico se dirige hacia el interior de la célula.

Los iones se mueven a través de la membrana según un gradiente de concentración y un gradiente eléctrico. Cuando dicho movimiento llega al equilibrio (el flujo neto de iones es cero) hablamos de que llegó a un potencial de equilibrio del ión ($E_{ión}$). Esto se consigue aplicando la ecuación de Nerst para el ión.

$$E_{ión} = \frac{RT}{zF} \times \ln \left(\frac{[ión]_o}{[ión]_i} \right)$$

Asimismo, considerando el potencial de equilibrio de cada ion, el potencial de reposo de la membrana puede ser representado matemáticamente como una modificación de la ecuación de Nerst, surgiendo así la ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz:

$$E_m = \frac{RT}{zF} \times \ln \left(\frac{PK[K]_o + PNa[Na]_o + PCl[Cl]_i}{PK[K]_i + PNa[Na]_i + PCl[Cl]_o} \right)$$

En la que R es la constante de los gases, T la temperatura en grados Kelvin, F la constante de Faraday y P la permeabilidad del ión a nivel intra (i) o extracelular (o).

En condiciones de reposo la permeabilidad del K⁺ supera ampliamente la de los demás iones, y por lo tanto el potencial de reposo estaría cercano al potencial de equilibrio de este ión.

Ion	Concentración intracelular	Concentración extracelular	Potencial de reversión
Sodio (Na ⁺)	15 mM	145 mM	+55 mV
Potasio (K ⁺)	150 mM	5 mM	-85 mV
Cloro (Cl ⁻)	10 mM	130 mM	-65 mV
Calcio (Ca ⁺²)	70 nM	2 mM	+130 mV

Tabla 1. Potencial de Nernst para los iones con mayor contribución al potencial de membrana, concentraciones típicas en neuronas de mamífero y temperatura de 20°C.

La tabla 1 muestra los valores de potencial de equilibrio para los distintos iones usando concentraciones típicas en neuronas y temperatura ambiente (20°C).

La distribución asimétrica y el aumento de la permeabilidad selectiva para los iones en la membrana provocarán corrientes iónicas que mediarán las modificaciones del potencial de membrana.

Propiedades eléctricas pasivas que determinan la propagación espacial y temporal de las señales subumbrales.

El comportamiento pasivo de las señales eléctricas en la membrana es de gran trascendencia funcional en las células excitables, pues establece el grado de propagación espacial y el curso temporal de las respuestas subumbrales.

La respuesta de la membrana a pulsos de corriente tiene un curso temporal exponencial que se caracteriza por una variación del potencial de membrana desde el potencial de reposo hasta estabilizarse (si el pulso es suficientemente largo) en un valor estacionario que llamaremos V_k . Al terminar el pulso, el potencial de membrana V_m regresa exponencialmente para estabilizarse nuevamente en el potencial de reposo. Por otro lado, si se tratan de estímulos débiles, la respuesta del potencial de membrana es cambiar su estado de reposo a unos valores bajos o altos de mV y que no se produzca ningún cambio significativo.

Los fenómenos de sumación espacial y sumación temporal de los potenciales graduados permiten a la neurona integrar las entradas de muchos estímulos diferentes, y determinar si el cono axónico está despolarizado por encima del umbral y si se disparará un potencial de acción en el axón.

Las despolarizaciones que ocurren en dos tiempos ligeramente distintos también pueden combinarse para determinar el cambio neto del potencial de membrana en el cono axónico, y a esto se le denominaría sumación temporal. Esto se produce gracias a que la membrana actúa como un condensador, propiedad pasiva de la membrana. Las dendritas y el cuerpo celular tienen receptores en muchos sitios de la membrana, y cada neurona puede tener muchos tipos de receptores y canales iónicos. Por lo tanto, las neuronas pueden generar muchos potenciales graduados simultáneamente. Los potenciales graduados desde los diferentes sitios pueden interactuar entre sí para influir en la carga neta en el potencial de membrana en el cono axónico; este fenómeno se denomina sumación espacial.

Modelización

Propiedades eléctricas pasivas de la membrana de las neuronas.

Muchas de las propiedades eléctricas de un axón las podemos comprender con la ayuda de un modelo que asimile a un cable eléctrico recubierto con un aislante defectuoso, de tal forma que se pierde corriente hacia los alrededores en muchos puntos. De acuerdo con esto, podemos suponer el axón como una membrana cilíndrica que contiene un líquido conductor, axoplasma. La corriente viajaría a lo largo del axón en este fluido y también escaparía a través de la

membrana. Las propiedades eléctricas del axón vienen determinadas por ciertas magnitudes, éstas serían la capacitancia y la resistencia.

Resistencia

La resistencia de la membrana celular se evidencia como un valor de impermeabilidad hacia los iones. Concretamente, la resistencia es una medida de la fuerza que se opone al flujo de corriente. La corriente es proporcional a la caída de voltaje a través del circuito e inversamente proporcional a la resistencia. La corriente, tanto en cables eléctricos como en axones, es simplemente una medida de la cantidad de carga que se mueve por un punto en un tiempo dado y es una función de la caída de voltaje a través del circuito y de la resistencia del circuito. La ley de Ohm describe esta relación entre la corriente y el voltaje. Dicha ley se escribe usualmente en la forma:

$$V = IR$$

Donde I es intensidad de la corriente, V es la caída de voltaje a través del circuito y R es la resistencia del circuito, la cual se mide en ohms Ω . Podemos observar a través de esta fórmula que cuando mayor sea la resistencia del circuito, más rápido caerá el voltaje en su recorrido por el axón.

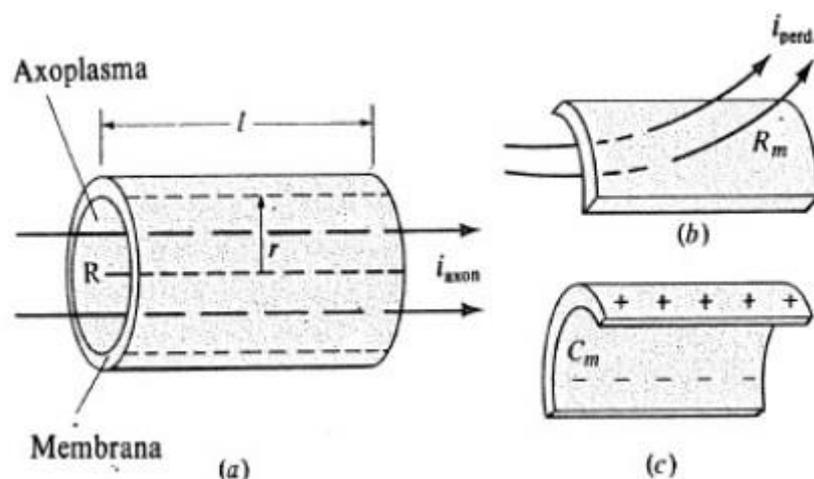


Figura 3. Esquema de las diferentes resistencias de la membrana. A parte, también se muestra la otra propiedad de la membrana, la capacitancia, la cual se habla más tarde.

La resistencia de la unidad de área de la membrana a la corriente de pérdida se denomina R_m o R' , pero también existe una resistencia R debido a la longitud del axón, y además, es

proporcional a la resistividad del axoplasma (p_a), líquido conductor intracelular (Figura 3). La resistencia de entrada de una célula depende del área de esta, ya que una mayor área de membrana celular tendrá una mayor cantidad de canales iónicos. La corriente que fluye por el axón dependerá de la resistencia de la membrana (R_m o R'). Cuando la resistencia en la membrana es alta, el flujo será pequeño, por lo que se perderán menos cargas. Si la velocidad de la corriente es mayor, quiere decir que existe una menor resistencia al flujo y más pérdidas de cargas con la distancia.

De acuerdo con nuestro modelo, la resistencia R del axoplasma es proporcional a la longitud l de un determinado segmento de un axón, y la resistencia de pérdida R' es proporcional a $1/l$. Así pues, hay una cierta distancia λ para la cual las resistencias son iguales. Si pensamos en los axones como homólogos a un alambre de cobre o un cable, la resistencia de éste con una determinada longitud, área transversal $A = \pi r^2$, área superficial de la membrana igual a $2\pi r l$, la resistividad del axoplasma p_a sería $R = (p_a l)/A$, la resistencia del axón será:

$$(p_a l)/A = R/(2\pi r l)$$

O bien

$$\lambda = \sqrt{R/R'}$$

La distancia λ , denominada parámetro espacial, indica qué distancia recorre una corriente antes de que la mayor parte de ella se pierda a través de la membrana. Cuanto mayor sea la resistencia de la membrana R' , mayor será la distancia y menor la resistencia debido a la longitud del axón.

La corriente que atraviesa la R' de membrana en cada axón es la que determinará el cambio de potencial en ése y lo hará de acuerdo con la ley de Ohm. La variación de voltaje a lo largo del axón sigue la ecuación:

$$V = V_0 \times e^{-x/\lambda}$$

Donde V es la variación de voltaje entre el punto inicial ($x=0$) y el punto x , una distancia determinada de $x=0$, λ es la constante de longitud del axón y e es la constante exponencial. La constante de longitud se define como la distancia a la cual la caída de potencial representa un 37% del valor original. Esto puede parecer un valor arbitrario, pero es una consecuencia de que el cambio en el potencial de membrana sigue una función exponencial con la distancia (37% es equivalente a $1/e$). Esa disminución del 37% de la diferencia de potencial inicial V_0 confirmaría que existe una caída de voltaje a través de la neurona por los estímulos débiles con la distancia (Ley de Ohm).

En este estudio nos hemos centrado más en esta propiedad eléctrica pasiva de la membrana de las células neuronales.

Capacitancia de la membrana

La membrana presenta también una capacidad eléctrica, ya que tienen la capacidad de acumular carga por medio de los diferentes iones, que no son capaces de atravesar la membrana celular (excepto por los canales iónicos) y que interactúan a través de esta bicapa lipídica, para posteriormente producir una corriente capacitiva. Podemos observar la presencia de este capacitor si examinamos lo que sucede cuando inyectamos corriente en una neurona. Cuando una membrana neuronal es expuesta a un pulso de corriente rectangular, el potencial de membrana no cambia instantáneamente. En lugar de eso, debido a la capacitancia de la membrana, el potencial de membrana se incrementa gradualmente con la corriente inyectada y luego decrece gradualmente conforme el estímulo es eliminado. Es un fenómeno que llega a su fin cuando se almacena en el condensador una cantidad de carga que está en función del voltaje aplicado y la capacidad eléctrica de la membrana. Este capacitor presenta una fuga ya que existe corriente a través de los canales no voltaje dependiente, dejando pasar cargas de un lado y otro de la membrana.

Si se conecta un condensador a un batería provocamos un movimiento de cargas desde el extremo positivo de la batería hacia una de las placas del capacitor, acumulándose y provocando que se desplacen las cargas positivas del otro lado por magnetismo. A esto se le denomina corriente capacitiva.

La cantidad de carga acumulada (q) depende del voltaje aplicado (V) y de la capacitancia intrínseca del condensador (C) de la forma:

$$q = V \cdot C$$

La capacitancia por tanto, representa la cantidad de carga que es capaz de acumular para un voltaje determinado ($C=q/V$), y esta capacitancia es directamente proporcional al área de las placas, e inversamente proporcional a la separación entre cada placa. La capacitancia de la membrana (C_m) es del orden de $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ para todas las células, ya que depende del área de las placas, la separación entre ellas y la constante dieléctrica de las membranas, elementos poco variables.

Al ser la membrana muy fina, por lo que presenta pequeñas zonas donde parece casi plana, permite utilizar la fórmula de la capacidad eléctrica de un condensador plano. La cual establece que la capacidad es proporcional al área de las placas, A . Una longitud l de membrana tiene un área superficial de $A= 2\pi rl$, como ya habíamos visto anteriormente en el apartado de la resistencia de la membrana. Como la capacidad por unidad de área es C_m , la capacidad de un trozo de axón de longitud l es:

$$C= C_m (2\pi rl)$$

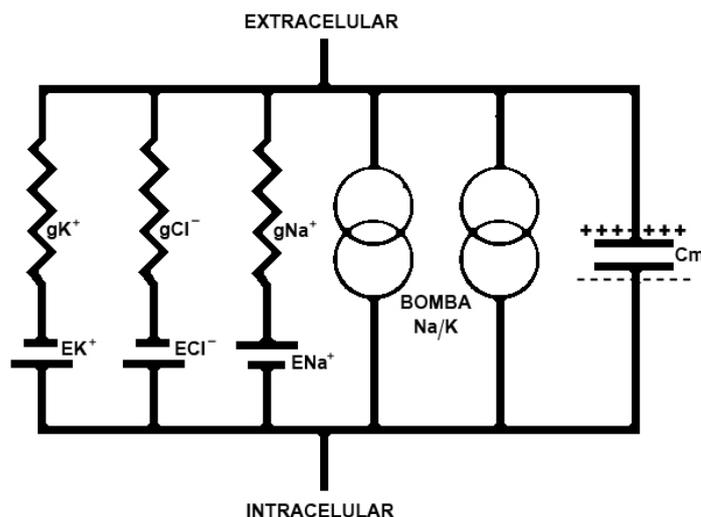


Figura 4. Esquema de un circuito equivalente de la membrana de las neuronas, donde se representan las resistencias de los iones principales y la capacitancia.

Las propiedades eléctricas de las membranas biológicas no cambian demasiado de una célula a otra, de modo que sólo necesitamos considerar el área y el grosor de la membrana. Cuanto

mayor sea el área de un capacitor, mayor será la capacitancia; mientras más gruesa sea la capa aislante, menor será la capacitancia.

Los circuitos RC

El circuito consiste en una pila conectada en serie con una resistencia y un condensador. La corriente puede fluir sólo cuando se ha cerrado el interruptor. Al cerrar el interruptor, se produce una corriente eléctrica I que se almacena en el condensador. La rapidez del proceso de acumulación de carga en el condensador es función su capacidad eléctrica, de la resistencia y de la fuente de voltaje.

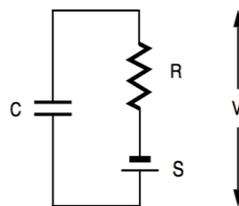


Figura 5. Esquema de un circuito RC

Las células en general presentan características equivalentes a un circuito RC, sin embargo el estudio se ha enfocado en las neuronas ya que éstas tienen que transmitir información por medio de pulsos eléctricos (PA). En el caso de la membrana de un segmento de axón, podemos modelarla como un capacitor y una resistencia de membrana (R') en paralelo, y a su vez, esto en serie con una resistencia a la longitud del axón (R), con ello podemos comprender más un circuito análogo al axón para las propiedades pasivas de la membrana neuronal.

Cuando introducimos una corriente eléctrica por dicho circuito, análogamente por el axón, el condensador se cargará admitiendo todo tipo de cargas a ambos lados del dieléctrico durante el pulso. El tiempo que necesita el capacitor de membrana para cargarse se describe por la constante de tiempo (t) de la membrana. Cuanto mayor sea la constante de tiempo, tanto más tardará la membrana en alcanzar un valor dado de potencial. La constante de tiempo se define como el tiempo que tarda el potencial de membrana en decaer un 37% de su valor inicial (o

alcanzar el 63% de su valor máximo). Supongamos que la carga inicial q de C es cero. La carga q y la diferencia de potencial $V = q/C$ aumentarán gradualmente. El tiempo necesario para alcanzar una fracción característica de los valores finales de q y de V viene determinado por la constante de tiempo:

$$\tau = RC$$

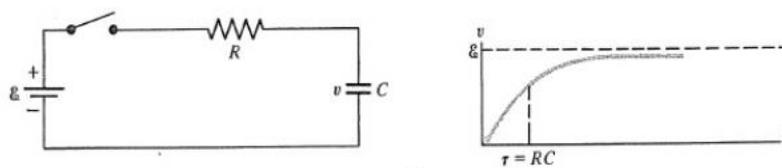


Figura 6. Diagrama de un circuito RC y diferencias de potencial de los condensadores en función del tiempo.

En el circuito análogo al axón, las diferencias de potencial finales van disminuyendo a medida que nos desplazamos hacia la derecha debido a la pérdida de corriente a través de las resistencias R' . En el momento que pasamos corriente, el condensador se cargará, y con ello R' será máxima. Se puede utilizar la Ley de Ohm básica para comprender la caída del voltaje en estos circuitos, los cuales, como ya se ha comentado, se comporta como un circuito de baterías y resistencias. Como circuito de corriente eléctrica, pasando un tiempo t , el condensador se irá cargando completamente, momento en el que la FEM (ϵ) que proporciona la batería se encuentra con el condensador. Habrá una caída el voltaje en la resistencia y en el condensador, las cuales se calcularán por medio de:

$$\text{Caída del voltaje en la resistencia} = IR$$

$$\text{Caída del voltaje en el condensador} = q/C$$

Donde q es la carga del condensador e I la intensidad de corriente del circuito, y esto en determinado tiempo t .

Según la segunda ley de Kirchhoff, en un circuito cerrado, la suma de todas las diferencias de potencial debe de ser cero, y si lo aplicamos a las fórmulas de la caída del voltaje en la resistencia y en el condensador, se da lo siguiente:

$$\varepsilon - IR - (q/C) = 0$$

Si despejamos la intensidad de la corriente, tenemos que:

$$I = (\varepsilon/R) - (q/RC)$$

Este sería valor de la intensidad constante que habría si solo se conectaran en serie la FEM y la resistencia. Si esperamos un tiempo suficientemente largo, el condensador se habrá cargado y su diferencia de potencial ha de ser igual a la FEM ε . La carga q vale entonces:

$$q_f = \varepsilon C$$

La carga y la corriente en un instante t cualquiera en expresión analítica serán:

$$q = q_f(1 - e^{-t/\tau})$$
$$i = i_0 e^{-t/\tau}$$

Cuando el condensador se encuentre cargado completamente, la corriente en el circuito cesará.

La capacitancia de la membrana tiene como efecto una reducción de la velocidad a la que cambia el potencial de membrana en respuesta a una pulsación de corriente. Si la membrana sólo tiene propiedades de resistencia, una pulsación gradual de corriente hacia fuera que pase a través suyo cambiará el potencial de la membrana de forma instantánea. Por otra parte, si la membrana sólo tiene propiedades capacitivas, el potencial de membrana cambiará de forma lineal con el tiempo en respuesta a la misma pulsación gradual de corriente. Como la membrana tiene ambas propiedades en paralelo, la variación real del potencial de membrana combina rasgos de las dos respuestas puras. La pendiente inicial de la relación entre V_m y el tiempo refleja un elemento puramente capacitivo, mientras que la pendiente final y la amplitud reflejan un elemento puro de resistencia.

Circuitos equivalentes

Las propiedades pasivas determinan la extensión espacial de la propagación y el curso temporal de las respuestas subumbrales, e intervienen también en la velocidad de propagación de las respuestas activas. La descripción del comportamiento eléctrico de sistemas complejos como la

membrana celular puede simplificarse usando modelos eléctricos que imitan su comportamiento, estos modelos son llamados circuitos equivalentes. El circuito equivalente de la membrana plasmática en reposo es una aproximación a las membranas reales que permite operar con elementos físicamente bien definidos.

Con frecuencia, se busca que un circuito equivalente sea la forma más simple de un circuito más complejo para así facilitar el análisis. Por lo general, un circuito equivalente contiene elementos pasivos y lineales. Sin embargo, también se usan circuitos equivalentes más complejos para aproximar el comportamiento no lineal del circuito original.

En un axón real, la membrana deja escapar corriente y se va despolarizando de forma continua en todos sus puntos. El circuito análogo de axón se divide en muchos segmentos cortos. Cada elemento se carga a partir del elemento anterior y las pérdidas a través de la membrana se traducen en que el potencial de carga para cada elemento disminuye, por lo que el potencial máximo alcanzado disminuye con la distancia. La respuesta del axón es parecida a una red análoga de resistencias y condensadores cuando se dan estímulos eléctricos menores de un determinado valor umbral crítico. Por lo que, se puede crear modelos eléctricos de circuito RC de dichos estímulos.

Como ya habíamos comentado, podemos crear un modelo más sencillo del circuito análogo del axón dividiéndolo en varios segmentos cortos, por lo que dentro de cada uno solo consideraríamos la existencia de: las bombas iónicas, que se representarían con una pila eléctrica o fuente de energía, que daría lugar a la diferencia de potencial (ϵ); un condensador representado por la bicapa lipídica de la membrana, la cual presentará capacidad eléctrica; fluido intersticial, siendo un conductor perfecto por su poca resistencia; la resistencia al paso de la corriente por la longitud del axón R ; la resistencia de la unidad de área de la membrana a la corriente de pérdida (R'); y por último, las corrientes de los iones, la cual recorrerá el circuito análogo.

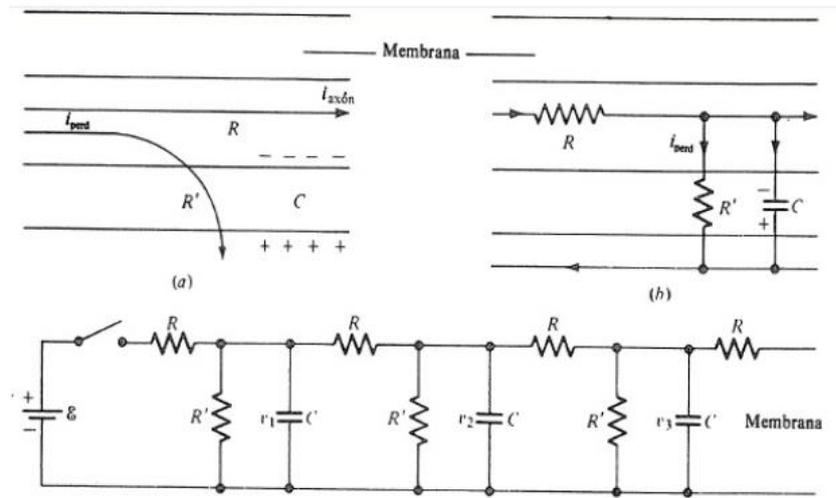


Figura 7. Esquema de un segmento de axón (a). Circuito equivalente de ese segmento de axón (b). Circuito análogo de varios segmentos de axón en la parte inferior. FEM \mathcal{E} representa la fuente de energía.

Tendrá lugar el paso de los iones, unidades de carga, por las diferentes resistencias de la membrana, y además, provocarán la diferencia de potencial por el acumulo de las cargas en el condensador. Todo gracias al trabajo de las bombas iónicas, que es lo mismo, de las pilas eléctricas o fuentes de energía.

En este estudio, para la modelización de un circuito equivalente de un segmento del axón, nos centramos más en la pérdida de los voltajes en las resistencias. Se tuvo en cuenta que la parte superior de la resistencia debido a la longitud del axón sería la parte intracelular, y la inferior se correspondería con la parte exterior de la célula, la cual presenta muy poca resistencia, por lo que es un conductor perfecto.

Material y método

En este apartado comentaremos como se han llevado a cabo las diferentes modelizaciones de los circuitos análogos al axón para comprobar las propiedades eléctricas pasivas de la membrana de las neuronas, sobre todo para demostrar la propiedad de la resistencia con un sencillo circuito análogo, teniendo en cuenta que serían respuestas a estímulos débiles producidos en la membrana del axón.

En el primer experimento realizamos un circuito pequeño con solo una resistencia, que se correspondería con la que se produce por la longitud del axón, y después lo hicimos para dos

segmentos del axón. Con este circuito comprobamos la caída del voltaje mediante la ley de Ohm ($i=V/R$).

Con el siguiente experimento, comprobamos la caída del potencial de la corriente a través de un circuito análogo para 3 segmentos del axón, representando sólo resistencias en paralelo y en serie. También utilizaremos la ley de Ohm para demostrar la caída.

Por último, realizamos un circuito RC básico, de un solo segmento del axón, representando las dos resistencias y el condensador. Con ello quisimos observar cómo cambia el potencial de membrana con respecto al tiempo.

Materiales

- Fuente de alimentación ISO-TECH IPS3610D
- Protoboard o placa board
- Polímetro
- Cable puente
- Resistencias de $1k\Omega$.
- Resistencia de aproximadamente 800Ω y resistencias de 675Ω
- 1 condensador $470\ \mu F$
- Puentes de cobre para el protoboard

Donde realizamos los modelos de circuitos análogos al axón fue en las placas board, las cuales son tableros con orificios que se encuentran conectados eléctricamente entre sí de manera interna, habitualmente siguiendo patrones de líneas, en el cual se pueden insertar componentes electrónicos y cables para el armado y prototipado de circuitos electrónicos y sistemas similares. Está hecho de dos materiales, un aislante, generalmente un plástico, y un conductor que conecta los diversos orificios entre sí. Uno de sus usos principales es la creación y comprobación de prototipos de circuitos electrónicos antes de llegar a la impresión mecánica del circuito en sistemas de producción comercial. El tipo de placa que utilizamos fue:

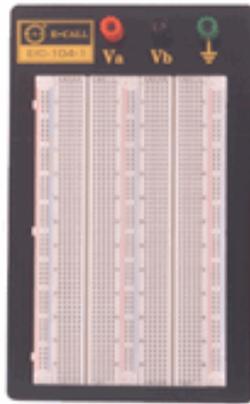


Imagen 3. EIC-104-1 1560 Tie-Points Solderless Breadboard

Para realizar nuestras propias conexiones podemos emplear simples cables pelados, o bien utilizar unos cables que vienen ya preparados para este trabajo, denominados puentes de cobre. Se trata de unos cables de longitud fija, los cuales tienen en los extremos unos contactos que facilitan ese trabajo de “pinchar” en la placa de prototipado. Además, son de cobre porque, como ya se sabe, el cobre es un buen conductor de la electricidad, homólogo a la membrana neuronal. Debido a las características de capacitancia (de 2 a 30 μF por punto de contacto) y resistencia que suelen tener las placas de pruebas están confinados a trabajar a relativamente baja frecuencia (inferior a 10 o 20 MHz, dependiendo del tipo y calidad de los componentes electrónicos utilizados).

En el caso de nuestro estudio, en un principio se iban a utilizar los puentes de cobre para conectar el circuito, pero acabamos pinchando en la placa las resistencias de manera paralela y en serie, y con los cables puentes conectamos la fuente de alimentación con las resistencias, y a su vez con el polímetro. Más tarde comentaremos para qué conectamos todo de esta manera.

Utilizamos resistencias con una cantidad determinada de ohmios, siendo los valores determinados o comprobados con el polímetro y ver si se ajustan a los valores del código de colores propuestos por el fabricante. Como nuestras resistencias eran de 4 colores, la codificación se haría de la siguiente manera: la primera banda se reconoce porque es la más cercana al borde del cuerpo de la resistencia mientras que la cuarta banda (la tolerancia) está más separada respecto a las otras tres. Los colores posibles de la primera banda son 9 y cada uno corresponde a un número entre 0 (negro) y 9 (blanco) siguiendo el orden de los colores del arco iris (negro, marrón, rojo, naranja, amarillo, verde, azul, gris y blanco). La primera banda

nos indica el primer dígito del valor de resistencia. La segunda banda, nos da el segundo dígito y la codificación de colores es igual que la primera. Los dos dígitos de las primeras dos bandas nos dan un número que puede variar entre 0 y 99. La tercera banda es el multiplicador, es decir, un factor con el cual debemos multiplicar el número de las dos primeras bandas. Para valores de resistencia más bajos de 10 ohms es necesario que el multiplicador sea inferior a 1. Para esto se usan el dorado con un factor de multiplicación de 0,1 y el plateado con un factor de 0,01. Con la tercera banda de color dorado el rango de valores puede ser desde 1 ohm hasta 9,9 ohms mientras que con el plateado el rango será entre 0,10 ohms y 0,99 ohms.

Código de colores para resistencias con 4 bandas

Ejemplo:  47.000Ω 5%

COLOR	BANDA 1	BANDA 2	MULTIPLICADOR	TOLERANCIA
NEGRO	0	0	x 1Ω	
MARRON	1	1	x 10Ω	±1%
ROJO	2	2	x 100Ω	±2%
NARANJA	3	3	x 1KΩ	
AMARILLO	4	4	x 10KΩ	
VERDE	5	5	x 100KΩ	
AZUL	6	6	x 1MΩ	
VIOLETA	7	7		
GRIS	8	8		
BLANCO	9	9		
DORADO			x 0,1Ω	±5%
PLATEADO			x 0,01Ω	±10%

Tabla 2. Ejemplo de cómo se obtiene el valor de las resistencias con 4 bandas con el código de colores

Procedimientos de los experimentos

A continuación, en este apartado vamos hablar sobre cómo hemos realizado la modelizaciones de los circuitos, cómo creamos los diferentes circuitos básicos para entender el impulso nervioso a través de los axones de las neuronas, conllevando la comprensión de los conocimientos sobre las propiedades eléctricas pasivas de la membrana de los axones.

Empezamos el primer experimento realizando un circuito básico con solo una resistencia. En la placa board pinchamos la resistencia en serie y ésta la conectamos con los cables puentes a la fuente de energía, pero solo el lado negativo de este cable estará conectado a la fuente, la parte positiva se unirá a la parte negativa de otro cable puente, el cual estará conectado al polímetro, con el cual mediremos después la intensidad de la corriente (i), cerrando el circuito conectando la parte positiva del último cable a la fuente de alimentación.

De esta manera, una vez creado el circuito, la corriente fluirá desde la fuente de energía a la resistencia, y de ahí pasará por el polímetro. Con ello pudimos hallar de otra manera el valor aproximado de la resistencia. Este sencillo circuito no ayudó a entender sobre la resistencia y la ley de Ohm de una manera electrofísica. Esta manera de construir el circuito es la base para los siguientes modelos de circuitos análogos.

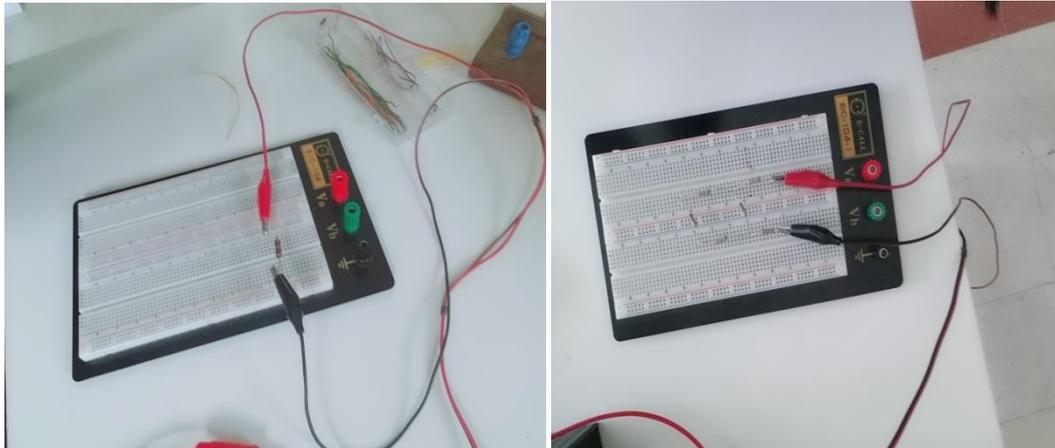


Imagen 4. Primera foto es un circuito sencillo con solo una resistencia, es decir, en serie, y la segunda foto es un circuito de 4 resistencias, en paralelo y en serie.

Continuamos haciendo otro circuito, esta vez representamos dos segmentos de axón, poniendo 6 resistencias en serie y en paralelo, como se puede ver en la segunda foto de Imagen 4. Las que están en serie simulan la resistencia por la longitud del axón R , y recordemos que ésta depende de la resistividad dada por el líquido conductor intracelular (ρ_a), el axoplasma, y las que están en paralelo son análogas a las resistencias de pérdida de la membrana. El objetivo con este circuito fue comprobar los valores medidos de voltaje con los valores teóricos, que son los que vamos a calcular, realizando los cálculos mediante la ley de Ohm, y así demostrarla.

A continuación, creamos un circuito equivalente a 3 segmentos de axón, con 8 resistencias para observar la caída del voltaje, y comprobar también la ley de Ohm, pero esta vez con más resistencias. El procedimiento del montaje es igual a como comentamos anteriormente, pero en esta ocasión pinchamos 8 resistencias en paralelo y en serie. Todas las resistencias en este caso y en el anterior, el circuito análogo de 2 segmentos, eran de 675Ω .

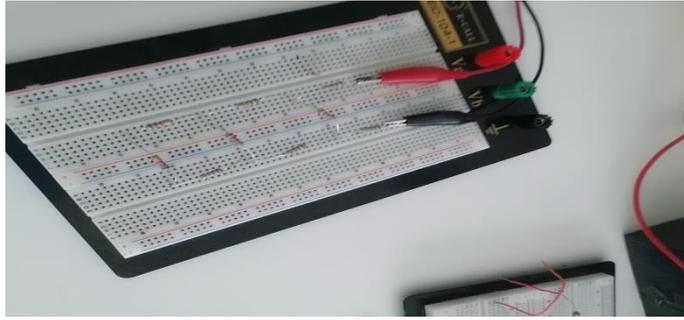


Ilustración 1. Circuito análogo de 3 segmentos.

Con los cables puentes del voltímetro se fue pinchando encima de las resistencias y medimos el voltaje observado, poniendo a 16 los voltios que proporcionará la fuente. Pudimos ver que ciertamente el voltaje caía a medida que avanzábamos por el circuito de resistencias en serie, y paralelo, hasta el último segmento. Más tarde mostraremos los resultados de este experimento.

Por último, realizamos la modelización de un circuito RC con tres resistencias y el condensador en serie, simulando la resistencia por la longitud del axón y la capacitancia de la membrana, para observar la diferencia de potencial del condensador con respecto al tiempo. Utilizamos resistencias (R) de $1\text{ k}\Omega$ y un condensador (C) de $470\text{ }\mu\text{F}$.

El procedimiento sobre como hicimos el circuito fue: en la protoboard pichamos las resistencias y el condensador en serie, y de manera visual estimamos el tiempo de carga del condensador. Pero este experimento solamente lo observamos y no realizamos la gráfica de la diferencia de potencial en función del tiempo.

Resultado y Discusión

Antes de comenzar a realizar los circuitos, comprobamos los valores esperados de las resistencias con el código de colores para resistencias con 4 bandas, de la manera que en el apartado anterior se comentó. Pero también comprobamos los valores reales de las resistencias con el polímetro, que en nuestro caso en el primer circuito, el cual era de una sola resistencia en serie, el valor de ésta lo calculamos a través de la fórmula de la ley de Ohm ($R=V/i$), obteniendo el voltaje procedente de la fuente de energía, y midiendo la intensidad de corriente del circuito con el voltímetro. En los siguientes circuitos, el valor real de la resistencia sí la obtuvimos desde un principio con el polímetro para después hallar los valores teóricos del

voltaje, comparándolos con el voltaje medido y el voltaje de la fuente de alimentación, y observar de una manera gráfica la caída del voltaje.

Los valores utilizados para los cálculos de los circuitos de 2 y 3 segmentos de axón serán los mismos, asumiendo que los voltajes medidos dan igual en ambos circuitos, sabiendo que realmente no es así. Nos hemos centrado en demostrar la ley de Ohm y la caída del voltaje con ambos modelos de una manera sencilla.

Resultados del circuito con una resistencia en serie

En el circuito de una resistencia en serie, poniendo el voltaje a 16V en la fuente de alimentación y midiendo con el polímetro la intensidad del voltaje, que en este caso nos dio 19mA, con la fórmula de la ley de Ohm calculamos que la resistencia es de 0'842KΩ, que pasado a ohmios nos da 842Ω. Más tarde comprobamos directamente con el polímetro que aproximadamente era igual.

Resultados de de los circuitos de 2 y 3 segmentos

Comprobación de la caída de voltaje a través de la ley de Ohm ($V=iR$) con los siguientes resultados obtenidos:

1. Circuito simulando dos segmentos del axón (6 resistencias en serie y en paralelo)

R y R'=675Ω	V _f	V _o	V _t
λ inicial	16V	16V	16V
λ=1	16V	3,2	4,36V
λ=2	16V	1,8	1,44V

2. Circuito simulando 3 segmentos del axón (8 resistencias en serie y en paralelo)

R y R'=675Ω	V _f	V _o	V _t
λ inicial	16V	16V	16V
λ=1	16V	3,2V	4,29V
λ=2	16V	1,8V	1,17V

$\lambda=3$	16V	0,4V	0,39V
-------------	-----	------	-------

Siendo V_f el voltaje procedente de la fuente de alimentación, el cual siempre es constante, V_o los medidos con el polímetro, y V_t los teóricos. A medida que vamos “pinchamos” encima de las resistencias con los cables puentes del polímetro, desde donde llega por primera vez la corriente a nuestro circuito hasta el final de éste, vamos obteniendo los valores del voltaje observado. Lambda representaría a las distancias cuando vamos pinchando, que en el caso del circuito de 2 segmento son solo dos distancias y en la de 3 segmentos, son de 3 distancias.

Para poder calcular los voltajes teóricos o reales (V_t), primero sumamos las resistencias en serie y paralelo del segundo segmento, es decir:

$$675\Omega (R)+675\Omega (R) +675\Omega (R')= 2025\Omega=R'_2$$

Siendo el R'_2 la resistencias total de ese segmentos. Después sumamos en paralelo para obtener R' total del primer segmento de la siguiente manera:

$$(1/R'_1)=(1/675)+(1/2025)$$

$$R'_1=506,25\Omega$$

Otra vez sumamos en paralelo y en serie, siendo el resultado $1856,25\Omega$. Con este resultado y el valor constante del voltaje que nos proporciona la fuente de energía, es decir, 16V, calculamos la intensidad con la ley de Ohm. Nos dio la $i_1=8,62*10^{-3}$ A. A partir de aquí vamos calculando el voltaje teórico “hacia adelante”, y también aplicando la ley de Ohm:

$$V_1=8,62*10^{-3} \text{ A} \times 506,25\Omega= 4,36\text{V}$$

$$i_2= 4,36\text{V}/2025= 2,15*10^{-3}\text{A}$$

$$V_2= 2,15*10^{-3}\text{a} \times 675\Omega= 1,44\text{V}$$

Los cálculos para 3 segmentos se hicieron de igual manera, pero lógicamente con más resistencias.

Podemos observar que a medida que la resistencia aumenta cuando pasa la corriente por el circuito, la intensidad de ésta es menor. Además, se demuestra la caída del voltaje, como ya

esperamos según la ley de Ohm ($i=V/R$), la cual propone que la intensidad es proporcional a la caída del voltaje partido por la resistencia. Con estos resultados pudimos entender la respuesta de la membrana de las neuronas a estímulos débiles.

Los circuitos con más resistencias que otros, es decir, simulando que tienen más segmentos del axón, el voltaje observado disminuye, al igual que el voltaje teórico o esperado. Hay que tener en cuenta que en cada circuito existe un % de error, el cual se debe a que los circuitos no son tan buenos conductores.

Aunque hayamos realizado un circuito RC, no realizamos cálculos, pero fue importante como se debía de modelizar este tipo de circuitos y observar lo que se había propuesto, es decir, la teoría de que aumenta la diferencia de potencial con el tiempo en el condensado.

A través de la ley de Ohm y la fórmula de la constante de tiempo T para los circuitos RC, podemos demostrar que a medida que nos vamos alejando del estímulo y el tiempo pasa, existirá una caída de potencial, por lo que inicialmente los valores de potencial disminuirán, hasta que finalmente se disipa. Hay que observar que los valores de nuestros modelos de lo que podría ser un circuito eléctrico en el axón no son exactamente igual en la naturaleza. También hay que tener en cuenta que en nuestro caso utilizamos cobre como conductor, y su resistividad es menor que la del axón.

En la tabla 2 se pueden observar cuales serían los valores reales de resistencia para axones con o sin mielina. La naturaleza ha elaborado un sistema de comunicación eficiente mediante un “cable” que se habrá de considerar en general como un buen aislador. Utilizamos cobre en nuestro estudio porque es lo que más se asemeja a la naturaleza.

Magnitud	Axón con mielina	Axón sin mielina
Resistividad del axoplasma, ρ_a	2 ohm m	2 ohm m
Capacidad por unidad de área de membrana, C_m	$5 \times 10^{-3} \text{ F m}^{-2}$	10^{-2} F m^{-2}
Resistencia por unidad de área de membrana, R_m	40 ohm m ²	0,2 ohm m ²
Radio, r	$5 \mu\text{m} = 5 \times 10^{-4} \text{ m}$	$5 \mu\text{m} = 5 \times 10^{-4} \text{ m}$

Tabla 2. Valores reales de resistencias y capacitancia de los axones, con o sin mielina, para un circuito equivalente.

La resistencia en la membrana tiene un valor enorme, pero gracias al aislamiento que ésta proporciona, los valores pueden ser compensados. La resistencia por pérdida, es decir, R' es

mucho más baja que la que da lugar el axoplasma en el interior de la neuronas, por lo que podemos inferir que la corriente que entra en el segmento del axón se pierde por medio de la paredes. Hay que tener en cuenta que para axones con mielina los valores de los parámetros serán diferentes, deduciendo que el pulso de corriente podrá recorrer más distancias que en axones sin mielina.

Aún sabiendo que todos los datos o los valores obtenidos de nuestros cálculos y mediciones a través de los modelos de circuitos análogos no son lo mismo que podemos encontrar en la naturaleza, sí podemos tomar nuestros circuitos experimentales como circuitos equivalentes a lo que podemos observar en la naturaleza.

Conclusiones

Basados en conocimiento bioquímico y fisiológico, y con la ayuda de un sencillo modelo electrofísico, surge el denominado circuito equivalente. Un modelo que nos permite comprender las propiedades funcionales más importantes de las células neuronales, así como las propiedades de su membrana. Esas propiedades pasivas dan cuenta de la distancia de propagación de señales tanto supraumbrales como subumbrales, así como del curso temporal de las mismas. Hemos visto que podemos medir la respuesta de la célula frente a estímulos eléctricos débiles que nosotros le realizamos. Esto le ha permitido a la ciencia avanzar en la comprensión de su funcionamiento influyendo directamente en la práctica médica.

Conclusions

Based on biochemical and physiological knowledge, and with the help of a simple electrophysical model, the so-called equivalent circuit emerges. A model that allows us to understand the most important functional properties of neuronal cells, as well as the properties of their membrane. These passive properties account for the propagation distance of both suprathreshold and sub-threshold signals, as well as their temporal course. We have seen that we can measure the response of the cell to weak electrical stimuli that we perform. This has allowed science to advance in the understanding of its operation, directly influencing medical practice.

Bibliografía

- Kane, J.W y Sternheim, M.M. 2007. *Física*, Segunda edición, Ed. Reverté.

- **Moyes, Christopher D., and Patricia M. Schulte.** 2009. *Principios de fisiología animal*. Artmed Editora.
- **Carrillo Martinez de la Escalera, Noelia.** 2010. Tesis doctoral: *Modelización de la actividad neuroeléctrica*.
- **Radesca, Daniel.** 2009. *Inclusión de una célula nerviosa en un circuito electrónico de estimulación y medida*.
- **Bruño, W y Araque, A.** 2007. *Maestría en neurociencias y biología del comportamiento*, Instituto Cajal, CSIC, Madrid.
- **Escobar-Soto, Oscar Javier.** 2009. *Propiedades eléctricas pasivas de las neuronas*, Universidad nacional de Colombia.
- **Netter, F. H., & Brass, A.** 1994. *Sistema Nervioso, Tomo I: Parte 1. Anatomía y Fisiología* (Vol. 1). Elsevier España.
- <https://www.inventable.eu/2015/06/04/como-se-leen-los-colores-de-las-resistencias/>
- https://es.wikipedia.org/wiki/Placa_de_pruebas