Acta Zool. Mex. (n.s.) 76: 103-112 (1999)

COMPARACION DE LA RESPUESTA AUDITIVA DEL TALLO CEREBRAL ENTRE *RANA CATESBIANA* (ANURA: RANIDAE) Y *SCELOPORUS TORQUATUS* (SAURIA: PHRYNOSOMATIDAE)

José de Jesús MORALES MARTÍNEZ[1] y Hugo SOLÍS ORTÍZ[2]

[1] Becario de CONACYT para el Doctorado en Ciencias. Instituto Nacional de la Comunicación Humana. Francisco P. Miranda # 177 Unidad Plateros. Del. Alvaro Obregón. México D.F. C.P. 01480. MEXICO

[2] Departamento de Anatomía. Lab. de Neurofisiología. Facultad de Medicina. UNAM Ciudad Universitaria. Copilco Universidad. México D.F. C.P. 04510, MEXICO

RESUMEN

En general se conoce muy poco sobre el sentido de la audición de los anfibios y de los reptiles. El órgano auditivo ha sufrido cambios evolutivos que se relacionan con la transición del medio acuático al terrestre. Por esta razón, los reptiles terrestres muestran aparentemente un sistema auditivo eficiente en comparación con los anfibios. El presente estudio se llevó a cabo con el fin de comparar las respuestas auditivas entre *Rana catesbiana* y *Sceloporus torquatus*. Se utilizó la técnica de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral (PPATC). Se registraron respuestas auditivas en ambas especies. Los potenciales provocados auditivos se obtuvieron por medio de un electrodo activo de aguja colocado en el vertex. Los electrodos común y tierra se colocaron en los lados opuestos de la cabeza alrededor de la abertura externa del oído. Los estímulos consistieron en pulsos alternos liberados en una cámara sono-amortiguada a través de una bocina colocada a una distancia de 70 cm frente a la cabeza del animal. Los animales fueron anestesiados por enfriamiento temporal a 4°C. Se observaron diferencias en las respuestas de los PPATC de las ranas con respecto a las lagartijas. Estos resultados sugieren que el sentido de la audición está sujeto a cambios evolutivos en la estructura y función de generadores de actividad que integran la vía auditiva.

Palabras Clave: Anfibios, reptiles, Potenciales evocados auditivos, fisiología comparada, audición comparada.

ABSTRACT

The sense of hearing in reptiles and amphibians is poorly understood. The auditory end-organ has undergone major evolutionary changes related to transition from an aquatic to a terrestrial environment. Therefore, terrestrial reptiles show an efficient auditory system in comparison with amphibians. The present study was carried out in order to compare the auditory responses between *Rana catesbiana* and *Sceloporus torquatus*. Using brainstem auditory evoked potentials (BAEP) auditory responses were obtained in both specimens. BAEP were recorded by means of one active needle electrode placed on the vertex. The common and ground electrodes were located on the opposite side of the head around the external opening of the ear. Stimuli consisted of alternated clicks delivered in a sound-buffered chamber through a loudspeaker placed at distance of 70 cm in front of the head of the animal. The animals were anesthetized by temporary cooling to 4°C. Differences in the pattern of BAEP responses were observed between *R. catesbiana* and *S. torquatus*. These results suggest that the sense of hearing is certainly under evolutionary changes.

Key Words: Amphibia, reptilia, BAEP, comparative physiology, comparative audition.

INTRODUCCION

Diversos trabajos realizados en los anfibios muestran un oído periférico anatómica y funcionalmente mucho más elaborado que sus antecesores filogenéticos, así como un tallo cerebral mucho más complejo (Boord *et al*. 1970, Bergeijk 1967, Corwin *et al*. 1982). Sin embargo, se considera que la audición de los anfibios está más ligada desde sus orígenes a los grupos de vertebrados acuáticos que a los vertebrados terrestres, ya que durante la etapa larvaria que se desarrolla en el agua el anfibio sigue conservando el órgano de la línea lateral. Por otro lado, se considera que la vía auditiva de los reptiles es más similar a la de las aves que a la de los anfibios y como consecuencia, sus respuestas auditivas son más complejas que las de los anfibios (Holmes 1903, Beccari 1912, Huber y Crosby 1926, Karten 1967).

Los reptiles constituyen uno de los grupos de mayor interés debido a sus ancestrales relaciones evolutivas con las aves y los mamíferos. Su cerebro refleja el plan general del cerebro de los amniotos, sus patrones conductuales son regularmente complejos, sin embargo son esencialmente estereotipados. Se ha encontrado que este grupo presenta un pequeño conducto auditivo cubierto parcialmente por escamas de mayor tamaño que las normales, de forma diferente al resto de las demás escamas de la región, denominándose escamas frontales del oído externo. A diferencia de los anfibios, los reptiles presentan una sola papila basilar y se considera que hay una similitud morfológica entre la pared vestibular del conducto coclear de los reptiles, la estría vascular de los mamíferos y el tegumento vasculoso de las aves, lo cual corresponde, también a semejanzas funcionales de estas estructuras (Bautista *et al.* 1995). Así mismo, la anatomía y función de la vía auditiva del tallo cerebral presenta algunas diferencias con respecto a la de los anfibios, por lo que se considera que la respuesta auditiva en ambos grupos es distinta (Gregory 1972, Potter 1965, Defina y Webster 1974).

Desde el punto de vista filogenético no existe ningún indicio de audición como tal en los grupos de prevertebrados. Los Agnatos son los vertebrados más antiguos, carecen de un verdadero oído, sin embargo son el primer grupo en presentar el sistema de la línea lateral y el laberinto vestibular, el cual está integrado por varios órganos sensitivos que se relacionan con el equilibrio del cuerpo del animal. El laberinto vestibular persiste en todos los grupos de vertebrados tanto acuáticos como terrestres, y posteriormente se diferencia en una estructura específica del equilibrio y otra estructura específica para la audición.

En este estudio se analizaron y compararon la respuestas fisiológicas de la vía auditiva de *Rana catesbiana* y *Sceloporus torquatus* a través del registro de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral (PPATC), desde el punto de vista del número, la amplitud y la latencia de las ondas.

Los potenciales provocados son una herramienta neurofisiológica que permite hacer estudios objetivos del funcionamiento de vías neurosensoriales específicas (auditivas, visuales y somatosensoriales) desde el receptor sensorial hasta la corteza cerebral (Jewett 1970, Starr 1978).

La fundamentación teórica de esta técnica se basa en que al aplicar un estímulo por alguna de las vías sensoriales, éste es conducido por la vía neurosensorial siempre con la misma velocidad y presentando un retardo constante en cada una de las sinapsis que componen dicha vía. Es necesario aplicar un número indeterminado de estímulos sucesivos para separar el potencial provocado por un estímulo sensorial (señal) de la actividad cerebral de base (ruido).

MATERIAL Y METODOS

Los sujetos de estudio fueron anfibios de la especie *Rana catesbiana* (30 ejemplares) que fueron proporcionados por el Centro de Reproducción Acuícola de Xochimilco, y reptiles de la especie *Sceloporus torquatus* (22 ejemplares) capturados vivos en los alrededores de la ciudad de México y mantenidos en el bioterio bajo condiciones de luz y temperatura adecuadas durante el tiempo en que fueron estudiados y posteriormente liberados cerca del lugar de la captura.

Se utilizaron individuos jóvenes de *R. catesbiana* muy próximos a la etapa adulta, con un peso entre 20 y 60 g. Los individuos de *S. torquatus* pesaron entre 5 y 8 g y su longitud hocico-cloaca fue de 7 a 9 cm y aparentemente la longitud y el peso se relacionaron con la edad por lo que los consideramos como individuos jóvenes; los individuos de mayor peso y tamaño se descartaron para evitar probables efectos asociados con la edad.

Para registrar los PPATC de estos organismos se utilizó una computadora para potenciales provocados Racia-APE70. Se aplicó estimulación biaural en campo libre, el sonido se originó de la misma computadora de potenciales provocados (sincronizada con el registro) y se liberó a través de una bocina especial Alteck modelo 908-8A, localizada a 70 cm frente a la cabeza del animal dentro de una cámara sonoamortiguada. La estimulación consistió en pulsos de 100 µs de duración y una frecuencia de repetición de 20 pulsos/s. Los estímulos fueron de polaridad alterna, y su intensidad se calibró constantemente en niveles de audición "Hearing Level" de acuerdo con las normas ANSI.

Las intensidades utilizadas para los registros fueron de 70, 50, 40, y 30 dB. Se promediaron 500 estímulos. La estimulación fue ejecutada por duplicado con el fin de asegurar su reproducibilidad.

Se colocaron electrodos de aguja subcutáneamente. El electrodo activo se colocó en la intersección de línea media sagital y la línea imaginaria que une las dos membranas timpánicas detrás del cráneo, el electrodo negativo se colocó detrás de la membrana timpánica derecha, y el electrodo común (tierra) detrás de la membrana timpánica izquierda. Se procuró que la impedancia de los electrodos estuviera siempre por debajo de los 5000 ohmios. El filtro pasabanda fue entre 100 y 3000 Hz. El tiempo de análisis fue de 20 ms postestímulo, la latencia de las ondas (ms) fue determinada con un cursor ubicado en la línea de registro.

Los registros se llevaron a cabo en animales sanos, utilizando como medio anestésico la hipotermia provocada por inmersión en hielo durante 20 min. Se utilizó un tubo de plástico con el fin de inmovilizar al animal y evitar movimientos que pudieran contaminar el registro.

RESULTADOS

Los PPATC en *R. catesbiana* se obtuvieron a intensidades de 70, 50 y 40 dB. Se buscó el umbral auditivo en 30 dB pero no se encontró respuesta. Los PPATC consistieron esencialmente en tres ondas que se presentan alrededor de los 10 ms iniciales.

De acuerdo con la intensidad del estímulo aplicado se encontraron diferencias en la aparición del número de ondas (Fig. 1). En 70 db se observaron sólo dos ondas, la onda I alrededor de los 2.40 ms, con una amplitud cercana a los 0.74 µv, precedida de una gran pendiente negativa, y la onda II, alrededor de los 4.41 ms y de menor amplitud.

A 50 dB de intensidad se observaron 3 ondas (Cuadro 1); la onda I se observó con una latencia promedio de 2.77 ms, y una amplitud de 0.50 µv, la onda II se registró con un retardo de aproximadamente 1.20 ms, teniendo una latencia promedio de 3.94 ms y una amplitud de 0.22 µv. La onda III apareció alrededor de los 5 ms, con una amplitud de 0.23 µv muy semejante a la anterior.

A 40 db se observaron también 3 ondas. La onda I tuvo una latencia promedio de 3.09 ms y una amplitud promedio de 0.30 µv. Se observó un retardo en la latencia de aproximadamente 0.40 ms en la onda I respecto a la misma onda a 50 dB. La onda II se obtuvo en un promedio de 4.32 ms y una amplitud de 0.18 µv. La onda III, que en algunas ocasiones no se presenta, tuvo una latencia promedio de 5.54 ms con una amplitud de 0.18 µv.

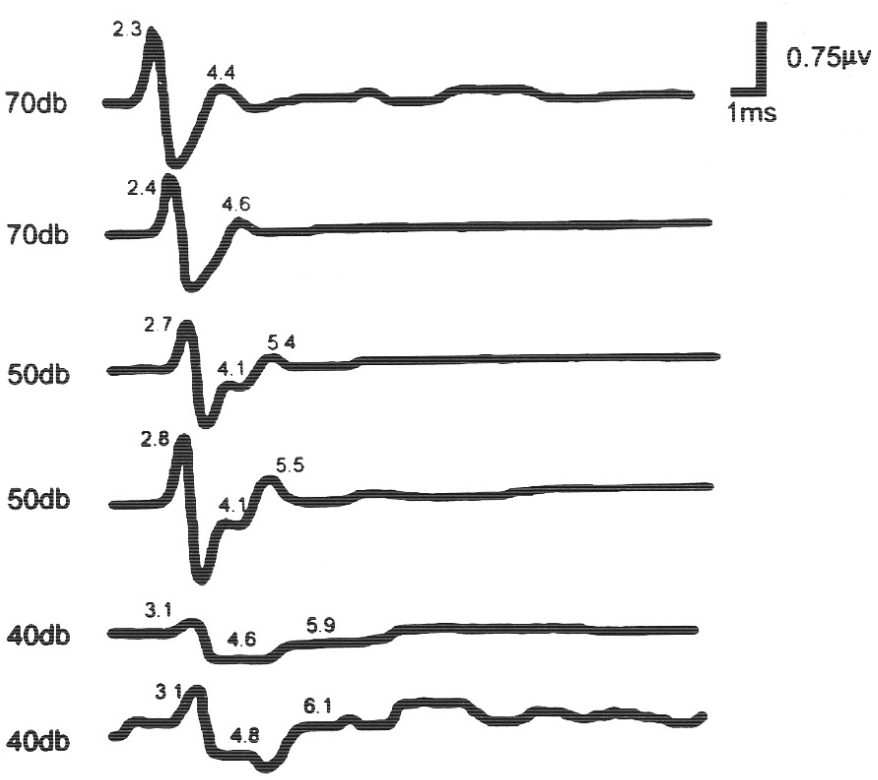


Figura 1

Respuesta auditiva del tallo cerebral en *Rana catesbiana* a 70, 50, y 40 dB respectivamente. Los potenciales provocados auditivos obtenidos son tres ondas que se presentan durante los 10 ms. iniciales. No se obtuvo respuesta a una intensidad de 30 dB y se encontró el umbral a 40 dB.

Cuadro 1

Latencias por onda de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral a 70, 50 y 40 dB en *Rana catesbiana* (Rc) y *Sceloporus torquatus* (St).

	LATENCIAS (ms)							
	I		II		III		IV	
INTENSIDAD	Rc	St	Rc	St	Rc	St	Rc	St
70dB	2.40	2.56	-	3.98	4.41	5.26	-	6.45
50dB	2.77	2.28	3.94	4.17	5.02	6.58	-	7.03
40dB	3.09	3.08	4.32	4.60	5.54	5.94	-	7.31

Los PPATC obtenidos en *S. torquatus* difieren sustancialmente de los observados en *R. catesbiana* en cuanto a la morfología y aparición de las ondas. *En S. torquatus* se obtuvieron 4 ondas muy visibles y de gran amplitud a 70 dB. La onda I tuvo una latencia promedio de 2.56 ms y una amplitud de 0.77 µv (Fig. 2). La onda II tuvo una latencia de 3.98 ms, con una amplitud muy baja de 0.18 µv. La onda III, sin embargo, se presenta como una onda vigorosa con una latencia promedio de 5.26 ms y una amplitud de 0.91 µv. La onda IV presentó una latencia promedio de 6.45 ms y una amplitud de 0.25 µv.

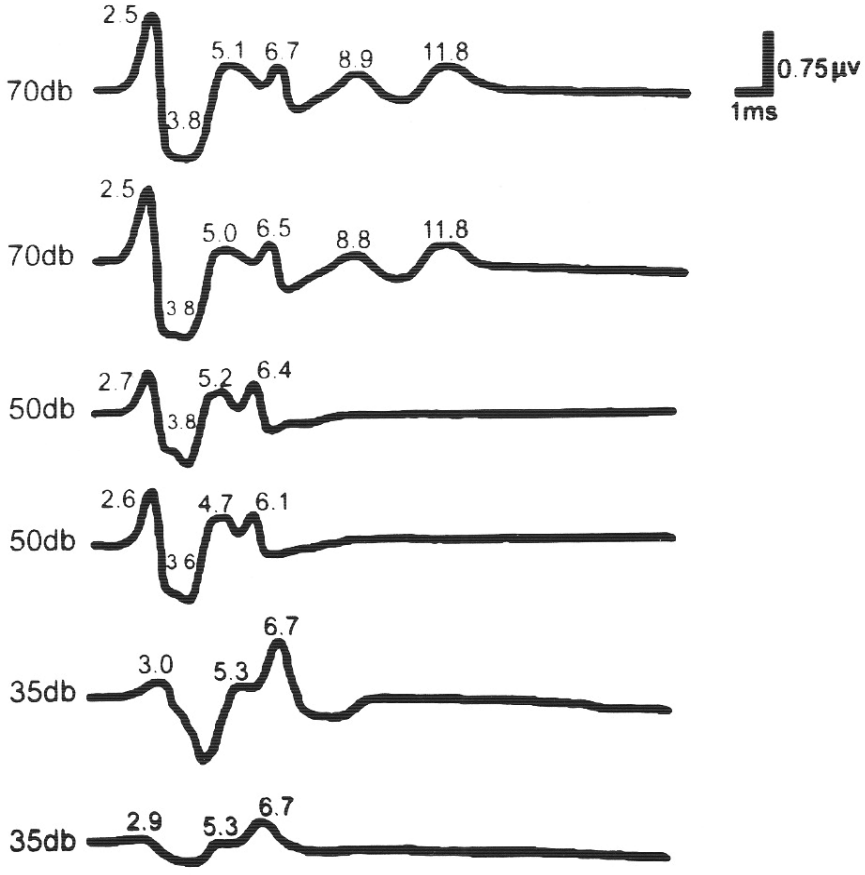


Figura 2

Respuesta auditiva del tallo cerebral en *Sceloporus torquatus* a 70, 50, y 35 dB. El umbral auditivo se encontró en 35 dB. No se obtuvo respuesta a 30 dB.

Con la intensidad de 50 dB se obtuvieron también cuatro diferentes ondas. La onda I se obtuvo alrededor de los 2.81 ms, con una amplitud de 0.50 µv. La onda II tuvo una latencia promedio de 4.16 ms y una amplitud de 0.15 µv. La onda III es más robusta que la II y aparece alrededor de los 5.51 ms con una amplitud de 0.42 µv. La onda IV se registró alrededor de los 6.6 ms con una amplitud de 0.15 µv.

Se buscó la respuesta con una intensidad de 30 dB. Sin embargo, en la totalidad de los ejemplares no se obtuvo respuesta, por lo que el umbral auditivo de estos reptiles se encontró entre 35 y 40 dB. La onda I tuvo una latencia de 3.08 ms con una amplitud de 0.22 µv. La onda II se observó a los 5.30 ms con una baja amplitud de aproximadamente 0.10 µv. La onda III siempre se presento más vigorosa, alrededor de los 6.74 ms y una amplitud de 0.55 µv. En el 60% de los ejemplares se presentó una onda IV alrededor de los 7.31 ms, con una amplitud de 0.14 µv (Cuadro 1).

En la figura 3 se observan las diferencias de la amplitud y número de ondas de la respuesta auditiva del tallo cerebral entre *R. catesbiana* y *S. torquatus*.

DISCUSION

Aunque se ha trabajado desde hace décadas en diferentes aspectos anatómicos comparativos sobre los diversos tipos de audición que se presentan en los vertebrados terrestres se ha descuidado la fisiología auditiva comparada, por lo que en este trabajo se analizaron las respuestas auditivas de la vía auditiva del tallo cerebral en dos especies representantes de los grupos más primitivos de los tetrápodos, los anfibios y los reptiles.

Uno de los pocos antecedentes sobre la fisiología comparada es el trabajo de Corwin *et al.* (1982) quien describe la respuesta auditiva del tallo cerebral en 5 especies de vertebrados. Sin embargo, los resultados de este trabajo no son semejantes a los aquí presentados debido a las diferencias metodológicas y de los organismos utilizados en ambos trabajos.

La respuesta auditiva del tallo cerebral a los estímulos aplicados en *R. catesbiana* consistió en un patrón de respuesta basado fundamentalmente en dos ondas (Fig. 1). La onda I, obtenida a 70 dB, consiste en una onda de gran amplitud, muy marcada y semejante a la obtenida en *S. torquatus*; la latencia promedio obtenida para ambas especies, es muy similar con una diferencia de 0.02 ms (Cuadro 1). Así mismo, la amplitud presentó valores muy semejantes. Se sugiere que esta respuesta se origina en el nervio auditivo de ambas especies. Debido a la gran amplitud esta onda estaría involucrada en la codificación auditiva periférica,

relacionada en el caso de los anfibios, con las papilas basilar y anfibia, y en el de los reptiles sólo con la papila auditiva ya que la papila anfibia desaparece.

La onda II detectada en *S. torquatus* no se observa en *R. catesbiana.* Esta onda correspondería al siguiente arribo de la vía auditiva (núcleos angular y magnocelular) con esta misma intensidad (70 dB), y en su lugar sólo es visible una larga pendiente negativa (Fig. 1). Esto tiene su probable explicación en los mismos procesos evolutivos que generaron el cambio de un medio ambiente acuático a un medio ambiente terrestre, en los que las conexiones de la línea lateral disminuyen mientras que las del octavo par permanecen y se multiplican. De la misma manera, las áreas acústicas en el tallo cerebral cambian y grupos de células degeneran y otras se transforman en los núcleos angular y magnocelular (núcleos dorsal y ventral respectivamente), los cuales responden a cierta intensidad y frecuencia, generando la onda correspondiente (Larsell 1967). Ahora bien, desde el punto de vista evolutivo la desaparición de las sinapsis nerviosas del órgano de la línea lateral representa la especialización del área acústico lateral para la recepción de los estímulos auditivos principalmente en un intervalo de frecuencias bajas, entre 150 y 1700 Hz (Sachs 1964), lo que también estaría influyendo en la ausencia de la onda II en *R. catesbiana* con esta intensidad. Sin embargo se ha considerado que el intervalo de audición permite establecer diferentes anchos de banda en la comunicación de las diferentes especies y que una especie responderá a un ancho de banda específico (Capranica 1976).

En vista de esta especialización, comprobamos la respuesta a intensidades menores y frecuencias bajas, provocando la respuesta esperada de los núcleos acústicolaterales con intensidades de 50 y 40 dB y observando la aparición de una onda de poca amplitud alrededor de los 3 ms que corresponde a esta estructura generadora. *S. torquatus* presentó una mejor respuesta a los estímulos generados por pulsos de 70 dB, registrándose 4 ondas muy constantes y reproducibles (Fig 3), el patrón morfológico de estas ondas sugiere un patrón de respuestas similar al de *R. catesbiana* ya que la onda I y la onda III presentan una amplitud mayor a 0.70 µv, resaltando la poca amplitud de la onda II y la onda IV. Al disminuir la intensidad del estímulo a 50 y 40 dB, siempre se observaron las 4 ondas, aunque con latencias incrementadas y disminución de la amplitud.

Se puede considerar que las latencias, número de ondas y amplitudes de los PPATC de *R. catesbiana* y *S. torquatus* están determinadas por la estructura anatómica y el número y tipo de sinapsis que integran la vía auditiva de estos organismos. Por lo tanto se puede concluir que en la medida en que se asciende en la escala filogenética de los vertebrados terrestres, la respuesta auditiva se hace cada vez más compleja.

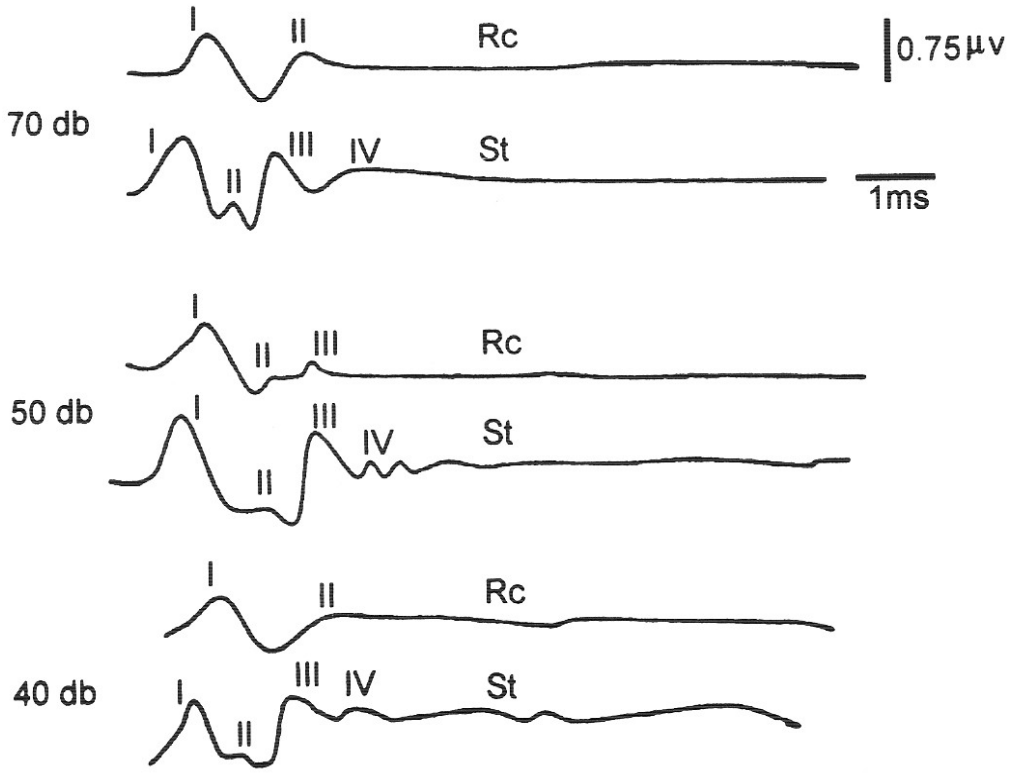


Figura 3
Comparación de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral entre *Rana catesbiana* (Rc) y *Sceloporus torquatus* (St). Se observan las diferencias en relación con el número de ondas por intensidad aplicada en cada especie. Sin embargo se aprecia un mismo patrón morfológico de la serie de ondas similar en ambas especies.

Los objetivos a futuro de las investigaciones en fisiología auditiva comparada serán, entre otros, identificar con precisión los generadores de la respuesta auditiva por tonos puros y no sólo por pulsos. Esto permitirá determinar correlaciones de la respuesta en la comunicación intraespecífica y como se pueden modificar cuando el medio ambiente natural es perturbado teniendo como consecuencia la alteración en conductas básicas tales como reproducción y alimentación afectando la supervivencia de cada especie.

LITERATURA CITADA

Bautista, R.M., J.J. Morales & A. Poblano. 1995. The hearing organ of Lizard *Sceloporus torquatus*. An anatomical and physiological study. *An. ORL. Mex*. 40:117-121.

Beccari, N. 1912. La constituzione, i nuclei terminali, e le vie di connessione del nervo acustico nella *Lacerta muralis*. Merr. *Arch. Ital. Anat.Embriol.* 10:646-698.

Bergeijk, W.A. 1967. The evolution of vertebrate hearing. Pp. 1-49 *In:* Neff W.D. (ed.). *Contributions to sensory physiology.* 2. New York. Academic Press.

Boord, R.L., L.B. Growchow & L.S. Frishkop. 1970. Organization of the posterior ramus and ganglion of the eighth cranial nerve of the bullfrog *Rana catesbiana*. *Amer. Zool.* 10: 555-572.

Capranica, R.R. 1976. Auditory system. Pp. 551-575 *In:* Llinas R, and W. Precht W (eds.). *Frog Neurobiolgy.* Springer-Verlag, Berlin.

Corwin, J.T., T.H. Bullock & J. Scheweitzer. 1982. The auditory brain stem in five responses in five vertebrate classes. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology,* 54:629-641.

Defina, A. & D.B. Webster. 1974. Central auditory pathways of nonmammalian vertebrates. Pp. 337-362 *In:* Campbell C.B. (ed.). *Handbook of sensory sensory physiology*. New York.

Gregory, K.M. 1972. Central projections of the eighth nerve in the frogs. *Brain, Behavior Evol*. 5:70-88.

Holmes, G. 1903. On the comparative anatomy of the nervus acusticus. *Trans roy. Irish Acad*. 32(B):101-144.

Huber, G.C. & E.C. Crosby. 1926. On thalamic and tectal nuclei and fiber paths in the brain of the American alligator. *J. Comp. Neurol*. 40:97-227.

Jewett, D.L. 1970. Volumen conducted potentials in response to auditory stimuly as detected by averaging in cat. *Electroencephalography and clinical neurophysiology,* 28:609-618.

Karten, H.J. 1967. The organization of ascendenting auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). I. Diencephalic projections of the inferior colliculus (nucleus mesencephali lateralis pars dorsalis). *Brain Res*. 6:409-427.

Larsell, O. 1967. *The comparative anatomy and histology of the cerebellum from Myxinoids through Birds.* Minneapolis 1967: Univ. Minnesota Press. 96 pp.

Potter, H.D. 1965. Mesencephalic auditory region of the bullfrog. *J. Neurophysiol*. 28:1132-1154.

Sachs, M.B. 1964. Characteristics of primary auditory neurons in the green frog. M.S. Thesis Cambrige, Mass. Massachusetts Institute of Technology. 30 pp.

Starr, A. 1978. Sensory evoked potentials in clinical disorders of the nervous system. *Ann Rev. Neurosci.* 41:595-608.

Recibido: 16 de febrero 1998
Aceptado: 3 de noviembre 1998