

Capítulo 10 parte 1/3

10.1 LOS TEJIDOS EXCITABLES

Si usted esta caminando descalzo por la playa y pisa una colilla de cigarrillo encendida, lo habitual es que retire rápidamente el pie, sienta el dolor tan típico de la quemadura, grite ¡ay! y mentalmente insulte a quien dejo eso allí. Todo esto ocurre, naturalmente, por conducción de la información (la sensación de quemadura) a través de vías nerviosas y su procesamiento en el sistema nervioso central (cerebro y medula espinal). Se puede separar, si se quiere, el proceso en dos: un acto involuntario, reflejo, de retirar el pie, sin intervención del cerebro, y la percepción de quemadura, con su consecuente respuesta emotiva, ahora si con participación cerebral. Mientras que una respuesta hormonal llega a las células blanco, viajando por vía sanguínea, segundos o minutos después de que se haya producido el estímulo y la liberación de las moléculas de la hormona por la glándula de secreción endocrina, el viaje del pie a la medula y de la médula a los músculos de la pierna se hace, por vía nerviosa, en fracciones de segundo. Aunque varía de acuerdo al tipo de fibra nerviosa involucrada, se puede tomar, como promedio, una velocidad de conducción en un nervio en alrededor de 30 metros por segundo (s), de modo que para llegar del pie a la medula en el ámbito de la 5a. vértebra lumbar (1 metro aproximadamente) se requerirán 0,033 s. Si bien es muy fácil y cómodo asimilar nervios con cables eléctricos, hay que recordar que allí la conducción se hace a la velocidad de la luz ($3 \cdot 10^8$ m/s) y que un 1 metro sería recorrido en 3,3 nanosegundos, cosa que, por el momento, esta reservada a los robots o como se veía años atrás, el hombre nuclear” de la televisión.

INDICE. Parte 1	Páginas
10.1 LOS TEJIDOS EXCITABLES	1
10.2 EL POTENCIAL DE ACCION: LOS HECHOS	3
10.3 LOS PERIODOS REFRACTARIOS ABSOLUTO Y RELATIVO	
- Microelectrodos	4
- Voltímetro de alta impedancia	4
- Osciloscopio de rayos catódicos...	6
-- El cicuito de registro	7
- La ley del todo o nada	9
10.4) LAS FASES DEL POTENCIAL DE ACCIÓN Y LOS POST- POTENCIALES	10

Volviendo al cigarrillo y el pie, retirar el pie y la pierna es, como se dijo, un acto involuntario en el que participa un **arco reflejo** formado por un **transductor** (T) (Fig. 10.1) ubicado en la piel del pie, las fibras nerviosas **aférentes** del nervio plantar, rama del tibial, rama del ciático. Estas son fibras sensitivas que provienen de **neuronas** unipolares ubicadas en el **ganglio dorsal** de la raíz L5 y que, en la médula, hacen **sinapsis** con otras neuronas (**interneuronas**), para llegar a las neuronas motoras de la raíz anterior y, por fibras **eférentes** del nervio ciático y femoral, llegar a otra sinapsis, la **unión neuromuscular** y a los músculos de la pierna y el pie. En este arco han participado estructuras muy diversas, pero que reúnen la característica común de ser **tejidos excitables**. Veremos que este nombre se reserve a los tejidos que responden a un estímulo con un PA

El reflejo que se ha descrito es llamado reflejo de retracción y ocurre sin intervención del cerebro, como lo demuestra el experimento clásico de seccionar un sapo en dos y sumergir una de las patas en ácido: la pata se retraerá rápidamente y permanecerá retraída un cierto tiempo. En su caso, será por vías ascendentes, diferentes a las del simple arco, que la información llegará al cerebro y usted tendrá la sensación de quemadura.

Esto que se acaba de hacer es simplemente una descripción del arco reflejo pero no nos dice nada sobre **cómo** ocurren las cosas. El transductor es una estructura capaz de transformar una forma de energía en otra. En este caso, de calórica a nerviosa. Como producto de la transducción se genera PA (Fig. 10.2) que, a su vez, genera otro potencial de acción, que a su vez genera otro y otro a lo largo de las fibras nerviosas, propagándose hasta llegar a la primera **sinapsis** medular. Allí el potencial de acción no puede pasar directamente a la próxima neurona, pero promueve, en el **botón presináptico**, la liberación de un **neurotransmisor (NT)** que producirá, ahora sí, un PA en la **estructura postsináptica**. El potencial generado se propagará hasta alcanzar otra sinapsis en el asta posterior de la médula. Allí habrá una nueva liberación de

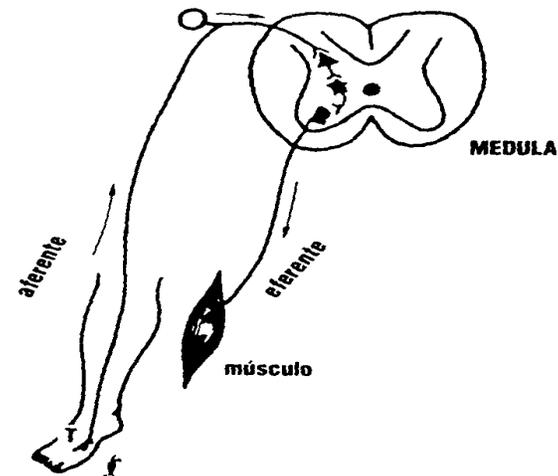


FIG. 10.1: EL CALOR DE UN CIGARRILLO INICIA UN REFLEJO DE RETRACCION A PARTIR DE UN TRANSDUCTOR (T) UBICADO EN LA PIEL

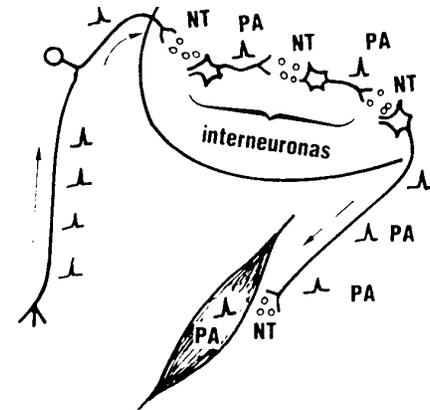


FIG. 10.2: PROPAGACION DEL IMPULSO NERVIOSO POR MEDIO DE POTENCIALES DE ACCION (PA) Y LIBERACION DE NEUROTRANSMISORES (NT) A LO LARGO DEL ARCO REFLEJO. EL PA EN EL MUSCULO DETERMINA SU CONTRACCION.

neurotransmisor, un nuevo potencial de acción, nueva conducción y luego de pasar por varias sinápsis, se llegará a la neurona motora del asta anterior. Allí habrá un nuevo PA que genera más PA y la conducción de impulso nervioso en la **unión neuromuscular**, la sinápsis que vincula el nervio con el músculo. El PA provoca allí la liberación del NT en el botón presináptico que determina la generación de otro PA, ahora en el músculo. Este potencial se propaga por el **retículo sarcoplásmico** y determina la liberación del ion calcio, con lo que se pondrá en marcha el mecanismo de la contracción muscular (se verá en el Cap.12)

Como se ve, hay muchos pasos y muchos procesos que hay que entender, pero hay algo que es común al nervio, a la sinápsis y al músculo y que es la base de este complejo mecanismo: **el potencial de acción**, la propiedad de las **células excitables**.

10.2 EL POTENCIAL DE ACCION, LOS HECHOS

1) **Cómo se registra un potencial de acción.** El PA es un cambio en la diferencia de potencial que existe, normal y espontáneamente, a través de la membrana celular entre el intra y el extracelular en las células excitables. Esta diferencia de potencial no es más que el potencial de membrana (V_m) que ya conocemos y que en estas células se llama **potencial de reposo**. El **cambio en el potencial**, el PA, como se ve en la figura 10.3, ocurre como respuesta a un **estímulo** y es **rápido, breve transitorio** y de un valor del orden de los milivoltios (**mV**). Por estas características se necesita, para verlos y medirlos, contar con dos elementos que ya señaláramos para las células no-excitables: a) **microelectrodos**, b) un **voltímetro de alta impedancia** y c) algo nuevo, que se necesita para células excitables: un **osciloscopio**

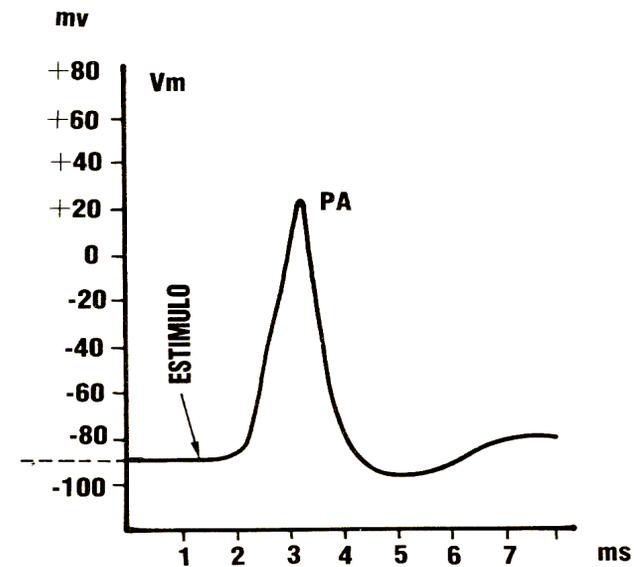


FIG. 10:3 EL POTENCIAL DE ACCION A CONSECUENCIA DE UN ESTÍMULO. HAY UN CAMBIO RÁPIDO Y TRANSITORIO DEL POTENCIAL DE MEMBRANA (V_m) DE UNA CELULA EXCITABLE

a) **Microelectrodos.** Por lo general se usan micropipetas formadas por un tubo de vidrio de unos pocos milímetros de diámetro con la punta estirada y adelgazada por calor hasta un diámetro de $0,5 \mu\text{m}$. Se llenan de una solución conductora como el KCl 3 mol/L. Debe entenderse que estos electrodos deben penetrar en el interior de células que tienen diámetros del orden de los micrómetros ($700 \mu\text{m}$ en el axón gigante del calamar, $130 \mu\text{m}$ en una fibra muscular del músculo sartorio de la rana, $40 \mu\text{m}$ en una fibra de músculo esquelético de gato, 3 a $30 \mu\text{m}$ en una fibra de un nervio mielínico de sapo o menos de $10 \mu\text{m}$ en una fibra de nervio safeno de gato) por lo que deben ser de punta delgada, muy afilada y que se manejarán con micromanipuladores bajo microscopio.

b) **Voltímetro de alta impedancia.** Un voltímetro es un dispositivo como muestra la Fig. 10.4. En este caso se está midiendo el voltaje de una pila de linterna. La diferencia de potencial de la pila ($1,5 \text{ V}$) hace pasar una cierta corriente eléctrica (i) que mueve la aguja del voltímetro.

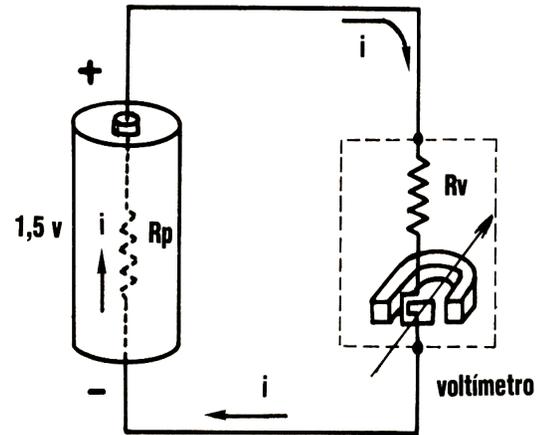


Fig. 10.4 EL VOLTAJE DE UNA PILA SE MIDE HACIENDO PASAR UNA CORRIENTE (i) POR UN VOLTÍMETRO DE RESISTENCIA INTERNA R_p . LA EXACTITUD DE LA MEDIDA DEPENDE DE LA RELACION R_v/R_p

El valor de esa corriente está dado por la resistencia del voltímetro (R_v) y por la resistencia interna de la pila (R_p). Imaginemos que $R_v = 15000 \text{ ohm}$ y $R_p = 1 \text{ ohm}$. Como R_v y R_p están en serie, la resistencia total R_t será de 15001 ohm y la corriente que pasa por el circuito será:

$$i = \frac{V}{R_v + R_p} = \frac{1,5 \text{ V}}{15001 \text{ ohm}} = 9,99 \cdot 10^{-5} \text{ A}$$

¿Qué diferencia de potencial hay entre los extremos de la resistencia del voltímetro y qué diferencia de potencial hay en la resistencia de la pila mientras se está haciendo la lectura? El voltaje en R_v (V_v) será:

$$V_v = i \cdot R_v = 9,99 \cdot 10^{-5} \text{ A} \cdot 15000 \text{ ohm} = 1,4985 \text{ V}$$

El voltaje en la pila (V_p) será: $V_p = i \cdot R_p = 9,99 \cdot 10^{-5} \text{ A} \cdot 1 \text{ ohm} = 9,99 \cdot 10^{-5} \text{ V} = 0,99 \mu\text{V}$

Esto, en la jerga eléctrica, se resume diciendo que prácticamente todo el voltaje "cae" en el voltímetro y nada en la pila, de modo que voltímetro lee correctamente el voltaje de la pila. Veamos ahora que pasaría si la pila tuviera 1,5 V pero con una resistencia interna de 1 Mohm (1 megaohm = 10^6 ohm):

$$R_t = R_v + R_p = 15000 \text{ ohm} + 10^6 \text{ ohm} = 1015000 \text{ ohm}$$

$$I = \frac{1,5 \text{ V}}{1015000 \text{ ohm}} = 1,478 \cdot 10^{-6} \text{ A}$$

En el voltímetro caerán

$$V_v = i \cdot R_v = 1,478 \cdot 10^{-6} \text{ A} \cdot 15000 \text{ ohm} = 0,022 \text{ V}$$

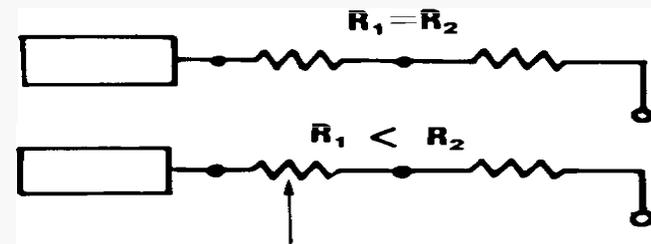
Y en la pila caerán

$$V_p = i \cdot R_p = 1,478 \cdot 10^{-6} \text{ A} \cdot 10^6 \text{ ohm} = 1,478 \text{ V}$$

Ahora diremos que prácticamente todo el voltaje cae en la pila y nada en el voltímetro, por lo que el voltímetro está leyendo **incorrectamente** el voltaje de la pila. Esto es lo que pasa cuando se quiere medir el voltaje en las fibras musculares y nerviosas: la resistencia de la membrana celular y de los microelectrodos usados es del orden de los 10 a 50 Mohm. Hay que usar, **obligatoriamente**, voltímetros con alta resistencia para que la lectura sea correcta. ¿Cuál es, entonces, el voltímetro **ideal**? Pues aquel que tiene una resistencia interna infinita, en el que se mida un voltaje sin que circule corriente por el voltímetro. Esto es, por supuesto, un concepto teórico, pero electrónicamente se logran voltímetros (**amplificadores**) con R_v mayores a 10^{12} ohm y por donde circulan corrientes del orden de los picoamperes (10^{-12} amperes). El término **alta impedancia** se usa para indicar que esa alta resistencia no sólo existe para corriente continua sino también para cambios rápidos de potencial (Ver la Nota Aparte: QUE ES UN AMPLIFICADOR)

QUE ES UN AMPLIFICADOR

Todos hemos usado un **amplificador** para escuchar música grabada en una cinta o disco y la idea es aumentar la magnitud de la **señal**, en este caso la proveniente de la cabeza reproductora. La base de un amplificador es la existencia de una **fuerza de poder** (pilas o rectificadores que produzcan corriente continua) y una **resistencia** que pueda ser modificada por efecto de la señal.



Si en la figura superior hay una V de 10 V y la resistencia total de 100.000 ohm, la corriente que pasa es de 0,1 mA. En la primera resistencia caen 5 V y en la segunda también 5 V. Ahora, en la de abajo, una señal de 10 mV "entra" en la resistencia de izquierda y hace que esa resistencia caiga a 10.000 ohm. La corriente será de $10 \text{ V} / 60.000 \text{ ohm} = 0,166 \text{ mA}$ y en la primera resistencia habrá un ΔV de 0,166 V y en la segunda un ΔV de 9,834 V. Ese **cambio** en la diferencia de potencial de la segunda resistencia se puede registrar, enviar a una corneta o a cualquier otro sistema. Lo importante es que es casi 1000 veces mayor que el voltaje de la señal y eso es amplificación. La resistencia que se modifica con la señal es un transistor o cualquiera de los dispositivos electrónicos existentes.

c) **Osciloscopio de rayos catódicos:** Para registrar el potencial de membrana de una célula no-excitable o el potencial de célula excitable, pero **en reposo**, bastaría conectar el voltímetro de alta impedancia a un registrador mecánico, con un papel que mueva a velocidad constante y una plumilla con tinta. Para **potenciales de acción** esto no es posible ya que el cambio de potencial es rápido y breve y el simple roce de las partes del registrador harían imposible un registro fiel. El **osciloscopio rayos catódicos** consta de un tubo al vacío, una fuente de electrones acelerados y una pantalla de fósforo (Fig. 10.5). El haz de electrones produce un punto luminoso en la pantalla que puede moverse hacia arriba o abajo, hacia la derecha o la izquierda gracias a las placas de deflexión vertical y horizontal. Como los electrones tienen carga negativa, dándole un voltaje positivo a la placa superior (**a** en la Fig. 10.5) el haz y el punto se irán hacia arriba, hacia la derecha si la placa positiva es la **d**, etc. Lo habitual es que las placas de deflexión horizontal estén conectadas a un circuito electrónico que lleva el haz de izquierda a derecha y lo devuelve automáticamente rápidamente de derecha a izquierda. Esto se llama **barrido** del osciloscopio y se puede comparar con el movimiento del papel en un registrador: para registrar un fenómeno rápido: el barrido debe tener una alta velocidad, ser rápido. La **señal** proveniente del amplificador se conecta a las placas de deflexión vertical de modo que el movimiento hacia arriba y hacia abajo será una medida del voltaje y el movimiento horizontal una medida del tiempo. La ventaja del osciloscopio es que no hay partes mecánicas, no hay inercia y el registro es fiel. Un problema frecuente es como dejar un documento, un verdadero registro en papel, de lo que ocurre en pantalla. Los osciloscopios actuales tienen memoria de pantalla, un sistema electrónico que fija, graba, lo que se mostró en la pantalla. Esta imagen "congelada" se puede fotografiar, registrar o grabar fácilmente.

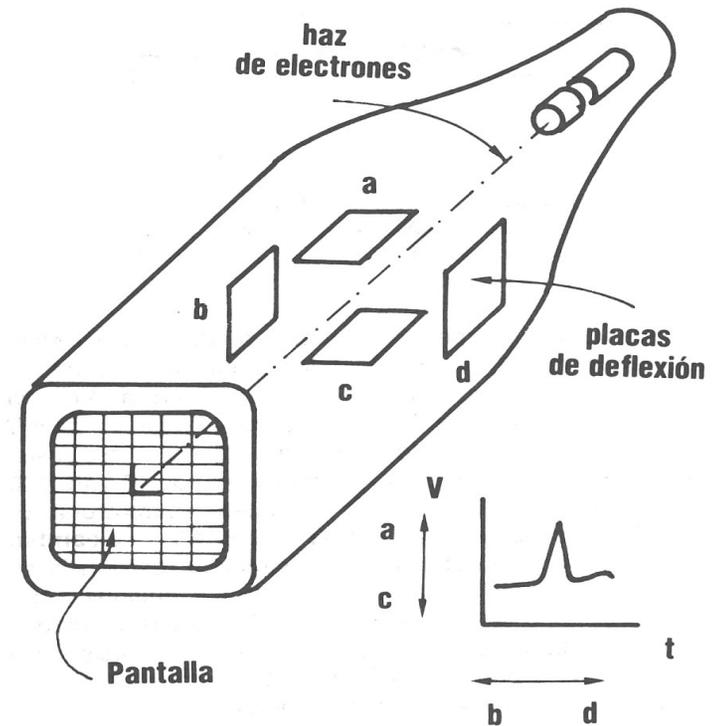


Fig. 10.5 OSCILOSCOPIO DE RAYOS CATÓDICOS USADO PARA REGISTRAR UN PA (Explicación en el texto)

- El circuito de registro

Con el microelectrodo montado en su micromanipulador, el voltímetro y el osciloscopio se arma, con cables, el circuito que muestra la Fig. 10.6. El circuito se cierra con un electrodo extracelular que, como ya se señaló en el Cáp. 2, esta siempre conectado a tierra y será tornado como referencia o potencial cero. En la platina del microscopio está nuestra preparación. Se trata, por lo general, de trozos de nervio o de músculo y, como tales, están formados por cientos de axones o de fibras musculares. Para medir el potencial de acción hay que poner un electrodo en el interior de un axón o una fibra y el otro en el extracelular, por lo general una solución Ringer en la que la preparación esta sumergida. Aunque estas estructuras se ven al microscopio, solo es necesario ir, lentamente, bajando el microelectrodo hasta que su punta entre en contacto con a solución externa. Entre este electrodo y el electrodo de referencia ese leerá, en el osciloscopio, una diferencia de potencial de 0, ya que ambos están en la misma solución. Seguimos ahora moviendo el micromanipulador hasta que la punta de la pipeta perfore la membrana celular. Será muy fácil ver cuando esto ocurre ya que, en ese momento, el potencial leído en el osciloscopio salta de 0 mV al potencial de membrana (V_{reposo}) (Fig. 10.7) que es de -60 a 90 mV, de acuerdo al tipo de célula. Si no hacemos nada mas, el potencial queda estable en ese valor y diremos que ese es el **potencial de reposo** de esa célula excitable. Si aplicamos a la célula un estímulo y este es de suficiente magnitud, aparecerá en la pantalla del osciloscopio el potencial de acción. Pasado ese PA, el potencial de membrana regresa al potencial de reposo y se puede disparar otro potencial de acción.

2) Cómo se dispara un potencial de acción

Para que se dispare un potencial de acción tiene que haber un

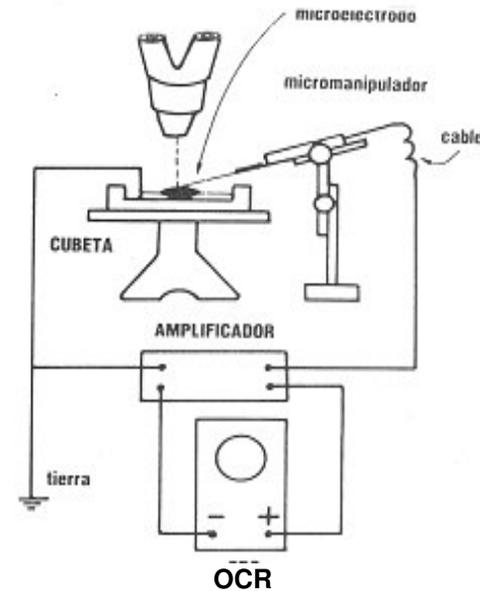


Fig: 10:8. EL CIRCUITO DE REGISTRO DEL POTENCIAL DE MEMBRANA USANDO UN MICROELECTRODO QUE PENETRA EN EL IC, MIENTRAS EL OTRO ELECTRODO PERMANECE EN EL EC Y CONECTADO A TIERRA (OCR: osciloscopio de rayos catódicos)

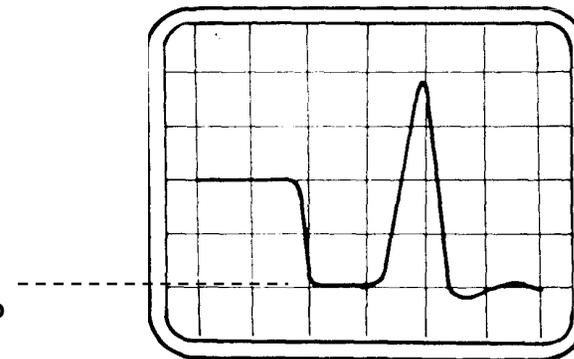


Fig. 10.7 PANTALLA DE OCR. EL PRIMER SALTO ES EL V_{reposo} Y DESPUÉS APARECE EL PA SI HUBO UN ESTÍMULO SUFICIENTE.

mecánico, sonoro, lumínico, químico o eléctrico de acuerdo al tipo de fibra y de transductor fisiológico. Lo importante es que ese estímulo disminuya en un cierto valor la amplitud del potencial de reposo, que lo lleve de, **por ejemplo**, de -90 mV a -60 mV. Esto es una **despolarización**, ya que está acercando el potencial de reposo al valor cero.

De todos los tipos de estímulos señalados el más fácil de usar, en condiciones experimentales definidas, es el eléctrico, ya que se pueden regular, usando un **estimulador**, variables como voltaje, intensidad y tiempo (Ver la Nota Aparte: ¿LOS ESTIMULOS ELECTRICOS SON VOLTAJE, INTENSIDAD O CARGAS?).

Para aplicar un estímulo eléctrico se necesita otro electrodo que "inyecte" corriente a la fibra. En la Fig. 10.8 se ve este otro electrodo, llamado de **estimulación** (E). En el panel a) de la figura no hay paso de corriente por E y el electrodo de registro (R) solo lee el potencial de reposo (V_{reposo}), que se ve en el osciloscopio como un trazo horizontal. Si ahora se hace pasar por E una corriente de modo que la punta del electrodo intracelular sea (+) (panel b), habrá un pasaje de corriente del IC al EC a través de la membrana. Como la membrana tiene una cierta resistencia, mientras la zona cercana a la punta del electrodo E en el lado IC es (+), la zona cercana a la punta del microelectrodo, pero en el lado EC, es ahora (-). Como el interior celular es, en reposo, negativo, esta disposición hace que el potencial, en ese lugar, se haga **menos negativo** y la membrana se **despolarice**. Eso se ve en la pantalla del osciloscopio como un escalón hacia arriba que dura lo que dura el estímulo. Al interrumpirse el estímulo el potencial vuelve al potencial de reposo. Si se invierte el sentido de la corriente inyectada y la punta del microelectrodo se hace negativa, la membrana se **hiperpolariza**, se aleja del valor cero. También aquí el potencial vuelve al valor del potencial de reposo cuando se interrumpe el estímulo.

Esta despolarización o hiperpolarización por el pasaje de una corriente podría también aplicarse a una célula del epitelio renal o intestinal, una célula no-excitante y nunca obtendremos un PA. ¿Cuándo aparece, entonces, la respuesta de una célula muscular o nerviosa? Imaginemos una célula excitable que es **despolarizada** con un **pulso** de corriente i que hace que su potencial pase de -90 mV a -80 mV. Luego otro i que lo lleve

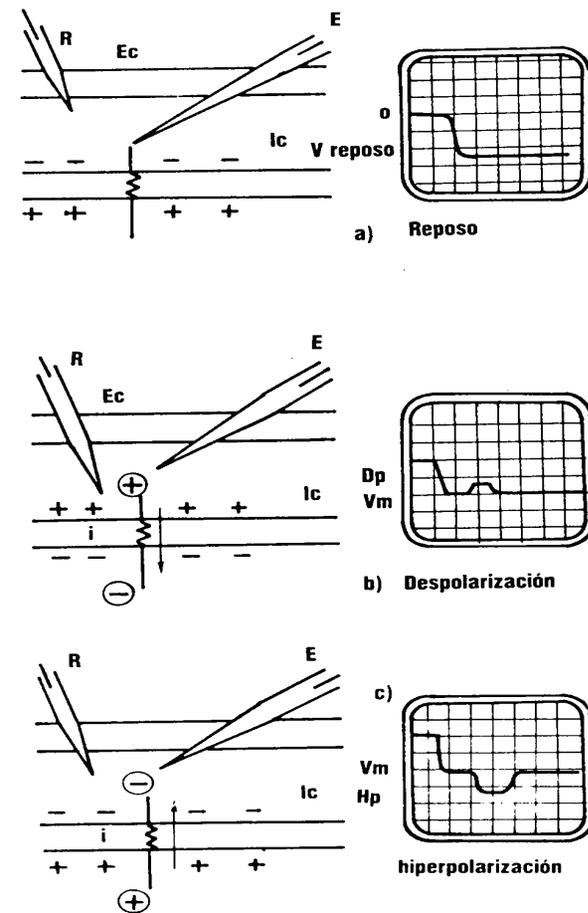


FIG. 10.8 UTILIZACIÓN DE 2 ELECTRODOS E: ELECTRODO DE ESTIMULACIÓN; R: ELECTRODO DE REGISTRO; Ec: EXTRACELULAR; Ic: INTRACELULAR a) SE REGISTRA EL POTENCIAL DE REPOSO; b) POR E SE INYECTA UN PULSO DESPOLARIZANTE SUBUMBRAL; c) POR E SE INYECTA UN PULSO HIPERPOLARIZANTE

de -80 mV a -70 mV y luego otro de -70 mV a -60 mV (Fig. 10.9).

¿Que diferencia hay entre ellos? Los dos primeros despolarizaron, pero no dispararon el potencial de acción. El tercero sí disparó el potencial de acción porque, se dice, supero **el potencial umbral**. Los potenciales entre -90 mV y -70 mV son **subumbrales** y lo que ocurre allí es lo mismo que ocurriría en cualquier circuito con una resistencia y un capacitor.(Fig. 10.0)

Cuando el potencial de membrana esta, por efecto de nuestro estimulo, entre -69 mV y -60 mV aparece un fenómeno totalmente nuevo: bruscamente el potencial de la membrana celular se acerca a cero, lo supera, se hace positivo, llega, en este ejemplo, a unos +20 mV y, sin que nosotros hagamos nada, el ascenso se interrumpe y el potencial vuelve a su potencial de reposo. Todo ese proceso dura, dependiendo del tipo de célula excitable, entre 2 y 200 milisegundos.

Debe entenderse que los valores, en milivoltios, que se han dado para el potencial de reposo y el potencial umbral son solo ejemplos. Hay distintos valores para distintas células y, aun en una misma célula, las condiciones externas e internas de la célula, en especial las concentraciones y permeabilidades iónicas, pueden hacer variar el potencial de membrana y el umbral.

Es importante señalar que no hay "umbral" para los estímulos hiperpolarizantes: cualquiera sea su magnitud, en músculos y nervios nunca disparan un potencial de acción.

3) La ley del "todo o nada" en el potencial de acción

Es importante señalar que no hay "umbral" para los estímulos hiperpolarizantes: cualquiera sea su magnitud, en músculos y nervios nunca disparan un potencial de acción.

Para una célula excitable determinada, colocada en condiciones experimentales definidas y constantes, el potencial de acción es una **respuesta estereotipada**. Eso quiere decir que, alcanzado el potencial umbral, la respuesta, el PA siempre es el mismo.

En el ejemplo del párrafo anterior, cuando el estimulo hizo, b) que el potencial de membrana llegará a -60 mV, apareció un potencial de acción con una **amplitud** de (-90 mV a +20 mV) = 110 mV. Si el estimulo hubiera hecho que el potencial de membrana pasara de -90 mV a -50 mV igual se hubiera disparado un potencial de acción de 110 mV de amplitud, medido desde el potencial de reposo al pico del potencial de acción.

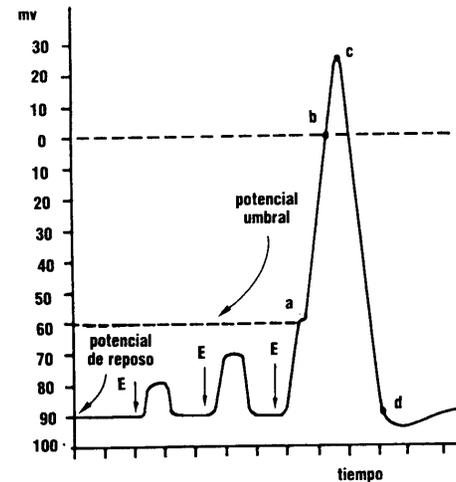


FIG 10.9: LOS ESTIMULOS (E) PUEDE LLEVAR EL POTENCIAL DE MEMBRANA AL POTENCIAL UMBRAL Y PROVOCAR LA APARICION DEL POTENCIAL DE ACCION. a, b, c, d: FASES DEL POTENCIAL DE ACCION (Explicación en el texto)

En ese caso hubiéramos dicho que el estímulo es **supraumbra**, pero la respuesta es la misma. El ejemplo clásico para explicar esta ley es el disparo de una pistola. En una pistola cuando se oprime el gatillo la bala sale siempre con la misma velocidad, independientemente de si se oprimió el gatillo con fuerza y rabia o se lo oprimió suavemente. Claro que hay que superar el umbral, la transición entre disparo y no disparo.

Es por eso que se dice que el PA cumple con la ley del todo o nada: ocurre con toda su amplitud o no ocurre. En pocas palabras, un estímulo, si supera el umbral, dispara, una **respuesta** de la membrana, el potencial de acción. Siguiendo el ejemplo de la pistola, en la bala hay una carga de pólvora y un fulminante que hace explotar la pólvora, que ya está allí. En la célula excitable ya está allí el potencial de reposo, producto de las distintas permeabilidades iónicas y las bombas, en especial la de Na^+ .

4) Las fases del potencial de acción y los post-potenciales

Si bien, como se ve en la Fig. 10.10 la forma, duración y amplitud del PA cambia en las distintas células excitables, pero, volviendo a la Fig. 10.9, en ascenso o despolarización (de a hasta b) en la que el potencial va desde el potencial de reposo hasta el potencial 0. Después hay una fase llamada (en inglés) **overshoot o sobrepaso** (de b a c) y le sigue una fase de descenso o repolarización todas se puede observar una fase de descenso o despolarización,

En las células ventriculares cardíacas hay una meseta en la zona positiva del PA, antes de comenzar la repolarización propiamente dicha.

En las neuronas motoras el PA es seguido por un **post-potencial hiperpolarizante** ya que el potencial no vuelve exactamente al valor del potencial de reposo si no que se pasa, se hace aún más negativo, para llegar más tarde al valor de reposo (Fig. 10.11a) En otras células, como las del músculo esquelético (10.11b) la pendiente de descenso del PA es menos pronunciada y llega al potencial original con un cierto retraso

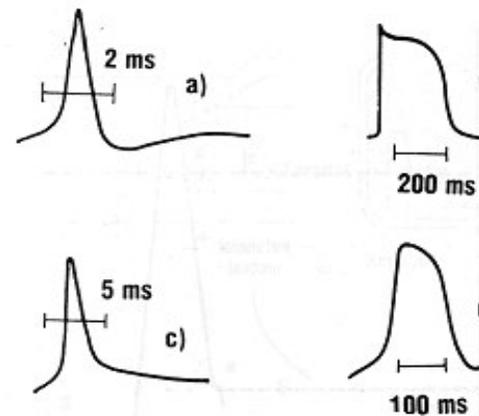


FIG. 10.10 DIFERENTES TIPOS DE POTENCIALES DE ACCION a) PA EN EL AXÓN GIGANTE DE CALAMAR. b) PA EN UNA FIBRA VENTRICULAR DE PERRO; c) PA EN UNA FIBRA DE MUSCULO SARTORIO DE RANA, d) PA DEL NODULO AURICULO-VENTRICULAR DE PERRO

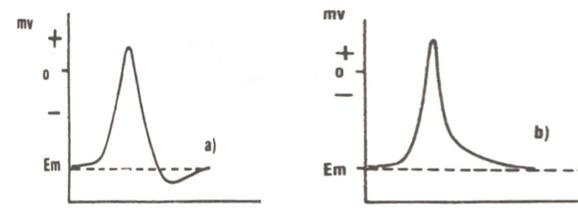


FIG.10.11 a) PA CON POSTPOTENCIAL b) CON REPOLARIZACION PROLONGADA

10.3 LOS PERIODOS REFRACTARIOS ABSOLUTO Y RELATIVO

No se debe perder de vista que estos potenciales de acción están siendo estudiados porque son la base de la conducción de los impulsos nerviosos en axones, dendritas, sinapsis y músculos. La pregunta fundamental es: ¿cuántas veces en un segundo o en un minuto se puede repetir un potencial de acción? De eso dependerá como la información llega y es procesada. En la Fig. 10.12 hay 5 casos de estimulación repetida en un axón en a) hay 2 estímulos de igual voltaje separados por 10 ms y se observan 2 potenciales de acción, indicando que el primer estímulo dispara el potencial de acción, la fibra se repolariza, pasa el postpotencial y el segundo estímulo provoca otro potencial de acción. En b) hay 2 estímulos iguales, pero separados por 2 ms y se observa una sola respuesta. Eso quiere decir que el primer estímulo provocó la respuesta habitual, pero que la segunda quedó **bloqueada**: Alego a la fibra pero no pudo obtener la respuesta. Se dice que el segundo estímulo encontró al axón en su **periodo refractario**. En c) se repite la experiencia con 2 estímulos separados por 2 ms pero teniendo el segundo estímulo un valor doble al del primero: se obtiene otra vez 2 respuestas. Esto se interpreta diciendo que el segundo estímulo habría encontrado a la fibra en un **periodo refractario relativo**, ya que con un estímulo de mayor intensidad fue posible disparar el potencial de acción. Ahora en d) se envían dos estímulos iguales, pero separados por menos de 1 ms: hay una sola respuesta. Luego, en e) se envían, también con 1 ms de separación, dos estímulos, siendo el segundo mayor que el primero: hay una sola respuesta, indicando que la fibra está en el periodo refractario absoluto

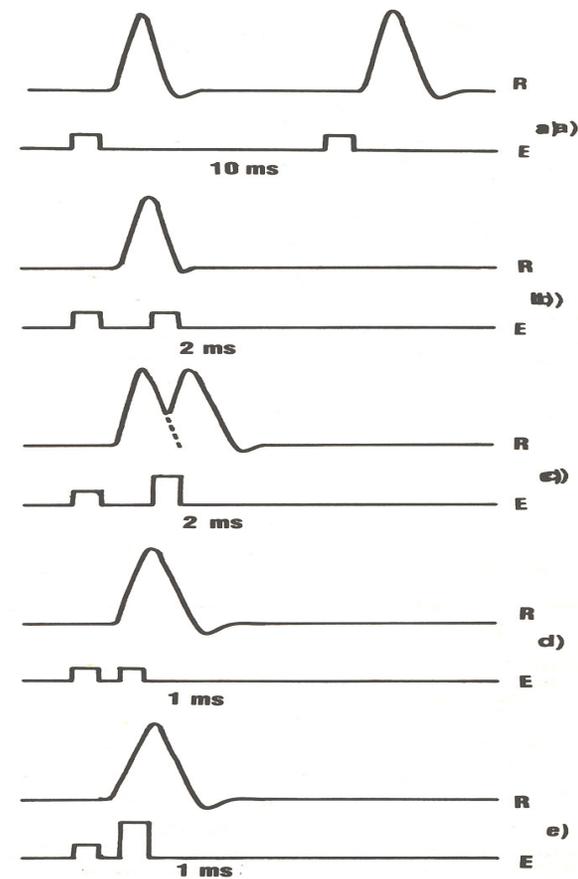


FIG. 10.12 DETERMINACION DE LOS PERIODOS REFRACTARIOS CON PULSOS SUCESIVOS. (R: recisvo; E: estimulación. Explicación en el texto.

En la Fig. 10.13 se muestra con qué fases del PA coinciden el periodo refractario absoluto (PRA) y el relativo (PRR). Un segundo disparo no tendrá efecto, no producida un nuevo PA, si cae en la mayor parte de las fases de ascenso y repolarización. Se provoca un PA si el segundo estímulo cae en el final de la repolarización o en el postpotencial.

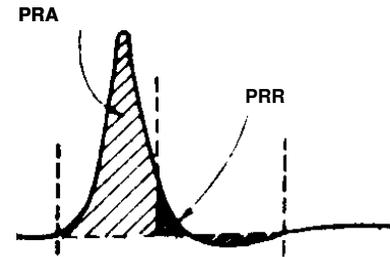
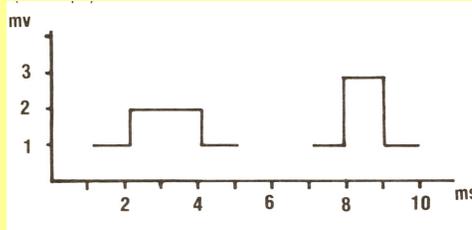


FIG. 10.13 RELACION ENTRE LOS PERIODOS REFRACTARIOS Y LAS FASES DEL POTENCIAL DE ACCION

LOS ESTIMUOS ELECTRICOS: ¿VOLTAJE, INTENSIDAD O CARGAS?

En todo este texto se ha señalado que para lograr una despolarización de la membrana de una célula excitable se necesita que el potencial de reposo se haga menos negativo y que eso se logra "pasando" una corriente. Lo que habitualmente se hace es enviar, usando el dispositivo electrónico llamado **estimulador**, un **pulso cuadrado**. Como se ve en la figura, un pulso cuadrado es una variación brusca de voltaje que se mantiene durante un cierto tiempo. Con el estimulador se pueden variar a voluntad el voltaje y la duración (el tiempo).



En la figura de la izquierda el pulso fue de 0,1 V con una **duración** de 2 ms y en el de la derecha el pulso fue de 0,2 V con una duración de 1 ms. Lo interesante es que si el primer pulso produjo una despolarización **umbral**, la segunda también la produce. Se puede reducir, también reducir el voltaje a la mitad y aumentar la duración al

$$V \cdot t = k \quad \text{también} \quad I \cdot R \cdot t = k \quad (\text{constante}) \quad \text{y como} \quad i \cdot t = q \quad (\text{carga}) \quad \text{resulta que} \quad q \cdot R = k$$

Esto quiere decir que para una determinada resistencia de membrana, para producir una despolarización umbral hay que depositar un cierto **número de cargas** en la membrana. Si el voltaje, que es lo que regulamos con el estimulador, es pequeño, el tiempo que dure el estímulo deberá ser largo y viceversa.

FIN DE LA PARTE 1 DEL CAP. 10 – CONTINUA PARTE 2