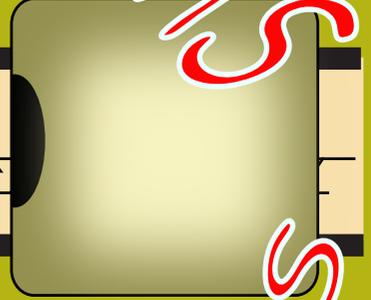
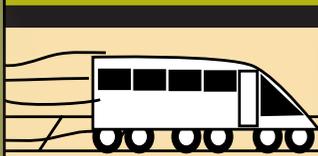
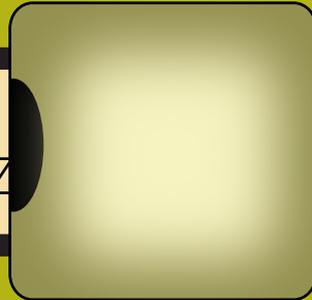


SERIE: FISIOLÓGIA PARA TODOS

Dr. Jorge Bravo Martínez
Dra. Blanca Alicia Delgado-Coello
Dra. Julieta Garduño Torres
Dr. Raúl Sampieri Cabrera

#7

PROPIEDADES ELECTROTÓNICAS DE AXONES Y DENDRITAS



Dr. Jorge Bravo Martínez

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO
FACULTAD DE MEDICINA
DEPARTAMENTO DE FISIOLÓGIA



Facultad de Medicina



DEPARTAMENTO DE
FISIOLÓGIA



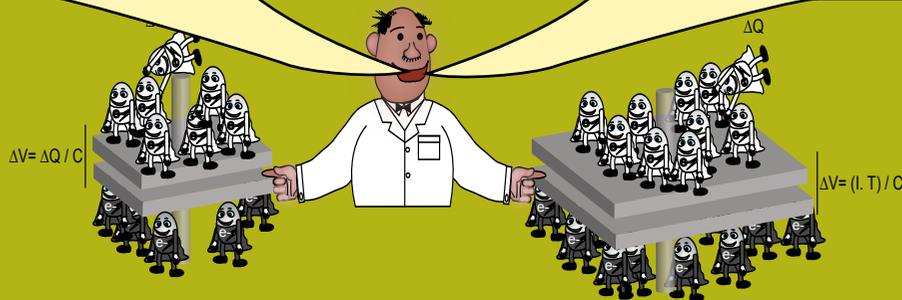
PROPAGACIÓN DE SEÑALES TRANSITORIAS

En mamíferos, los impulsos eléctricos rápidos duran 1-5 ms y los lentos después de la comunicación entre células duran 5-30 ms. Su propagación se basa en la capacitancia de la membrana (C_m). La amplitud, según la ley de Ohm, se relaciona con la resistencia de la membrana (R_m): más resistencia (R_m) implica mayor despolarización celular.

Dado que el cambio de voltaje depende del ritmo de acumulación de cargas en la membrana y de su capacitancia ($\Delta V = \Delta Q / C_m$), el valor de la capacitancia es de 1 ΔF por cada cm^2 de membrana. De este valor de capacitancia el 0.6 a 0.75 $\Delta F/cm^2$ dependen sólo por los lípidos, y el resto por las cargas de compuerta de los canales iónicos. El potencial de membrana (V_m) cambia lentamente si la diferencia de cargas (ΔQ) cambia lentamente.

EFEECTO DE LA CAPACITANCIA

Por otro lado, a mayor C_m , se necesita depositar más carga en la membrana para alterar V_m , por lo tanto, la corriente capacitiva (I_c) debe fluir por más tiempo (T) para cambiar V_m ($\Delta V = \Delta I_c \cdot T / C_m$). El único cambio que puede tener la célula para que se modifique la C_m , es el tamaño de la célula, o bien, el grosor de la membrana (como en la mielinización).



$I_{pulso} = (C (\Delta V_m / \Delta T) + (V_m / R))$
 Rearreglando: $R \cdot C (\Delta V_m / \Delta t) + V_m = (I_{pulso}) (R)$
 Pero $R \cdot C = \tau$ (que es la constante de tiempo)
 la solución a esta ecuación cuando inicia el pulso ($T=0$) es:
 $V_m = I_{pulso} \cdot R (1 - e^{-T/\tau})$
 Donde: $T = t / \tau$
 la solución cuando el pulso finaliza es:
 $V_m = V_{\infty} e^{-T/\tau}$

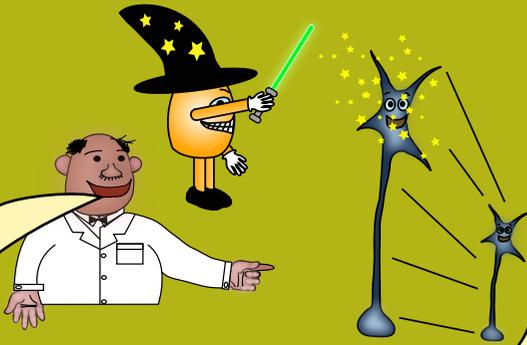
 $\tau = R_m \cdot C_m$

Así, la respuesta de la membrana a un pulso de estimulación eléctrica depende de la suma de las corrientes capacitiva y resistiva.

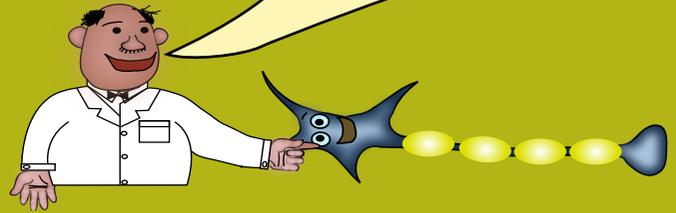
La constante de tiempo (τ) se define como el tiempo que tarda la membrana en llegar al 63% de su despolarización final.



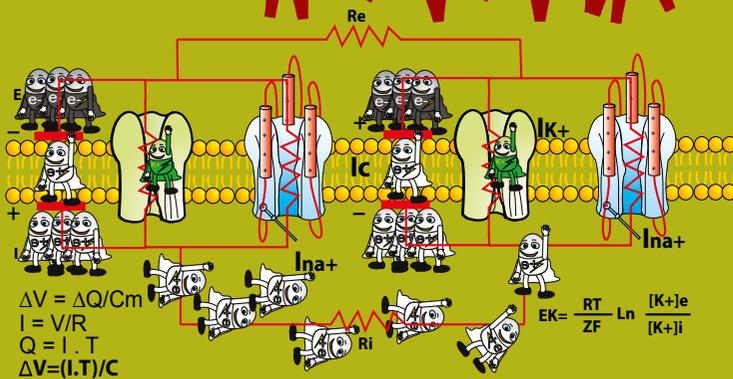
La velocidad de la despolarización y su propagación es directamente proporcional a τ (al producto $R_m \cdot C_m$). Si se reduce la τ , la propagación aumenta, esto es funcionalmente muy importante y hay dos mecanismos involucrados. El primero es la disminución de las placas del capacitor, es decir, una célula pequeña genera señales eléctricas más rápido que una grande.



El segundo mecanismo es aumentando la distancia entre las placas del capacitor, ya que C_m es inversamente proporcional a la separación de las placas del capacitor ($C_m = \epsilon(A/D)$), es decir, al grosor del material aislante. Por ello, una fibra mielinizada conduce más rápido que una no mielinizada del mismo diámetro.



MODELO DE LOS CIRCUITOS LOCALES



El mecanismo por medio del cual un segmento de membrana despolariza a uno adyacente es por la formación de los llamados circuitos locales.

Cuando la corriente positiva de un estímulo llega al interior de la célula, se acumulan cargas positivas (Q^+) dentro de la célula. Esto hace que en la membrana en reposo adyacente (la placa interna del capacitor) se cargue con Q^+ y la placa exterior con Q^- . Esto crea una corriente capacitiva positiva saliente que hace el interior más positivo y el exterior más negativo. Por otro lado, la membrana es más permeable al potasio cuyo gradiente eléctrico aumenta, por lo tanto, sale más potasio. Estos flujos propician que en la membrana en reposo se genere una corriente pasiva positiva saliente que la despolariza.

La proporción de cargas que fluyen a través del capacitor y la resistencia membranales ($R_m \cdot C_m = \tau$) determina la velocidad con que se cargan las placas

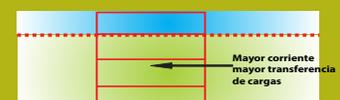
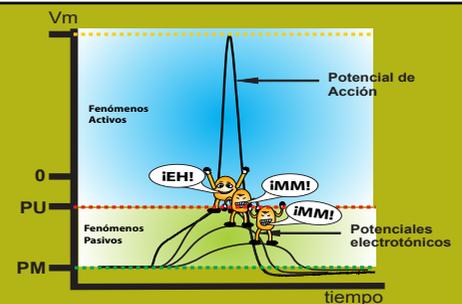
del capacitor (líquidos intra y extracelular) y según la ecuación: $\Delta V = \Delta Q / C_m$, esto determina la velocidad de despolarización.

Las cargas intracelulares viajan a través del citoplasma que impone una resistencia al paso de las cargas, la resistencia interna (R_i) hacia los segmentos de membrana adyacentes e inducen el mismo fenómeno. Por la ley de Ohm a mayor resistencia citoplasmática (R_i), menor corriente y mayor tiempo se tarda en cambiar la carga de la membrana de segmentos adyacentes, $I = V / R$. Si se consideran: $(I)(T) = Q$, al disminuir la corriente disminuye la transferencia de cargas al capacitor del segmento membranal adyacente; y $\Delta V = \Delta Q / C$, al bajar ΔQ la velocidad de carga baja y, por lo tanto, la velocidad de transmisión del impulso nervioso también baja.

El sistema es completamente pasivo (si no se genera un potencial de acción). Además, la respuesta a un segundo estímulo se suma linealmente al primero.

Por otro lado, si la corriente pasiva positiva saliente hace que la membrana llegue al umbral de los canales de sodio voltaje dependientes, entonces se genera una corriente activa autoregenerativa llamada potencial de acción. En estas condiciones, el sistema deja de ser lineal a pesar de que siga siendo pasivo. Si no llega al umbral, entonces la membrana vuelve a su estado de reposo, por lo que genera un potencial local, electrotónico. Así pues, un potencial de acción generado en un segmento de membrana provee de corriente despolarizante a los segmentos membranales adyacentes.

En el caso de un estímulo eléctrico y del potencial de acción, ambos despolarizan a la membrana mediante mecanismos distintos; la propagación se da por los mismos mecanismos.

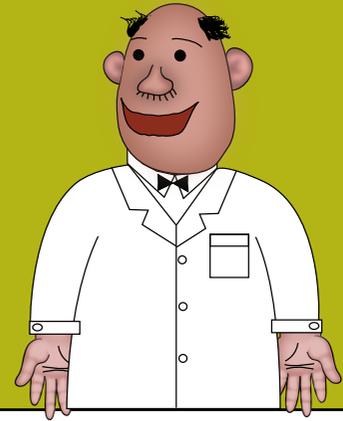


PROPAGACIÓN DE SEÑALES EN ESTADO ESTABLE

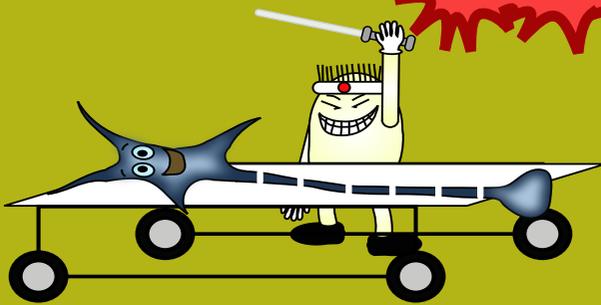
Ya hemos analizado cómo se propaga una despolarización desde el sitio de inicio (estimulación) hacia los segmentos membranales adyacentes (circuitos locales adyacentes al de estimulación).

Ahora analizaremos cómo se propaga a segmentos alejados del sitio de estimulación y que cada vez están más alejados.

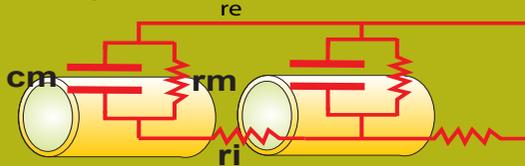
El problema es que se debe apegar lo más posible a la estructura y función de los procesos neuronales y estos suelen ser muy complejos. Así, para construir un modelo de la propagación del impulso nervioso se requiere hacer simplificaciones del modelo que en general son ciertas, pero no aplican en todos los casos. Así que es muy importante no hacer una sobre simplificación del modelo, escogiendo con mucho cuidado presunciones básicas como las siguientes:



PRESUNCIONES BÁSICAS

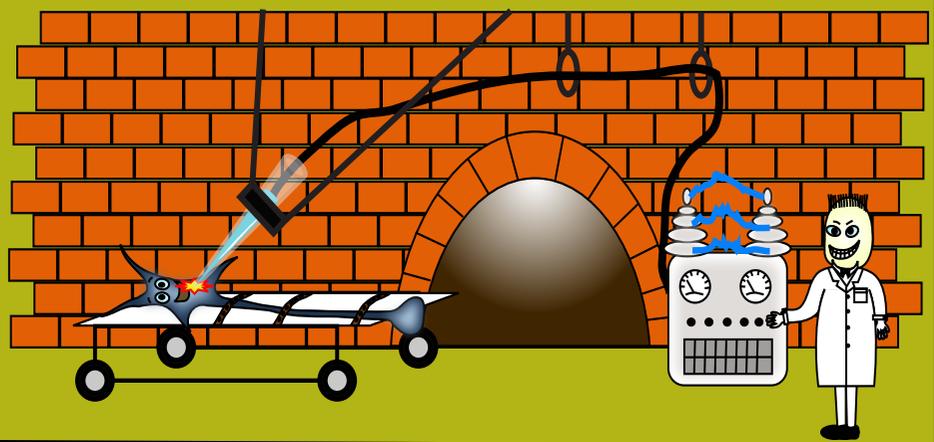


1.-Segmentos como cilindros:



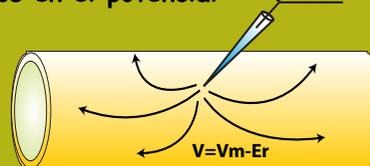
1. Segmentos como cilindros. - Para simplificar el análisis, los procesos neuronales se dividen en segmentos cilíndricos con radios constantes. Este radio puede variar de un cilindro a otro, pero cada cilindro tiene un radio constante. Cada cilindro tiene una resistencia membranal, r_m , conectada con el capacitor de membrana, C_m , en paralelo. Ambos del lado citoplasmático, se unen a otro cilindro mediante una resistencia axial a través del citoplasma que ofrece una resistencia al paso de la corriente iónica. Del lado extracelular existe una resistencia que es despreciable por el gran tamaño del espacio extracelular, por lo tanto, su resistencia es muy reducida.

2. Los potenciales electrotonicos se dan por cambios en el potencial de membrana. - En cualquier momento y zona de la célula el potencial de membrana puede cambiar por efecto de: un estímulo eléctrico, una corriente iónica extracelular que cruce la membrana y cambios de conductancia en la membrana debido a una fuerza distinta a la que produce el cambio de potencial de membrana. La corriente se propaga al resto de la neurona. La amplitud del potencial electrotonico, de acuerdo con la ecuación $V = V_m - E_r$, es mayor en tanto el V_m esté más alejado del E_r . Donde V es el potencial electrotonico, V_m es el cambio de voltaje y E_r es el potencial de membrana en reposo. El potencial de membrana raramente está en reposo, por lo que el potencial de membrana en reposo se define como el potencial de la célula en cualquier momento excepto durante un potencial de acción o sináptico rápido.



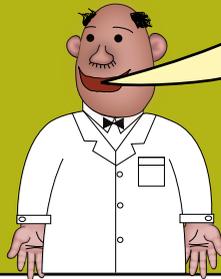
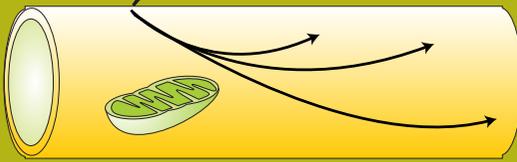
2. - Los potenciales electrotonicos se dan por cambios en el potencial de membrana.

- a) Estímulo eléctrico.
- b) corriente iónica extracel.
- c) cambios de conductancia.



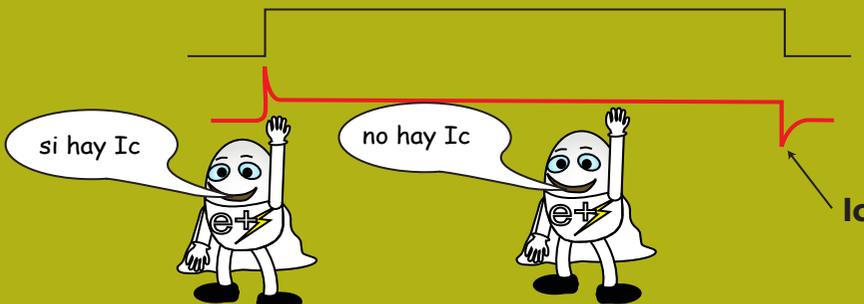
3.- La corriente iónica es óhmica

$$I = V/R$$



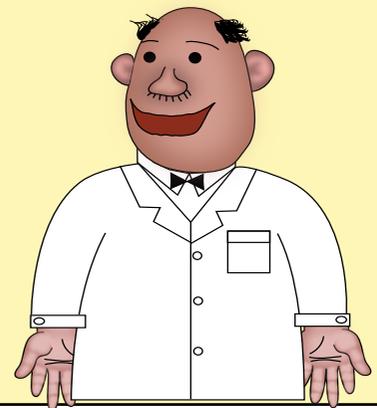
3. La corriente electrotonica es óhmica.- El flujo pasivo de la corriente electrotonica es óhmico porque obedece la ley de Ohm ($I = V/R$). Esto se ha inferido del registro de las corrientes macroscópicas, pero no se ha medido directamente. El otro problema es que los procesos neuronales contienen organelos (subcompartimientos) que contienen un líquido con una composición distinta, lo que les confiere características electroquímicas distintas.

4.- En estado estable, la capacitancia se ignora. Estado estable

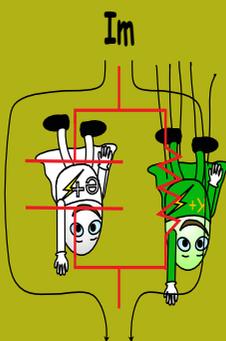


4. En el estado estable, la capacitancia se ignora.- La corriente capacitiva sólo fluye en los cambios de potencial. En estado estable (que es cuando la corriente no varía de intensidad sino que se mantiene fija) no hay I_c , por lo tanto, se puede ignorar.

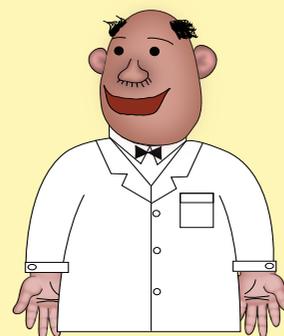
5. El potencial de membrana usualmente puede ser ignorado.- En la situación más sencilla, la propagación del potencial electrotonico (V) se da en relación a un valor estable de potencial de membrana (E_r), así que se puede ignorar. En donde el E_r cambia espacialmente se debe calcular con: $V = V_m - E_r$.



6.- La corriente electrotonica se divide en dos caminos.



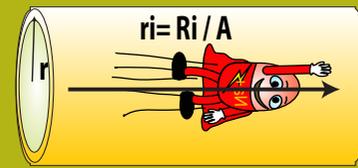
6. La corriente electrotonica pasa por dos caminos: la resistencia membranal (R_m) y la axial (r_i).



7. La corriente axial es inversamente proporcional al diámetro.- Ya que la resistencia axial se asume sea uniforme, la resistencia del área de sección transversal se representa por una sola resistencia: $r_i = R_i/A$, Donde r_i es la resistencia axial (en ohms por unidad de longitud), R_i es la resistencia axial específica (es la resistencia que ofrece el citoplasma por ser muy denso y tener mayor fricción con los iones, se mide en ohm centímetro, Ωcm) y A es el área de sección transversal (πr^2). Así que un proceso grueso tiene una resistencia axial más baja que uno delgado.

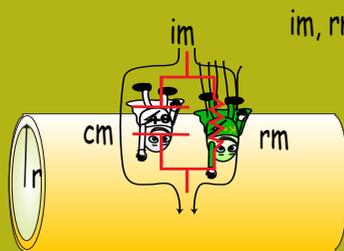
La estructura interna de los procesos neuronales puede contener organelos membranosos o filamentosos que pueden aumentar o reducir la resistencia axial.

7.- La corriente axial es inversamente proporcional al diámetro.



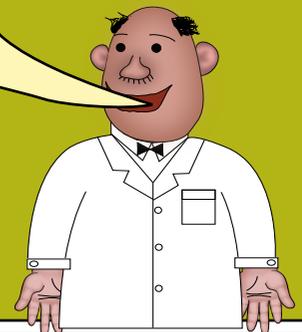
r_i = resistencia axial (Ω/long)
 R_i = res. axial específica (Ωcm)
 A = área (πr^2)

8.- La corriente membranar es inversamente proporcional a la superficie.



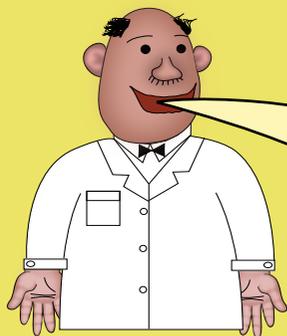
$i_m, r_m = \text{uniformes}$
 $I_m = 1/\text{superficie}$
 $r_m = R_m/c$
 r_m = resist. membranar (Ωcm)
 R_m = rest. memb. esp. (Ωcm^2)
 c = circunferencia ($2\pi r$)

Se asume que la corriente membranar no se propaga dentro del segmento de cilindro, pero sí entre los segmentos de cilindro. La corriente membranar también depende de la densidad de canales en ese segmento cilíndrico. Esta densidad varía de un cilindro a otro.

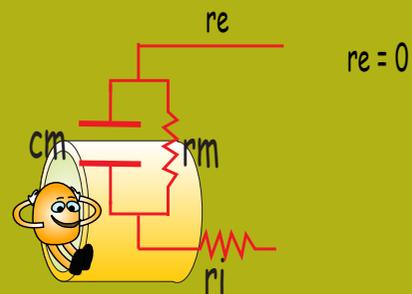


8. La corriente membranar es inversamente proporcional a la superficie.- Para una unidad de longitud del proceso neural, se asume que la corriente membranar (i_m) y la resistencia membranar (r_m) son uniformes en toda la superficie del cilindro. Ya que la suma de resistencias en paralelo decremente el valor final, la i_m es inversamente proporcional a la superficie, el área de membrana, del cilindro. Así $r_m = R_m/c$, donde r_m es la resistencia membranar por unidad de longitud (Ω/cm), R_m es la resistencia membranar específica (Ω/cm^2) y c es la circunferencia ($2\pi r$).

9. El medio extracelular se asume con una resistencia de cero.- El medio extracelular tiene una resistencia muy baja debido a su gran volumen en comparación con el medio intracelular.



9.- El medio extracelular se asume con una resistencia de cero.

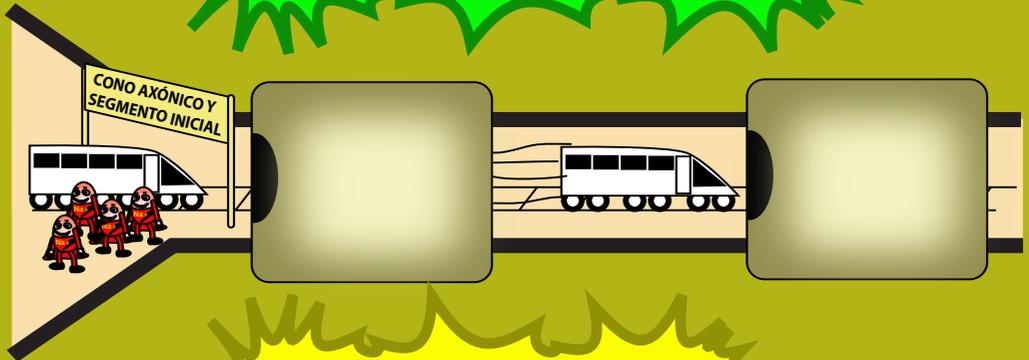


10. Las fuerzas impulsoras de los iones son constantes.- Se asume que las concentraciones de los iones son constantes durante la actividad neuronal. Sin embargo, puede haber cambios en sus concentraciones particularmente en compartimentos extra e intracelulares pequeños. Esto cambia las fuerzas impulsoras y el potencial de membrana en reposo durante la actividad neuronal.

La teoría de los circuitos locales explica cómo un segmento de membrana despolarizada excita al adyacente que está en reposo. Las propiedades pasivas de la membrana (resistencia y capacitancia) afectan qué tanto se despolariza este segmento adyacente; las propiedades electrotónicas influyen en cómo disminuye el impulso nervioso con la distancia y la velocidad de su propagación.

La transmisión del impulso nervioso depende de la resistencia interna, la membranal y del diámetro del proceso neuronal.

TEORÍA DEL CABLE

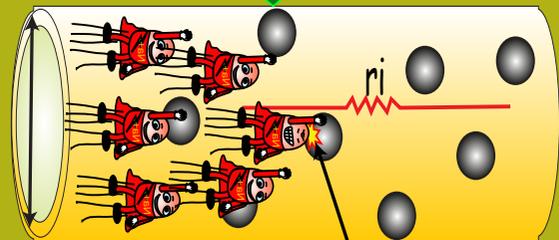


RESISTENCIA INTERNA Y MEMBRANAL

La resistencia axial (r_i) se expresa en $\Omega \cdot \text{cm}$ y depende de la resistividad específica del citoplasma (R_i) en Ωcm y del área de sección transversal del axón de radio (r); estas variables se incluyen en la expresión $r_i = R_i / (\pi r^2)$. Esta resistencia está dada por el área de sección transversal y los iones chocando contra las otras moléculas que se encuentran en el citoplasma. A mayor longitud, mayor el número de colisiones y mayor resistencia. A mayor diámetro, mayor número de iones que pueden viajar y, por lo tanto, menor resistencia.

$$r_i = R_i / A$$

A = área de sección transversal (πr^2)



resistividad del citoplasma, R_i

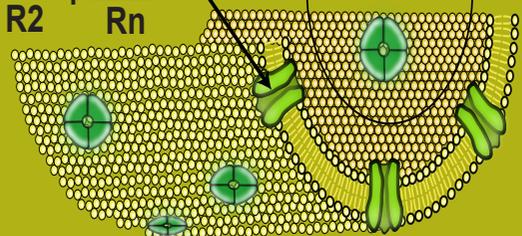
La resistencia membranal (r_m) medida en Ωcm , depende de la resistencia específica de una unidad de área de membrana R_m , dada en Ωcm^2 , y la circunferencia de la dendrita. Estos parámetros se relacionan en la ecuación: $r_m = R_m / 2\pi r$.

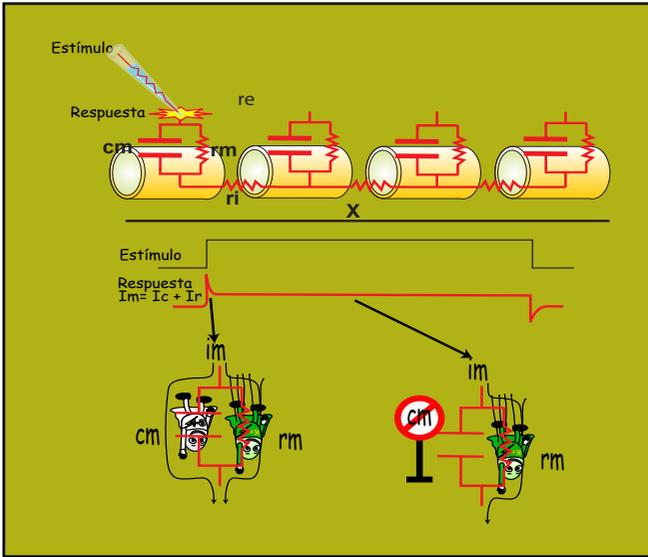
$$r_m = R_m / 2\pi r$$

R_m = resist. membranal específica (Ωcm^2)

c = circunferencia del cilindro ($2\pi r$)

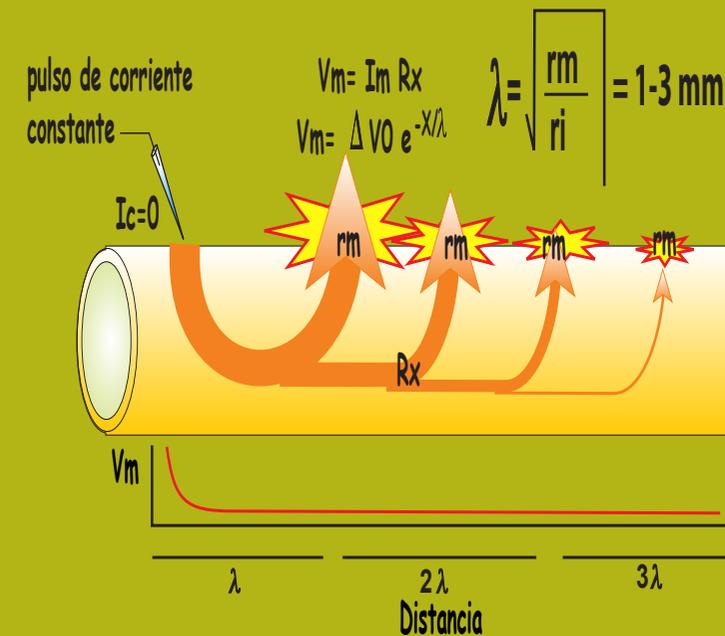
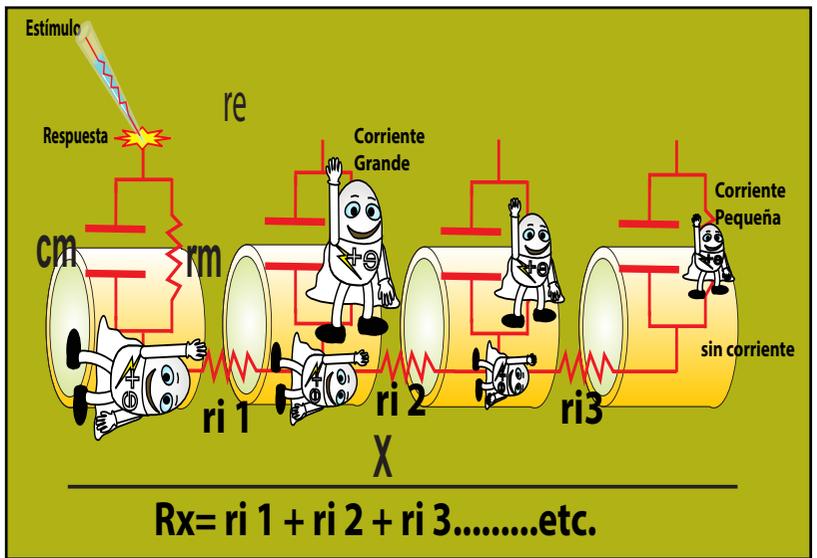
$$\frac{1}{R_T} = \frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2} + \frac{1}{R_n}$$





Considerando al proceso neuronal dividido en cilindros conectados mediante r_i y el cambio de V_m con la distancia después de haber aplicado un pulso constante de corriente de estimulación por un tiempo, V_m alcanza un valor estable, así que $I_c=0$. Así que toda la corriente membranal es a través de los canales iónicos, es decir I_r .

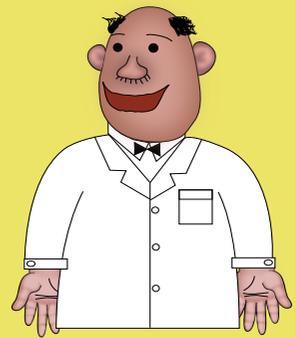
En estas condiciones, la variación de V_m depende de r_m y r_i . La corriente que fluye en la membrana se propaga hacia los cilindros adyacentes al sitio de estimulación y tiene que pasar por la resistencia axial total (r_x) y r_m de cada cilindro. La r_x de cada vía es la resistencia axial (r_i) a lo largo de cada cilindro, y dado que las resistencias en serie se suman conforme la corriente viaja a través de más cilindros, la r_x aumenta ($r_x=r_i \times X$ donde X es igual a la distancia). r_m siempre tiene el mismo valor.



Las corrientes son más intensas en los cilindros cercanos al sitio de inyección que en los que están más lejos dado que r_x aumenta con la distancia. Por ello, la activación de los circuitos locales es más intensa en los sitios cercanos al de estimulación. Dado que la despolarización (ΔV_m) $\Delta V_m = I_m r_m$, Δv_m se hace más pequeño conforme la corriente se propaga hacia sitios más lejanos. La despolarización decae en función de la distancia, es: $V_m = \Delta V_0 e^{-X/\lambda}$, donde λ es la constante de espacio de la membrana que se define como la distancia en la cual V_m decae un 37% del valor inicial (su valor es la raíz cuadrada del cociente r_m/r_i , en nervios y fibras musculares es de 1 a 3 mm). X es la distancia desde el sitio de estimulación (donde $X=0$). Cuando $X=\lambda$ entonces $V_0(1/e) = V_0(1/2.718) = 0.37$, esto significa que un axón sin mielina no puede tener una longitud mayor de tres veces λ , ya que el impulso nervioso no llegaría nunca al botón sináptico.

A mayor R_m , mayor r_m , mayor λ , y mayor la propagación del impulso nervioso. En condiciones de reposo, los canales no voltaje dependiente (de reposo) están abiertos y son en particular los de potasio los que determinan en gran medida la R_m . Sin embargo, tenemos que tomar en cuenta que las células en reposo están activas y que hay otros canales inclusive voltaje dependiente que están abiertos, así que la R_m efectiva puede variar entre células o en la misma célula en un rango de $100 \Omega/\text{cm}^2$ a $100\,000 \Omega/\text{cm}^2$. Como la constante de espacio varía con la raíz cuadrada de r_m , una diferencia de 100 veces en la R_m cambia 10 veces la λ .

Por otro lado, a mayor R_i , mayor r_i , y menor λ (menor propagación). Tradicionalmente se considera la R_i en valores entre $50\text{-}100 \Omega \text{ cm}$ en músculo y $100\text{-}250 \Omega \text{ cm}$ en neuronas de mamífero. Estos rangos tan limitados y la raíz cuadrada sugieren que el valor de R_i es menos importante para controlar la propagación del impulso nervioso.



DIÁMETRO

El diámetro de los procesos neuronales varía de $0.02 \mu\text{m}$ a $25 \mu\text{m}$. Así que diámetros grandes de la fibra, tendrán λ más prolongada que los radios pequeños y será mejor la propagación del impulso. Esto sucede en los cables de electricidad, de ahí el nombre de la teoría.

A este cambio de V_m con la distancia en el citoplasma se le llama conducción electrotonica. La eficiencia del proceso determina: la sumación espacial de los potenciales sinápticos y la propagación del potencial de acción, entre otros.

Dado que r_m es inversamente proporcional al radio ($r_m = R_m / 2\pi r$) y r_i es inversamente proporcional al cuadrado del radio ($r_i = R_i / (\pi r^2)$) y la constante de espacio es directamente proporcional a la raíz cuadrada de r_m / r_i , tenemos que:

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_i}} = 1\text{-}3 \text{ mm}$$

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m / (2\pi r)}{R_i / (\pi r^2)}}$$

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m (\pi r^2)}{R_i (2\pi r)}}$$

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m r}{R_i \pi}}$$

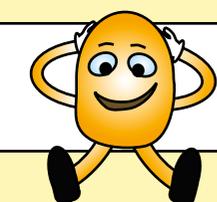
PROPAGACIÓN DEL IMPULSO NERVIOSO EN AXONES NO MIELINIZADOS

La propagación de la corriente local en el sitio de estimulación a los compartimentos adyacentes explica que el potencial de acción se propague a lo largo de la membrana. La velocidad de esta propagación es determinada por las propiedades pasivas de cable y la cinética del mecanismo de producción del potencial de acción. Cada propiedad pasiva es importante en los distintos aspectos de la propagación. Para señales rápidas como el potencial de acción, la capacitancia membranal (C_m) determina la velocidad de la despolarización. Para los procesos neuronales largos como los axones, r_i se opone cada vez más a la propagación conforme r_i aumenta en distancias mayores a la constante de espacio. También r_m se decrementa al aumentar el área membranal y, por lo tanto, las corrientes resistivas conectadas en paralelo. Estos efectos son más intensos en axones delgados donde la constante de espacio es más pequeña.

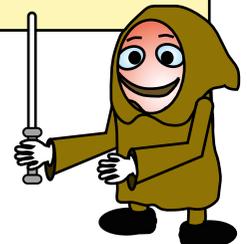
La constante de espacio es más pequeña.

Un valor alto de r_m aumenta la constante de espacio y la propagación del impulso. Sin embargo, también aumenta la constante de tiempo, disminuyendo la velocidad de despolarización de los segmentos adyacentes.

Si aumentamos el diámetro de la

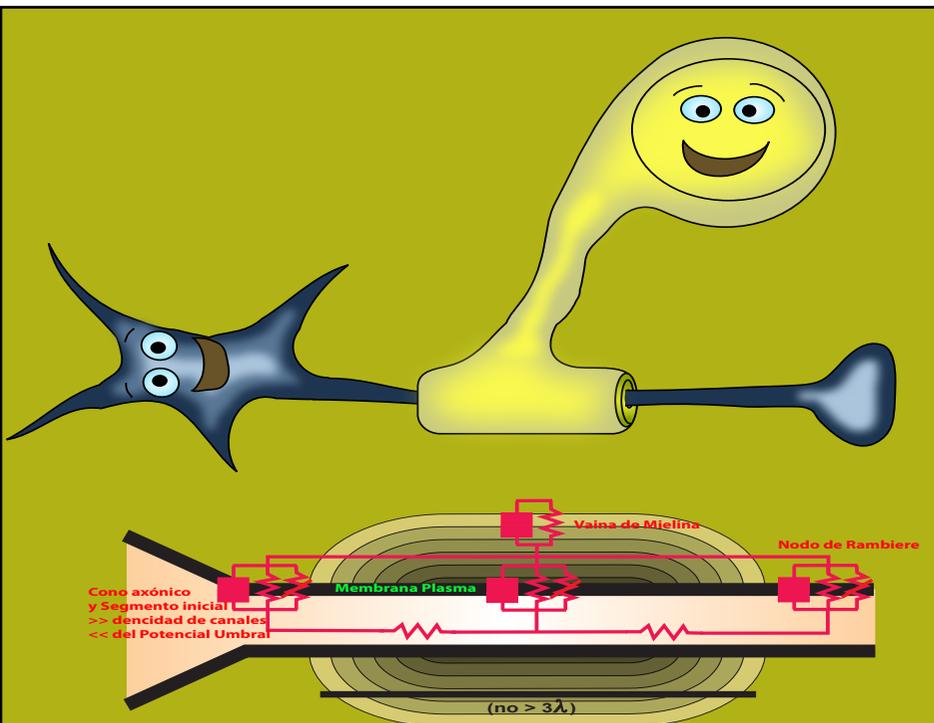
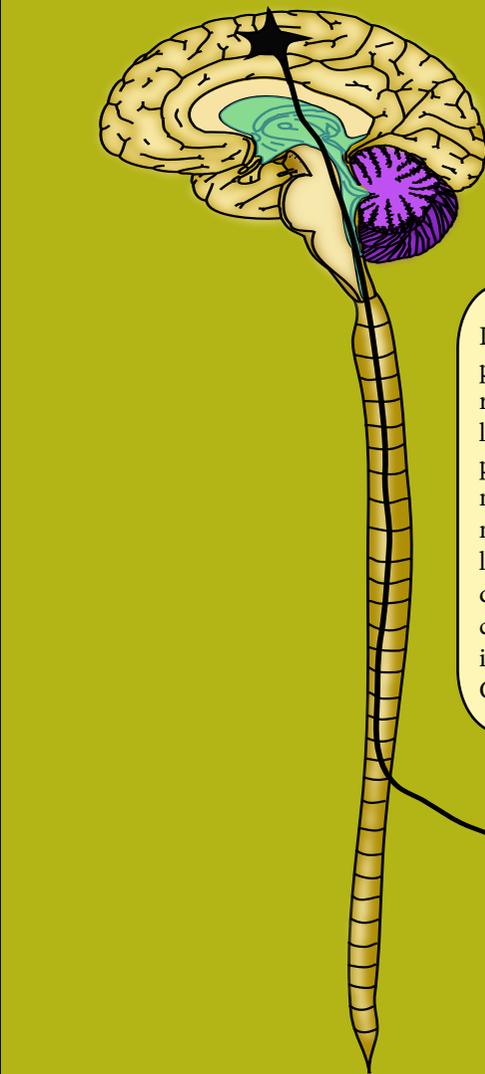


fibra, r_i disminuye y la constante de espacio aumenta sin tener efectos significativos en la constante de espacio.

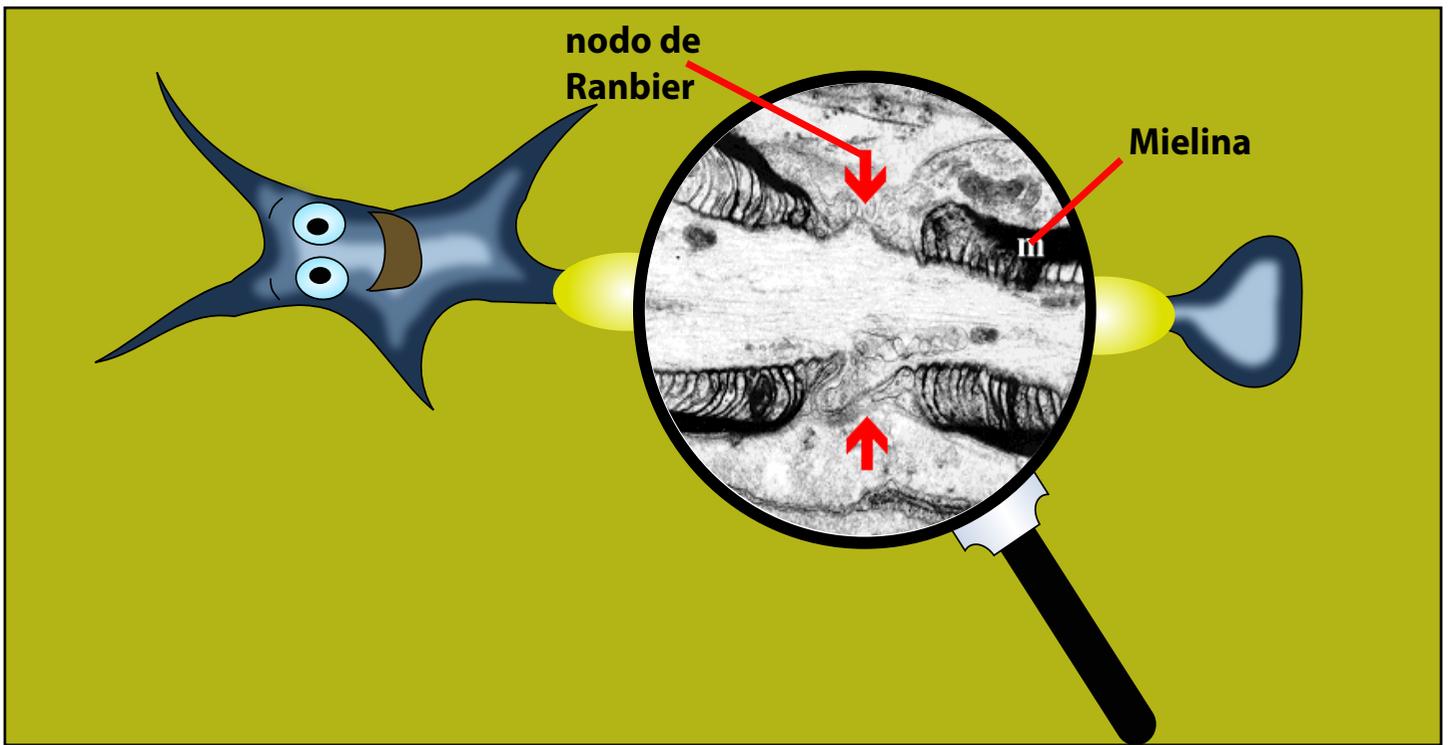


PROPAGACIÓN DEL IMPULSO NERVIOSO EN AXONES MIELINIZADOS

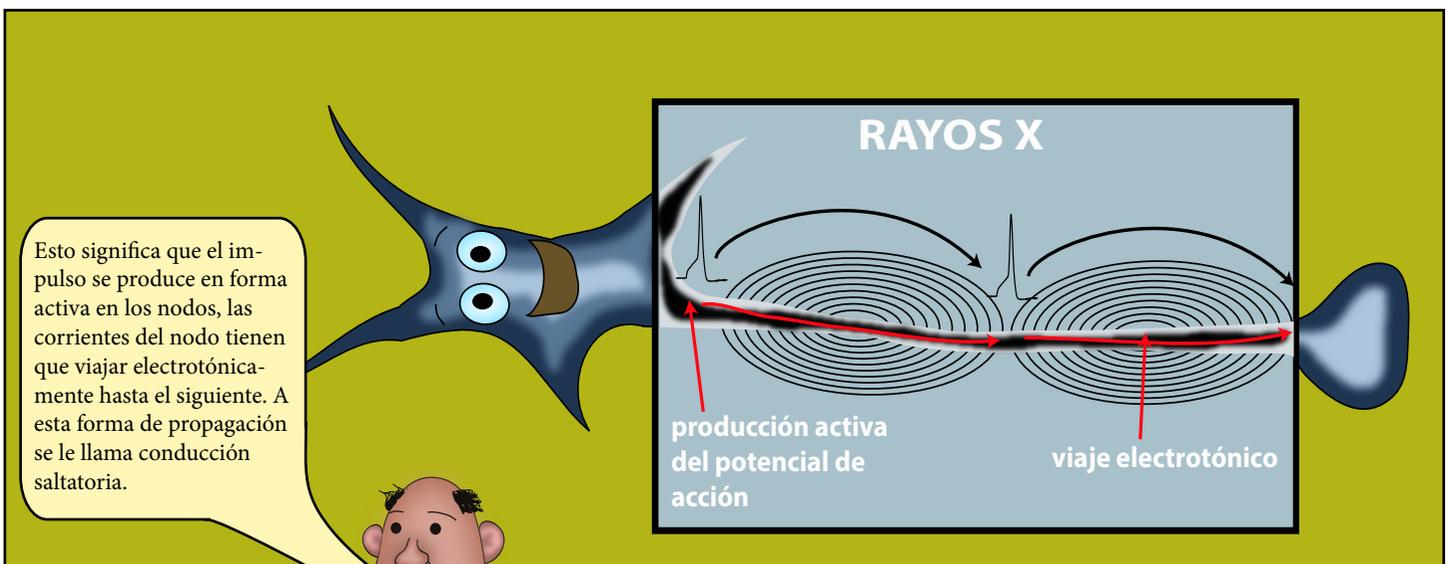
La evolución a cerebros más grandes para controlar organismos más grandes requiere de procesos neuronales más largos, lo que impone un reto a la propagación eficiente del impulso nervioso. Una forma de hacerlo es aumentando el diámetro, lo que aumenta la constante de espacio, pero también la de tiempo. Así que para hacer más eficiente el proceso de propagación lo ideal sería aumentar r_m y disminuir C_m .



Esto se lograría poniendo más resistencias en serie (se suman) con la membrana y más capacitores en serie (se suman los recíprocos) con la membrana. El tejido nervioso lo logra mediante la utilización de una célula satélite llamada célula de Schwann, la cual se enrolla en la fibra nerviosa produciendo una estructura llamada vaina de mielina.



La vaina de mielina no es continua, se interrumpe cada milímetro formando una estructura compleja llamada nodo de Ranvier. La membrana del nodo tiene una alta densidad de canales voltaje dependientes ($10\,000/\mu\text{m}^2$) en comparación con la membrana que está envuelta en la mielina ($20/\mu\text{m}^2$).



Esto significa que el impulso se produce en forma activa en los nodos, las corrientes del nodo tienen que viajar electrotonicamente hasta el siguiente. A esta forma de propagación se le llama conducción saltatoria.

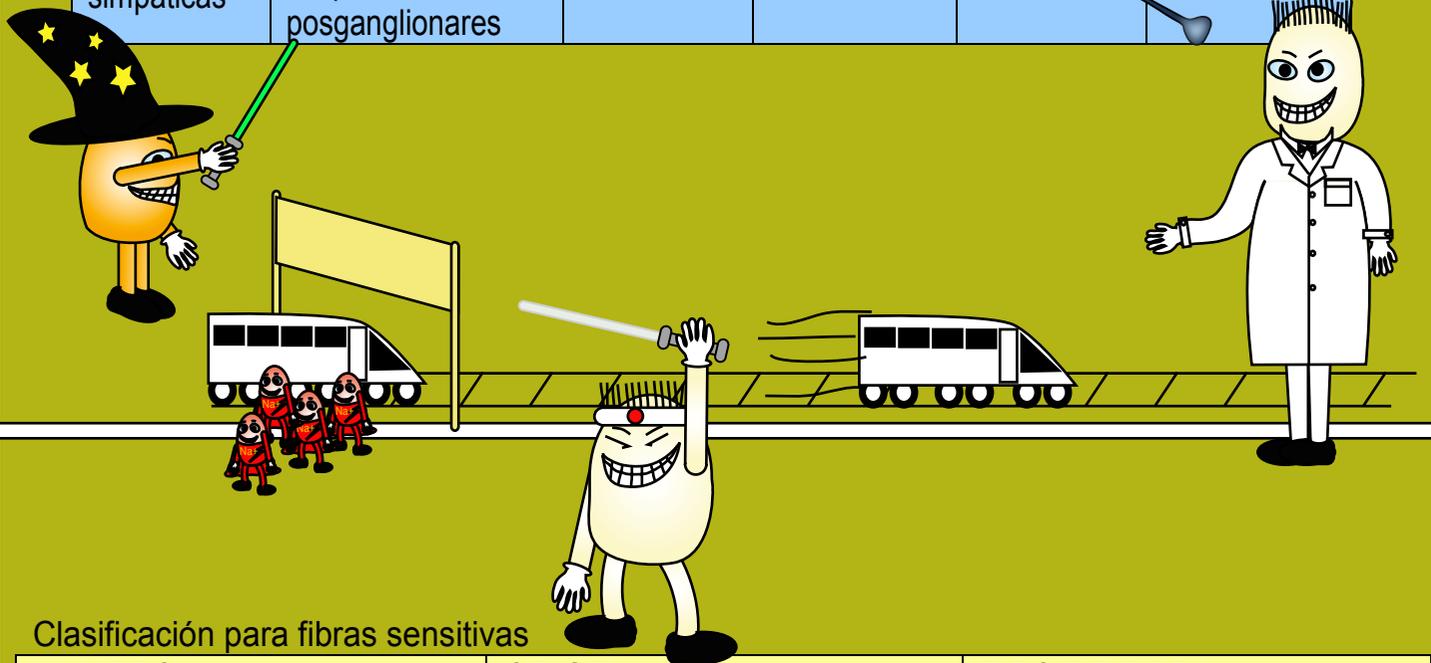


Hay una relación crítica entre la cantidad de corriente iónica local propagada hacia los segmentos adyacentes y el umbral de apertura de los canales de sodio voltaje dependientes. El factor de seguridad es la cantidad de corriente en exceso para llegar al potencial umbral. Este factor nos protege de la adaptación, fatiga, lesión, infección, degeneración y envejecimiento.

Normalmente un exceso de corriente local nos protege de estos factores. En fibras amielínicas este factor es de 4 a 5 y en mielínicas es de 5 a 10. Así que esto asegura que las corrientes que se generan en el nodo pueden llegar sin problemas al siguiente.

Clasificación General de las Fibras Nerviosas por su Diámetro y Velocidad de Conducción

Tipo de fibra	Función	Diámetro de la fibra (micras)	Velocidad de conducción (m/seg)	Duración del PA (m/seg)	Periodo refractario abs.(m/seg)
A α	propiocepción; motriz somática	12 a 20	70 a 120	0.4 a 0.5	0.4 a 1
β	tacto, presión	5 a 12	30 a 70	0.4 a 0.5	0.4 a 1
γ	motriz a los husos musculares	3 a 6	15 a 30	0.4 a 0.5	0.4 a 1
δ	dolor, frío, tacto	2 a 5	12 a 30	0.4 a 0.5	0.4 a 1
B	autónoma preganglionar	< 3	3 a 15	1.2	1.2
C raíz dorsal	dolor, temperatura, algunos mecanorreceptores, respuestas reflejas	0.4 a 1.2	0.5 a 2	2	2
simpáticas	simpáticas posganglionares	0.3 a 1.3	0.7 a 2.3	2	2



Clasificación para fibras sensitivas

NUMERO	ORIGEN	TIPO DE FIBRA
Ia	huso muscular, terminaciones anulomedulares	A α
Ib	órgano tendinoso de Golgi	A β
II	huso muscular, terminales en floración, tacto, presión	A γ
III	receptores de dolor y de frío en floración, presión	A δ
IV	receptores del dolor, temperatura y otros	raíz C dorsal

Bibliografía:

Libros.-

Koester J. and Siegelbaum S.A., Capítulo 6: Membrane potential and the passive electrical properties of the neuron, En: Principles of Neural Science. Ed. Kandel E.R., Schwartz J. H., Jessell T.M., Siegelbaum S.A., and Hudspeth A.J., 5ta ed., 2013, McGraw-Hill, USA.

Moczydlowski E.G. Parte II, Propagación de los potenciales de acción, En: Fisiología Médica, Eds. Boron W.F. y Boulpaep E.L., 3ra ed, 2017, USA.

Artículos.-

Bui TV, Cushing S, Dewey D, Fyffe RE, Rose PK. Comparison of the morphological and electrotonic properties of Renshaw cells, Ia inhibitory interneurons, and motoneurons in the cat. J Neurophysiol. 2003 Nov;90(5):2900-18. doi: 10.1152/jn.00533.2003. Epub 2003 Jul 23. PMID: 12878716.

Perkel DH, Mulloney B. Electrotonic properties of neurons: steady-state compartmental model. J Neurophysiol. 1978 May;41(3):621-39. doi: 10.1152/jn.1978.41.3.621. PMID: 660228.

Videos.-

<https://www.youtube.com/watch?v=noJde1gqPVQ>

<https://www.youtube.com/watch?v=7T6wsBPQ6xA>

<https://www.youtube.com/watch?v=eFttO4C50Ss>