

TRABAJOS ORIGINALES

SIMPOSIO ACERCA DE LA ORGANIZACION FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO PARA LA PERCEPCION SENSORIAL*

1.

PRESENTACION DEL SIMPOSIO

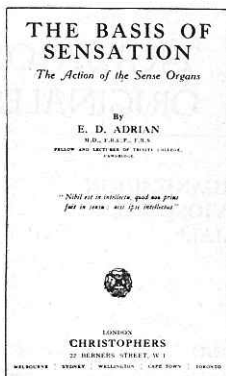
DR. J. J. IZQUIERDO

LORD E. D. Adrian (1889-vive) que con sus brillantes trabajos, según pronto insistiremos, dejó sentadas las bases científicas que permitieron iniciar una nueva era para el estudio de la sensación y de la percepción, puso al frente de su libro de 1928 (figura 1), el siguiente epígrafe:

*Nihil est in intellectu, quod non prius fuit in sensu;
nisi ipse intellectus.*

Aunque sea frase que por siglos ha corrido como procedente de alguno de los libros realmente escritos, más o menos alterados, o simplemente atribuidos a Aristóteles (384-322 a. de J. C.), naturalista y filósofo eminente de la Antigüedad,¹ conviene aclarar que el sentido fisiológico moderno con que aparece al frente de dicho libro, dista considerablemente del que originalmente pudo tener. No sólo porque Aristóteles nunca llegó a plantearse problemas concretos con relación a las partes de los animales, para resolverlos por la experiencia, sino porque por lo que toca a las sensaciones, les dio por asiento al corazón, rechazando con ello las opiniones de Diógenes de Apolonia, de Alcmeón de Crotona y de los libros hipocráticos, que ya las habían referido al cerebro. Por lo tanto, la frase no puede ser tomada como el origen de la fecunda senda que hasta ya corridos dos milenios empezó a ser seguida por los fisiólogos contemporáneos.

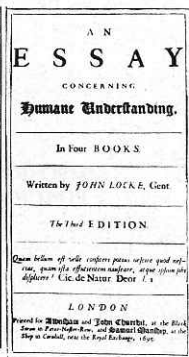
*Presentado en la sesión del 27 de marzo de 1963.



1



2



3

FIG. 1. Portada del libro de E. D. Adrian 1928. FIG. 2. John Locke. (1632-1704). FIG. 3. Portada de la obra de J. Locke (1695).

Hasta fines del siglo XVII fue cuando John Locke (1632-1704) (figura 2), en su célebre libro *An Essay Concerning Humane Understanding* (1695) (figura 3), usó términos muy diferentes para decir (figura 4), que el cerebro es el gran intérprete de los sentidos, y declarar que la mente humana no empieza a tener ideas sino hasta después de que los sentidos han empezado a llevarle sensaciones, que es sorprendente descubrir que para él ya fueron impresiones o movimientos hechos en nuestros sentidos por los objetos externos, que dan lugar a las percepciones del entendimiento, sobre las cuales ya se aplica la mente para las operaciones llamadas de "percepción, memoria, consideración, razonamiento, etc."

Dos centurias más tarde, las cuestiones relativas a la fisiología general de los sentidos habían sido discutidas en diversas exposiciones epistemológicas. Las tocantes a las funciones del cerebro habían sido examinadas a la luz de la introspección y del estudio estadístico de las variaciones de la conducta de los animales, por medio de métodos que por no haber estado regulados por cartabones adecuados para su ejecución y para juzgar de la exactitud de sus resultados, tan solo habían llevado a formar complicados vocabularios técnicos, sin tomar en cuenta las contribuciones con que habría podido ayudar la fisiología. Ya se contaba con firmes y precisos datos anatómicos e histológicos acerca de algunos segmentos del sistema nervioso, pero se seguía careciendo de interpretaciones fisiológicas acerca de sus funciones.

Próximo ya a completarse el primer cuarto de nuestro siglo, y dentro del breve lapso del quinquenio 1923-1928, aparecieron tres importantísimas obras. Dos de ellas dieron cuenta de grandes progresos recientemente logrados en el campo que nos ocupa: resumieron y dieron mayor difusión a los trabajos de sir Charles Sherrington² y colaboradores, e hicieron lo propio con los hasta antes casi desconocidos de Ivan P. Pavlov.³ En la tercera de estas obras, E. D. Adrian,⁴ dio cuenta de los resultados que había derivado del análisis e interpretación de

§ 23. It is then demanded then, *When a Man begins to have any Ideas* I think, the true Answer is, When he first has any *Sensations*. For since there appear not to be any *Ideas* in the mind, before the *Senses* have conveyed any in, I conceive that *Ideas* in the Understanding, are coeval with *Sensations*; which is such an Impression or Motion, made in some part of the Body, as makes it be taken notice of in the Understanding.

§ 24. The *Impressions* then, that are made on our *Senses* by outward *Objects* that are extrinsecal to the Mind, and *its own Operations*, about these Impressions, *reflected* on by its self, as proper *Objects* to be contemplated by it, are, I conceive, the *Original of all Knowledge*; and the first Capacity of Humane Intellect, is, That the mind is fitted to receive the Impressions made on it; either, through the *Senses*, by outward *Objects*; or by its own *Operations*, when it *reflects* on them. This is the first step a Man makes towards the Discovery of any thing, and the Ground-work, whereon to build all those *Notions*, which every he shall have naturally in this World. All those sublime Thoughts, which tower above

los cambios eléctricos muy pequeños de que se acompaña la actividad de los receptores sensoriales, que por su pequeñez misma antes no habían podido ser registrados, y sólo habían sido entrevistos, por inferencias derivadas de observaciones no directas.

Sherrington (1857 - 1948) (figura 5) y sus colaboradores habían estudiado la actividad refleja, y más particular-

Fig. 4. Fragmentos de la obra de Locke (pág. 49).

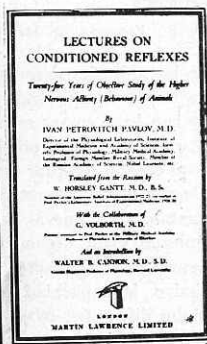
mente, las interacciones entre diferentes reflejos en que quedan expresados los aspectos sinérgico y antagónico de la inervación recíproca, y aun habían podido empezar a tratar de las funciones de la médula, del bulbo y del tallo cerebral,



5



6



7

Fig. 5. Sir Charles S. Sherrington (1857-1948). Fig. 6. I. P. Pavlov (1849-1936). Fig. 7. Portada de la obra de Pavlov sobre reflejos condicionados.

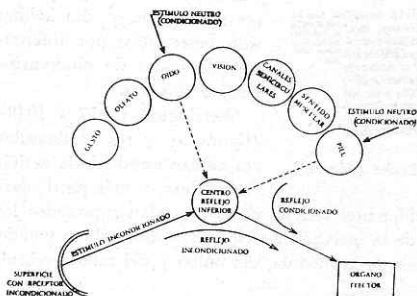
no aisladamente, como antes lo habían sido, sino armoniosamente ligadas entre sí, como partes de un todo. Desde luego habían dado lugar a nuevas investigaciones, de consecuencia para resolver diversos problemas de la medicina. Sus métodos mucho contribuyeron al adelanto de los conocimientos acerca de las funciones de la corteza cerebral. La estimulación eléctrica de ésta ya había permitido establecer en ella algunas localizaciones, pero no había podido informar acerca de cómo pudiera el cerebro funcionar.

El máximo obstáculo con que se había tropezado para empezar a estudiar las reacciones provocadas por los estímulos en un animal normal con hemisferios cerebrales intactos, había sido la enorme complejidad de aquéllas, que contrasta con lo que se observa en un animal espinal. Pero I.P. Pavlov (1849-

1936) (figuras 6 y 7) y sus colaboradores, habían venido desarrollando novedosos métodos para su estudio, de índole objetiva; diversos de los métodos subjetivos del psicólogo y de los del anatómico, cuyos datos sólo tomaba como complementarios para la investigación, pero no como fines de ella. Que baste recordar que su método consistió en considerar tales actividades como debidas a reflejos llamados por él *condicionados* o adquiridos

Fig. 8. Esquema de los reflejos, de Pavlov.

por los animales después de su nacimiento. Como parte de las informaciones que vamos bosquejando como antecedentes para este simposio, baste agregar que con base en sus experimentos, Pavlov interpretó cada uno de dichos reflejos, como originado por la estimulación en condiciones temporales que precisó, de un órgano receptor que de ordinario da lugar a un reflejo (no condicionado) y de otro órgano receptor que de ordinario no lo produce, lo cual da lugar a que se establezcan nuevas relaciones nerviosas entre el receptor por primera vez empleado y un órgano efector, en la forma que indica el adjunto esquema (figura 8).⁵ Valiéndose de dicho método, logró Pavlov estudiar, de modo objetivo, la capacidad de los animales para hacer la discriminación entre estímulos diferentes, de los cuales uno resultaba efectivo y otro inefectivo, y llegó a la conclusión de que el sistema nervioso central, a más de su importante función sintetizante de nuevos reflejos, tiene la analítica, discriminativa de estímulos. Además, dio el nombre de *analizadores* a las diversas unidades que le pareció que en el sistema nervioso llevan a cabo tales operaciones analíticas,



que fundamentalmente localizó en la parte cortical de cada una de ellas, no sin admitir que su localización definitiva quedaba para ser hecha en el futuro.

Las admirables observaciones acerca de los fenómenos eléctricos a que da lugar la estimulación de los receptores sensoriales, de que dio cuenta Adrian en su libro de 1928, marcó el principio de la nueva era para la investigación de los principios fundamentales en que descansa la organización funcional del sistema nervioso central, por medio del método de estimulación y registro eléctrico de sus estructuras, combinado con el de estimulación adecuada de los órganos de los sentidos.⁶ Desde 1914, F. W. Fröhlich (1879-¿) ya había observado



Fig. 9. Lord E. D. Adrian (1889-vive).

cambios rítmicos regulares del potencial de acción en ciertos nervios sensoriales de los cefalópodos,⁷ y como no lograra observar nada semejante en nervios de animales superiores, supuso que teniendo que ser de frecuencia elevada, el galvanómetro de cuerda que usaba no podía registrarlos. En 1923, al discutir J. von Kries⁸ la ley del todo o nada con relación al impulso en los nervios motores, se había sentido inclinado a suponer que en los nervios sensoriales los estímulos tendrían que dar lugar a un proceso repetitivo cuya mayor o menor frecuencia estaría en relación con la intensidad de los estímulos. Cuando el campo de las ideas ya estaba así preparado, Adrian tuvo el gran mérito de desarrollar y emplear con éxito el nuevo método para amplificar y registrar los pequeños cambios eléctricos que antes sólo había sido posible

vislumbrar por inferencia. De los mensajes de los receptores, por primera vez recogidos por él, dará cuenta el primero de los expositores de este ciclo. Lo más impresionante de los entonces novedosos mensajes era, como lo vimos hacerlo en 1929, ante sus alumnos de Cambridge, que se los hiciera escuchar, amplificados, a través de una bocina.

Del temprano reconocimiento que en México tuvieron por su importancia y trascendencia sus trabajos memorables, dejó testimonio la conferencia⁹ que, entre otras para celebrar el primer centenario de nuestra Escuela de Medicina, dio el que habla, el 11 de noviembre de 1933, con el título *Relaciones entre los excitantes de los receptores sensoriales, el mensaje objetivo que envían, y la sensación que resulta*.

Otras fuentes de inspiración que contribuyeron a consolidar de modo muy efectivo la nueva etapa, fueron los trabajos de J. Erlanger (1874-¿) y H. S. Gasser (1886-¿), que con demostrar las variaciones del impulso nervioso según el diámetro de las fibras que recorre, ofrecieron nuevas bases que permi-

tieron hacer análisis cada vez más precisos y completos de lo que ocurre en los órganos especiales de los sentidos; de los procesos primarios de que son asiento; de la generación y propagación de los impulsos, que siguen por las vías aferentes, y acerca de la discriminación sensorial.

Aspectos y etapas son éstos, que a continuación tienen el honor de desarrollar ante ustedes, tres miembros del Departamento de Fisiología de la Facultad de Medicina de nuestra Universidad, que vienen sirviéndose de los métodos de que van a hablar, para investigaciones, de las cuales de paso tomarán los materiales propios de observación que puedan contribuir a la mejor presentación de los problemas a que se refiere este simposio.

BIBLIOGRAFIA

1. Izquierdo, J. J.: *Balance Cuatricentenario de la Fisiología en México* (1934). páginas 43 a 49.
2. Sherrington, Charles, S.: *The Integrative Action of the Nervous System*. New Haven. Yale University Press. 1926. Véase también esta *Gaceta*, tomo 80 (1950), páginas 67-77.
3. Pavlov, I. P.: *Lectures on Conditioned Reflexes. Twenty five Years of Objective Study of the Higher Nervous Activity (Behaviour) of Animals*. Translated by Horsley Gantt, etc. New York. International Publishers. 1928.
4. Adrian, E. D.: *The Basis of Sensation. The Action of the Sense Organs*. Christophers. London. 1928.
5. Tomado de J. J. Izquierdo.: Elogio de Ivan Petrovitch Pavlov. *Mems. Acad. Nac. Ciencias. (México)*. Tomo 56, páginas 551-587.
6. Revisión que hace al respecto Ragnar Granit, en su libro *Receptors and Sensory Perception*. The Aims, Means, and Results of Electrophysiological Research on the Process of Reception. New Haven. Yale University Press. 1956.
7. Fröhlich, F. W.: *Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung*. Ergebnisse der Physiologie. Tomo 16 (1918), páginas 40-86. Véase la página 80 y además la extensa lista bibliográfica que lleva al frente.
8. Kries, J. V.: *Allgemeine Sinnesphysiologie*. F. C. W. Vogel. Leipzig. 1923.
9. Boletín del Comité del Centenario de la Facultad de Medicina (1833-1933). Números 12 y 13, 15 de octubre de 1933, página 116.

SIMPOSIO ACERCA DE LA ORGANIZACION
FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO PARA
LA PERCEPCION SENSORIAL*

2.

LA ACTIVIDAD INICIAL DE LOS RECEPTORES SENSORIALES

DR. HUGO ARÉCHIGA U.

PARA abordar el tema de la percepción sensorial, es conveniente revisar algunos conceptos generales sobre la sensibilidad, propiedad fundamental de la materia viva, aparente ya en los seres más elementales. Una bacteria o un protozoo ya reaccionan al aplicárseles un estímulo, y sus organismos son *por igual sensibles a todos los estímulos*. En algunos protozoarios ya se aprecian esbozos de estructuras especializadas; tal es el caso de algunos fitoflagelados, que poseen una mancha óptica que contiene el pigmento astaxantina. En los metazoarios primitivos (figura 1) se descubren células especializadas que funcionan a la vez como receptores y como efectores. En los celenterados, las células receptoras se encuentran unidas por fibras nerviosas a las células efectoras. Un siguiente paso en la evolución de los organismos, consiste en la aparición de una estructura central, que recibe la excitación del receptor y la transmite al efector, quedando así constituido un arco reflejo formado por un receptor, una fibra aferente, una estructura central, una fibra eferente y un efector.

Pasando ya al hombre, como se comprueba que de las variaciones ambientales, solo algunas son captadas por sus receptores, por ello hay base para afirmar que la imagen del mundo que se forma a partir de las informaciones que de ellos recibe, está comprendida dentro de una gama definida de sensibilidad; que el hombre sólo capta esta pequeña parte del mundo en que vive. La energía ondulatoria, a frecuencias entre 0 y 1 vibración por segundo, estimula exclusivamente propioceptores, originando la sensación de posición en el espacio.

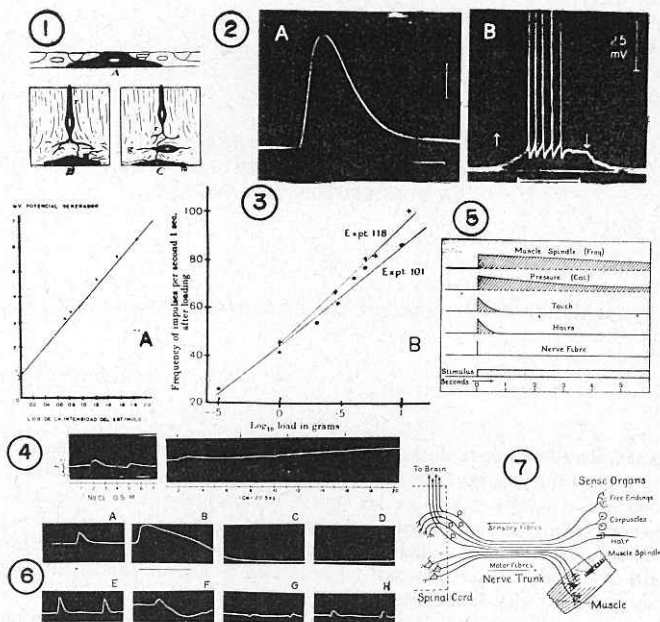


FIG. 1. Primeras etapas evolutivas del receptor. A. Célula indiferenciada de la esponja. B. Sistema receptor-efector de la anémona de mar. C. Sistema receptor-neurona conductora-efector de los anélidos. FIG. 2. Actividad eléctrica elemental. A. Potencial generador en el receptor olfatorio. B. Descarga de impulsos, en un tensorreceptor (4). FIG. 3. Tanto la amplitud del potencial generador (retina) A, como la frecuencia de los impulsos generados (tensorreceptores) B, son proporcionales al logaritmo de la intensidad del estímulo. FIG. 4. Efectos de la estimulación excesiva (receptor gustativo). A. Con estimulaciones más frecuentes, la respuesta es menor. B. con frecuencias aún mayores, hay suma de respuestas. (Las marcas en el borde superior, indican aplicaciones de estímulos). FIG. 5. Diferentes tipos de disminución progresiva de las respuestas de los receptores, a un estímulo constante (2). FIG. 6. Respuestas del receptor olfatorio a estimulaciones por el acetato de amilo. A, respuesta inicial. B, respuesta más intensa y prolongada al incrementar el estímulo, que decrece hasta desaparecer en C y D. E, nueva respuesta después de un período de recuperación. F, si se mantiene el estímulo, la respuesta es menor y de polaridad invertida, y si entonces se hacen estimulaciones breves (G y H), las respuestas son pequeñas y de polaridad invertida, que a continuación se recupera e invierte. (Cada cuadro dura 20 segundos). FIG. 7. Esquema general de las conexiones entre los receptores y el sistema nervioso central (2).

De 1 a 1550 vibraciones por segundo, responden los mecanorreceptores cutáneos, dando lugar a las sensaciones de tacto y presión. A frecuencias entre 15 y 15,000 ó 20,000, responden los mecanorreceptores auditivos, iniciando la sensación de sonido. A las ondas electromagnéticas, en la porción de la gama comprendida entre los rayos infrarrojos y los ultravioleta, corresponde la sensación térmica, por estimulación de receptores cutáneos, y dentro de esa zona de frecuencias, queda comprendida la pequeña banda espectral que estimula a los fotorreceptores, dando lugar a la sensación visual. Sólo unos cuantos grupos químicos de la escala periódica son capaces de estimular receptores, provocando las sensaciones de sabor y de olor. Finalmente, cualquiera que sea el estímulo, si es muy intenso, determina la sensación de dolor.

Conviene aclarar que en la actualidad, el término receptor es más funcional que morfológico, y que no existe paralelismo entre los grupos funcionales de receptores ya mencionados, y los grupos histológicos reconocidos, que son cuatro:

1. Terminaciones nerviosas libres, asociadas con varias formas de sensibilidad general y algunas sensibilidades específicas.

2. Terminaciones nerviosas encapsuladas, entre las cuales se cuentan los corpúsculos de Pacini, de Meisner, de Krause, de Ruffini, de Merkel y de Golgi-Mazzoni, que también han sido relacionados, sin previa demostración, con diversas modalidades sensoriales. Por habersele aplicado a estas estructuras la ley de las energías específicas de Müller, a cada una de ellas se le atribuyó una función especial. Así, los corpúsculos de Ruffini fueron considerados como receptores al calor; los de Krause al frío, los de Meisner al tacto, etc., como ya se dijo, sin pruebas experimentales suficientes. Por lo demás, en la actualidad está demostrado que existen regiones desprovistas de estos corpúsculos, que pueden ser asiento de todas las sensaciones a ellos atribuidas.

3. Células epiteliales diferenciadas, en contacto con terminaciones nerviosas. En este grupo se encuentran los quimiorreceptores gustativos y los fotorreceptores retinianos.

4. Neuronas primarias, de las cuales son ejemplo clásico los receptores olfatorios.

Resulta de todo lo anterior, que los receptores de un mismo grupo histológico pueden ser estimulados por diversos agentes, y originar diferentes sensaciones. Además, la capacidad que un determinado grupo funcional de receptores muestra al responder a determinados estímulos, no es igual, ni siquiera entre miembros de un mismo grupo. Así, entre los fotorreceptores pueden distinguirse subgrupos cuya respuesta sólo se manifiesta entre zonas estrechas de la banda de estimulación luminosa.¹ Entre los termorreceptores, algunos sólo responden entre los 30 y los 32°C, en tanto que otros lo hacen sólo entre los 37.5 y los 40°C. De modo general, la sensibilidad de cada receptor es óptima dentro de límites muy estrechos, y fuera de ellos decrece. Además, así como hay re-

ceptores que sólo responden al aplicárseles el estímulo, otros sólo lo hacen al suprimirlo. En resumen, y según se tratará más adelante, en el curso de este simposio, las sensaciones que percibe el hombre, son producto de la combinación de los mensajes enviados por sus diversos receptores.

Tiempo es ya de pasar a considerar cuáles son los métodos empleados para el estudio de la sensibilidad. La efectividad de los estímulos, empezó a ser juzgada, en los animales, por las reacciones a que dan lugar, y en el hombre, además, por los fenómenos subjetivos que en él determinan. De uno y otro modo se descubrió que, para que un estímulo diera lugar a una sensación, era preciso que alcanzara una intensidad mínima, calificada de *umbral de sensibilidad*. Asimismo, que al aumentar la magnitud de un estímulo, la intensidad de la sensación crece en proporción logarítmica. En honor a los descubridores de esta relación, se la conoce como *de Weber y Fechner*. Cuando se prolonga la duración de un estímulo de intensidad constante, lo que entonces ocurre es que la sensación decrece progresivamente, y a tal fenómeno se le denomina *adaptación*. El método psicofísico sigue siendo capaz de proporcionar datos de valor para el estudio de las sensaciones, pero como son muy numerosas las variables que intervienen en su producción, ha sido preciso ir más allá, lograr un método más exacto, y hurgar más profundamente en los procesos íntimos de la excitación sensorial. Vino a satisfacer maravillosamente esta necesidad, el método electrofisiológico, aplicado originalmente al estudio de los receptores sensoriales, e interpretado a la luz de las informaciones psicológicas existentes, por Adrian y su escuela. Veamos desde luego cuáles son las importantísimas y trascendentes conclusiones a que ha llevado.

Se ha comprobado que al aplicar a una región del organismo un estímulo determinado, en las fibras nerviosas derivadas inmediatamente de receptores sensoriales, la actividad se manifiesta por descargas aisladas de impulsos repetitivos, cuya frecuencia va en aumento al aumentar la intensidad del estímulo. Que cada uno de estos impulsos representa la actividad elemental de un receptor, como lo demostró el registro de la actividad de cada uno de ellos.²

Los cambios locales que se originan en dicha respuesta elemental, consisten en variaciones de potencial eléctrico, negativas, lentas, debidas a despolarización de la membrana del receptor. Dado que este cambio de potencial desencadena la actividad eléctrica del nervio sensorial correspondiente,³ se le da el nombre de *potencial generador* (figura 2).

Con base en estos datos, ha sido posible interpretar electrofisiológicamente, a nivel del receptor, el umbral de sensibilidad. El potencial generador corresponde, en forma graduada, a la intensidad del estímulo, y sin estar condicionado por valores umbrales, sólo descarga impulsos en la fibra aferente, cuando su magnitud ha llegado a un valor suficiente.⁴ Además, la frecuencia de los impulsos aumenta al aumentar la intensidad del potencial generador, para dis-

minuir progresivamente en las fases de estabilización y de decremento de éste. Tocante a la relación entre la intensidad del estímulo aplicado y la amplitud de la respuesta eléctrica (figura 3), se ha comprobado que la amplitud del potencial generador es directamente proporcional al logaritmo de la intensidad del estímulo, y que en la fibra, en cambio, igual relación existe entre la intensidad del estímulo y la frecuencia de los impulsos.⁵

Cuando la frecuencia de estimulación es mayor que la frecuencia natural de respuesta del receptor (figura 4), la magnitud de los potenciales generadores sucesivos es cada vez menor; a tal fenómeno, aún no cabalmente interpretado, se le denomina de *supresión*. Cuando un receptor es estimulado iterativamente, de manera que no haya tiempo para su recuperación, se observa la *suma de potenciales*;⁶ y si el estímulo se prolonga, la duración del potencial generador aumenta, sosteniéndose tanto como dura el estímulo, y en algunos receptores persiste por más tiempo, al llegar a su máximo de intensidad se estabiliza y el receptor deja de descargar impulsos. A este fenómeno se le interpreta como de *adaptación*, variable según el receptor que se considere (figura 5).

Cuando la estimulación es muy prolongada o muy intensa, cambia la polaridad de la respuesta (figura 6), y a tal variación, que hemos observado en nuestros estudios acerca de los receptores olfatorio y gustativo, la hemos considerado como manifestación de *inhibición*.⁷ La importancia que este fenómeno parece tener en la percepción sensorial, será señalada en la tercera parte de este simposio. Una de las figuras del trabajo fundamental de Adrian, ilustra la relación que existe entre la duración del estímulo, la respuesta del receptor, la frecuencia de la descarga en el nervio y la sensación subjetiva. Por lo que antecede, pudiera pensarse que los receptores son estructuras cuyas conexiones con los centros nerviosos son exclusivamente aferentes, pero ya se ha demostrado que algunos hacen conexión sináptica con fibras eferentes. Además, debe tenerse en cuenta que están sometidos a influencias humores, ejemplo de lo cual es la potenciación adrenérgica del receptor olfatorio,⁸ potenciación que también ha sido descrita con relación a receptores cutáneos y de Pacini.⁹ También, que la actividad de un receptor es modificada por la actividad de los receptores vecinos.

El esquema de la figura 7, original de Adrian, pone de manifiesto la clave de la organización perceptiva del sistema nervioso, a partir de los receptores sensoriales. Los factores de orden funcional, que intervienen para regular la actividad de las conexiones con las partes sensoriales del sistema nervioso central, serán presentados en las secciones subsecuentes de este simposio.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. Gray, J. A. B.: *Initiation of impulses at receptors, en Handbook of Physiology, Sección I*, Vol. I, 1959. The Williams & Wilkins Co. Baltimore, Maryland.
2. Adrian, E. D.: *The Basis of Sensation*, 1928. Christophers, Londres.
3. Granit, R.: *Receptors and Sensory Perception*, 1955. Yale University press.
4. Eyzaguirre, C. y Kuffler, S. W.: J. Gen. Physiol. 39: 87, 1956.
5. Matthews, B. H. C.: J. Physiol. 71: 64, 1931.
6. Gray, J. A. B. y Sato, M.: J. Physiol. 122: 610, 1953.
7. Villaseñor, C.; Muñoz, B.; Fernández, F. y Alcocer, C.: Mem. V Congreso Soc. Mex. Cien. Fisiol., 1962.
8. Alcocer, C.; Eckhaus, E. y Villaseñor, C.: Acta Physiol. Latinoam. 9: 145, 1959.
9. Loewenstein, W. R. y Altamirano, Orrego, R.: Nature, Lond. 178: 1242, 1956.