

Physiologisches Institut  
der Universität  
Erlangen (Alemania)

## **Investigaciones electrofisiológicas en el aparato vestibular. Registro de los potenciales continuos y alternos de las células sensoriales**

por  
**Dietrich Trincker**

---

(Recibido para publicar el 22 de octubre de 1958)

De todos los órganos del cuerpo humano y de los mamíferos es el aparato vestibular, en el oído interno, el más difícilmente accesible a las experiencias cuantitativas. Sus partes, sáculo, utrículo y conductos semicirculares, rodeadas de durísimo hueso, son frágiles y fácilmente lesionables. Las partes esenciales son muy pequeñas, toda la ampolla tiene un diámetro aproximadamente de 1,5 mm.

No es sorprendente, que, debido a dificultades técnicas, la investigación sólo en los dos últimos decenios haya conducido a una comprensión del funcionamiento de estos órganos:

Cada conducto semicircular membranoso representa, juntamente con su ampolla y con el utrículo, un anillo conteniendo la endolinfa. En los movimientos rotatorios en el plano de este anillo debe ocurrir un retraso del líquido en relación con la pared según MACH y BREUER. La así llamada corriente endolinfática de inercia conduce a una inclinación de la cúpula. La cúpula es una masa gelatinosa situada sobre el epitelio sensorial de la cresta ampular, que, envolviendo los cilios de las células sensoriales y contactando su porción apical con el techo de la ampolla, ocluye la luz del anillo endolinfático. La cúpula junto con la endolinfa, con la cual, debido a esta oclusión, está mecánicamente sincronizada, representa un sistema capaz de

vibrar con gran amortiguación. El comportamiento de este sistema puede compararse con el de un galvanómetro balístico.

Como en cada laberinto existen tres conductos semicirculares formando entre sí ángulos rectos, pueden ser percibidas rotaciones en cualquier eje. Tras los trabajos de W. STEINHAUSEN (1927-39) se ha aclarado el comportamiento mecánico de la cúpula.

Se puede esperar la explicación del problema, todavía no resuelto, a través de la investigación de los fenómenos eléctricos en el aparato vestibular. En este terreno agradecemos los significativos progresos de los trabajos de O. LOWENSTEIN (1940-56), que por primera vez registró las corrientes de acción en fibras aisladas del nervio ampular.

Hasta hace pocos años no existían conocimientos sobre los potenciales de reposo (BESTANDSPOTENTIALE) ni en el aparato vestibular ni en el laberinto acústico, G. v. BÉKÉSY describió en 1951-52 los potenciales continuos (*dc* potentials) que se crean en el órgano de Corti del caracol y que pueden demostrarse dentro de todo el tubo endolinfático, así como fuera del mismo en los espacios perilinfáticos de la rampa vestibular y rampa timpánica. En la derivación en la ventana redonda, BÉKÉSY encontró, que una estimulación acústica adecuada conducía no sólo a la aparición de las conocidas microfónicas (efecto coclear), sino también a una caída del potencial de reposo.

Debido a las estrechas relaciones entre la parte acústica y no acústica del laberinto, es especialmente interesante registrar los potenciales de reposo y sus variaciones con la excitación en las ampollas de los conductos semicirculares. Los fenómenos mecánicos, que conducen a una inflexión de los cilios de las células sensoriales, son mucho más claros en los conductos semicirculares que en el caracol.

El modelo más simple de célula sensorial ciliada se encuentra, sin duda, en el órgano de la línea lateral de los vertebrados inferiores (DE VRIES y colaboradores). La actividad metabólica de la célula sensorial, que mantiene el potencial de reposo, se encuentra en los poiquiloterms bajo condiciones distintas que en los homeoterms. Por este motivo compensa trabajar en el laberinto de los mamíferos a pesar de ser esto último mucho más difícil.

Nuestras experiencias se realizaron, al igual que las de BÉKÉSY en el cobaya, de modo que pudiesen ser comparados directamente los hallazgos en el caracol y en el aparato vestibular.

El dispositivo de medición contiene dos válvulas funcionando como electrómetros y montadas en puente de WHEATSTONE. La rejilla de una de las válvulas recibe el potencial del

electrodo registrador frente a un electrodo indiferente, la de la otra recibe el potencial del electrodo de referencia frente al mismo electrodo indiferente. Entre los circuitos anódicos de las dos válvulas se encuentra un galvanómetro de alta sensibilidad montado en derivación en el puente de WHEATSTONE. Como microelectrodos se utilizan capilares de vidrio rellenos de soldadura de plata, según la técnica de SVAETICHIN.

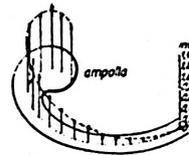
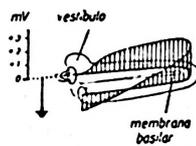
Tras la puesta al descubierto de las terminaciones ampulares de los conductos semicirculares anterior y lateral, hasta dejar una fina laminilla ósea que cubra el espacio perilinfático, se perforan en la misma pequeños agujerillos, a través de los

*Potenciales de reposo  
en el laberinto del cobaya*

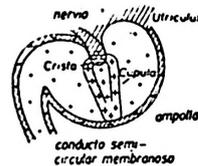
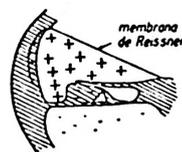
*En el caracol  
(v Békésy)*

*En el conducto semicircular  
(Trincker)*

*Potenciales de reposo de los espacios perilinfáticos*



*Potenciales de reposo del sistema endolinfático:*



*Potenciales de reposo frente a la perilinfa:*

<i>Pared del tubo endolinfático:</i>	<i>aprox. - 20 mV.</i>	<i>- 90 hasta - 220mV</i>
<i>Endolinfa:</i>	<i>+ 50 mV.</i>	<i>+ 38,5 hasta + 43,0mV</i>
		<i>Cúpula, superf: + 63,0 hasta + 75,5 mV</i>
		<i>Cúpula, interior - 6,5 hasta + 75,0mV</i>
<i>Células de Hensen y Claudius:</i>	<i>- 40 mV</i>	<i>Células de la crista ampullaris - 38,5 hasta - 57,0mV</i>

Fig. 1. — Invest. electr. en el aparato vestibular

cuales pueden introducirse en la perilinfa la punta del microelectrodo.

La fig. 1 enseña los resultados de las mediciones de los potenciales de reposo en la perilinfa que rodea al conducto semicircular y a la ampolla (el electrodo de referencia en la perilinfa). Estas medidas demuestran claramente, que la fuente de tensión se encuentra en la ampolla. El potencial positivo es

máximo sobre el centro de la ampolla y decae suavemente hacia el conducto semicircular.

Después de reseca la laminilla ósea que recubre el espacio perilinfático, es posible el registro de los potenciales en la pared externa del conducto semicircular membranoso y de la ampolla. Frente a un electrodo de referencia colocado en contacto íntimo con la parte externa de la crista ampullaris todos los potenciales registrados en las restantes porciones de la pared externa son positivos. El potencial máximo se encuentra sobre el centro de la ampolla, en el borde de la misma la caída del potencial es muy brusca y a lo largo del conducto semicircular la disminución es menor. El lugar de máximo potencial era constante en condiciones de reposo. En las inclinaciones experimentales de la cúpula hasta grados extremos se produce un claro desplazamiento del máximo de potencial paralelamente a la desviación de la cúpula.

Si la cúpula es arrancada del epitelio sensorial de la crista ampullaris por una violenta corriente endolinfática, entonces desaparece el potencial máximo. En caso de lesión de la cúpula o de anoxia puede invertirse el potencial.

La cúpula es en todos los vertebrados una gelatina translúcida, ópticamente indiferenciable de la endolinfa durante la vida. Para poder observar las desviaciones de la cúpula, es preciso colorear la superficie de separación entre ésta y la endolinfa con un colorante intravital. El método, descrito por STEINHÄUSEN para estos fines, no puede ser utilizado en estas experiencias sin modificación, pues una apertura extensa del laberinto membranoso conduce a una desaparición de la diferencia de potencial existente entre perilinfa y endolinfa. Para evitar este inconveniente se inyecta en la ampolla con un microcapilar tinta china diluída en solución Ringer. Los resultados obtenidos, en caso de coloración de la cúpula y sin tinción, son idénticos.

Así mismo, para la producción de inclinaciones experimentales de la cúpula, el espacio endolinfático no puede estar abierto. Se utilizan tres métodos distintos, dos de los cuales se basan en la compresión mecánica del conducto semicircular membranoso ejercida desde fuera; en el tercero se incluye el conducto semicircular membranoso en gelatina Ringer y a través de ésta se introduce un fino capilar en la luz del conducto semicircular. Por presión y succión pueden producirse inclinaciones de la cúpula de grados cuantitativamente escalonados en ambas direcciones. Los distintos métodos conducen a los mismos resultados.

La fig. 1 muestra una visión general de los potenciales de reposo en el interior del conducto semicircular y de la ampolla. El potencial de reposo de la endolinfa es en todo el conducto semicircular y en la ampolla constante y tiene un valor positivo

de 38,5 — 43,0 mV., frente a la perilinfa. El potencial de la superficie de la cúpula es algo más elevado 63,0 — 75,5 mV. En el interior de la cúpula el potencial positivo alcanza en la proximidad de la cresta un valor comprendido entre 65 y 75 mV. y en la porción apical entre 55 y 65 mV. En el interior de la cúpula no se registran en todas partes iguales valores. Durante el desplazamiento del microelectrodo se observan caídas bruscas del potencial, muy frecuentemente en la porción basal de la cúpula, rara vez en la porción apical. Estas caídas de potencial son en la proximidad de la cresta muy bruscas, alcanzando valores negativos hasta un mínimo de — 6,5 mV. Por el contrario en las porciones apicales de la cúpula dichas caídas de potencial son más suaves.

Una medida aproximada de la distancia entre los puntos de caída de potencial da un valor medio de 10—30 $\mu$ . y el recuento de las células sensoriales ciliadas en la superficie de la crista ampullaris demuestra, que este valor medio de 10 — 30  $\mu$ . corresponde a la distancia media entre los cilios de las células sensoriales.

Cuando el microelectrodo penetra en las células de las partes laterales de la crista ampullaris se registra un potencial negativo de 38,5 — 43,5 mV. frente al de la perilinfa ; más hacia el centro se obtienen valores de — 42,0 hasta — 57,0 mV. Sin duda, esta gran diferencia de potencial existe, no sólo en la pared de la célula sensorial, sino también, en la superficie de los cilios.

En las inclinaciones experimentales de la cúpula de diversos grados, entre 25° y 85° escalonados de cinco en cinco grados, fueron medidas las variaciones del potencial en la endolinfa, en la superficie de la cúpula y en las partes laterales de la crista ampullaris. Los potenciales de reposo en las ampollas anterior y lateral prácticamente son iguales, pero en caso de inclinaciones de la cúpula, las variaciones de potencial se producen de modo opuesto. La fig. 2 representa las variaciones de potencial derivadas en la crista ampullaris.

Una despolarización es provocada por las desviaciones utrículopetales de la cúpula en la ampolla lateral y por inclinaciones utrículofugales en la ampolla anterior. La hiperpolarización se produce tras las desviaciones utrículofugales en la ampolla lateral y utrículopetales en la ampolla anterior.

La variación de potencial ligada a una determinada inclinación de la cúpula, en el lado hacia el que se inclina la cúpula, es menor que en lado opuesto (fig. 2). La causa de este fenómeno es, que, en el lado últimamente citado, se ha efectuado una inflexión más intensa de los cilios de las células sensoriales.

O. LOWENSTEIN en 1955 mencionó la influencia de una des-

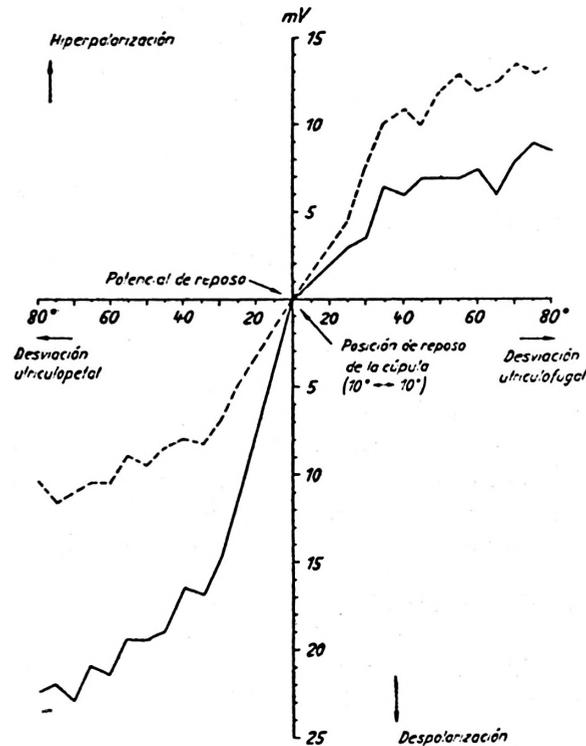


Fig. 2. — Invest. electr. en el aparato vestibular

Las variaciones de potencial en las células sensoriales de la cresta de la ampolla lateral durante las inclinaciones experimentales de la cúpula. Las inclinaciones utriculopetales conducen a una despolarización, en las inclinaciones utriculofugales se produce una hiperpolarización. Se representan las diferencias de potencial existentes entre ambas caras de la cresta. Líneas continuas; cara canalicular de la cresta; líneas de trazos: cara utricular de la cresta. Abscisa: grado de inclinación de la cúpula (es decir, el ángulo formado por una línea, que une el centro de la porción apical de la cúpula en posición de reposo con el centro de la cresta, y por otra línea, que une el borde precedente de la porción apical de la cúpula inclinada con el centro de la cresta). La posición de reposo corresponde a un ángulo de  $10^\circ$  en ambas direcciones; por esto, el valor de  $10^\circ$  se define como el cero. Ordenada: Las variaciones de potencial en mV. El potencial de reposo se considera como el cero.

polarización y de una hiperpolarización sobre la frecuencia de las corrientes de acción del nervio ampular. Estudió el efecto de las corrientes de polarización en fibras aisladas; corrientes ascendentes del nervio al epitelio sensorial de la cresta y descendentes al nervio. La corriente con un efecto despolarizante sobre las células sensoriales conduce a un aumento de la frecuencia en las neuronas con actividad continua y la corriente con efecto hiperpolarizante produce una disminución de la frecuencia o incluso un silencio absoluto de la neurona. En las células sensoriales con actividad continua la despolarización significa excitación, la hiperpolarización supone inhibición.

LOWENSTEIN ha indicado qué significación tiene, posiblemente, sus hallazgos para la hipótesis del potencial-generator.

Nuestras investigaciones demuestran, que tras una estimulación adecuada de las células sensoriales de la cresta por desviaciones experimentales de la cúpula se producen del modo esperado despolarización o hiperpolarización. En las inclinaciones de la cúpula, que en condiciones fisiológicas sólo tienen significación entre  $25^\circ$  y  $35^\circ$ , aparece claramente lineal la relación entre el grado de desviación de la cúpula y la cuantía de la variación de potencial producida. Las curvas en caso de un mayor grado de desviación de la cúpula ascienden más lentamente. La curva total obtenida experimentalmente tiene, por lo tanto, forma de S y en la zona fisiológicamente importante es casi rectilínea (fig. 2).

También GROEN, LOWENSTEIN y VENDRIK (1952) obtuvieron tras estimulación adecuada por rotación en ambas direcciones una curva en forma de s para las variaciones de frecuencia de las corrientes de acción del nervio ampular.

Mientras que los potenciales de reposo son expresión del metabolismo basal de las células sensoriales, las variaciones de potencial manifiestan el metabolismo de las células sensoriales durante la excitación. Las variaciones de potencial encontradas representan la conexión entre la mecánica de los movimientos de la cúpula. (STEINHAUSEN) y las variaciones de la frecuencia en el nervio ampular (LOWENSTEIN). Tales variaciones de potencial reflejan la transformación del estímulo en excitación.

Además de la investigación comparativa entre el caracol y el aparato vestibular de los potenciales de reposo y sus variaciones siguientes a una estimulación (medida de tensiones continuas) es interesante comparar las variaciones de potencial tras una excitación con presiones alternas de frecuencias tonales y ultratonales. Si existen diferencias fundamentales entre el comportamiento de las células sensoriales acústicas y no acústicas, cabe esperar que tales diferencias sean más evidentes en caso de que esta forma de estimulación sea utilizada, la cual se cree que es inadecuada para las células sensoriales no acústicas.

Hace muchos años aparecieron trabajos, que indican, que los receptores vestibulares son capaces de responder en determinadas condiciones a estímulos tonales. TULLIO en 1929 investigó las reacciones de las palomas a los estímulos tonales, después de haber abierto la pared ósea de uno de los conductos semicirculares. Se produjeron intensos movimientos reflejos de la cabeza, sobre todo en el plano del conducto semicircular abierto, reflejos que no fueron abolidos por la extirpación de la cóclea. BÉKÉSY en 1935 obtuvo idénticos movimientos reflejos en investigaciones realizadas en personas con el laberinto intacto,

si la presión tonal elegida era suficientemente elevada. TULLIO y STORTI en 1938 en búsqueda de corrientes de acción derivaron, probablemente por vez primera, potenciales microfónicos de los conductos semicirculares de la paloma tras estimulación tonal, si bien con una metódica deficiente. En el mismo año ADRIAN, CRAIK y STURDY investigando una serie de vertebrados inferiores obtuvieron análogos potenciales que en el efecto coclear de los mamíferos, que desaparecen por destrucción del sáculo.

PUMPHREY en 1939 obtuvo potenciales microfónicos en el utrículo de los teleosteos aún después de destruir el sáculo y la lagena. DE VRIES, BLEEKER, HUIZINGA y VROLIJK (1949-53) y VAN EYCK (1949-51) registraron microfónicas en los conductos semicirculares de la paloma.

La única investigación, hasta el momento realizada en un mamífero, se opone sorprendentemente a los resultados mencionados, obtenidos en vertebrados inferiores y en saurópsidos: KATSUKI y DAVIS en 1954 no pudieron registrar microfónicas en los conductos semicirculares de la rata saltona del desierto, *Dipodomys*, por ellos empleada, después de destruída la cóclea. Estos autores creían que en este punto existen diferencias entre los saurópsidos y los mamíferos.

Dado el estado actual de estas investigaciones, nos pareció conveniente, buscar la solución del problema en otra especie de mamífero. Nosotros elegimos para este fin el cobaya.

En primer lugar se extirpa un óvalo de la piel alrededor del conducto auditivo juntamente con la oreja. Tras separación del masetero se reseca el tercio posterior de la mandíbula, quedando al descubierto la pared de la cavidad auditiva (BULLA) y extirpándose la apófisis estiloides, se abre a continuación dicha cavidad que contiene la cóclea. Seguidamente se abren las cámaras de pneumatización dorsales al conducto auditivo externo y se descubren los dos conductos semicirculares anteriores (anterior y lateral) con sus ampollas. Finalmente se abren las otras dos cámaras de pneumatización laterales. A través de estas cámaras se consigue el acceso, desde la dorsolateral al utrículo y desde la ventrolateral, en dirección a la BULLA, al sáculo así como al conducto semicircular posterior y su ampolla.

Las derivaciones se toman: 1.º en la rampa timpánica de la espira basal de caracol (en la proximidad de la ventana redonda). 2.º en los tres conductos semicirculares y sus ampollas (en las ampollas en diversos lugares: al lado del canal, junto al utrículo, en el techo de la ampolla y en la crista ampullaris). 3.º en la parte anterior del utrículo (sobre la mácula). 4.º en el sáculo (en la mácula y junto a ella). Se perfora un fino pequeño agujerillo hasta el endostio y con ayuda de un micromanipulador se inserta el electrodo.

En oposición a KATSUKI y DAVIS obtuvimos en el cobaya, tras excitación tonal y ultratona desde 150—100 000 Hz., claras microfónicas en derivación uni- y bipolar en los tres conductos semicirculares, utrículo y sáculo, aún después de la destrucción total del caracol.

Los estímulos tonales fueron conducidos o bien por vía aérea o por vía ósea y para los ultrasonidos solamente por conducción ósea (fig. 3). Trabajamos en estas experiencias con todas las frecuencias para una intensidad de 10 db sobre el umbral, con la cual las microfónicas alcanzan un valor de 80 — 150  $\mu$ V. y un máximo de 230 — 290  $\mu$ V. excluyendo los ultrasonidos. Los umbrales encontrados para las microfónicas

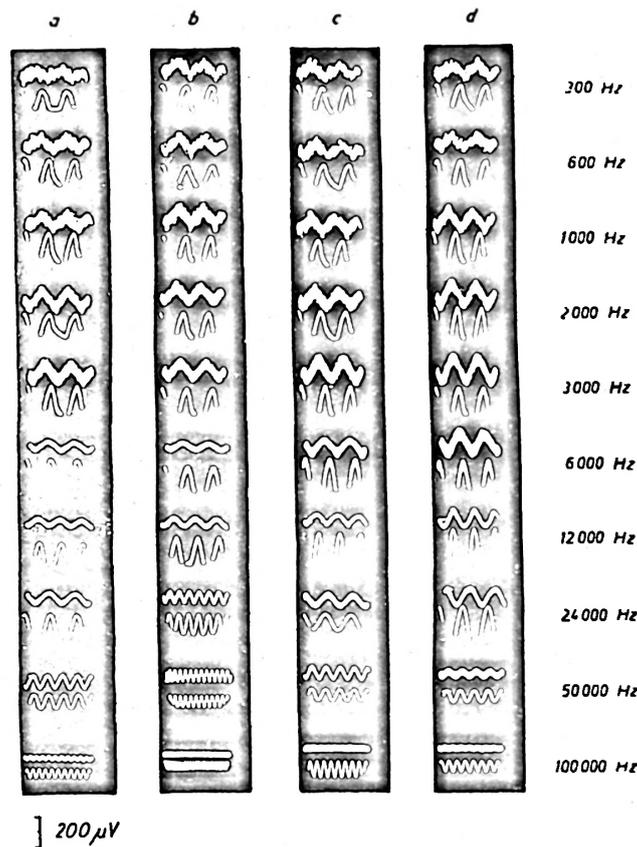


Fig. 3. — Invest. electr. en el aparato vestibular

Las microfónicas vestibulares y cocleares obtenidas, tras estimulación con frecuencias tonales y ultratona desde 300—100 000 Hz., conducidas por vía ósea. La serie a, representa las microfónicas de la rampa timpánica de la espira basal de la cóclea; la serie b, incluye las microfónicas del conducto semicircular lateral con la cóclea intacta; la serie c, representa las microfónicas de dicho conducto tras destrucción del caracol; la serie d, demuestra las microfónicas de la ampolla lateral con cóclea destruida. En cada derivación se registran simultáneamente las microfónicas y debajo, la frecuencia de la estimulación.

en el caracol y en los conductos semicirculares tras destrucción de la cóclea apenas se diferencian. Los valores mínimos del umbral en el aparato vestibular se encuentran con frecuencias algo más elevadas que en el caracol : de 2000 a 4000 Hz.

El límite superior de frecuencia de las microfónicas en la zona de los ultrasonidos alcanzan para el caracol un valor de 130 kHz. y para el aparato vestibular 120 kHz. ; el límite inferior de frecuencia se encuentra en el aparato vestibular en 50 Hz.

El umbral de intensidad para la aparición sincronizada con el estímulo de las corrientes de acción era en todas las frecuencias por lo menos 10 — 20 db más elevado que en la cóclea ; por ejemplo, para una frecuencia de 1500 Hz. es 16 db sobre el umbral. El límite de frecuencia para corrientes de acción sincronizadas con el estímulo se encuentra en 3300 Hz.

En la derivación de las microfónicas de la ampolla al lado del canal y junto al utrículo encontramos, en primer lugar, un pequeño desplazamiento de fase. Si derivamos del techo de la ampolla en el lado que mira al conducto semicircular frente a un punto debajo de la crista ampullaris (junto al utrículo) obtenemos fases opuestas.

Una demostración más extensa del origen de las microfónicas en la ampolla del conducto semicircular viene dada por la siguiente investigación : Mientras se enfría la ampolla, las microfónicas desaparecen reversiblemente (o casi desaparecen, denominándose el resto «microfónicas de segundo orden» más resistentes al enfriamiento).

Tras destrucción del caracol, del sáculo y del utrículo, las microfónicas del conducto semicircular se redujeron considerablemente, pero eran todavía evidentes.

La anoxia influye sobre las microfónicas de igual forma en todas las células sensoriales. En la muerte del animal las microfónicas cocleares desaparecen algo más rápidamente que las del aparato vestibular.

Resumiendo, podemos sacar como conclusión de todas estas investigaciones, que las células sensoriales ciliadas de todos los órganos laberínticos se comportan electrofisiológicamente de modo extraordinariamente parecido. Se dejan excitar lo mismo por desplazamiento estático que por todo el espectro de frecuencias de las vibraciones mecánicas, si bien un análisis exacto de las presiones alternas es facilitado en la cóclea por una dispersión de las frecuencias, como han demostrado los trabajos de RANKE y BÉKÉSY.

### Resumen

1.º Del aparato vestibular del cobaya pueden derivarse potenciales de reposo, comparables a los del caracol (v. Békésy). Especialmente fueron investigados los potenciales de las ampollas de los conductos semicirculares: la cúpula y la endolinfa son positivas frente a las células sensoriales de la crista ampullaris; la diferencia de potencial existente en su membrana alcanza más de 100 mV.

2.º En las inclinaciones experimentales de la cúpula se encuentran al desviar en una dirección, despolarización, al desviar en sentido opuesto, hiperpolarización. Estas variaciones de potencial pueden ser consideradas como potenciales-generadores. La curva en forma de S característica de estos procesos coincide con la de frecuencia de las corrientes de acción en el nervio ampular (LOWENSTEIN).

3.º En oposición a los hallazgos de KATSUKI y DAVIS en la rata *Dipodomys* se obtuvieron en el cobaya, tras excitación tonal y ultratona desde 50 - 100 000 Hz., claras microfónicas en derivación uni y bipolar en los tres conductos semicirculares, utrículo y sáculo, aún después de la destrucción total del caracol. En la derivación del techo de la ampolla en el lado que mira al conducto semicircular frente a un punto situado debajo de la cresta, junto al utrículo, se encontraron fases opuestas. Desde el punto de vista de su dependencia de la temperatura, de la anoxia y de la muerte del organismo coinciden las microfónicas vestibulares con las cocleares.

4.º De todo esto se concluye, que las células sensoriales ciliadas de todos los órganos laberínticos se comportan electrofisiológicamente de modo extraordinariamente parecido. Se dejan excitar lo mismo por desplazamiento estático que por todo el espectro de frecuencias de las vibraciones mecánicas.

### Summary

#### **Electrophysiological researches on the vestibular apparatus. Record of the continuous and alternate potentials from the sensory cells**

1. From the vestibular apparatus of the guinea pig rest potentials can be derived, comparable to those of the cochlea (v. Békésy). The potentials of the ampullae of the semicircular canals were specially investigated: the cupula and the endolymph are positive as to the sensorial cells of the crista ampullaris; the difference in potential that exists on its membrane reaches more than 100 mV.

2. On the experimental inclinations of the cupula depolarization is found upon deviating in one direction, and hyperpolarization upon deviating in the opposed direction. This potential variations can be considered as potential generators. The curve in S form characteristic of these processes coincides with the frequency of the action potential in the ampulla nerve (LOWENSTEIN).

3. In opposition to the findings of KATSUKI and DAVIS on the rat *Dipodomys* we obtained on the guinea pig, after

tonal and ultratonal excitation of from 50-100.000 Hz., clear microphonic in uni and bipolar derivations on the semicircular canals, utricle and saccule, even after total destruction of the cochlea. On the derivation from the ceiling of the ampulla on the side that faces the semicircular canal in front of a point located below the crest, besides the utricle, opposite phases were found. From the point of view of its dependence on temperature, anoxia, and on death of the organism, the vestibular microphonies coincide with the cochlear microphonies.

4. From all this it is concluded that the sensorial ciliary cells of all the organs of the labyrinth behave electrophysiologically in an extraordinary similar way. They are excited by static displacement as well as by all of the frequency spectrum of the mechanic vibrations.

### Bibliografía

- (1) BÉKÉSY, G. VON : *J. Acoust. Soc. Amer.*, **23**, 576, 1951.
- (2) BÉKÉSY, G. VON : *J. Acoust. Soc. Amer.*, **24**, 72, 1952.
- (3) BÉKÉSY, G. VON : *J. Acoust. Soc. Amer.*, **24**, 399, 1952.
- (4) GISSELSOHN, L. : *Arch. Ohr-etc. Heilkd.*, **167**, 274, 1955-56.
- (5) GROEN, J. J., LOWENSTEIN, O., and VENDRIK, A.J.H. : *J. Physiol.*, **117**, 329, 1952.
- (6) LOWENSTEIN, O., and SAND, A. : *Proc. Roy. Soc. B*, **129**, 256, 1940.
- (7) LOWENSTEIN, O., and SAND, A. : *J. Physiol.*, **99**, 89, 1940.
- (8) LOWENSTEIN, O. : *Nature*, **172**, 549, 1953.
- (9) LOWENSTEIN, O. : *J. Physiol.*, **127**, 104, 1955.
- (10) LOWENSTEIN, O. : *Brit. Med. Bull.*, **12**, 114, 1956.
- (11) RANKE, O. F. : *Bereichseinstellung der Sinnesorgane, Tagg. Biol. Regelung*, Darmstadt, 1953, p. 123.
- (12) RANKE, O. F. : *Physiologie des Gehörs* (Lehrbuch d. Physiologie Einzeldarst.), Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1953.
- (13) STEINHAUSEN, W. : *Pflügers Arch. Physiol.*, **228**, 322, 1931.
- (14) STEINHAUSEN, W. : *Pflügers Arch. Physiol.*, **232**, 500, 1933.
- (15) STEINHAUSEN, W. : *Das Bogengangssystem des inneren Ohres als Wahrnehmungsorgan für Drehungen*, Hochschulefilm C. 323, 1939.
- (16) TASAKI, I., DAVIS, H., and ELDREDGE, D. H. : *J. Acoust. Soc. Amer.*, **26**, 765, 1954.
- (17) TRINCKER, D. : *Z. Laryng.*, **31**, 463, 1952.
- (18) TRINCKER, D. : *Pflügers Arch. Physiol.*, **264**, 351, 1957.
- (19) TRINCKER, D. : *Pflügers Arch. Physiol.*, **266**, 77, 1957.
- (20) ADRIÁN, E. D., CRAIK, K. J. M., and STURDY, R. S. : *Proc. Roy. Soc. B*, **125**, 435, 1938.
- (21) BORNSCHEIN, H., and KREJCI, F. : *Acta oto-laryng.* (Stockh.), **45**, 467, 1955.

- (22) DAVIS, H., TASAKI, I., and GOLDSTEIN, R. : *Cold Spring Harb. Symp. Quan. Biol.*, **17**, 143, 1952.
- (23) EYCK, M. VAN : *Arch. internat. Physiol.*, **57**, 102, 231 y 434, 1949.
- (24) EYCK, M. VAN : *Acta otol. etc. Belg.*, **3**, 459, 1949, and **4**, 233, 1950.
- (25) EYCK, M. VAN : *Arch. internat. Physiol.*, **58**, 313, 1950 and **59**, 236, 1951.
- (26) HUIZINGA, F., VRIES, Hl. de, and VROLIJK, J. M. : *Acta oto-laryng. (Stockh.)*, **39**, 372, 1951.
- (27) JIELOF, R., SPOOR, A. and VRIES, Hl. de : *J. Physiol.*, **116**, 137, 1952.
- (28) KATSUKI, Y., and DAVIS, H. : *J. Neurophysiol.*, **17**, 308, 1954.
- (29) KUIPER, J. W. : *The microphonic effect of the lateral line organ, Thesis, Groningen (Países Bajos)*, 1956.
- (30) PUMPHREY, R., J. : *Nature*, **143**, 898, 1939.
- (31) RIESCO-MACCLURE, J. S., DAVIS, H., GERNANDT, B. R. and COVELL, W. P. : *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.*, **71**, 158, 1949.
- (32) SVAETICHIN, G. : *Acta Physiol. Scand.*, **24**, Suppl., 86, 1951.
- (33) TULLIO, P. : *Des Ohr*, Berlin-Leipzig-Wien, 1929.
- (34) TULLIO, P., and STORTI, P. : *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **13**, 407, 1938.
- (35) VRIES, Hl. de and BLEEKER, J.D.J.W. : *Acta oto-laryng. (Stockh.)*, **37**, 298, 1949.
- (36) VRIES, Hl. de, and VROLIJK, J. M. : *Acta oto-laryng. (Stockh.)*, **43**, 80, 1953.

COMUNICACIONES ESPAÑOLAS  
AL  
IV CONGRESO INTERNACIONAL DE BIOQUIMICA

CELEBRADO EN VIENA

DEL 1 AL 6 DE SEPTIEMBRE DE 1958