

TEMA 7

Propagación del potencial de acción en las neuronas

Chema Ferrero

Bioelectricidad

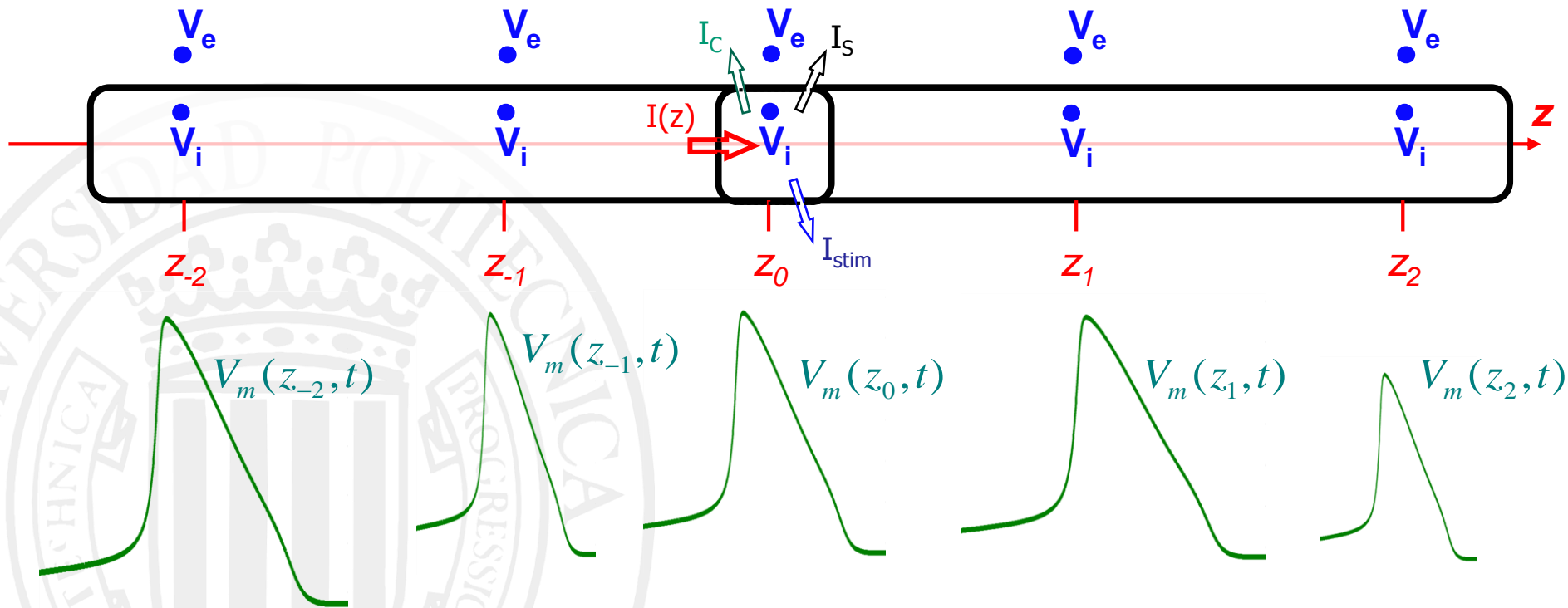
Grado en Ingeniería Biomédica

OBJETIVO: estudiar cualitativa y cuantitativamente la propagación del potencial de acción en una neurona

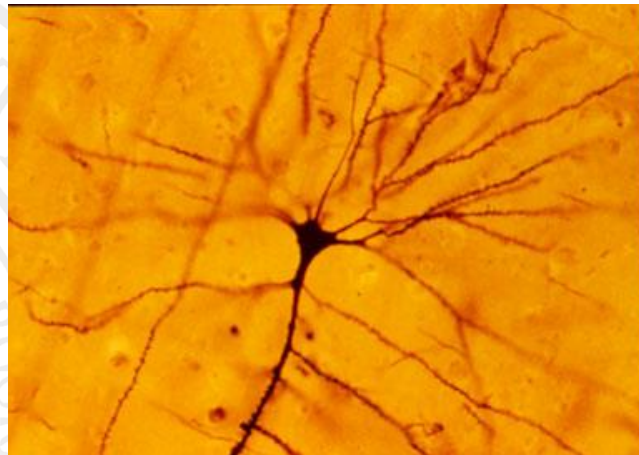
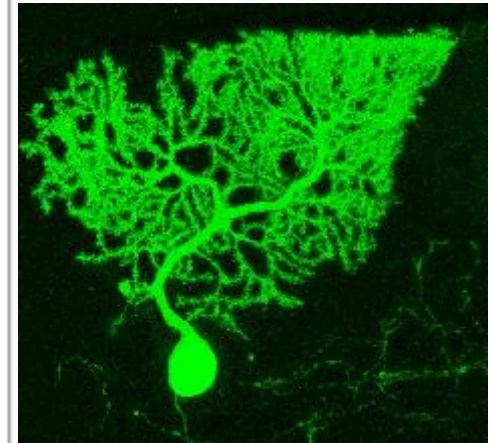
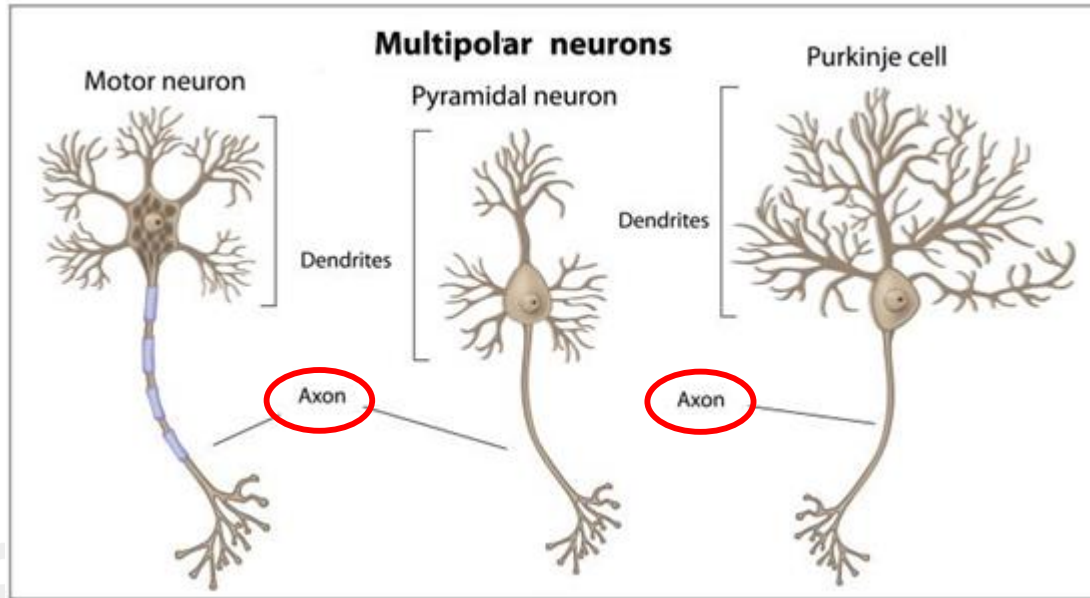
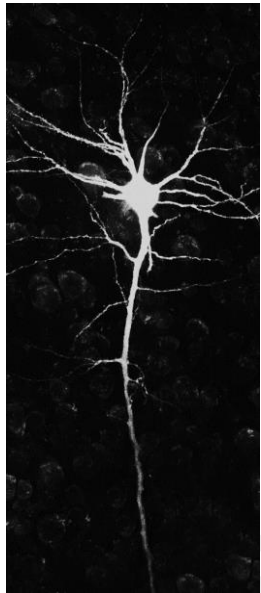
Relación tensión (V_m) – Corriente (I_s)

$$V_m(z, t) ; \quad C_m \frac{dV_m}{dt} + \sum_s I_s + I_{stim} = \cancel{I(z)} ?$$

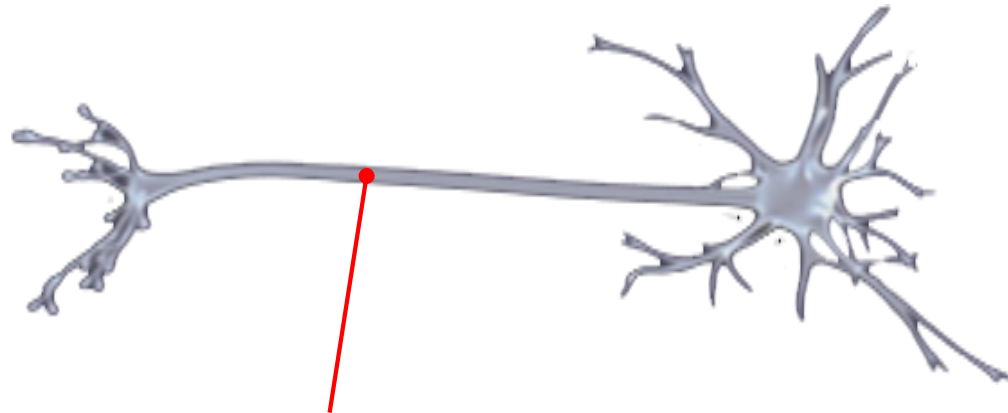
¿Cuál es la nueva ecuación que relaciona el potencial de membrana con las corrientes iónicas transmembrana?



Morfología de las neuronas

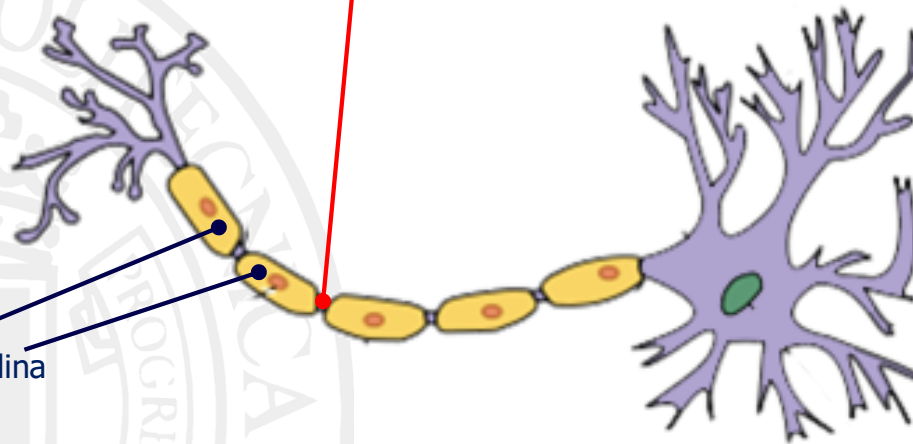


Axones mielínicos y amielínicos



Axón amielínico

Axón

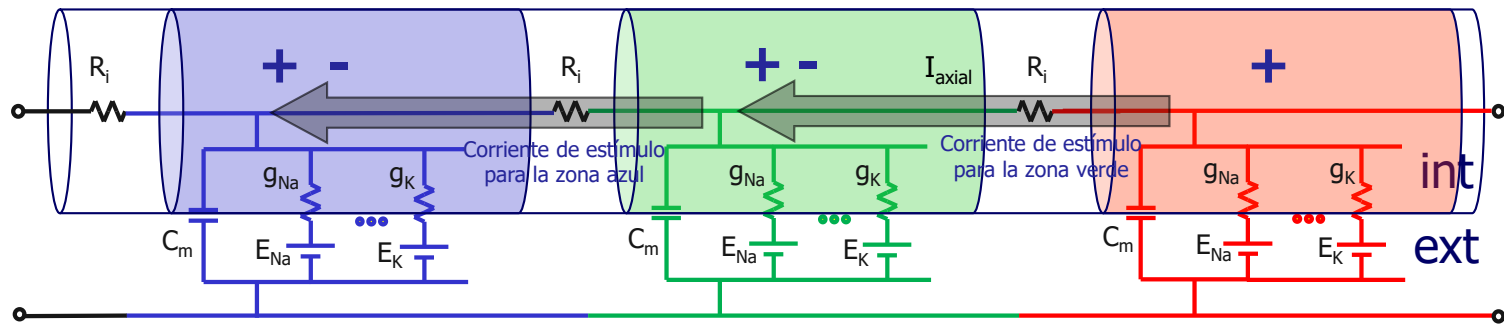


Axón mielínico

Vainas de mielina

¿Por qué se propaga el potencial de acción?

Circuitos eléctricos equivalentes locales



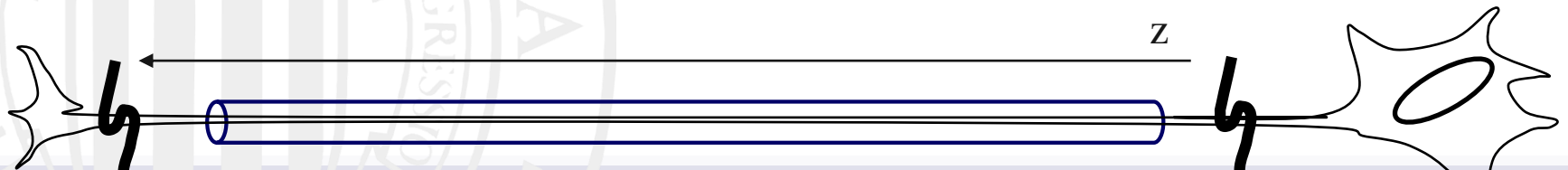
... ← Sinapsis

La estimulación llega desde uno de los lados (no es global)

$V_m(z, t_1)$

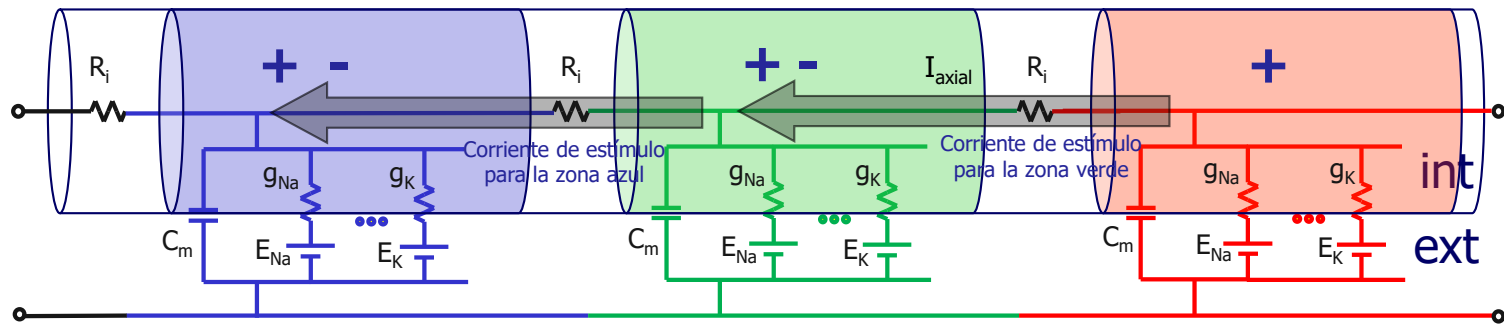


El potencial de acción se propaga desde las dendritas hacia las terminaciones sinápticas a lo largo del axón a cierta velocidad



¿Por qué se propaga el potencial de acción?

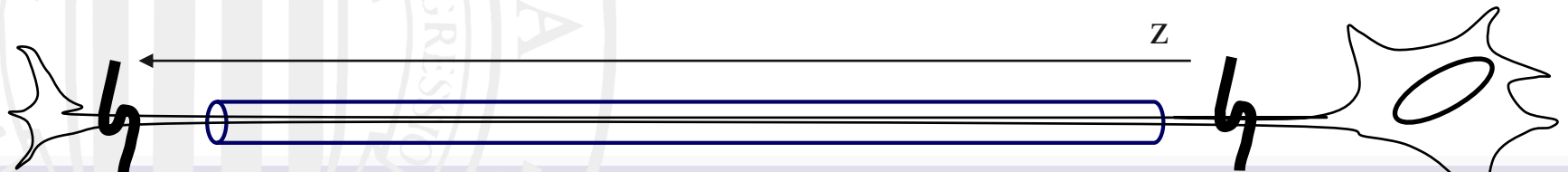
Circuitos eléctricos equivalentes locales

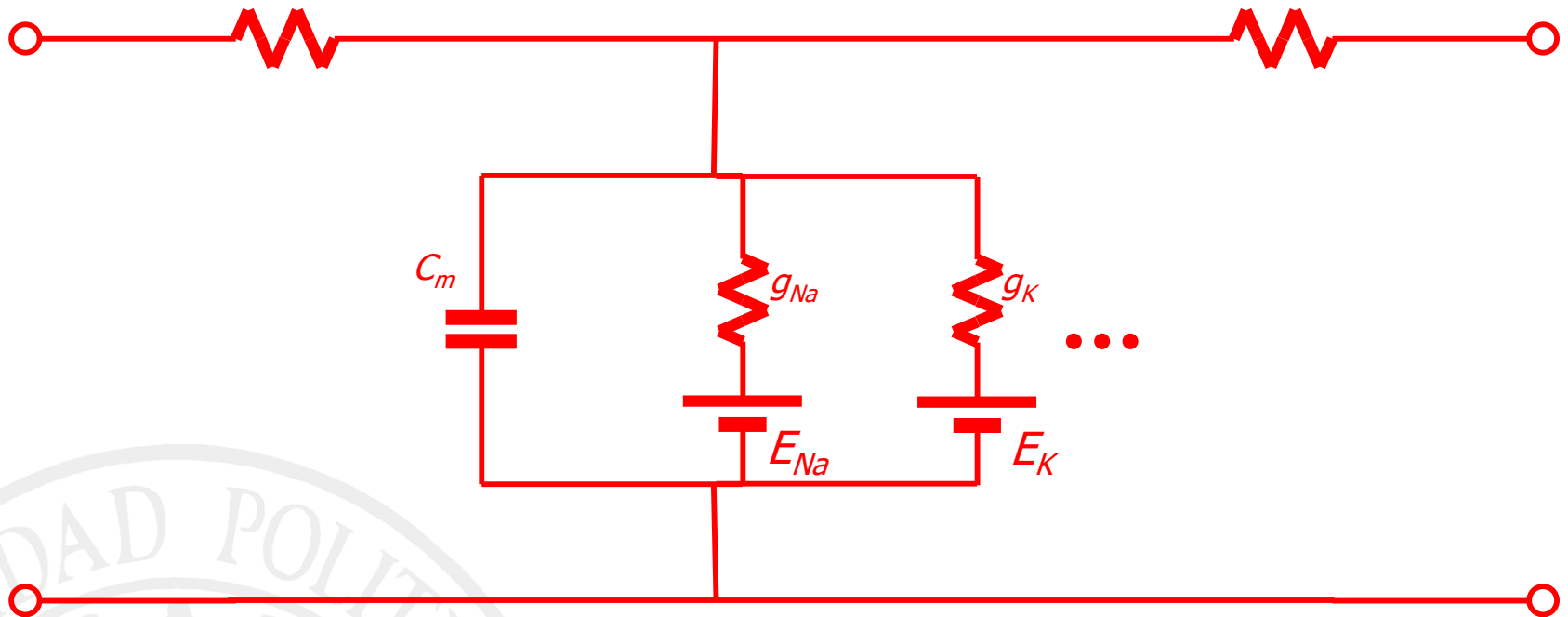


... ← Sinapsis

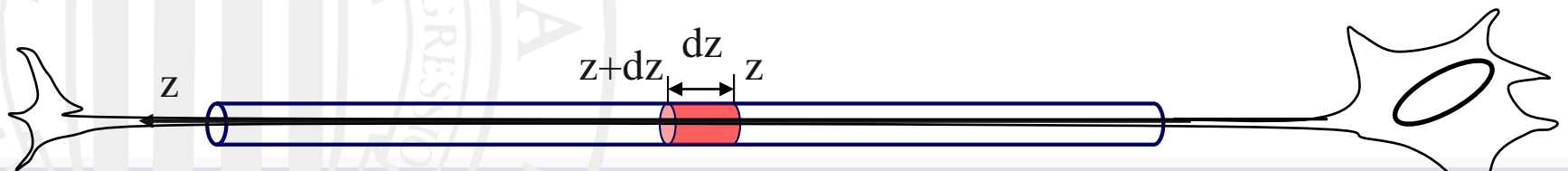
La estimulación llega desde uno de los lados (no es global)

El potencial de acción se propaga desde las dendritas hacia las terminaciones sinápticas a lo largo del axón a cierta velocidad

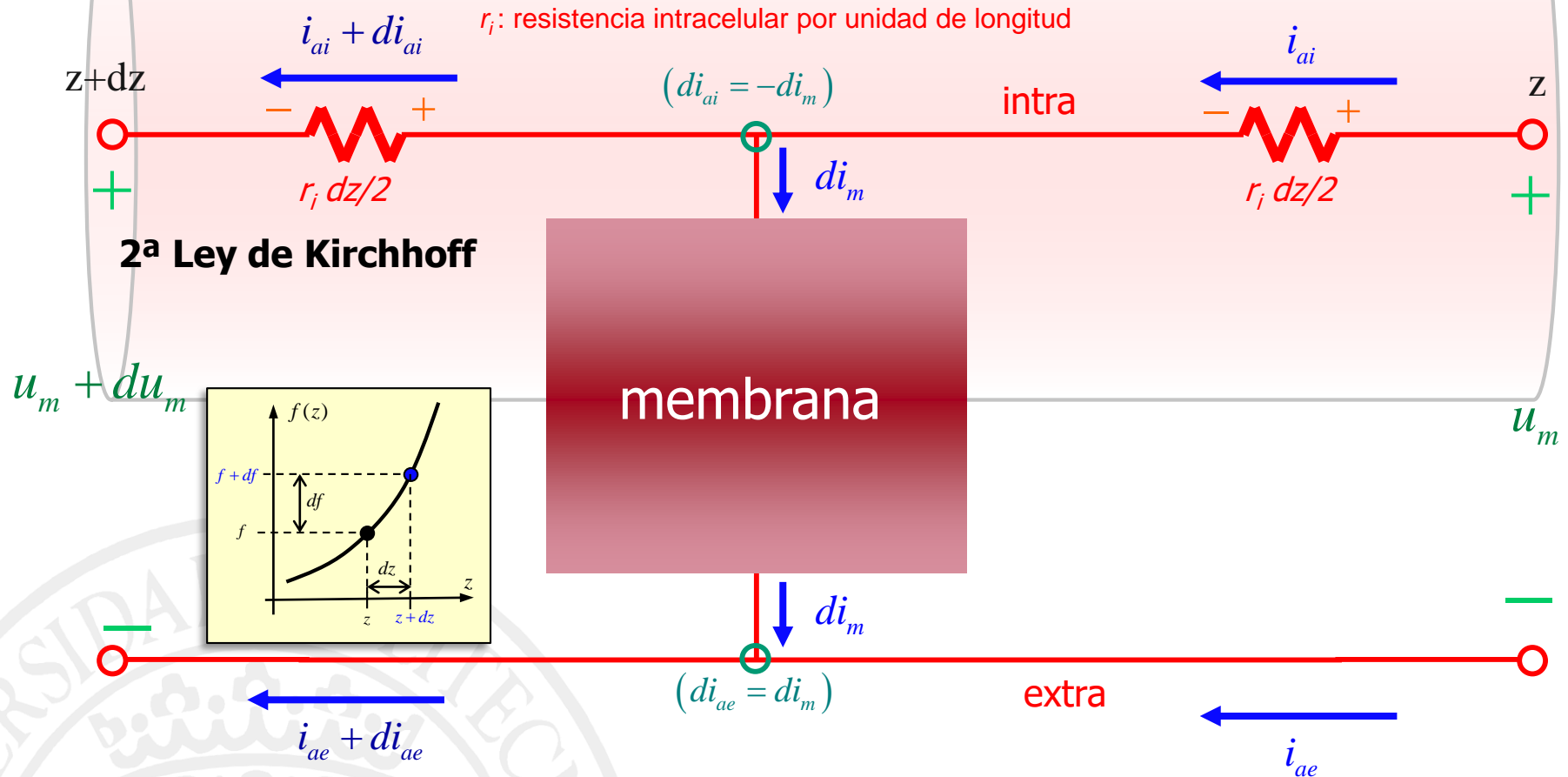




OBJETIVO: deducir la relación entre el potencial de membrana y la corriente de membrana

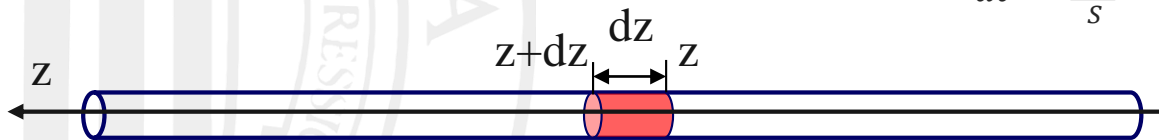


valores del potencial de membrana y de las corrientes en un instante de tiempo t dado

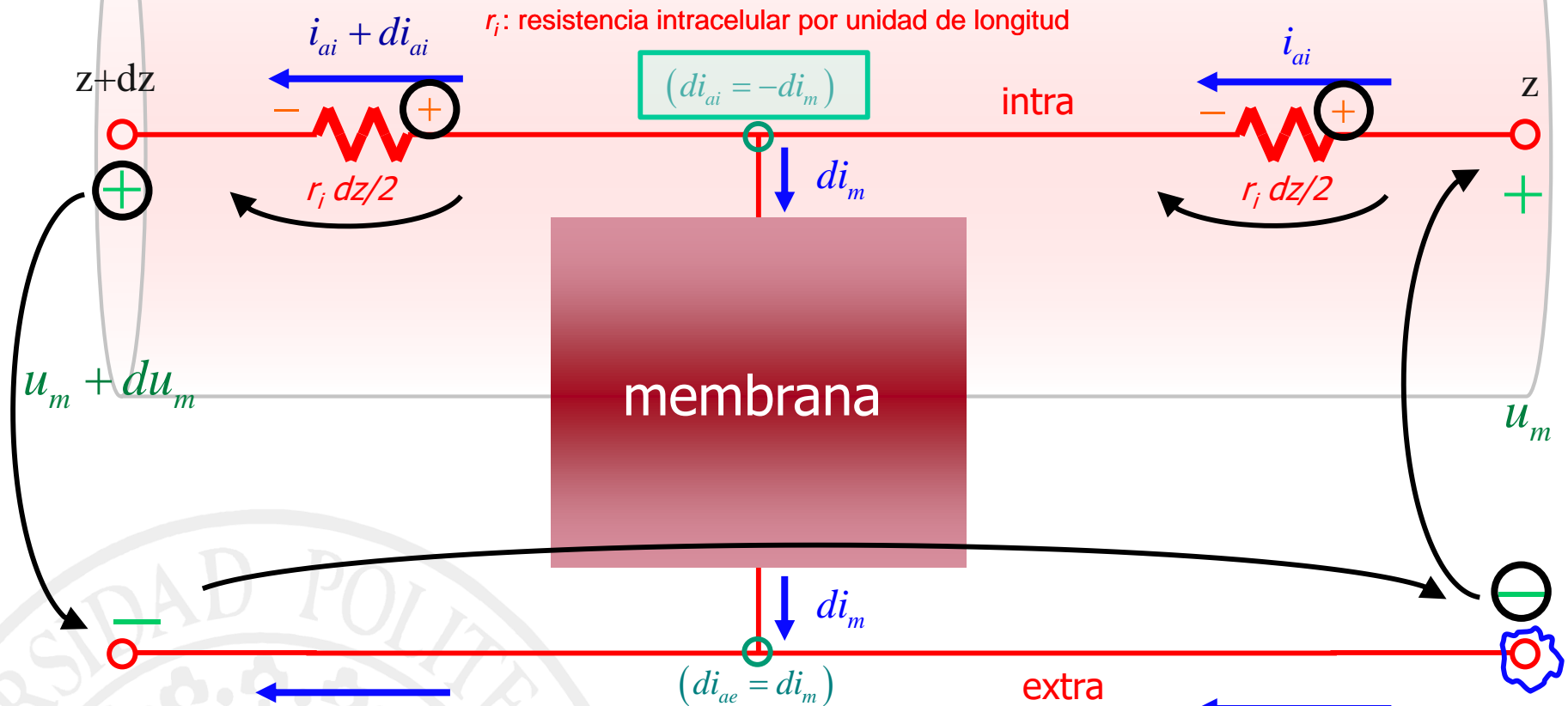


OBJETIVO: deducir la relación entre el potencial de membrana y la corriente de membrana

$$C_m \frac{dV_m}{dt} + \sum_s I_s + I_{stim} = ?$$



valores del potencial de membrana y de las corrientes en un instante de tiempo t dado

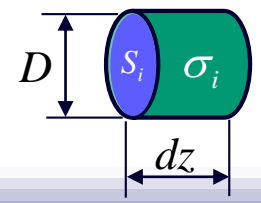


$$-u_m + \frac{r_i dz}{2} i_{ai} + \frac{r_i dz}{2} (i_{ai} + di_{ai}) + (u_m + du_m) = 0 \Rightarrow \frac{du_m}{dz} = -r_i i_{ai} \Rightarrow \frac{du_m}{dz} = -\frac{1}{\gamma \sigma_i S_i} i_{ai} \Rightarrow$$

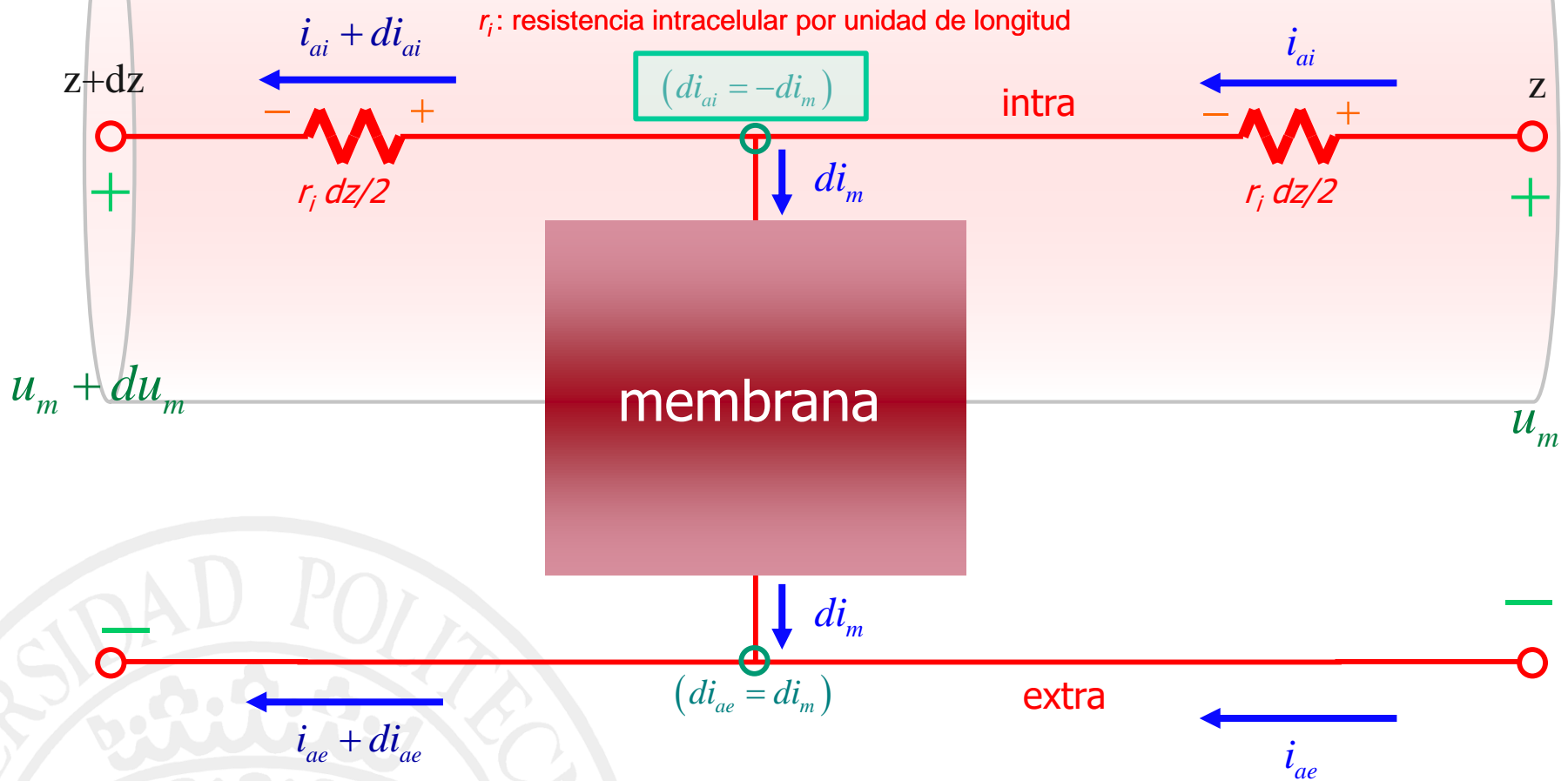
$$i_{ai} = -\gamma \sigma_i S_i \frac{du_m}{dz}$$

(Tema 9)

Ya, pero... yo lo que busco es u_m en función de i_m (no de i_{ai})



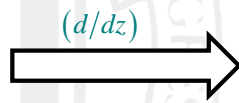
valores del potencial de membrana y de las corrientes en un instante de tiempo t dado



$$\frac{di_m}{dz} = \frac{j_m dS_m}{dz} = \frac{j_m (2\pi R) dz}{dz} = \pi D j_m$$

$$i_{ai} = -\gamma \sigma_i S_i \frac{du_m}{dz}$$

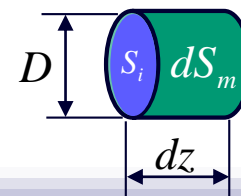
$(di_{ai} = -di_m)$



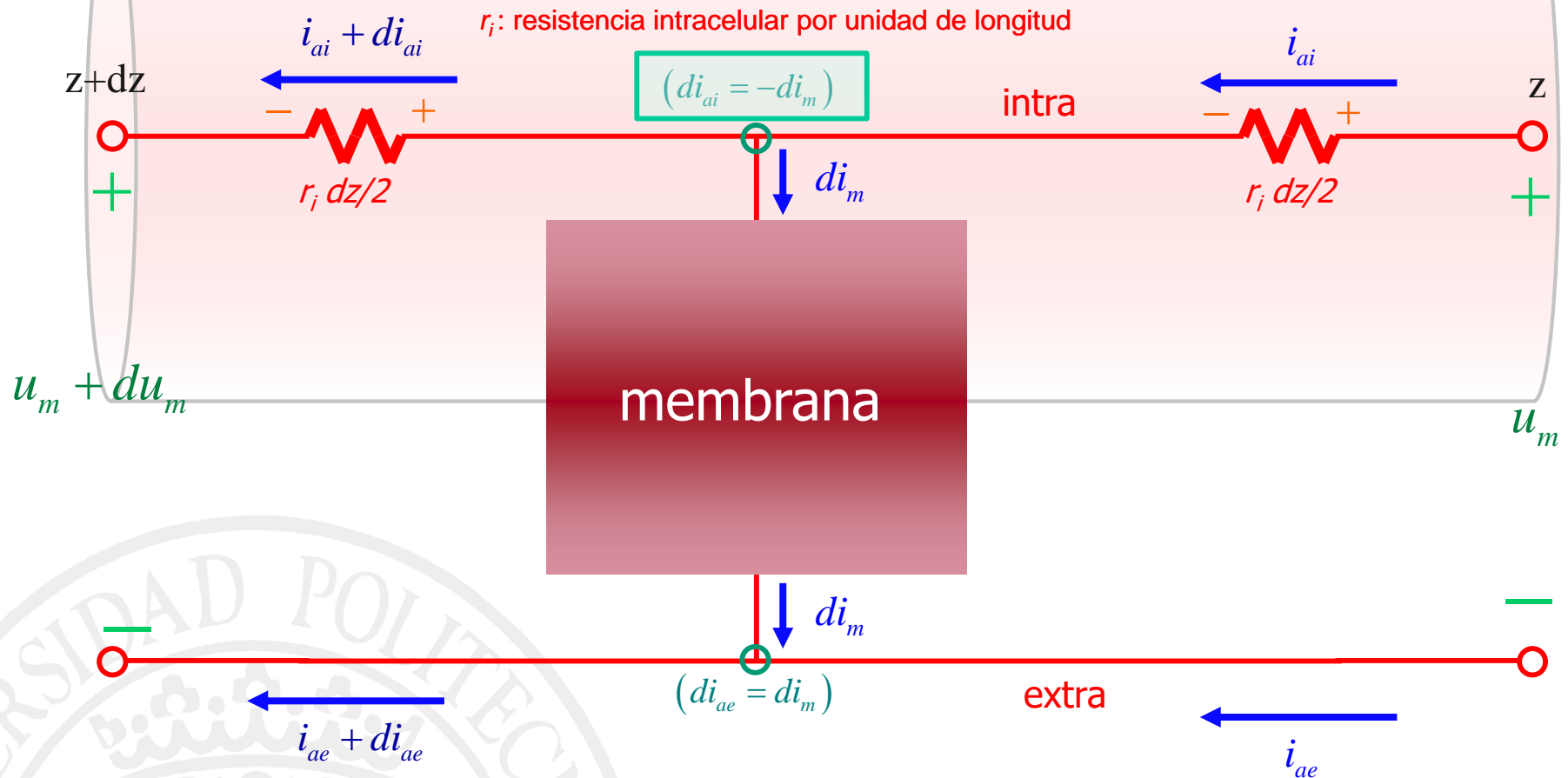
(Tema 8)

$$\left(\frac{di_m}{dz} \right) = \gamma \sigma_i (S_i) \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

$S_i = \pi (D/2)^2$



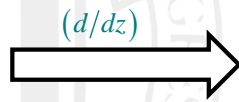
valores del potencial de membrana y de las corrientes en un instante de tiempo t dado



$$\frac{di_m}{dz} = \frac{j_m dS_m}{dz} = \frac{j_m (2\pi R) dz}{dz} = \pi D j_m$$

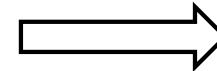
$$i_{ai} = -\gamma \sigma_i S_i \frac{du_m}{dz}$$

$(di_{ai} = -di_m)$



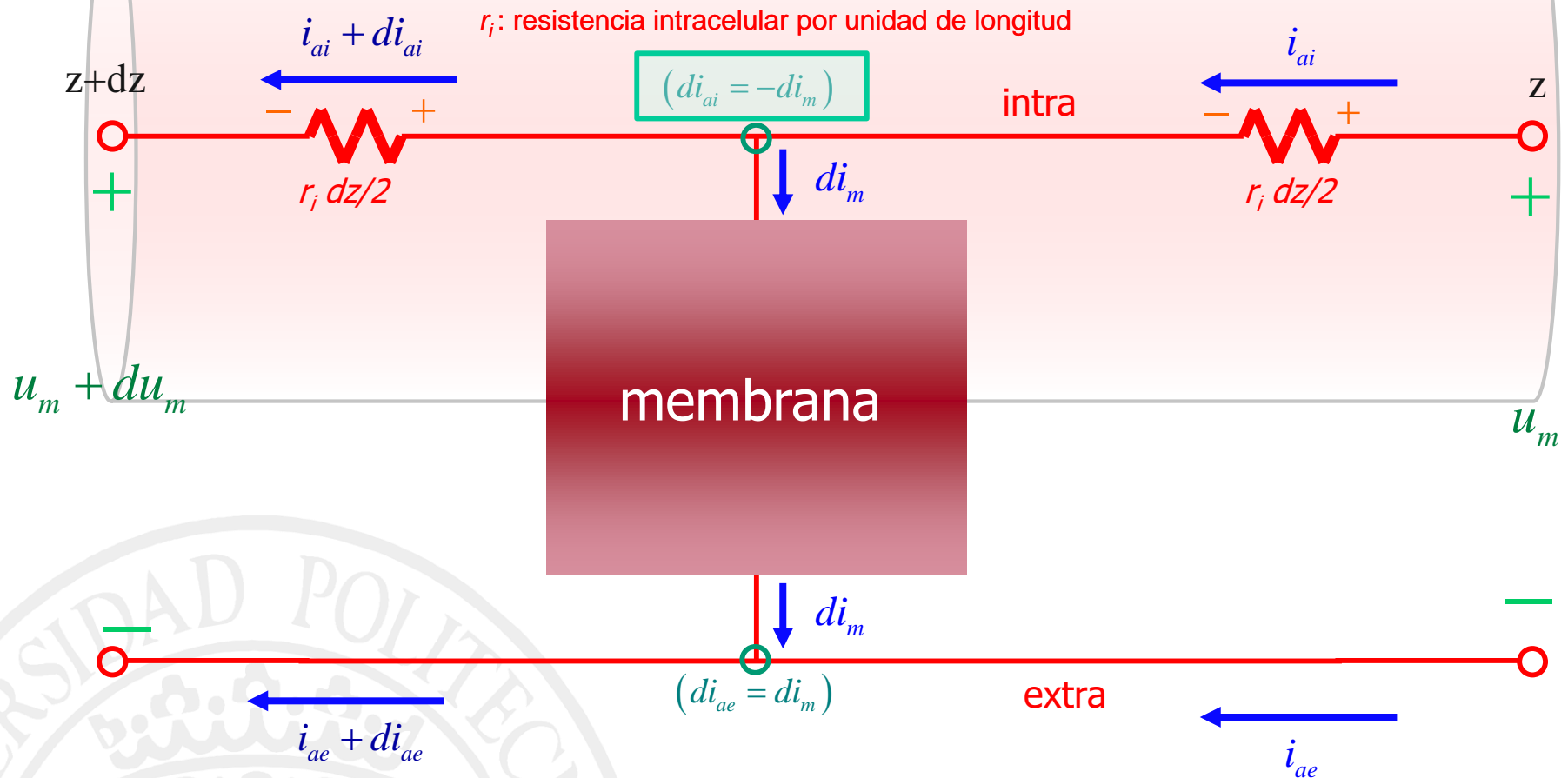
$$\left(\frac{di_m}{dz} \right) = \gamma \sigma_i S_i \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

$S_i = \pi (D/2)^2$



$$j_m = \beta \sigma_i D \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

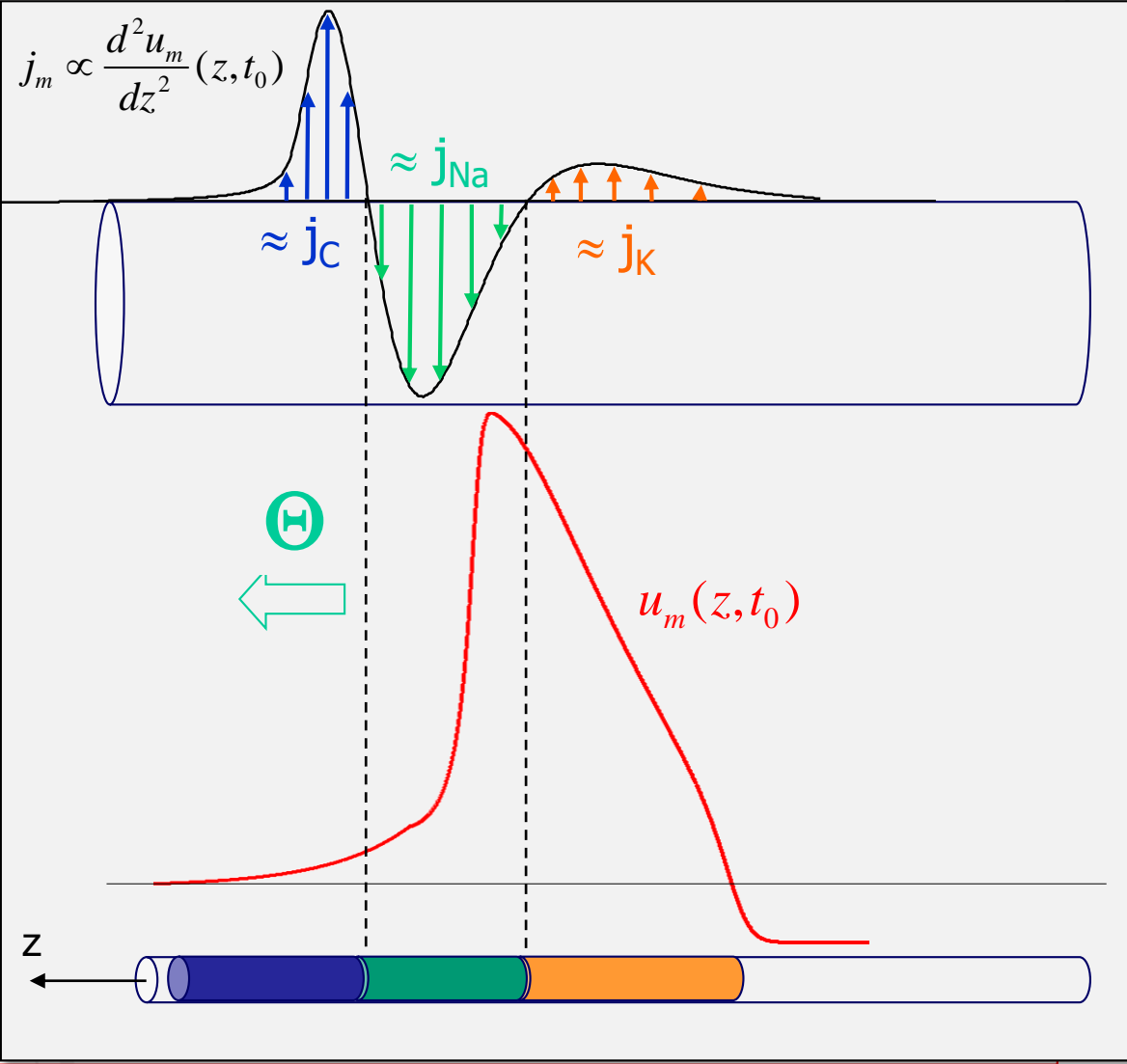
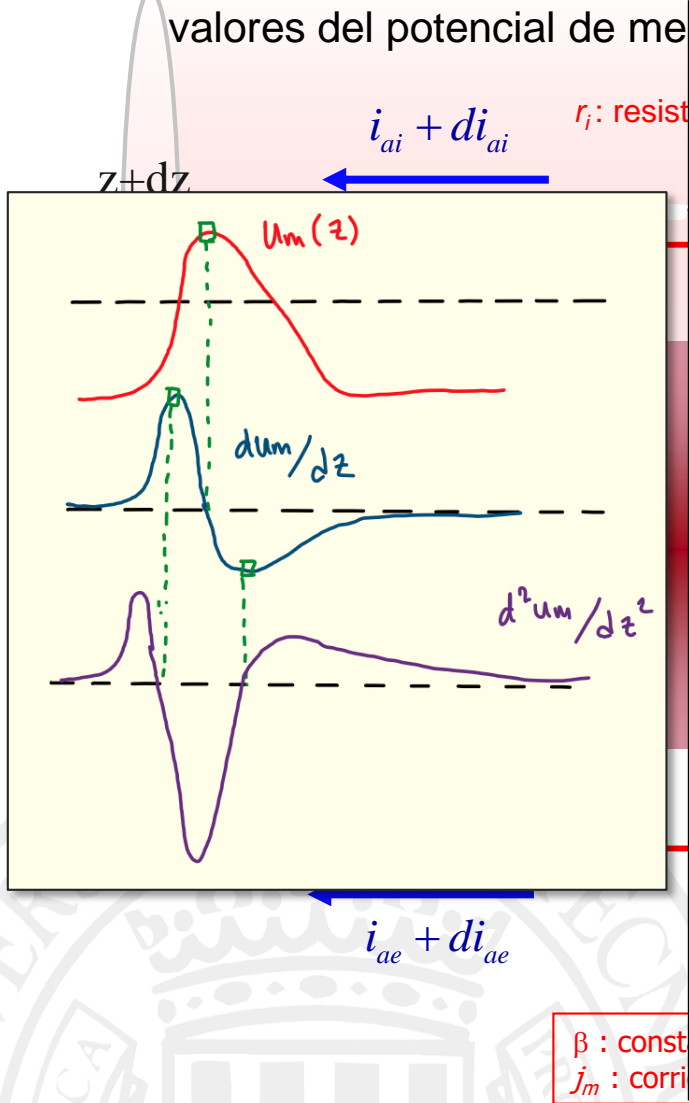
valores del potencial de membrana y de las corrientes en un instante de tiempo t dado



β : constante ; σ_i : conductividad intracelular ; D : diámetro del axón
 j_m : corriente de membrana por unidad de superficie (densidad de corriente de membrana)

$$j_m = \beta \sigma_i D \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

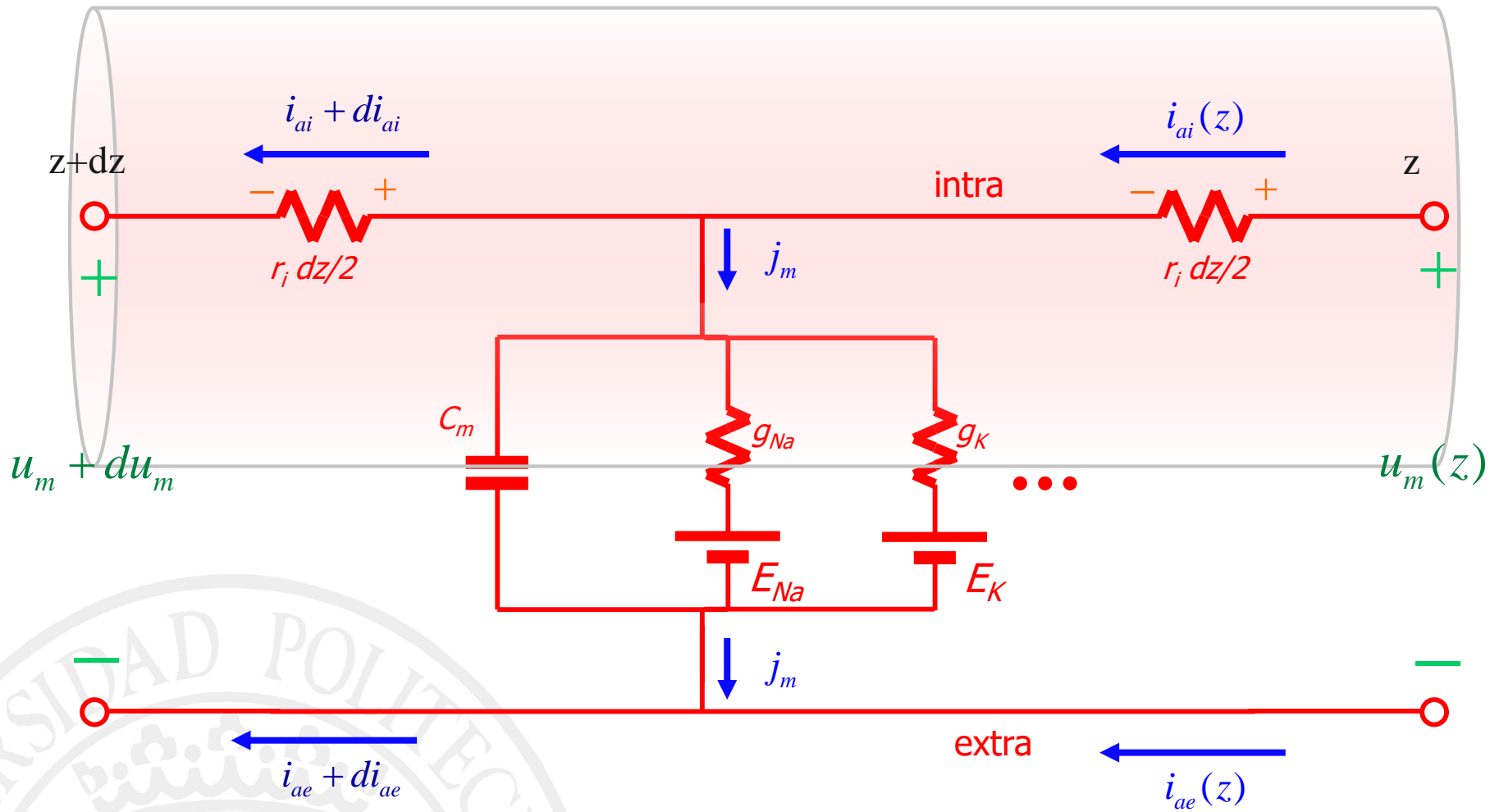
valores del potencial de me



Relación tensión (u_m) – densidad de corriente (j_m)
en un axón neuronal amielínico

$$j_m = \beta \sigma_i D \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

“Ecuación del cable”



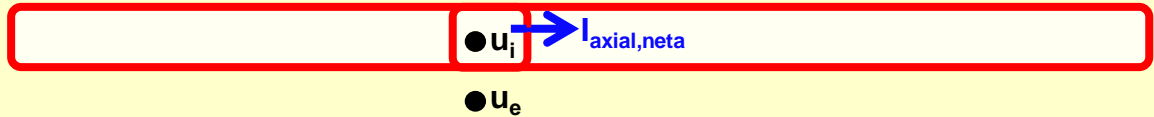
$$j_m = C_m \frac{du_m}{dt} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

ECUACIÓN DE REACCIÓN-DIFUSIÓN

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

$$j_m = \beta \sigma_i D \frac{d^2 u_m}{dz^2}$$

$$C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim} = \cancel{0} = -I_{axial,neta} = \beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2}$$



Conductancias

$$g_S(t) = \sigma_S \gamma_S f_{S1}(t) f_{S2}(t) \dots f_{Sn_S}(t)$$

Compuertas

$$\frac{df_k}{dt} = \frac{f_{k\infty}(V_m) - f_k(t)}{\tau_{fk}(V_m)} \quad k = 1 \dots n$$

ECUACIÓN DE REACCIÓN-DIFUSIÓN

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

Modelo Hodgkin-Huxley del potencial de acción propagado

$$\frac{dm}{dt} = \frac{m_{\infty}(V_m) - m(t)}{\tau_m(V_m)} \quad \frac{dh}{dt} = \frac{h_{\infty}(V_m) - h(t)}{\tau_h(V_m)} \quad \frac{dn}{dt} = \frac{n_{\infty}(V_m) - n(t)}{\tau_n(V_m)}$$

$$I_{Na}(V_m, t) = \sigma_{Na} \gamma_{Na} m^3(V_m, t) h(V_m, t) [V_m - E_{Na}]$$

$$I_K(V_m, t) = \sigma_K \gamma_K n^4(V_m, t) [V_m - E_K]$$

$$I_L(V_m, t) = \sigma_L \gamma_L [V_m - E_L]$$

$$m_{\infty}(V_m) = \frac{\alpha_m(V_m)}{\alpha_m(V_m) + \beta_m(V_m)} \quad ; \quad \tau_m(V_m) = \frac{1}{\alpha_m(V_m) + \beta_m(V_m)}$$

$$h_{\infty}(V_m) = \frac{\alpha_h(V_m)}{\alpha_h(V_m) + \beta_h(V_m)} \quad ; \quad \tau_h(V_m) = \frac{1}{\alpha_h(V_m) + \beta_h(V_m)}$$

$$n_{\infty}(V_m) = \frac{\alpha_n(V_m)}{\alpha_n(V_m) + \beta_n(V_m)} \quad ; \quad \tau_n(V_m) = \frac{1}{\alpha_n(V_m) + \beta_n(V_m)}$$

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

$$\alpha_m(V_m) = \frac{0.1(25 - V_m)}{\exp\left(\frac{25 - V_m}{10}\right) - 1}$$

$$\beta_m(V_m) = 4.0 \exp\left(-\frac{V_m}{18}\right)$$

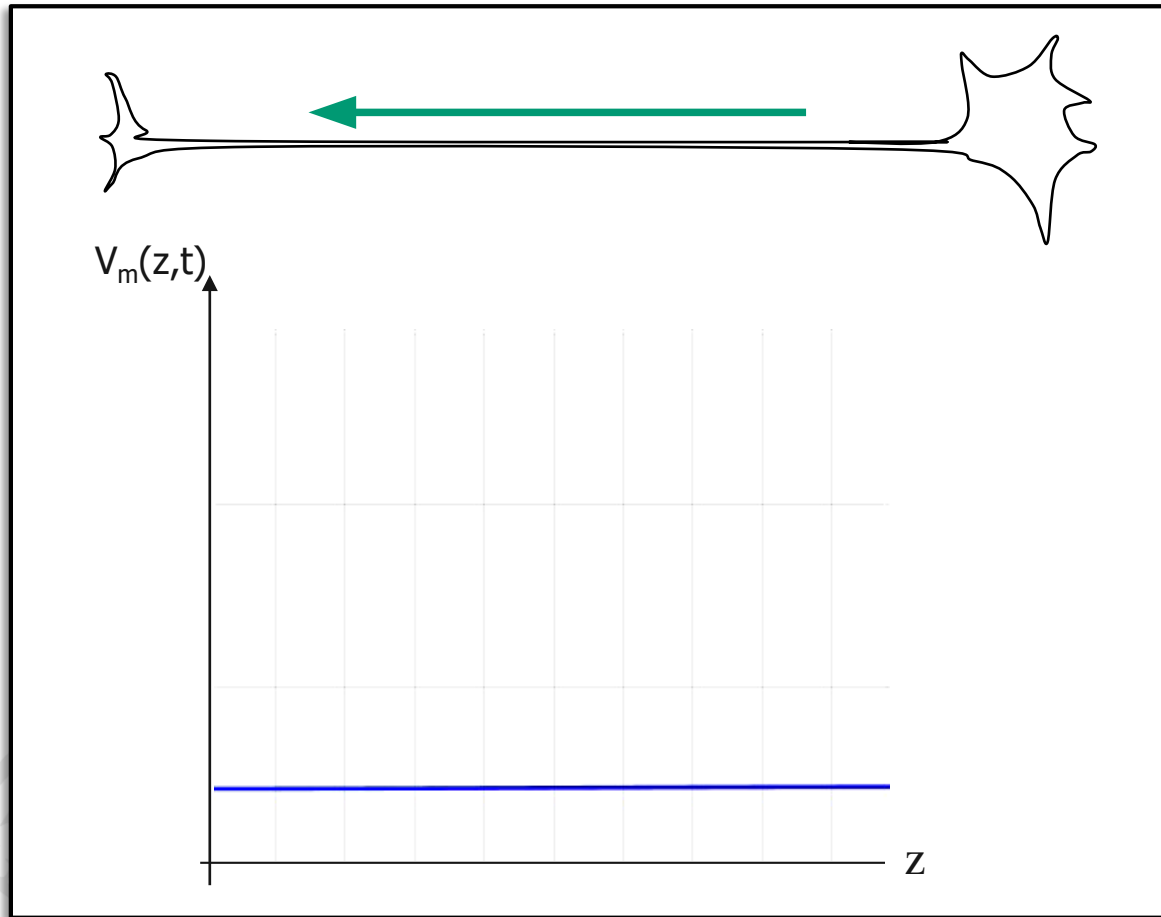
$$\alpha_h(V_m) = 0.07 \exp\left(-\frac{V_m}{25}\right)$$

$$\beta_h(V_m) = \frac{1}{\exp\left(\frac{30 - V_m}{10}\right) + 1}$$

$$\alpha_n(V_m) = \frac{0.01(10 - V_m)}{\exp\left(\frac{10 - V_m}{10}\right) - 1}$$

$$\beta_n(V_m) = 0.125 \exp\left(-\frac{V_m}{80}\right)$$

Modelo Hodgkin-Huxley del potencial de acción propagado



$$\frac{1}{\alpha_n(V_m)} - n(t)$$

$$Na]$$

$$V_m)$$

$$n_{\infty}(V_m) = \frac{\alpha_n(V_m)}{\alpha_n(V_m) + \beta_n(V_m)} ; \quad \tau_n(V_m) = \frac{1}{\alpha_n(V_m) + \beta_n(V_m)}$$

$$\alpha_m(V_m) = \frac{0.1(25 - V_m)}{\exp\left(\frac{25 - V_m}{10}\right) - 1}$$

$$\beta_m(V_m) = 4.0 \exp\left(-\frac{V_m}{18}\right)$$

$$\alpha_h(V_m) = 0.07 \exp\left(-\frac{V_m}{25}\right)$$

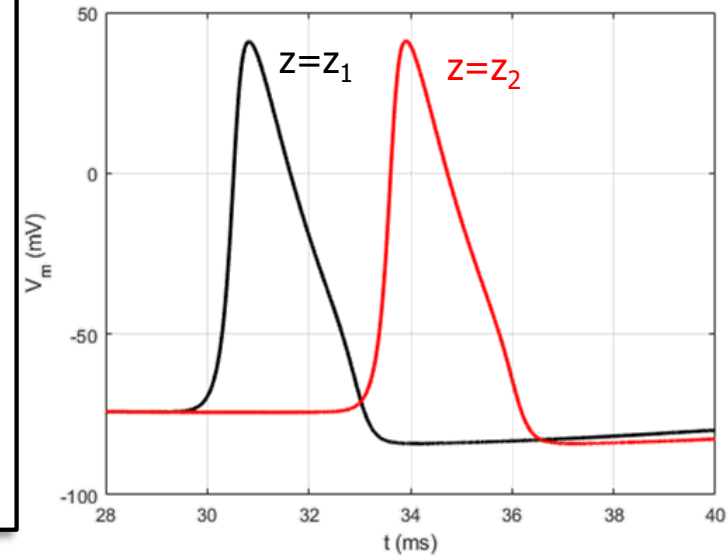
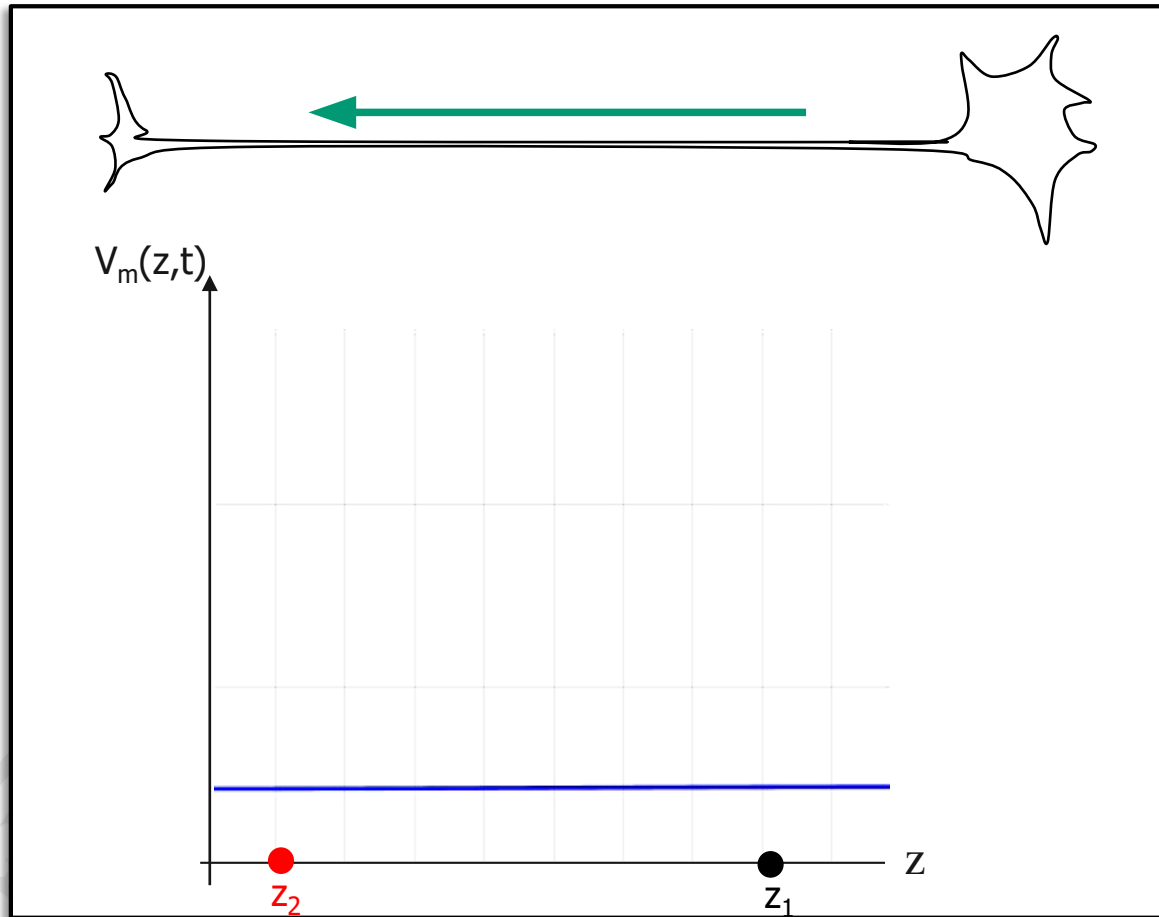
$$\beta_h(V_m) = \frac{1}{\exp\left(\frac{30 - V_m}{10}\right) + 1}$$

$$\alpha_n(V_m) = \frac{0.01(10 - V_m)}{\exp\left(\frac{10 - V_m}{10}\right) - 1}$$

$$\beta_n(V_m) = 0.125 \exp\left(-\frac{V_m}{80}\right)$$

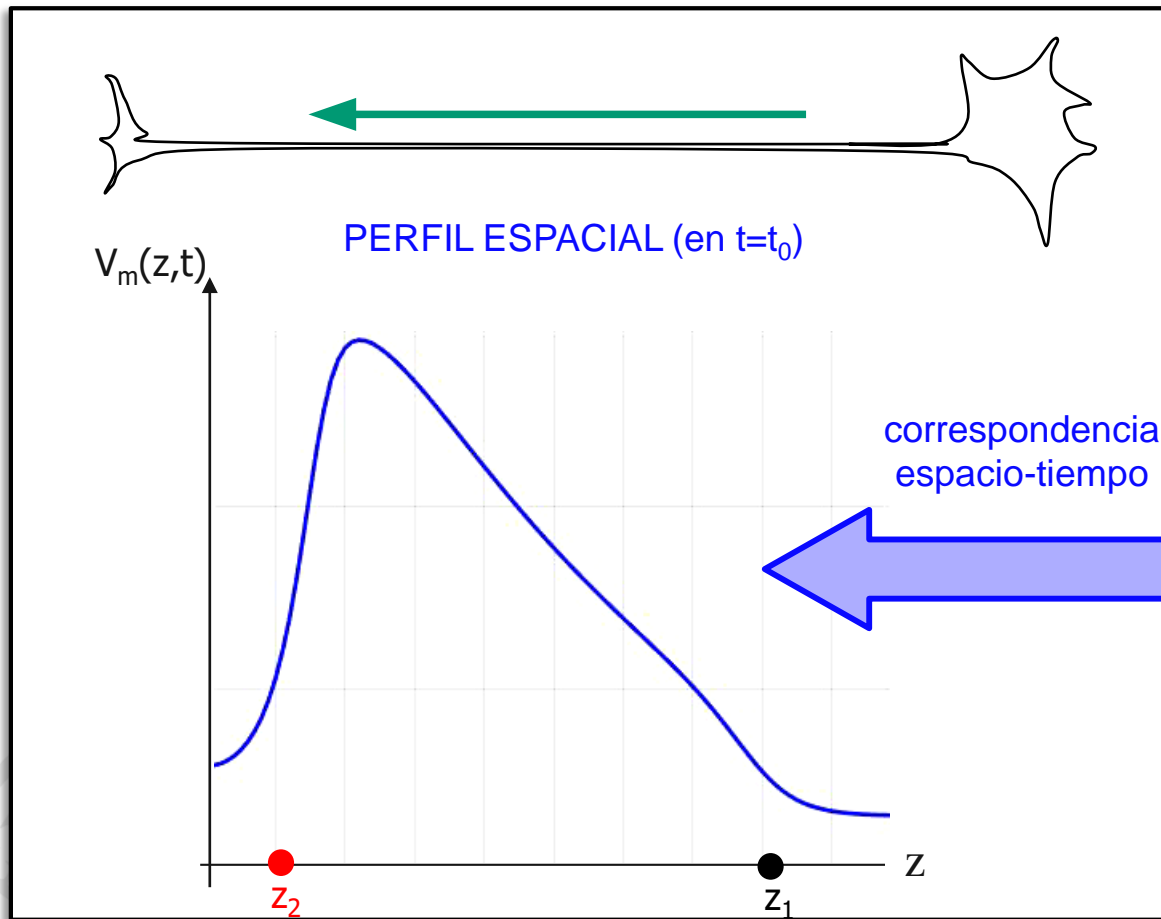
$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

Modelo Hodgkin-Huxley del potencial de acción propagado



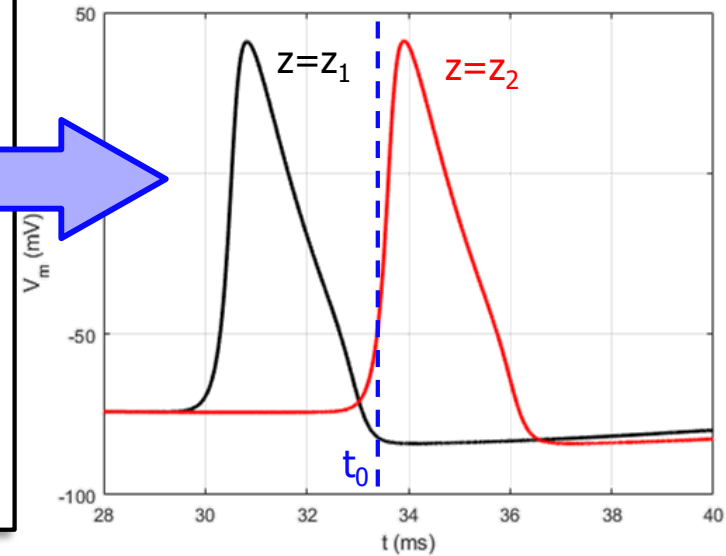
$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

Modelo Hodgkin-Huxley del potencial de acción propagado



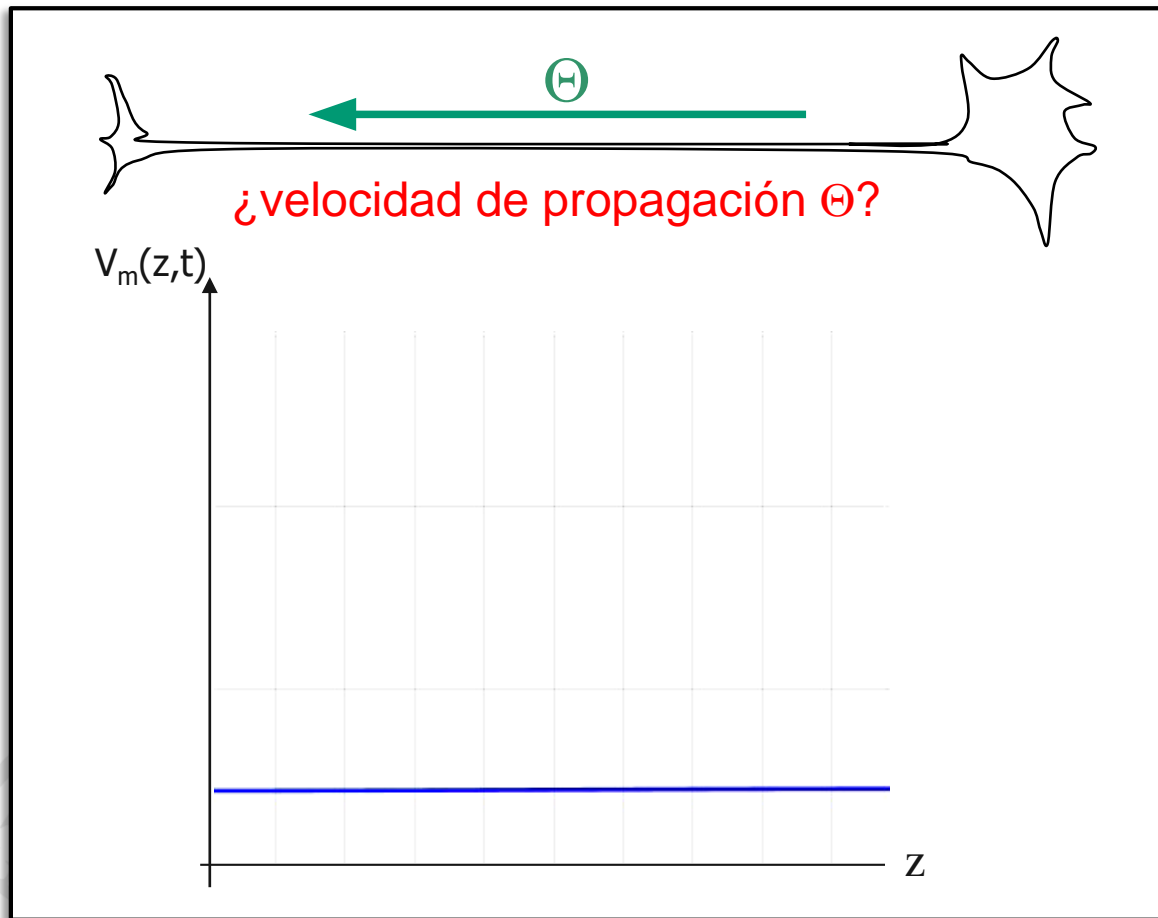
correspondencia
espacio-tiempo

EVOLUCIÓN TEMPORAL
(en $z=z_1$ y $z=z_2$)



$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

La propagación del potencial de acción por el axon es un fenómeno ondulatorio



(ecuación de ondas)

$$\frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = \frac{1}{\Theta^2} \frac{\partial^2 u_m}{\partial t^2}$$

$[z = \Theta t]$

$$\frac{\beta \sigma_i D}{\Theta^2} \frac{\partial^2 u_m}{\partial t^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u_m}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_S g_S (u_m - E_S) + \sum_S I_{B,I} + I_{stim}$$

Ecuación de la velocidad de propagación del potencial de acción



- C_m : capacidad por unidad de superficie
- g_s : conductancia instantánea por unidad de superficie
- I_x : corrientes por unidad de superficie

$$\frac{\beta \sigma_i D}{\Theta^2} \frac{\partial^2 u_m}{\partial t^2} = C_m \frac{\partial u_m}{\partial t} + \sum_s g_s (u_m - E_s) + \sum_s I_{B,I} + I_{stim}$$

$\neq f(D, \sigma_i, \Theta, \beta)$

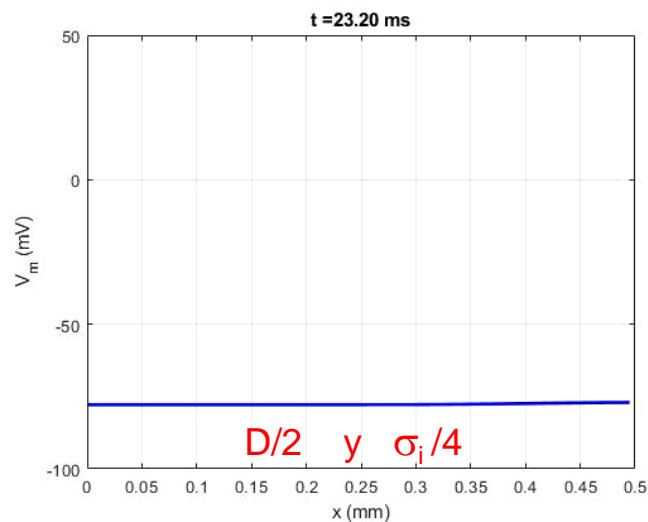
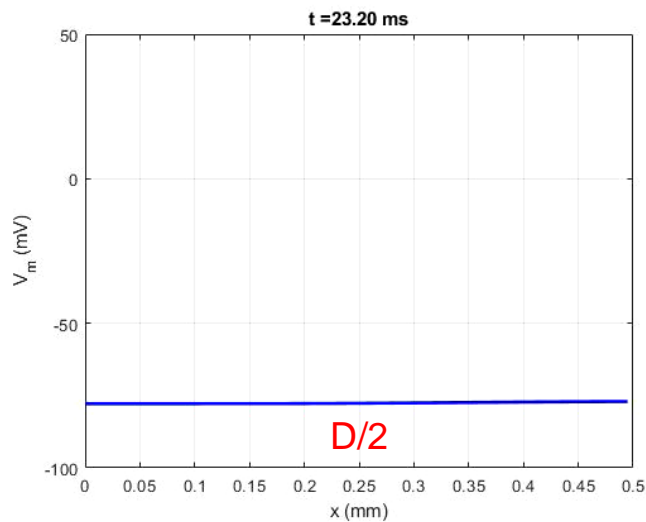
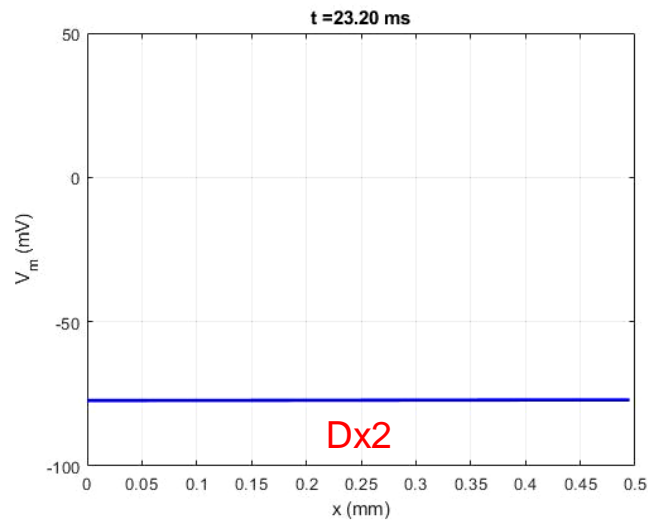
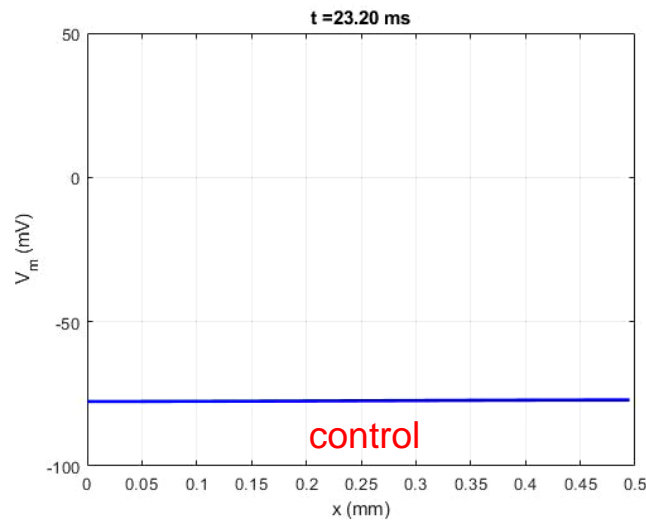
$I_m \neq f(D, \sigma_i, \Theta, \beta)$

K →

$$\Theta = \sqrt{\frac{\beta \sigma_i D}{K}}$$

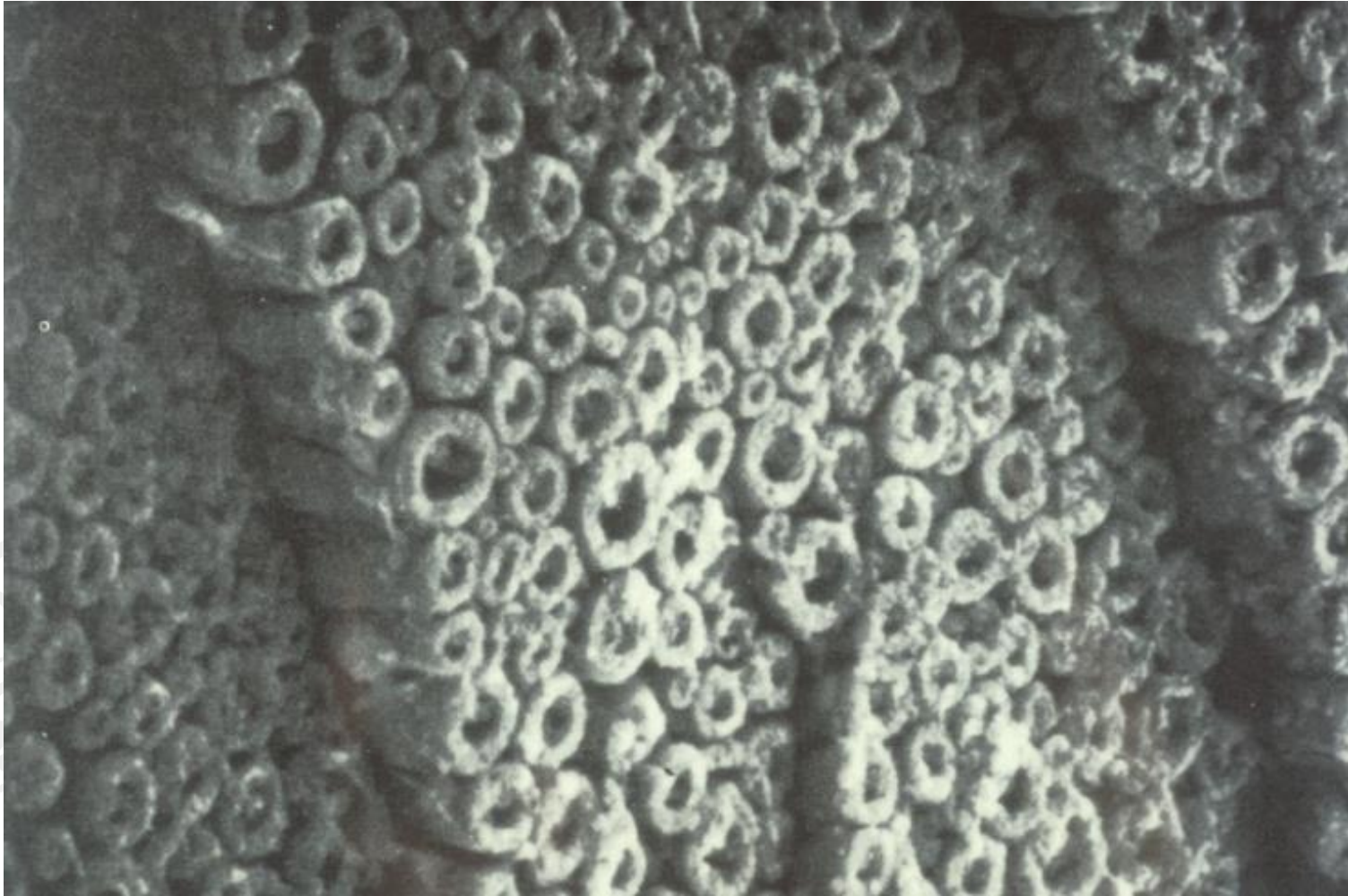
Constante que no depende de $D, \sigma_i, \Theta, \beta$

Ecuación de la velocidad de propagación del potencial de acción



$$\Theta = \sqrt{\frac{\beta \sigma_i D}{K}}$$

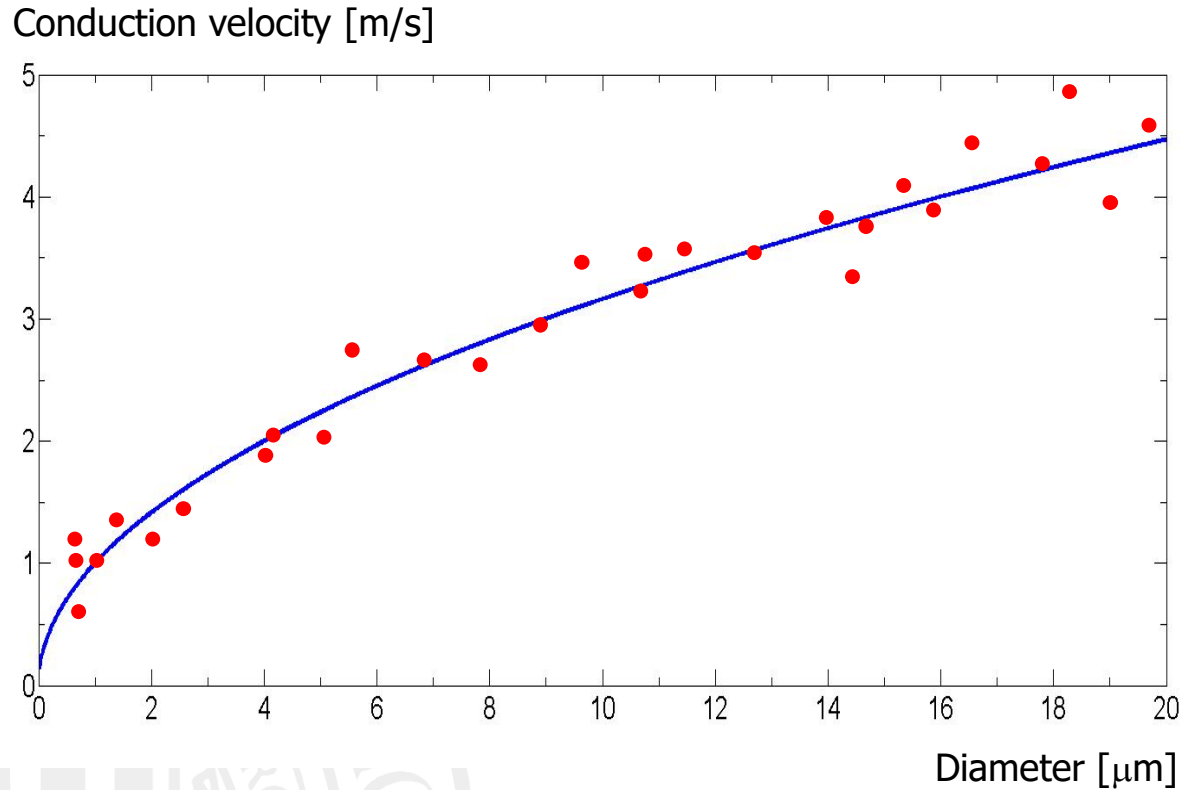
Propagación Activa del Potencial de Acción en un Axón Amielínico



$$\Theta = \sqrt{\frac{\beta \sigma_i \bar{D}}{K}}$$

$$\Theta \text{ (m/s)} \approx \alpha \sqrt{D(\mu\text{m})}$$

Propagación Activa del Potencial de Acción en un Axón Amielínico

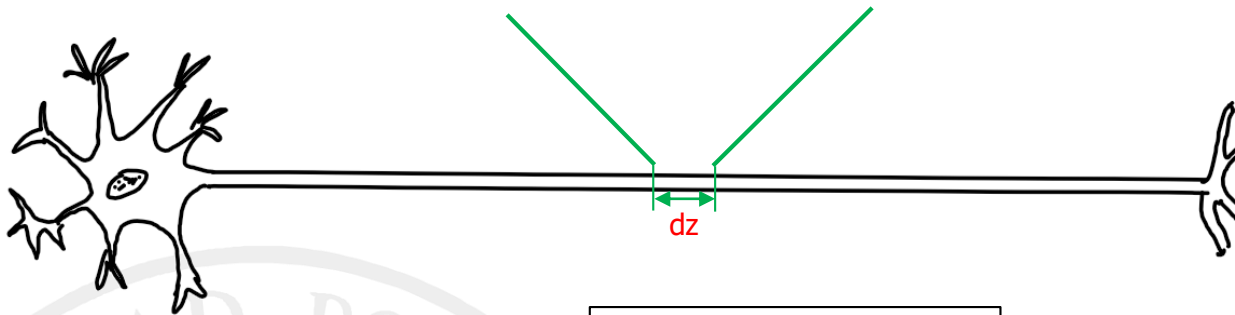
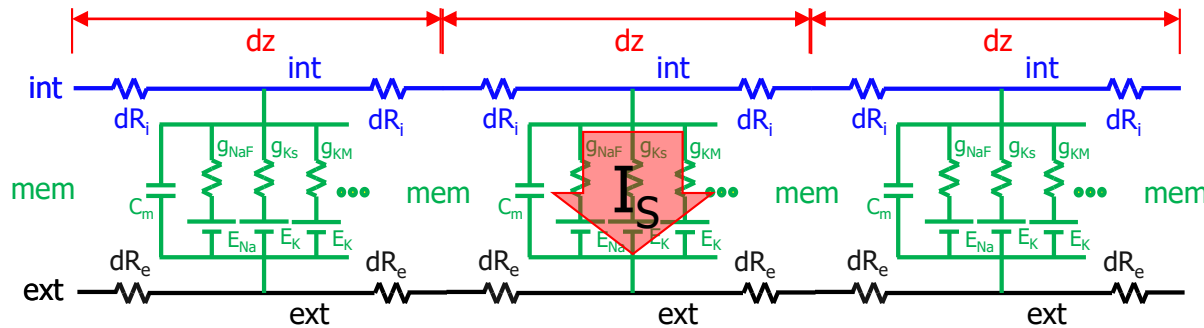


$$\Theta \text{ (m / s)} \approx \alpha \sqrt{D(\mu\text{m})}$$

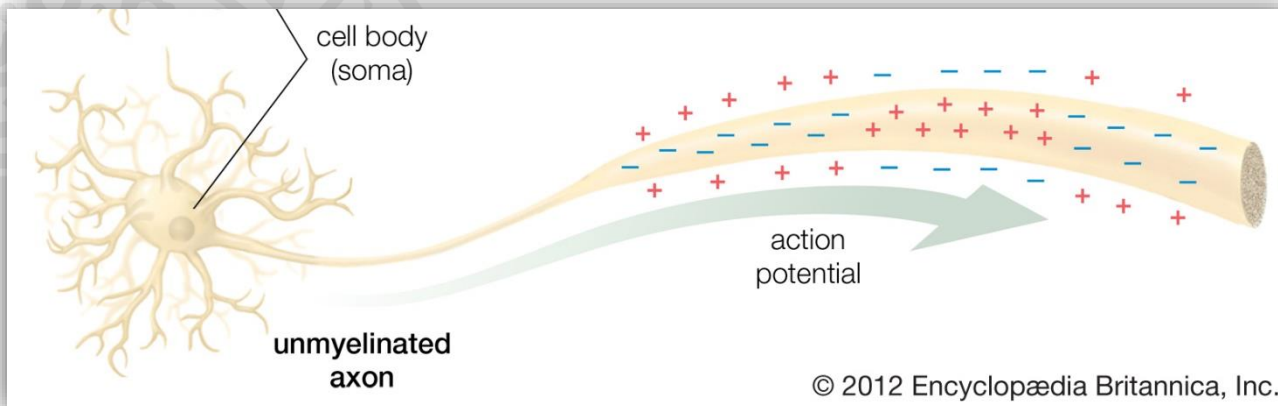
Discretización de la ecuación de reacción-difusión

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales



$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_s I_s \quad \text{Ecuación continua}$$



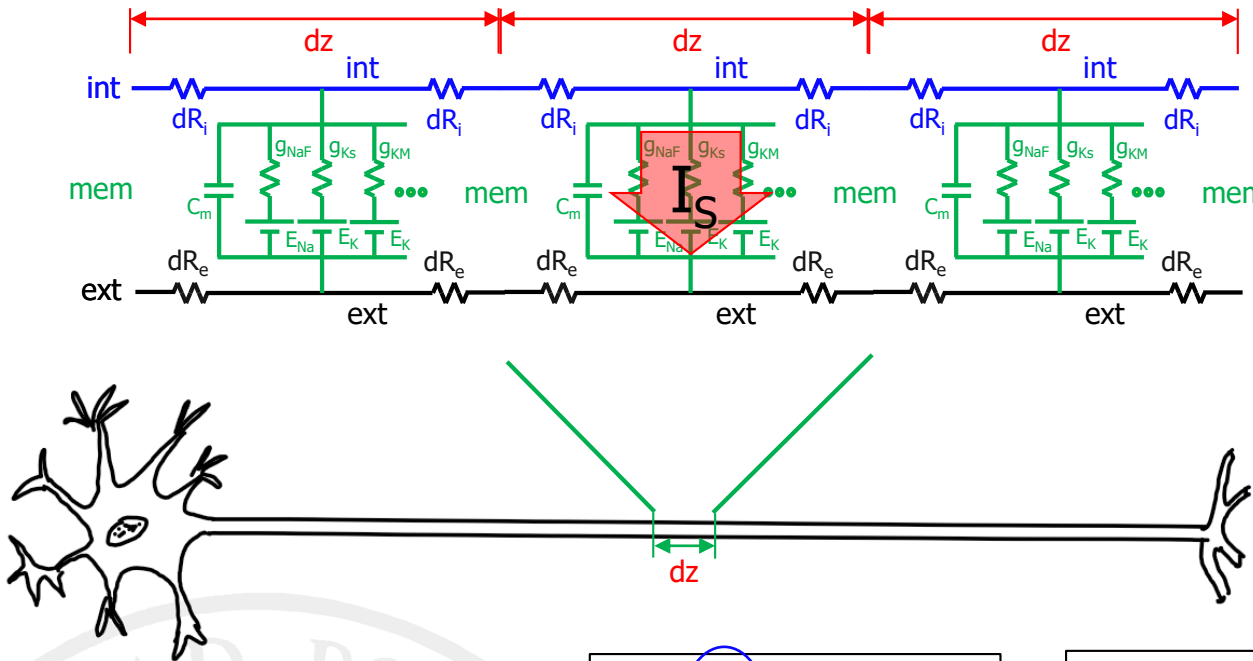
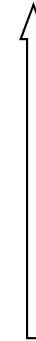
© 2012 Encyclopædia Britannica, Inc.

Discretización de la ecuación de reacción-difusión

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

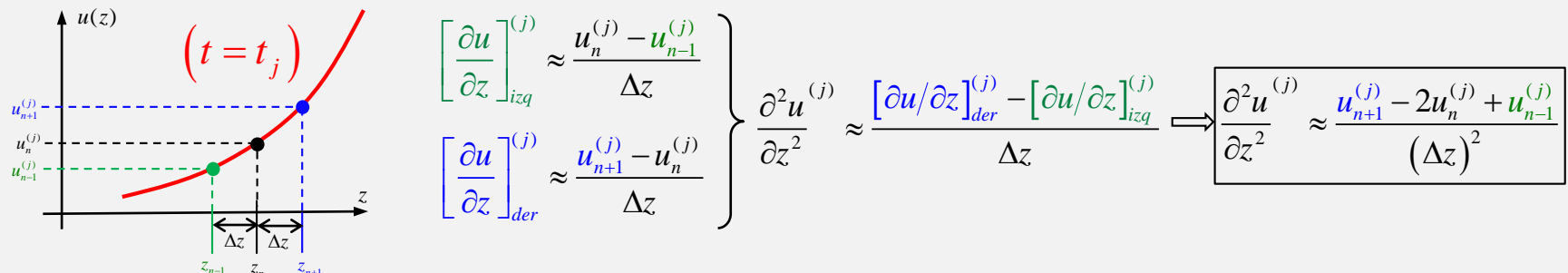
$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{S,n}^{(j)} \right]$$



Aunque la conducción es un proceso continuo, hay que discretizar la ecuación para resolverla por métodos numéricos

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_s I_s \Rightarrow \beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} \approx C_m \frac{u_n^{(j+1)} - u_n^{(j)}}{\Delta t} + \sum_s I_{S,n}^{(j)}$$

APROXIMACIÓN DE LA SEGUNDA DERIVADA (DIFERENCIAS FINITAS)

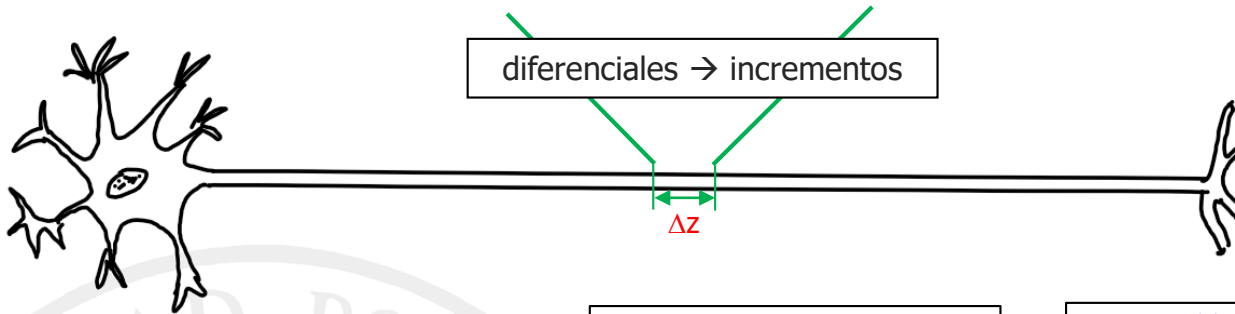
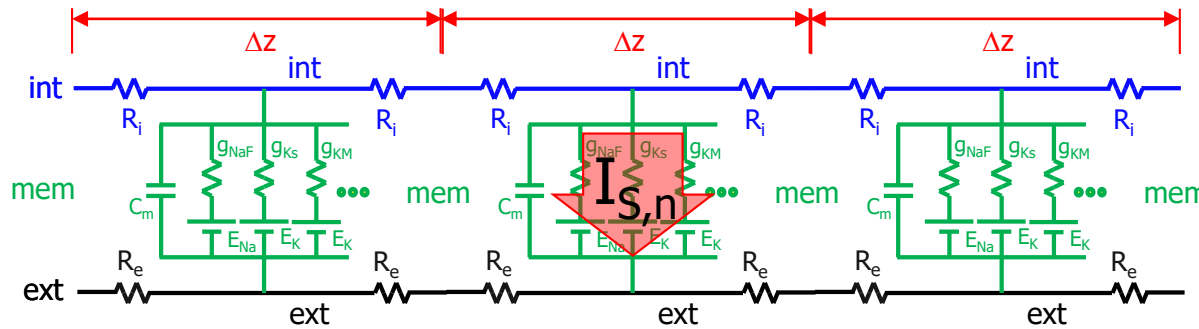
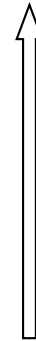


Discretización de la ecuación de reacción-difusión

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{S,n}^{(j)} \right]$$

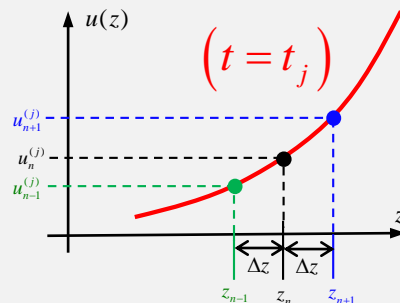


Aunque la conducción es un proceso continuo, hay que discretizar la ecuación para resolverla por métodos numéricos

$$\beta \sigma_i D \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} = C_m \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_s I_s \Rightarrow$$

$$\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} \approx C_m \frac{u_n^{(j+1)} - u_n^{(j)}}{\Delta t} + \sum_s I_{S,n}^{(j)}$$

APROXIMACIÓN DE LA SEGUNDA DERIVADA (DIFERENCIAS FINITAS)



$$\left. \begin{aligned} \left[\frac{\partial u}{\partial z} \right]_{izq}^{(j)} &\approx \frac{u_n^{(j)} - u_{n-1}^{(j)}}{\Delta z} \\ \left[\frac{\partial u}{\partial z} \right]_{der}^{(j)} &\approx \frac{u_{n+1}^{(j)} - u_n^{(j)}}{\Delta z} \end{aligned} \right\}$$

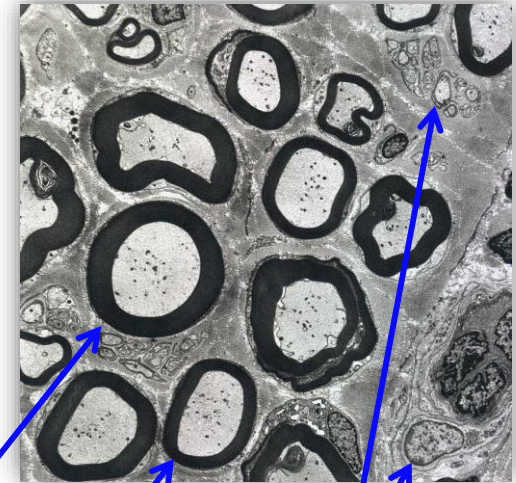
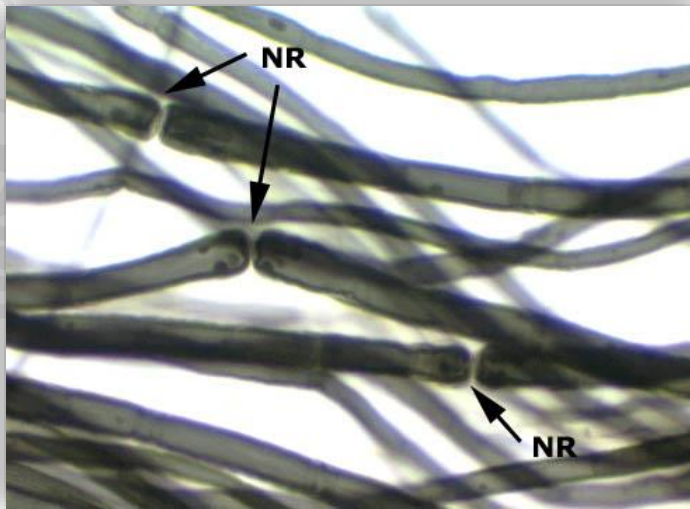
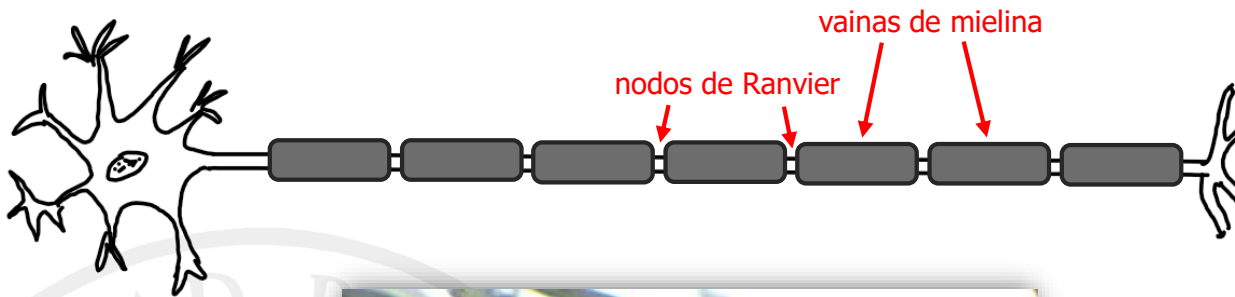
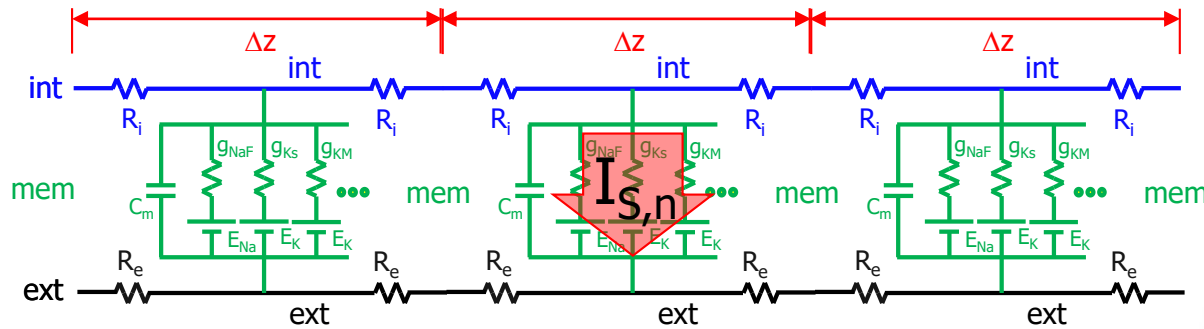
$$\frac{\partial^2 u^{(j)}}{\partial z^2} \approx \frac{[\partial u / \partial z]_{der}^{(j)} - [\partial u / \partial z]_{izq}^{(j)}}{\Delta z} \Rightarrow \frac{\partial^2 u^{(j)}}{\partial z^2} \approx \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2}$$

Axón Mielínico vs Axón Amielínico

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$



axones mielinizados

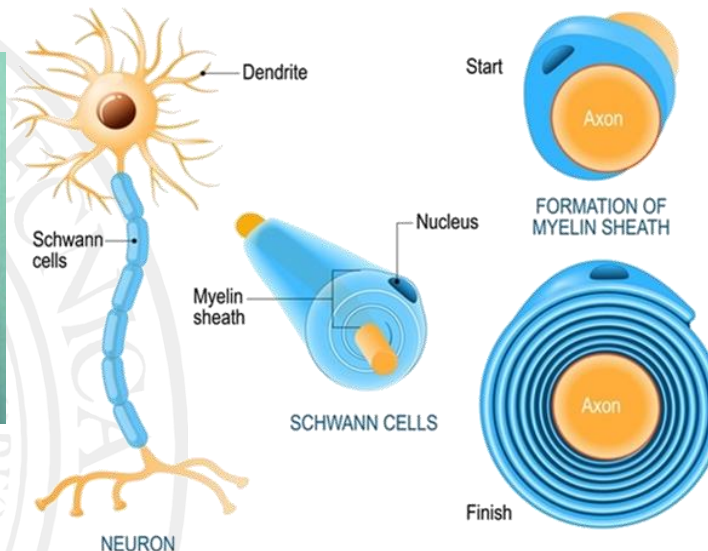
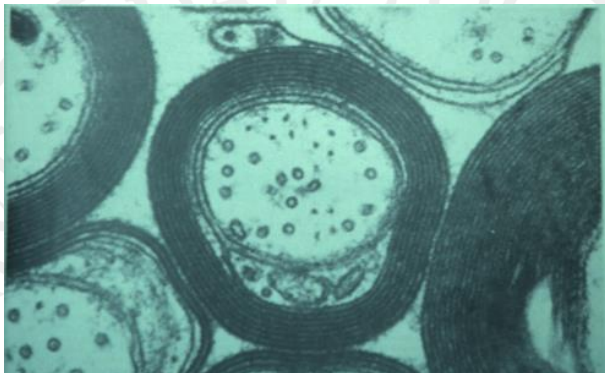
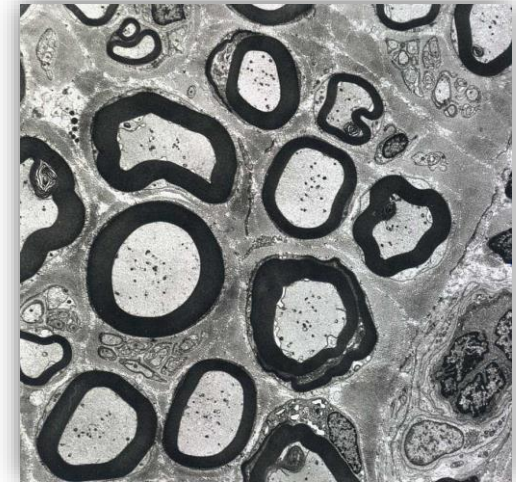
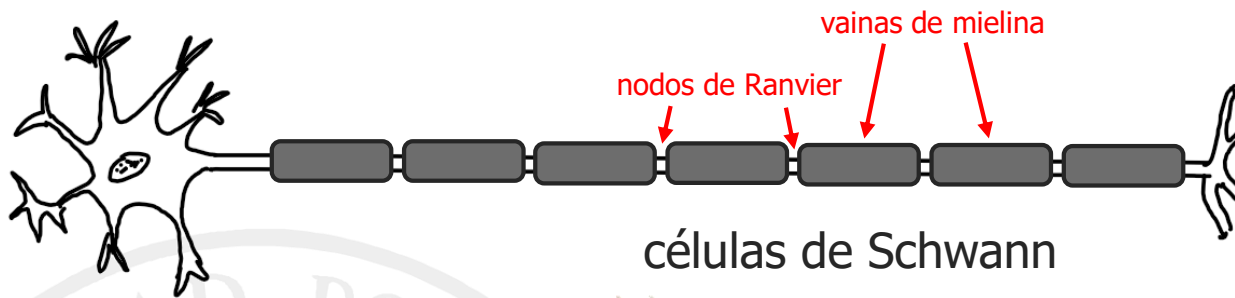
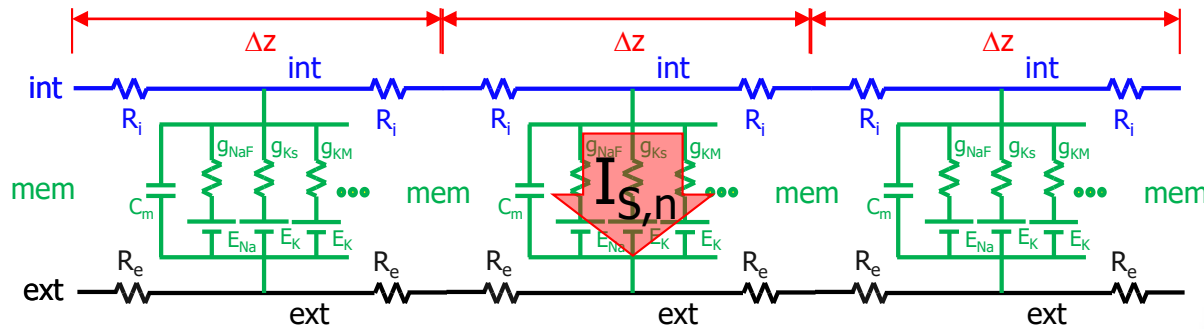
axones amielínicos

Axón Mielínico vs Axón Amielínico

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$

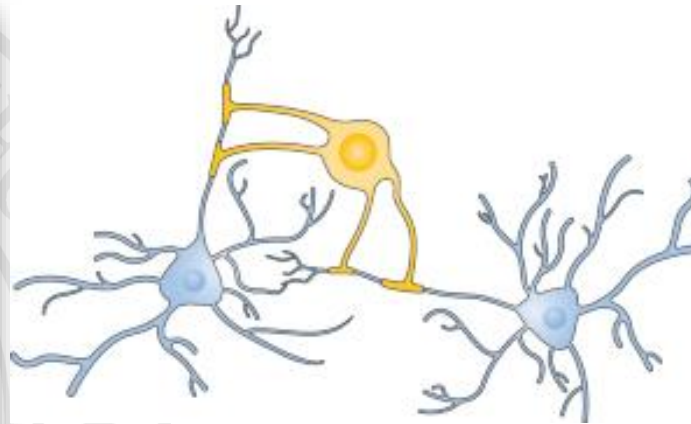
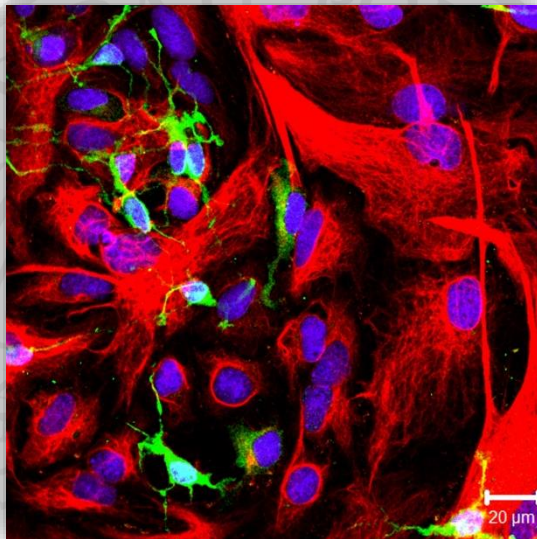
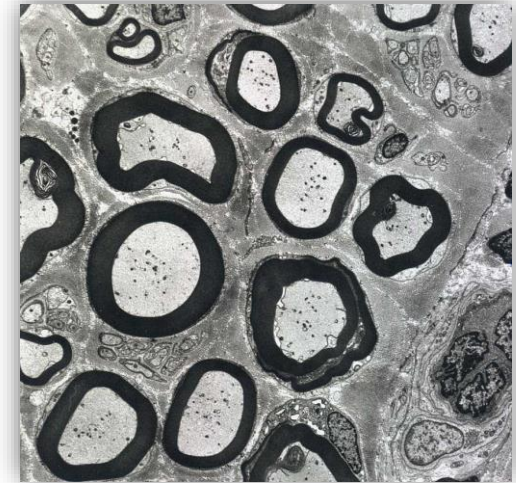
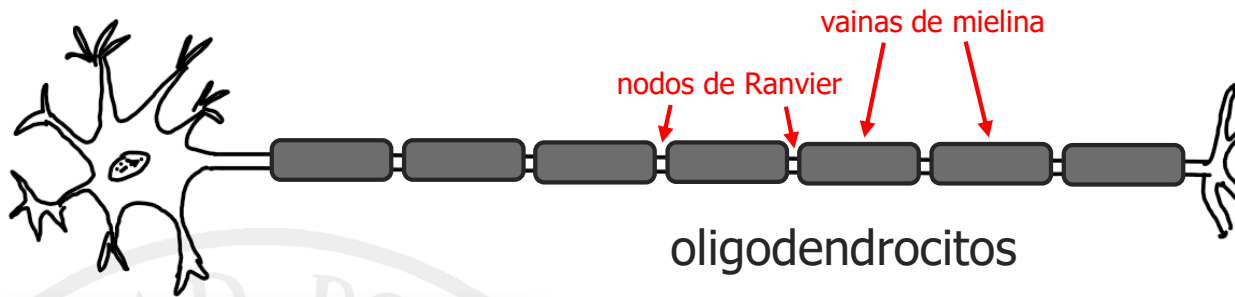
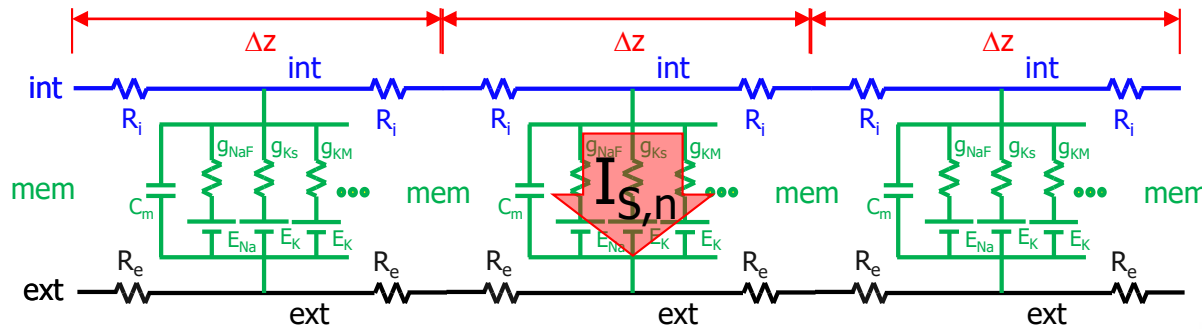


Axón Mielínico vs Axón Amielínico

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$

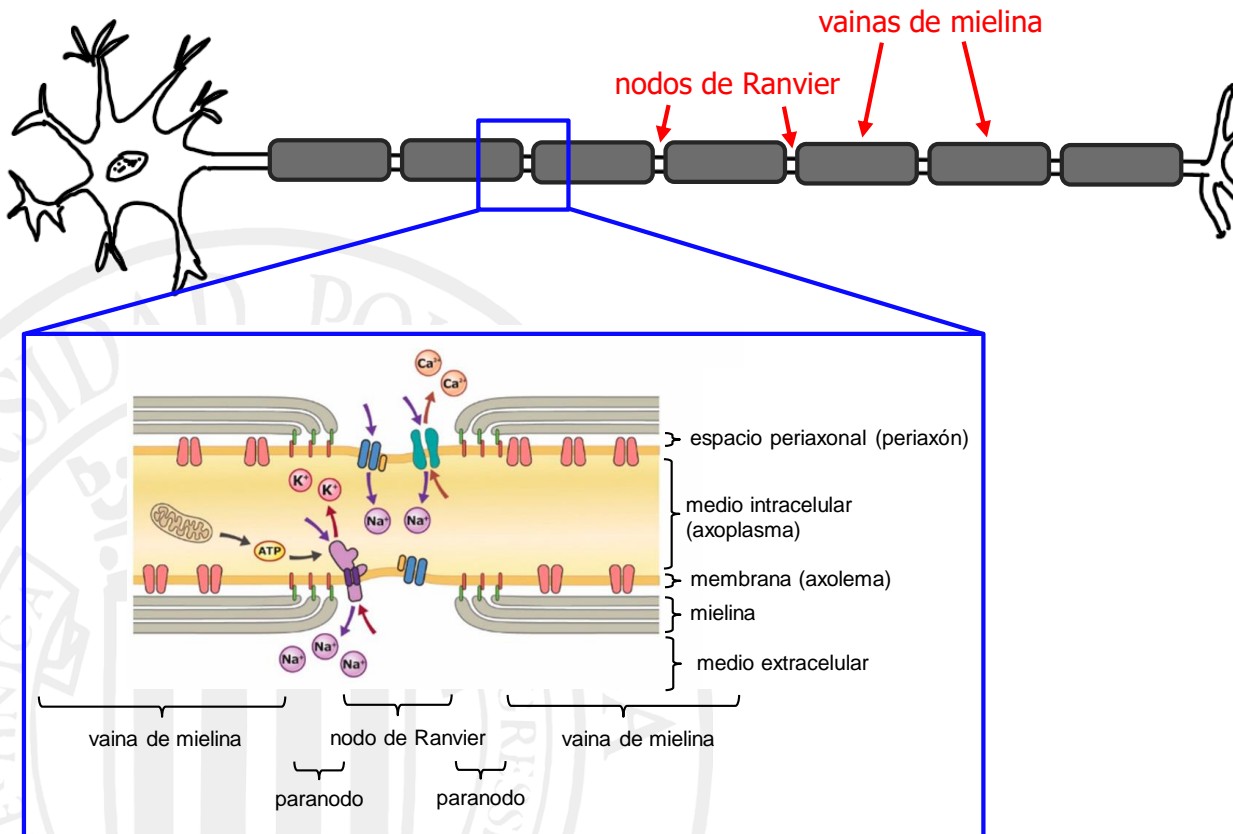
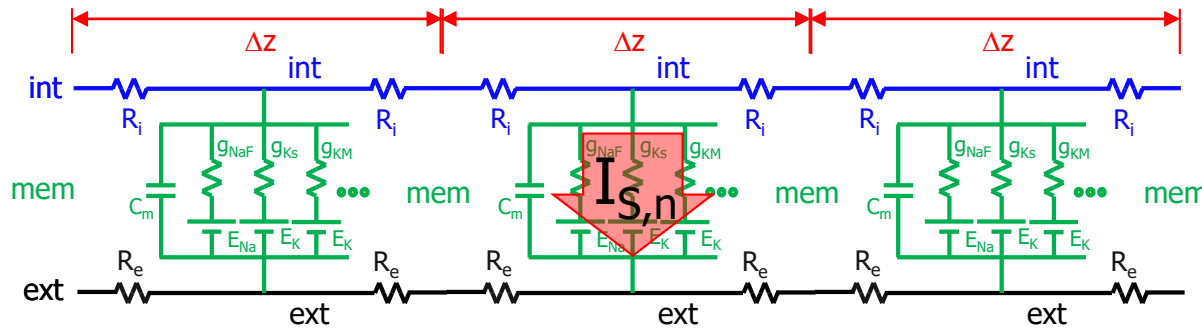


Axón Mielínico vs Axón Amielínico

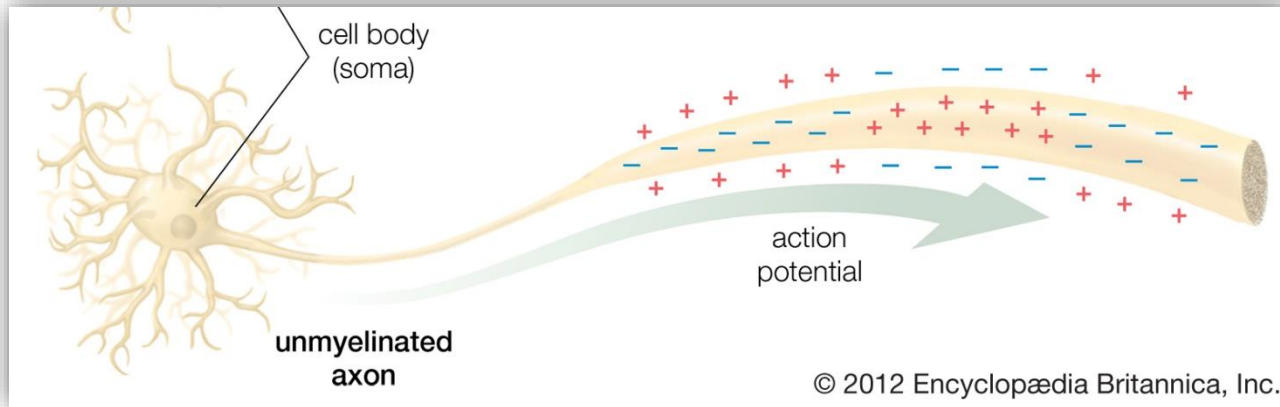
AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$



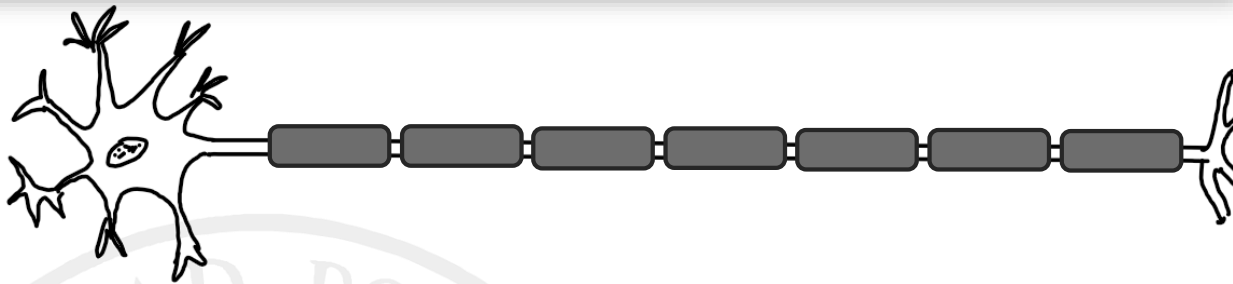
Axón Mielínico vs Axón Amielínico



AXÓN AMIELÍNICO

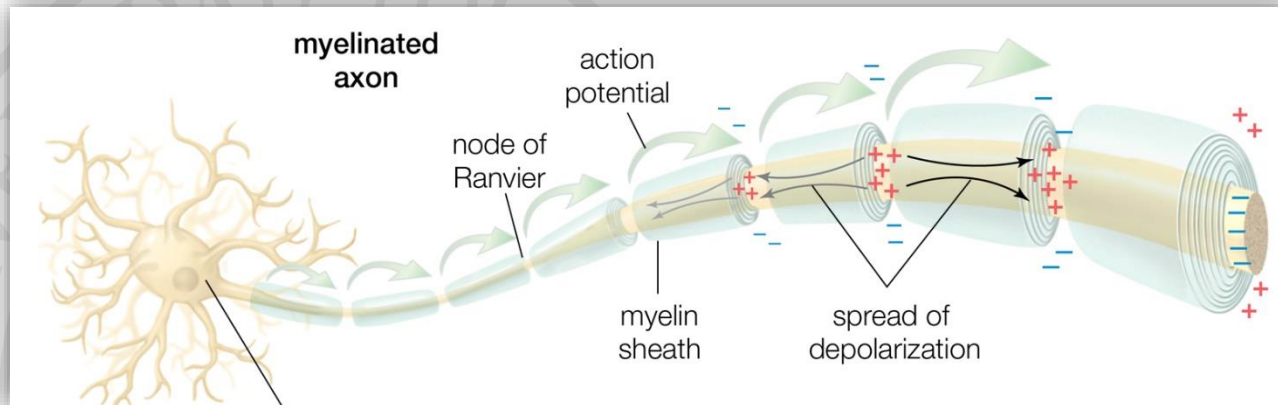
- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_S I_{S,n}^{(j)} \right]$$



AXÓN MIELINIZADO

- estructura discontinua
- conducción saltatoria
- macrocircuitos

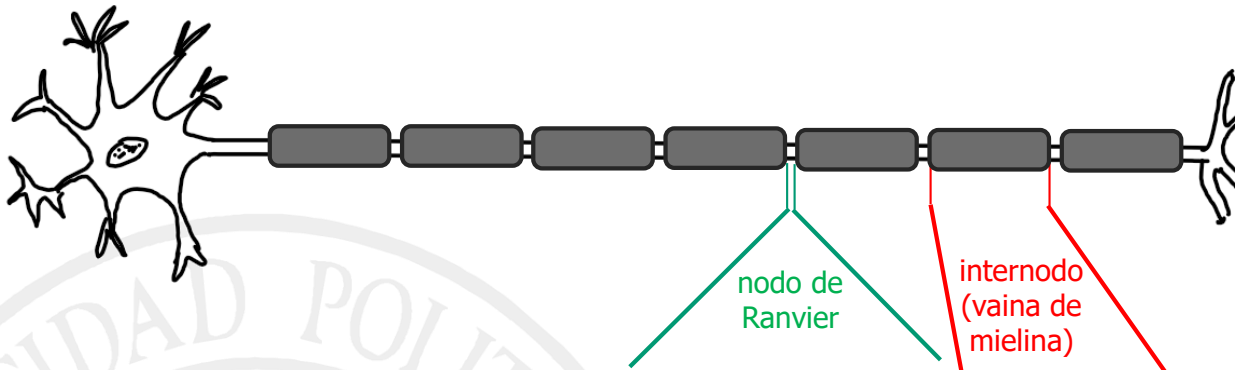
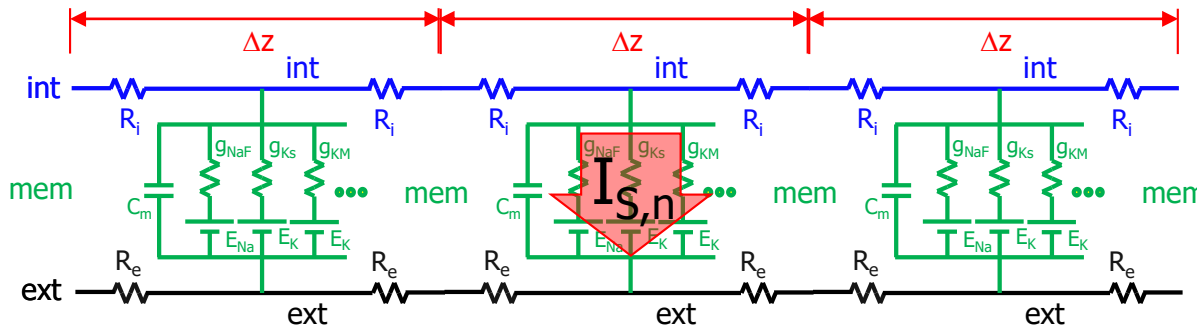


Axón Mielínico vs Axón Amielínico

AXÓN AMIELÍNICO

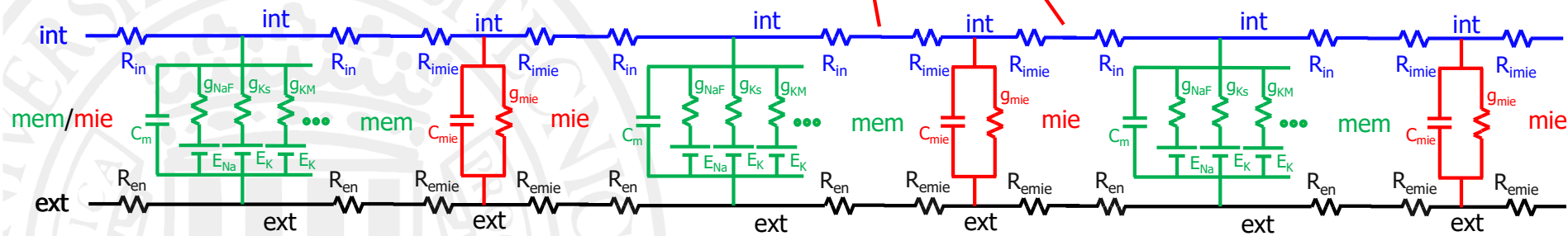
- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$



AXÓN MIELINIZADO

- estructura discontinua
- conducción saltatoria
- macrocircuitos



$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta_n \sigma_{i,n} D_n \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$

nodo de Ranvier

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_{mie}} \left[\beta_{n,mie} \sigma_{mie,n} D_{n,mie} \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - g_{mie,n} u_n^{(j)} \right]$$

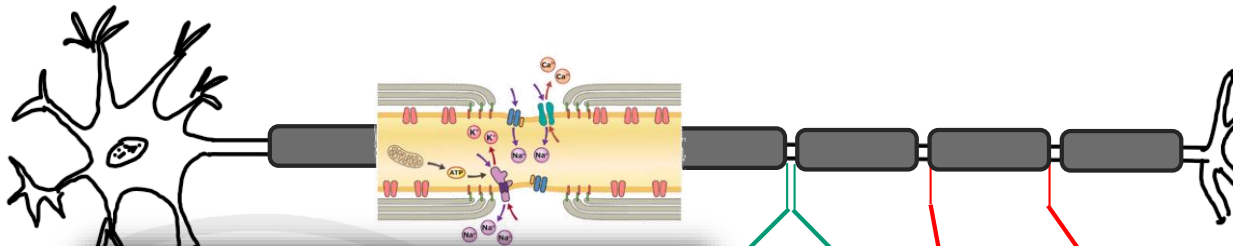
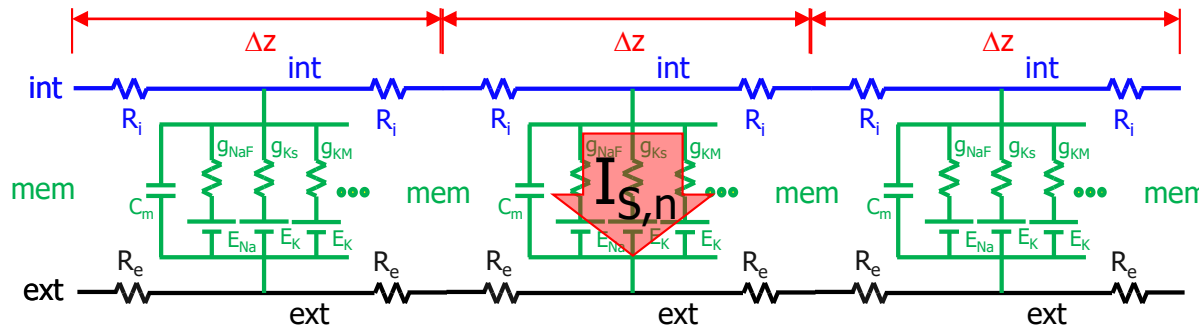
internodo

Axón Mielínico vs Axón Amielínico

AXÓN AMIELÍNICO

- estructura continua
- conducción continua
- circuitos locales

$$u_n^{(j+1)} = u_n^{(j)} + \frac{\Delta t}{C_m} \left[\beta \sigma_i D \frac{u_{n+1}^{(j)} - 2u_n^{(j)} + u_{n-1}^{(j)}}{(\Delta z)^2} - \sum_s I_{s,n}^{(j)} \right]$$



J. theor. Biol. (1991) **148**, 345–382

A Distributed-parameter Model of the Myelinated Nerve Fiber

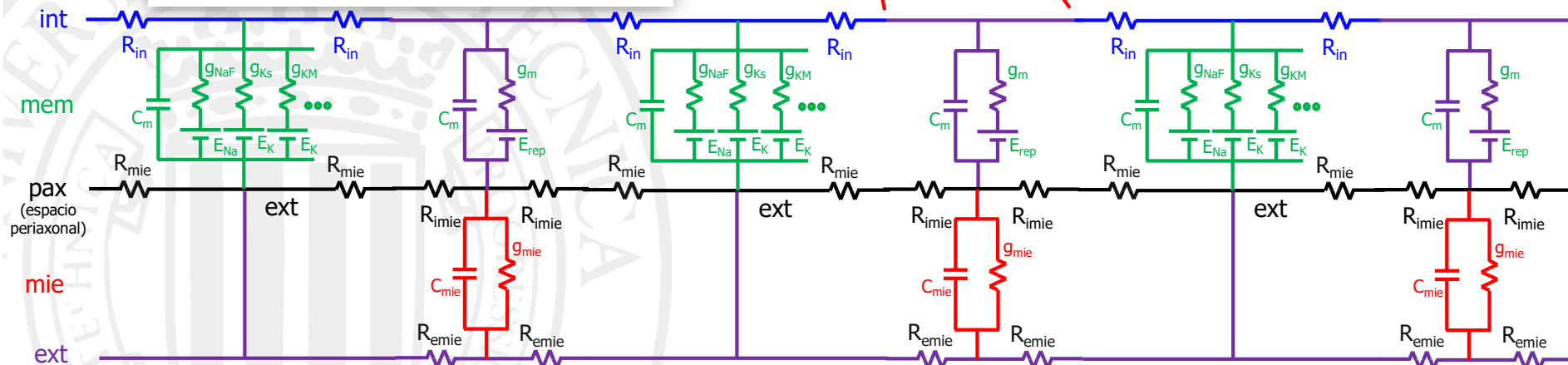
J. A. HALTER† AND J. W. CLARK JR‡§

nodo de
Ranvier

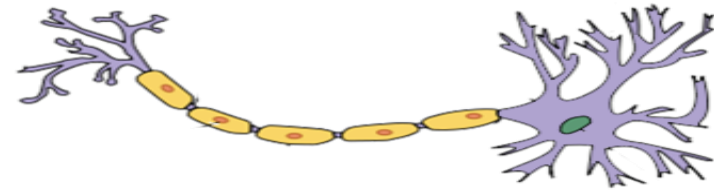
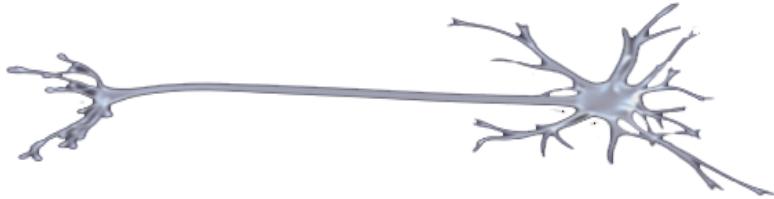
internodo
(vaina de
mielina)

AXÓN MIELINIZADO

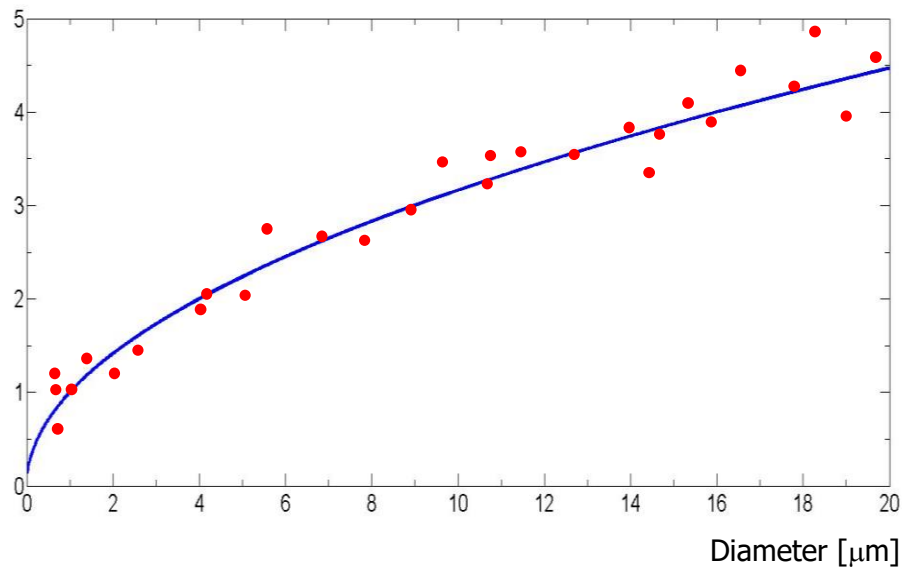
- estructura discontinua
- conducción saltatoria
- macrocircuitos



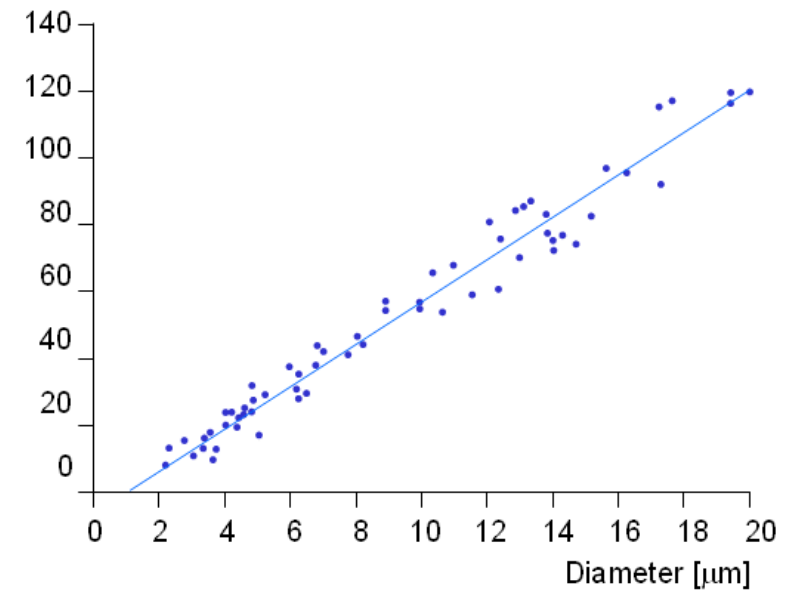
Propagación con y sin mielina



Conduction velocity [m/s]



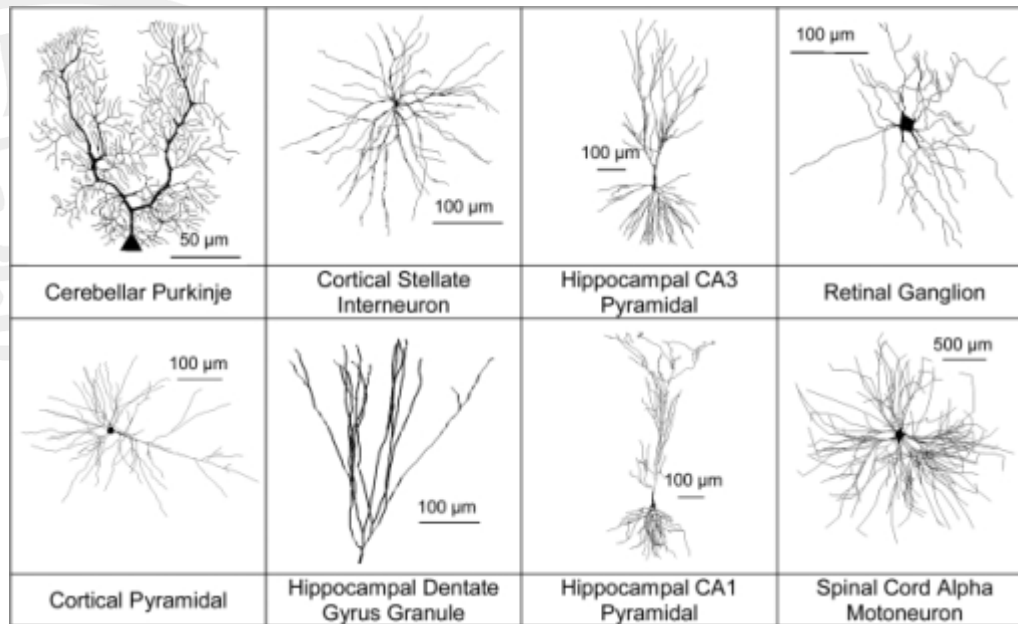
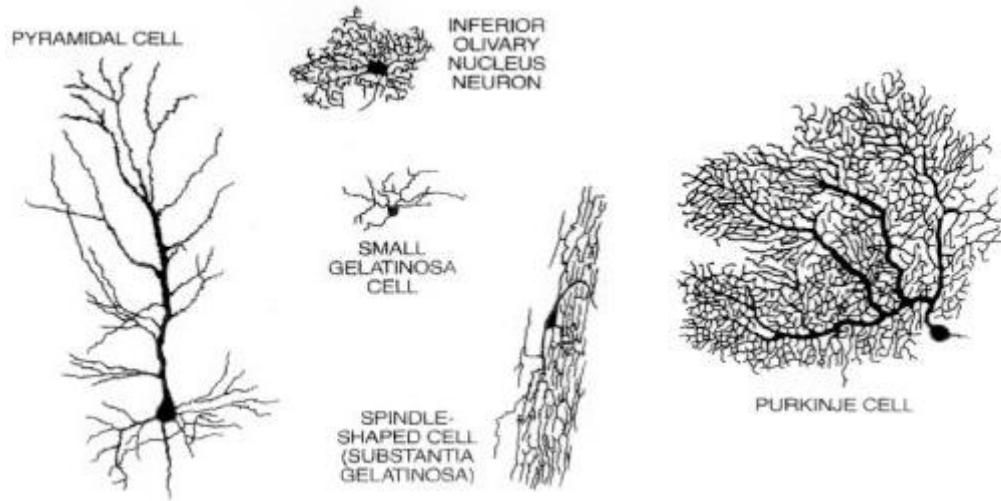
Conduction velocity [m/s]



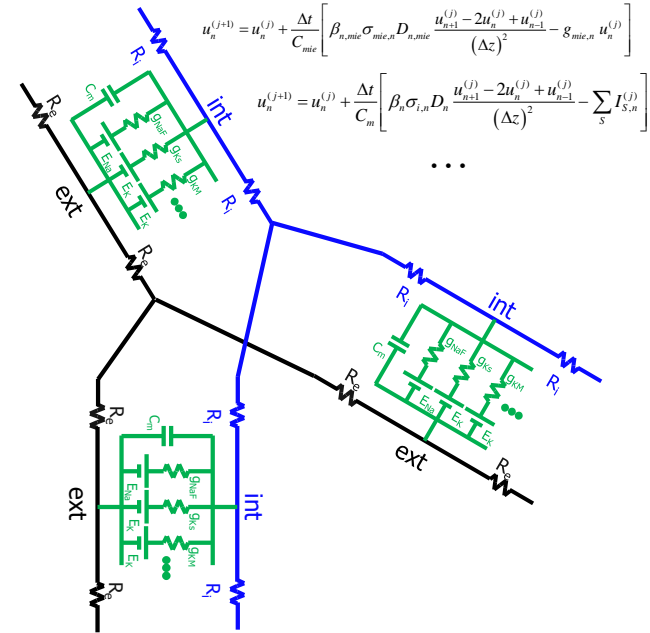
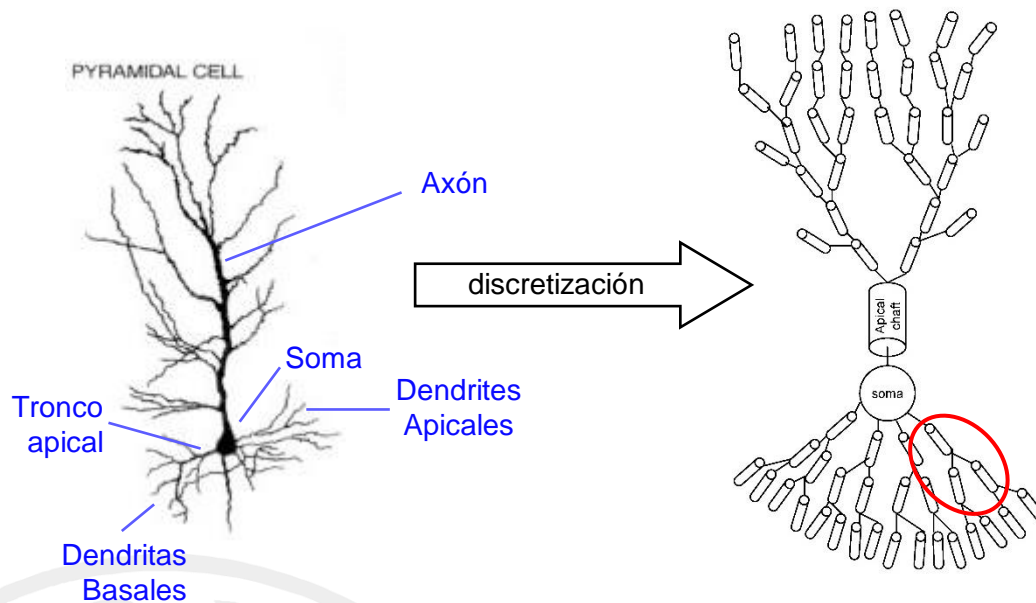
$$\Theta = 1.02 \sqrt{D(\mu\text{m})} \quad (\text{ms}^{-1})$$

$$\Theta \approx 6 D(\mu\text{m}) \quad (\text{ms}^{-1})$$

¿Cómo introducir las ramificaciones en el modelo?

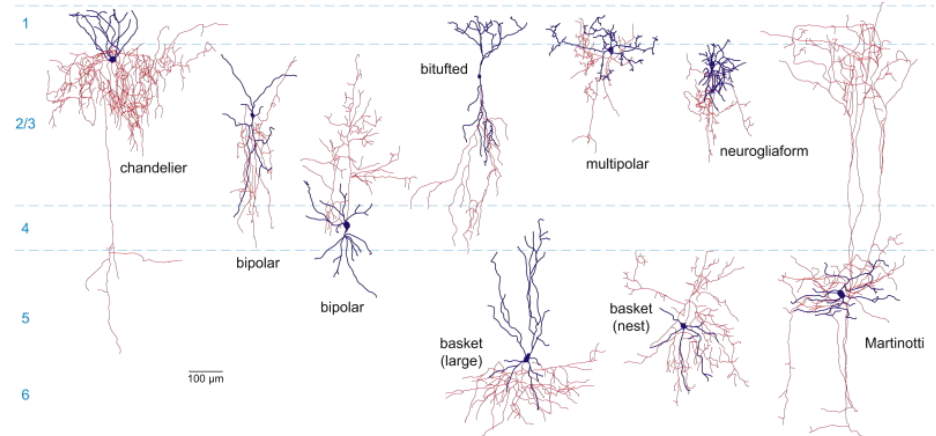
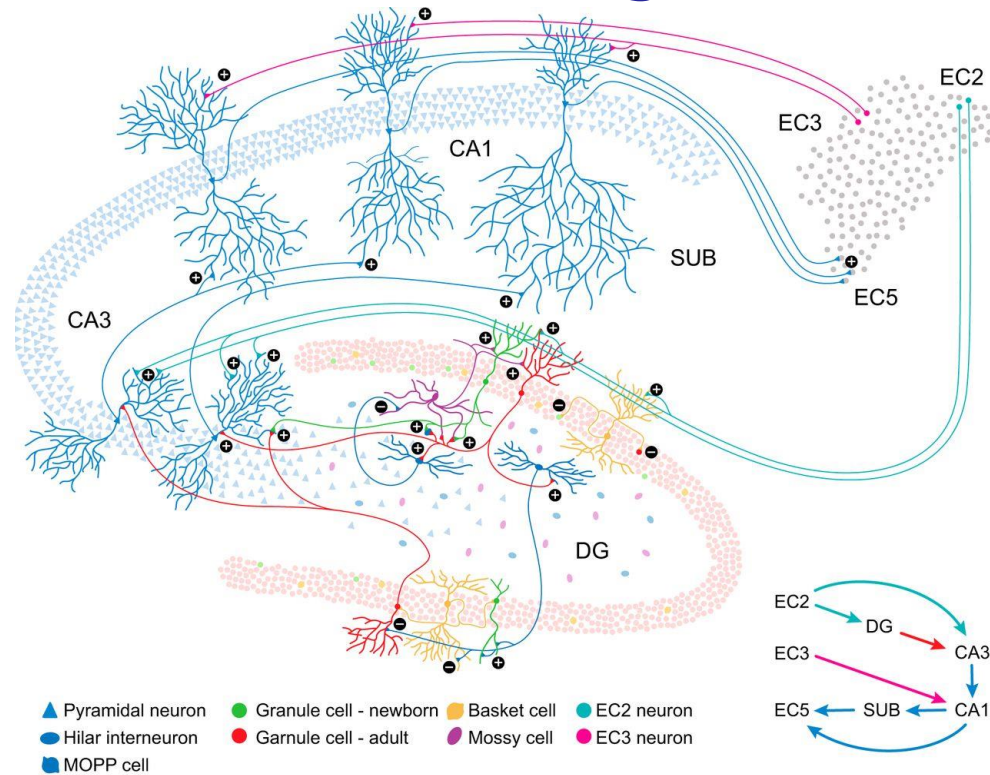
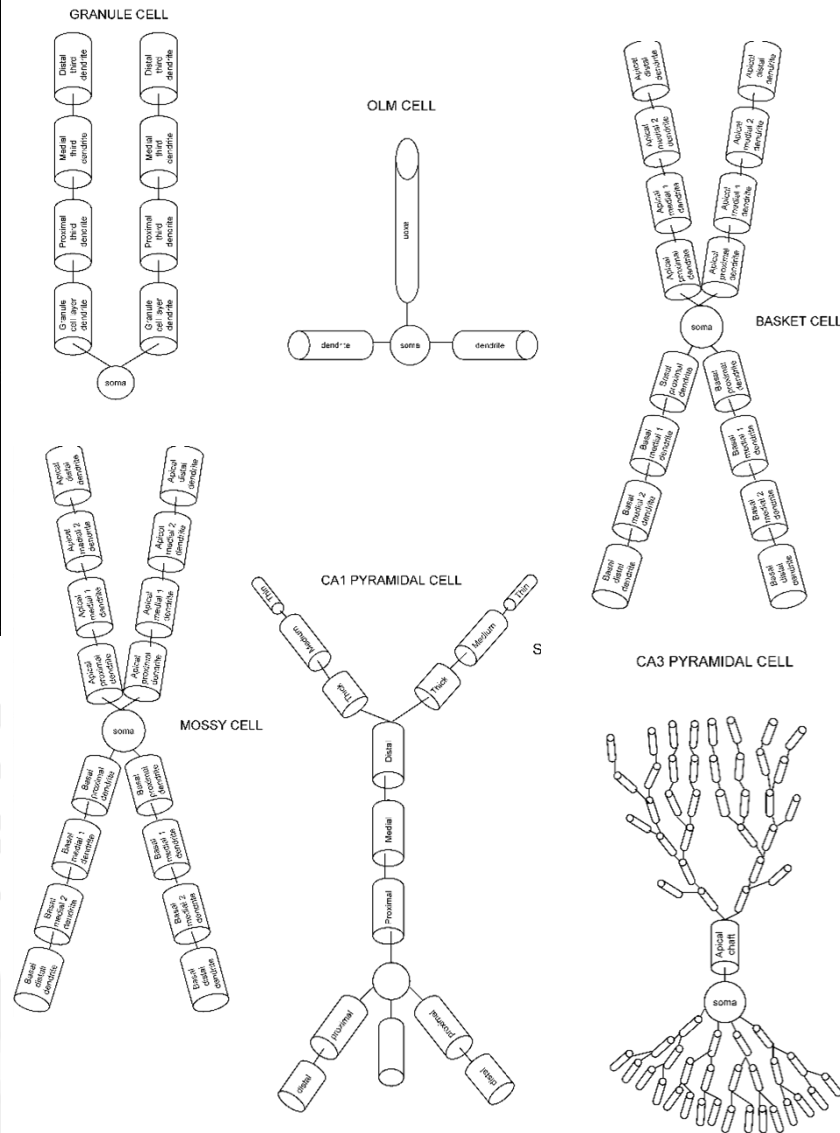


¿Cómo introducir las ramificaciones en el modelo?

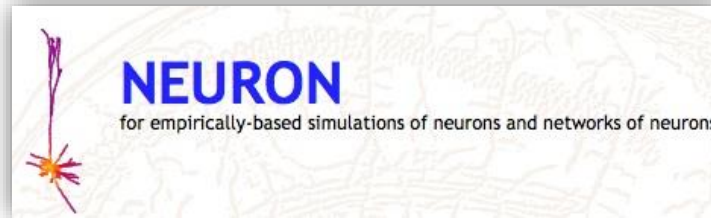


	I _{NaF}	I _{NaP}	I _{K(DR)}	I _{K(A)}	I _{K2}	I _{K(M)}	I _{K(C)}	I _{K(ahp)}	I _{K(ATP)}	I _{CaT}	I _{CaH}	I _{AR}	I _{Cl}
Axon	✓	✓	✓	✓	✓				✓				✓
Apical dendrites			✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Basal dendrites			✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Shaft	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓			✓	✓
Soma	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓			✓	✓

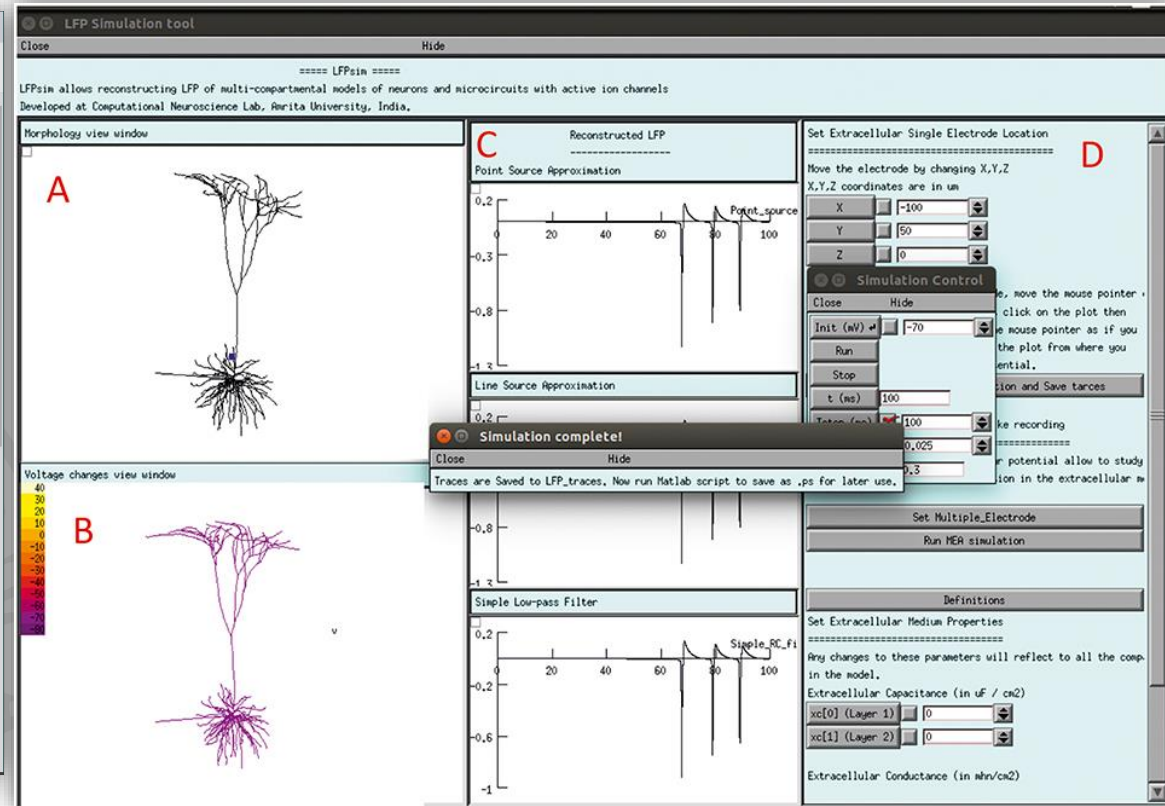
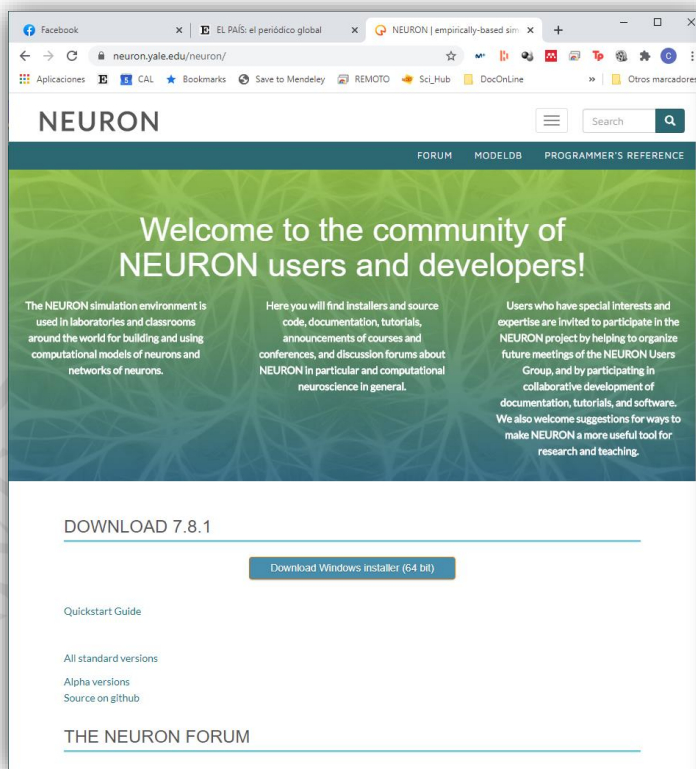
Modelos de neuronas de diferentes morfologías



Software para simular neuronas complejas y redes de neuronas



<https://neuron.yale.edu/neuron/>



Conclusiones (1)

- El potencial de acción no es solo un fenómeno eléctrico local (ocurre en una pequeña porción de la membrana celular), sino que se produce de manera no simultánea en diferentes puntos de una célula o un tejido. De hecho, la actividad bioeléctrica se propaga por los tejidos excitables a cierta velocidad.
- Por tanto, en general el potencial de membrana es una función del tiempo pero también del espacio: $V_m = V_m(x, y, z, t)$
- En el caso de las neuronas, el potencial de acción se propaga a lo largo del axón, y por ello el potencial de membrana será $V_m = V_m(z, t)$, donde z es el eje longitudinal del axón.
- En los axones amielínicos, la propagación del potencial de acción tiene lugar gracias a la propagación de circuitos locales. En ellos, la corriente iónica es transmembranal y entrante (negativa) en la zona del axón en la que existe corriente de sodio (ese segmento de axón se está despolarizando, iniciando un potencial de acción), axial y hacia adelante en el medio intracelular aguas debajo de la zona anterior, transmembranal y saliente (positiva) en la zona donde el axón está comenzando a ser despolarizado por corriente capacitiva), y axial y hacia atrás en el medio extracelular para cerrar el circuito.
- Por el contrario, en los axones mielinizados – en los que las vainas de mielina, bien en forma de células de Schwann o de oligodendrocitos, impide el intercambio iónico entre el citoplasma y el medio extracelular -, la propagación se produce mediante circuitos macroscópicos en los que existe corriente axial hacia adelante en el tramo de axón aislado, intercambio iónico (en forma capacitiva o de corriente de sodio) en los nodos de Ranvier, y corriente axial hacia atrás en el medio extracelular para cerrar el macro-circuito. Se dice que esta conducción es “saltatoria” porque va “saltando” de un nodo de Ranvier al siguiente.
- La naturaleza de la propagación hace que, a igualdad de diámetro de axón, la velocidad de propagación sea mucho mayor en los axones mielinizados comparados con los amielínicos.
- Al mismo tiempo, la naturaleza de la propagación hace que la propagación del potencial de acción en los axones amielínicos se produzca sin atenuación ni distorsión.
- Si la velocidad de propagación es constante, la forma de onda temporal del potencial de acción en un punto de coordenada z_0 de un axón amielínico es semejante al perfil espacial del potencial en un instante de tiempo t_0 dado. Es decir, $V_m(z_0, t) = V_m(z, t_0)$, o bien $V_m(z, t) = \psi(z - \theta t)$, donde θ es la velocidad (constante) de propagación.
- En un axón amielínico, la densidad de corriente transmembrana (j_m) es directamente proporcional a la segunda derivada espacial del potencial de membrana respecto al eje del axón.

Conclusiones (2)

- Según la conclusión anterior, y dado que el potencial de acción neuronal tiene dos fases con pendiente fuerte (la despolarización – creciente – y la repolarización – decreciente), la densidad de corriente transmembrana en un axón amielínico posee tres lóbulos: uno positivo (que corresponde mayoritariamente a corriente capacitiva), otro negativo (que corresponde en su mayor parte a corriente entrante de sodio) y otro positivo y de menor valor (que corresponde esencialmente a corriente saliente de potasio).
- La relación entre el potencial de membrana y las corrientes iónicas transmembrana en un axón viene dada por la llamada “ecuación del cable”, que es de tipo reacción-difusión: la segunda derivada parcial de V_m respecto de z es igual a un término proporcional a la primera derivada temporal de V_m más un término “independiente” que es proporcional a la suma de las corrientes iónicas a través de los canales iónicos, las bombas y los intercambiadores.
- En un axón amielínico, la velocidad de propagación del potencial de acción es directamente proporcional a la raíz cuadrada del diámetro del mismo. También es proporcional a la raíz cuadrada de la conductividad intracelular.
- En un axón mielinizado, la velocidad de propagación del potencial de acción es directamente proporcional al diámetro del mismo.



Bibliografía

- Tipos de axón
 - Capítulo 6 de [3] (punto 6.1 y Apéndice 6.1)
 - Capítulo 2 de [2] (puntos 2.2.1, 2.4, 2.7 y 2.8)
- Análisis de la propagación del potencial de acción un axón amielínico
 - Capítulo 6 de [3] (especialmente puntos 6.2 y 6.4)
 - Capítulo 6 de [1] (puntos 6.1, 6.2, 6.3.1 y 6.3.2)
 - Capítulo 3 de [2] (punto 3.6)
 - Capítulo 4 de [2] (punto 4.4.6)
- Velocidad de propagación en un axón amielínico
 - Capítulo 6 de [3] (especialmente punto 6.5)
 - Capítulo 6 de [1] (punto 6.3.6)
 - Capítulo 4 de [2] (punto 4.4.6)
- Análisis de la propagación del potencial de acción un axón mielinizado
 - Capítulo 6 de [3] (punto 6.6)
 - Capítulo 6 de [1] (punto 6.4)

[1] **Bioelectricity. A quantitative approach.** R Plonsey & R Barr. Ed. Springer, 2007

[2] **Bioelectromagnetism.** J Malmivuo & R Plonsey. Ed. Oxford University Press, 1995

[3] **Bioelectrónica. Señales bioeléctricas.** JM Ferrero, JM Ferrero, J Saiz & A Arnau Ed. SP-UPV, 1994