Acta Zool. Mex. (n.s.) 87: 83-97 (2002)

DIFERENCIAS AUDITIVAS DEL TALLO CEREBRAL EN EL GALLO *(GALLUS GALLUS)* Y EL CUY (*CAVIAS PORCELLUS)*. ESTUDIO ELECTROFISIOLOGICO COMPARATIVO DE LOS POTENCIALES PROVOCADOS AUDITIVOS TEMPRANOS

[1] **José de Jesús MORALES MARTÍNEZ, [2] Fructuoso AYALA GUERRERO y [3] Adrían POBLANO LUNA**

[1] Becario de CONACYT para el Doctorado en Ciencias. CNR- Instituto de la Comunicación Humana. Torre de Investigación 2° piso Lab. Neurofisiología Comparada. Calzada México-Xochimilco No. 289, Col. Arenal de Guadalupe CP 14389, Del. Tlalpan, México D.F. MÉXICO

[2] Laboratorio de Neurociencias. Facultad de Psicología UNAM.

[3] Laboratorio de Fisiología. Instituto Nacional de la Comunicación Humana Francisco P. Miranda No. 177. Unidad Plateros. Del. Alvaro Obregón. México, D.F. MÉXICO

RESUMEN

Durante la evolución de los vertebrados las características de la audición sufrieron modificaciones graduales. En algunas especies de aves estos cambios facilitaron los principios básicos de códigos de comunicación. Así mismo, se considera que la audición en los mamíferos permitió el desarrollo de habilidades más elaboradas entre las que destaca la adquisición de ciertos códigos de comunicación y como consecuencia conductas más complejas. En el presente estudio se analizan y comparan las respuestas auditivas del gallo (*Gallus gallus)* y el cuy *(Cavias porcellus)*, a través de la técnica de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral (PPATC). 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. Las respuestas auditivas se obtuvieron por medio de electrodos colocados en la cabeza y oídos de los animales. Los estímulos consistieron en pulsos alternos (chasquidos) liberados en una cámara sono-amortiguada. Los animales fueron anestesiados con clorhidrato de ketamina (50 mg/kg de peso). Los resultados obtenidos indican que, a pesar de la lejanía evolutiva de ambas especies (*G. gallus y C. porcellus*), se presenta un patrón morfológico semejante en la respuesta auditiva del PPATC en ambas especies. Respecto a las latencias se encontraron diferencias significativas.

Palabras Clave: Aves, mamíferos, Potenciales provocados auditivos, fisiología comparada, audición comparada.

ABSTRACT

Hearing characteristics show gradual modifications through vertebrate evolution. These changes facilitate the communication through songs in birds. Likewise, the audition in mammals enabled more complex abilities, such as a true social speech and complex behavior. In the present work, a comparative analysis

of auditory responses obtained from an avian species (*Gallus gallus*) and a mammalian one (*Cavias porcellus*)was carried out. Auditory responses were measured in both specimens with electrode needles placed in the head. Stimuli consisted of alternated clicks delivered in a sound-buffered chamber through a loud speaker placed at a distance of 70 cm in front of the head of the animal. The animals were anesthetized with ketamine hydrochloride (50 mg/kg). Results showed that the brainstem auditory evoked potentials (BAEP) are morphologically similar in the two species studied. Such potentials are characterized by presenting five waves with shorter latency in the mammalian model.
Key Words: Birds, Mammalian, Comparative Physiology, Brainstem Auditory Evoked Potential, Comparative audition.

INTRODUCCIÓN

Aun cuando las aves vivientes se han separado en una gran cantidad de órdenes taxonómicos de acuerdo con sus características filogenéticas (Storer 1960, Alvarez 1978), las diferencias anatómicas entre ellas son relativamente pequeñas. La uniformidad general de sus estructuras también está presente en la organización auditiva.

El oído externo de las aves ha conservado muchas características del grupo predecesor, siendo muy semejante al de los cocodrilos (Wever 1974).

Sin embargo, esto no significa que el sistema auditivo como tal no haya evolucionado. Un mayor desarrollo en las vías auditivas y la aparición de estructuras telencefálicas en las aves permitió la adquisición de cantos y vocalizaciones en ese grupo y, posteriormente, formas más complejas de comunicación en los mamíferos.

La audición, el canto y las vocalizaciones de los vertebrados juegan un papel importante en las representaciones simbólicas y en sus respuestas conductuales. Las aves canoras poseen una buena audición, retroalimentadora del canto y de otras conductas. Nowicki & Marler (1988) demostraron que la aves utilizan el oído, el canto, piares y gorjeos en conductas de apareamiento, crianza, alimentación y huida. La producción vocal se origina cuando las fibras auditivas se asocian con los núcleos del telencéfalo, en la zona neoestratial (Nottebohm *et al*. 1982, Wagner *et al*. 1994).

La adquisición de conductas apropiadas y la representación de los sonidos, les permiten a algunas aves nocturnas cazar exitosamente en la obscuridad. Estas aves son capaces de escuchar sonidos diez veces menores en intensidad que los que el ser humano puede escuchar y además, pueden localizar sonidos mejor que cualquier animal con buena audición (Konishi 1973), lo que confirma que las aves poseen ya, aparte de excelente audición, representaciones auditivas de su presa (Morales 1999).

Los mamíferos tienen una audición mucho más elaborada debido a su integración con las otras vías neurosensoriales y al control cortical. Se ha demostrado que poseen no sólo representaciones espaciales sino sociales. Vauclair (1996), encontró que los primates no sólo asocian las vocalizaciones de un grupo determinado, sino que son capaces de tener representaciones de los individuos en función de sus vínculos de filiación, en este caso, una madre y su hijo.

Los núcleos cerebrales reservados para la audición, tanto en las aves como en los mamíferos están localizados en el tallo cerebral y en las zonas corticales primarias. De manera muy general, el área acústico-lateral se ubica en el ángulo pontocerebeloso y envía fibras contralaterales hacia el lado homólogo, relacionándose con la formación reticular, cerebelo y mesencéfalo contralateral por fibras que ascienden a través del lemnisco lateral. Se considera que el área acústico-lateral en los vertebrados primitivos es homóloga de los núcleos cocleares de las aves y los mamíferos (Rosenhall 1971, Karten 1967).

Llevando a cabo estudios en la paloma (*Columba livia*), Boord (1969) estableció las bases sobre la anatomía del sistema auditivo de las aves. De acuerdo con ésto, describió que las fibras nerviosas del nervio auditivo se distribuyen en los núcleos cocleares principales, que son conocidos como núcleo magnocelular y núcleo angular. Las fibras de la lagena se distribuyen en los núcleos vestibulares, cerebelares y cocleares. Al parecer la lagena puede tener un papel dual en la percepción vestibular y auditiva en las aves. Los núcleos cocleares proyectan fibras en forma preferentemente cruzada hacia el núcleo laminar, otras alcanzan el lemnisco lateral y al núcleo lateral mesencefálico. Cercano a la oliva superior, el cuerpo trapezoide forma el siguiente relevo. La información asciende después al lemnisco lateral y en este lugar las vías nerviosas envían fibras hacia el mesencéfalo. Aquí se presenta una importante comisura que une a ambos núcleos auditivos mesencefálicos. Las fibras pasan al núcleo talámico semilunar ovoidal en el cual también existen fibras comisurales y posteriormente pasan hacia el "paleoestriado aumentado" para terminar en una región mediocaudal del neoestriado denominado campo “L” de Rose en el telencéfalo del ave (Fig. 1).

Se considera que en la mayoría de los mamíferos los axones del octavo par de los nervios craneales arriban al tallo cerebral en las estructuras denominadas núcleos cocleares. Estos a su vez se dividen en núcleo coclear ventral, inervado por ramas ascendentes y descendentes, y el núcleo coclear dorsal o tubérculo acústico.

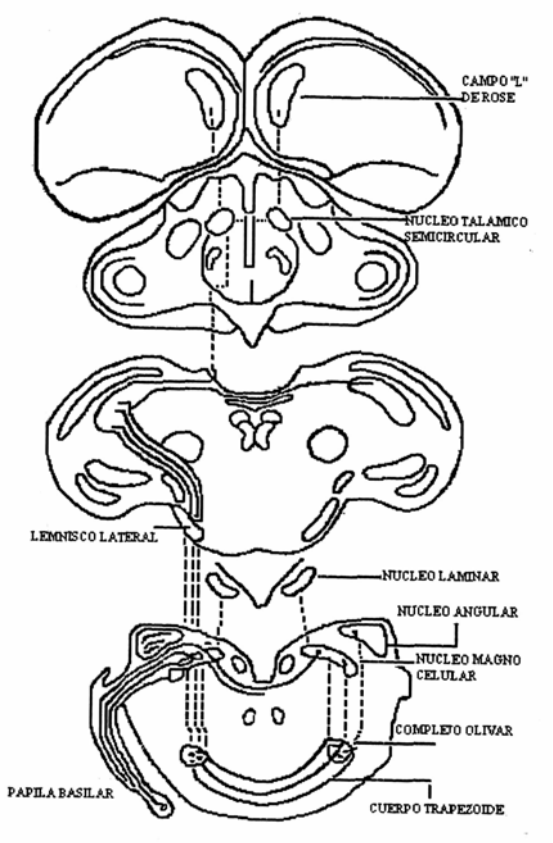


Figura 1
Vía auditiva de un ave desde la salida del nervio auditivo a nivel periférico hasta su arribo a estructuras neocorticales, tales como el núcleo talámico semicircular ovoidal y el campo "L" de Rose, antecesores del geniculado medial y la corteza auditiva primaria en mamíferos (modificado de Boord 1969).

La información de los núcleos cocleares cruza preferentemente la línea media para dirigirse hacia el complejo olivar superior, dividido en tres núcleos principales: el lateral, el medial superior y el núcleo medial del cuerpo trapezoide. Este último ha sido descrito en varios mamíferos tales como el ratón, el cobayo y el hamster (Harrison & Feldman 1970). Es importante señalar que el complejo olivar medial superior varía en tamaño de acuerdo con la especie y en algunas esta ausente (murciélagos *Myotis* y

Phylostomus, delfines *Tursiops truncatus* y el ratón ciego *Spalax*). El complejo olivar lateral es pequeño o está ausente en algunas especies como el humano (Irving & Harrison 1967). Así mismo, se considera que existe una alta correlación entre el complejo olivar medial y el núcleo abducens en diferentes especies de mamíferos. Esto ocurre principalmente en el movimiento de la cabeza y ojos para localizar la fuente del sonido (Sehmsdorff 1966).

Otras fibras de los núcleos cocleares alcanzan al lemnisco lateral y al colículo inferior en forma directa. Posteriormente, a través del lemnisco lateral y sus núcleos, la información llega hasta los colículos inferiores ubicados en una posición posterior en el mesencéfalo. La información auditiva continúa su camino hacia los núcleos geniculados mediales en el tálamo y por último arriba a la corteza auditiva en el lóbulo temporal (Mussiek & Baran 1986) (Fig. 2). Se sabe que existe una vía que fluye en sentido contrario (vía eferente), pero se conoce más en su porción del complejo olivar superior a la cóclea.

Dado que existe escasa información acerca de la fisiología comparada de las vías sensoriales en diferentes grupos de vertebrados, el objetivo de este trabajo fue comparar la respuesta fisiológica de la vía auditiva del gallo *(G. gallus)* y el cuy *(C. porcellus)* a través del registro de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral (PPATC), con el fin de analizar la morfología y la latencia de las ondas. Estas dos especies son representantes de grupos taxonómicos que marcan ciertos cambios evolutivos al presentar conductas auditivas complejas que coinciden en etapas tempranas con el desarrollo de códigos de comunicación como son el piar de los pollitos recién nacidos y el llamado de los cuyos juveniles hacia la madre.

En este trabajo se utiliza la técnica de los PPATC empleada por primera vez por Jewetz (1970) en investigación con fines experimentales y de valoración de diversas patologías que afectan la vía auditiva.

Por medio de una computadora los PPATC son extraídos de la actividad eléctrica del cerebro, la cual es constante y continua a través de un promedio de las amplitudes, ya que los potenciales aislados podrían confundirse o mezclarse con la actividad eléctrica basal (Regan 1975) que oscila al azar.

El fundamento teórico de esta técnica se basa en 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. Se considera que son estas sinapsis las generadoras de la ondas del PPATC y cada arribo tendrá una determinada latencia, que es el tiempo aproximado en ms que tarda el

estímulo en llegar a cada estructura auditiva del tallo cerebral. Asimismo la amplitud y la forma (morfología) de las ondas variará en función de la intensidad del estímulo y de la geometría de dichas sinapsis (Moller *et al*. 1981, Overbeck & Church 1992). 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). La técnica utilizada en este trabajo se basa en la descrita por Morales & Solís (1999).

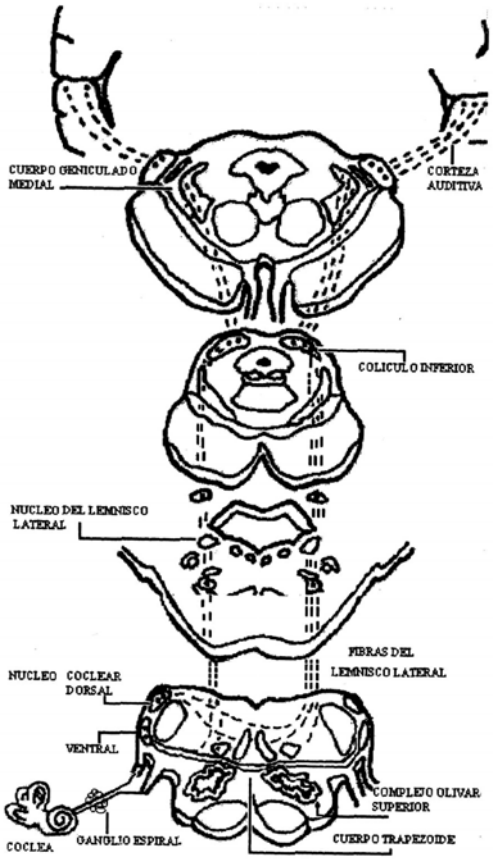


Figura 2
Vía auditiva de un mamífero desde a periferia hasta la corteza primaria auditiva ubicada en la circunvolución temporal transversa (modificado de Carpenter 1989).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 24 individuos de la especie *G. gallus* de 300 a 500 g obtenidos de la granja avícola de la Facultad de Medicina Veterinaria de la UNAM. Así mismo se usaron 21 individuos de la especie *C. porcellus* con peso de 200 a 300 g obtenidos del bioterio del Instituto de la Comunicación Humana (InCH).

Todos los animales de estudio fueron organismos jóvenes, evitando aquellos de mayor peso y tamaño para prevenir los efectos de la edad (presbiacusia, otoesclerosis entre otras patologías). Se mantuvieron bajo las mismas condiciones de luz, temperatura y alimento *ad libitum*, mientras duraba el experimento en el bioterio del InCH con ciclos de luz natural y temperatura controlada para este tipo de instalación (36 °C ± 2 °C) .

La metodología utilizada corresponde a la reportada por Morales & Solís (1999). Los registros se hicieron en animales anestesiados con clorhidrato de ketamina (50 mg/kg). La estimulación en aves y mamíferos fue binaural en campo libre. Primero se registraron las aves y después se registraron los cuyos alternadamente.

Se utilizaron electrodos de aguja, los cuales se colocaron subcutáneamente de la siguiente manera: el electrodo activo en la intersección de la línea media sagital y la línea imaginaria que une los dos oídos (+), los otros dos electrodos se colocaron en los oídos, uno se colocó detrás de la membrana timpánica u oído externo derecho (-), y el otro detrás de la membrana timpánica u oído izquierdo (tierra).

El sonido se liberó en una cámara sonoamortiguada, por medio de una bocina localizada a 70 cm frente a las membranas timpánicas o los oídos externos del animal (con una conducción vía aire de 0.002 ms). La estimulación consistió en chasquidos de 100 microsegundos de duración, con una frecuencia de repetición de 20 chasquidos/s. Los estímulos fueron de polaridad alterna y la intensidad de éstos se calibró constantemente en Niveles de Audición (Hearing Level, HL) de acuerdo con las normas ANSI (American National Standars Institute). De acuerdo con Achor & Starr (1980) y Blatchley *et al*. (1987) se promediaron 500 respuestas a los estímulos, obtenidas a intensidades de 70, 50, y 30 dB, con el fin de obtener la respuesta más clara del PPATC.

Para registrar los PPATC de estos organismos se utilizó una computadora para potenciales provocados marca Racia-APE70, con estimulador de chasquidos integrado y sincronizado. La estimulación se ejecutó por duplicado con el fin de asegurar su reproducibilidad.

Por tratarse de un trabajo comparativo entre dos especies de diferente clase taxonómica, sólo se analizó y comparó la morfología de las ondas y sus latencias.

RESULTADOS

Gallus gallus

Se obtuvieron PPATC en *G. gallus* a las intensidades de 70, 50, 30 dB. Dichos potenciales presentaron nítidamente cuando menos 4 ondas.

A 70 db, se presentan claramente 4 ondas (Fig. 3, Cuadro 1). La onda I se observó con una latencia de 1.6 ms y una amplitud de 0.75 Fv. La onda II tuvo una amplitud un poco menor (0.60 Fv) y una latencia de 2.3 ms. La onda III se observa como una onda vigorosa cuya latencia se presenta a los 3.3 ms, con una amplitud muy semejante a la onda anterior (0.63 Fv). Por último la onda IV se observa con una latencia de 4.8 ms y se caracteriza por presentar una amplitud de 0.30 Fv. También se alcanza a esbozar una pequeña onda a los 5.9 ms que no aparece en todos los ejemplares.

Cuadro 1

Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Gallus gallus* a 70 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	24	1.4	1.8	1.6	0.1129
II	24	2.0	2.7	2.3	0.1922
III	24	2.9	3.9	3.3	0.2933
IV	24	4.0	5.7	4.8	0.4245

A 50 dB se observa una disminución en la amplitud de las 4 ondas aunque se siguen observando las 4 claramente. También se puede observar un alargamiento en las latencias de cada una respecto a 70 dB. (Fig. 3, Cuadro 2).

En *G. domesticus* se observó la respuesta umbral bien definida en 30 dB en la que se identifican con claridad sólo las tres primeras ondas con poca amplitud, pero con una latencia mayor.

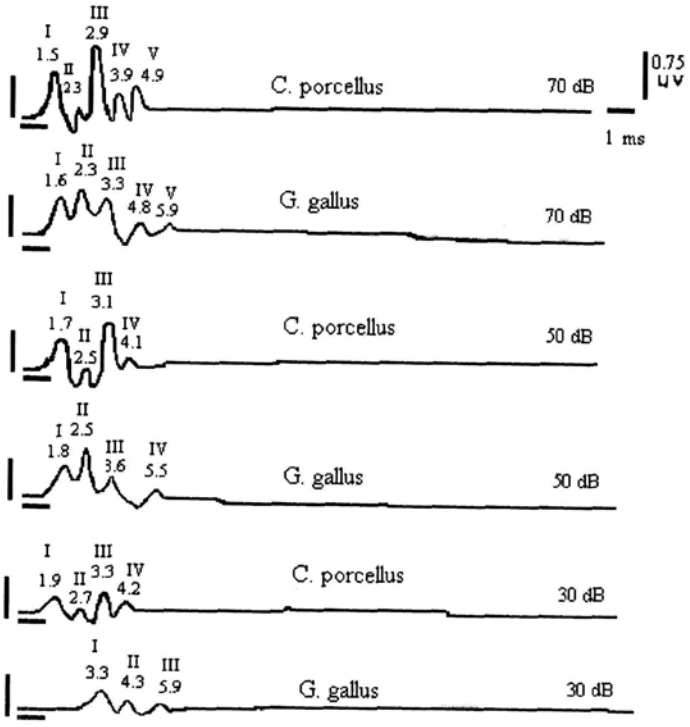


Figura 3
Comparación de los PPATC obtenidos a tres diferentes intensidades en Gallus *gallus y Cavias porcellus*. El umbral auditivo en ambas especies es de 30 dB (ver detalles en el texto).

Cuadro 2
Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Gallus gallus* a 50 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	24	1.5	2.3	1.8	0.1918
II	24	2.1	3.1	2.5	0.2359
III	24	3.3	4.2	3.6	O.2992
IV	24	5.0	6.1	5.5	0.3263

Cuadro 3

Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Gallus gallus* a 30 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	24	2.6	3.7	3.3	0.2833
II	24	3.9	4.8	4.3	O.3216
III	24	5.00	6.70	5.9	0.3856

Cavias porcellus

A 70 dB se observaron en *C. porcellus* 5 ondas de diferente amplitud. La onda I tuvo una latencia de 1.5 ms y una amplitud de 50 Fv. La onda II se observó como una onda de poca amplitud (0.40 Fv) y una latencia de 2.3 ms.

Entre todas estas ondas destaca la III, cuya amplitud es cercana a 0.90 Fv y se constituye como la más vigorosa de todo este complejo a diferentes intensidades. Su latencia fue de 2.9 ms. La onda IV es una onda semejante a la onda II, aunque se observa con una mayor amplitud y una latencia de 3.9 ms.

La onda V sólo se pudo observar en la intensidad de 70 dB. Su amplitud fue de 0.20 Fv y tuvo una latencia promedio de 4.9 ms (Fig. 3, Cuadro 4).

Cuadro 4

Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Cavias porcellus* a 70 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	21	1.3	1.6	1.5	0.08483
II	21	2.1	2.6	2.3	0.1606
III	21	2.7	3.3	2.9	0.1442
IV	21	3.5	4.5	3.9	0.2577
V	21	4.1	5.3	4.9	0.3704

Las respuestas observadas a 50 y 30 dB se caracterizaron por presentar el mismo patrón de respuestas que en 70 dB. Pero sólo aparecen 4 ondas. Sin embargo, se observó una alargamiento en las latencias y una disminución en la amplitud (Fig. 3, Cuadros 5 y 6).

Cuadro 5

Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Cavias porcellus* a 50 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	21	1.6	2	1.7	0.111
II	21	2.3	2.9	2.5	0.1677
III	21	3	3.5	3.1	O.1266
IV	21	3.7	4.5	4.1	0.1904

Cuadro 6

Valores de las latencias por onda (ms) de los potenciales provocados auditivos del tallo cerebral de *Cavias porcellus* a 30 dB.

Onda No	Muestra (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Desviación Estandar
I	21	1.7	2.1	1.9	0.1049
II	21	2.4	3.2	2.7	0.2528
III	21	3.1	3.6	3.3	O.1496
IV	21	3.9	4.5	4.2	0.1706

DISCUSIÓN

La fisiología auditiva comparada es un área pobremente trabajada que sin embargo juega un papel preponderante en el entendimiento de la comunicación y comportamiento en las diferentes especies.

En este trabajo se encontraron potenciales provocados auditivos del tallo cerebral en las dos especies estudiadas dentro de los primeros 10 ms. El patrón morfológico de las ondas de los PATC obtenido en *G. gallus y C.*

porcellus resultó muy parecido al de otras especies de vertebrados anteriormente analizadas (Morales & Solís 1999). Sin embargo se pudieron observar algunas diferencias sustanciales.

En *Gallus gallus* se observa que la morfología entre la onda I y II a una intensidad de 70 dB es muy diferente a las mismas ondas obtenidas en *C. porcellus*. Dos ondas con casi igual amplitud se observan en el gallo. Sin embargo, en la mayoría de los ejemplares de *C. porcellus* a la misma intensidad, la onda I se observó con una mayor amplitud en relación con la onda II de la misma especie. Esto es significativo, ya que existen algunos trabajos anatómicos en otras aves en los que se destaca que la disposición de las fibras nerviosas que provienen de la salida del nervio vestíbulo-coclear se encuentran íntimamente asociadas (Boord 1969). Creemos, por esta razón, que la respuesta fisiológica al estímulo auditivo en el tallo cerebral está representada por ondas de amplitud similar que corresponderían a las estructuras de arribo (núcleos angular y laminaris). Algunos autores proponen que la respuesta auditiva se encuentra enriquecida por las fibras correspondientes al aparato vestibular, ya que las fibras lagenares se distribuyen en los núcleos vestibulares, cerebelares y cocleares (Karten 1967, Huang 1980). Al parecer la lagena puede tener un papel dual en la percepción vestibular y auditiva en aves. Consideramos, por lo tanto, que la respuesta en el procesamiento del estímulo en el nervio auditivo y los núcleos angular y magno celular, resulta en ondas muy parecidas en relación con la amplitud. Sin embargo, se considera que la papila basilar juega un papel muy importante en la separación de las frecuencias auditivas en diferentes partes de los núcleos dorsales auditivos (tonotopía) (Jackson *et al*. 1982).

Cavias porcellus presentó un patrón de respuesta constante en todas las intensidades aplicadas (70, 50 y 30 dB) y en algunos ejemplares el umbral auditivo se ubicó en 10 dB. En esta especie se encontraron diferencias morfológicas en la respuesta auditiva con respecto a otras especies de vertebrados tales como la lagartija espinosa (*Sceloporus torquatus*) y la rana toro (*Rana catesbiana*) (Morales & Solís 1999). Se observan 5 ondas claramente definidas dentro de los primeros 10 ms en una intensidad de 70 dB en la respuesta de *C. porcellus*. Las ondas observables en esta especie, en todas las intensidades aplicadas(70, 50 y 30 dB) fueron las ondas I, III y IV. De este complejo morfológico destaca la onda III por su gran amplitud en todas las intensidades aplicadas.

Morales & Solis (1999) encontraron que en *R. catesbiana* y en *S. torquatus* predomina la onda I (cuyo probable generador es el nervio auditivo) con

mayor amplitud, seguida de la onda III. En *G. gallus* se observa que la onda II empieza a ser notoria, lo cual no se había registrado en las especies estudiadas hasta ahora en nuestro laboratorio. Los generadores de esta onda corresponderían a los núcleos auditivos dorsales presentes en todas las especies de los vertebrados terrestres, y llega a su máxima expresión con los núcleos cocleares de los mamíferos. Sin embargo la onda II no tiene la importancia morfológica de la onda III, dominante por su gran amplitud en los vertebrados terrestres. La estructura generadora no es muy clara. Es muy probable que corresponda al complejo olivar superior, pero éste no se encuentra en todas estas especies. En *C. porcellus* y en todos los demás mamíferos estudiados, esta estructura junto con el lemnisco lateral y el colículo inferior juegan un papel fundamental en la audición binaural y particularmente en la ecolocalización en los murciélagos (Huang 1980, Belknap & Roderick 1982).

Se puede considerar que la presencia de una onda V bien definida en *C. porcellus* a 70 dB involucra estructuras más complejas del tallo cerebral, como los colículos inferiores, ubicados en el tectum cerebral lo que posiblemente se refleja en un mejor procesamiento de la respuesta auditiva.

Al comparar los resultados obtenidos en las dos especies estudiadas, se observa una disminución significativa de las latencias y del tiempo de conducción nerviosa en el mamífero *C. porcellus* bajo diferentes intensidades (70, 50 y 30 dB). Estos hallazgos coinciden con los encontrados en otros mamíferos, entre ellos el humano (Starr & Hamilton 1976, Starr 1978, Moller & Jannetta 1982). Consideramos que las aves y los mamíferos presentan una audición más perfeccionada que los anfibios y reptiles, relacionada con una mayor complejidad de la geometría de su vía auditiva. Esto tiene como consecuencia que en estos grupos de vertebrados se establezcan verdaderos códigos de comunicación. Sin embargo quedan aún muchas dudas sobre los aspectos de la audición que pudieran tener importancia en el desarrollo evolutivo de las especies y como consecuencia en la adaptación, aparición y desaparición de especies de vertebrados terrestres. Es recomendable estudiar otras especies de aves y mamíferos para poder ofrecer conclusiones más contundentes al respecto, lo cual abre una ventana para futuras investigaciones sobre este tema.

LITERATURA CITADA

Achor, L.J., & A. Starr. 1980. Auditory brainstem responses in cat. Intracranial and extracranial recordings. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 48: 154-173.

Alvarez, V.J. 1978. *Los cordados. Origen, evolución, y hábitos de los vertebrados.* Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología. CECSA, México D.F.

Belknap, D.B., & A.S. Roderick. 1982. Brainstem auditory evoked responses to tone burst in the echolocating bat, *Rousettus. J. Comp. Physiol*. 146: 283-289.

Blatchley, B.J., W. A.Cooper, & J.R. Coleman. 1987. Development of auditory brainstem response to tone pip stimuli in the rat. *Dev. Brain Res.* 32: 75-84.

Boord, R.L. 1969. The anatomy of the avian auditory system. *Ann. NY. Acad. Sci*. 167: 186-198.

Carpenter, B. 1989. *Principios de Neuroanatomía*. Harper y Row, México.

Harrison, J.M., & M.L. Feldman. 1970. Anatomical aspects of the cochlear nucleus and superior olivary complex. *In*: Neff W.D. (Ed.): *Contributions to sensory physiology*, vol. 4. Academic Press, New York.

Huang, C.M. 1980. A comparative study of the brain stem auditory response in mammals. *Brain Res.* 184: 215-219.

Irving, R., & J.M. Harrison. 1967. Superior olivary complex and audition: A comparative study. *J. Comp. Neurol*. 130: 77-86

Jackson, H., J.T. Hacket & E.W. Rubel. 1982. Organization and development of brain stem auditory nuclei in the chick: Ontogeny of postsynaptic response. *J. Comp. Neurol*. 210:80-86

Jewetz, D.L. 1970. Volume conducted potentials in response to auditory stimuli as detected by averaging in cat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 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.

Konishi, M. 1973. How the owl tracks the prey. *Am. Sci*. 61: 414-424.

Moller, A.R., P.J. Jannetta, M. Bennet & M.B. Moller. 1981. Intracranially recorded responses from the human auditory nerve: New insights into the origin of brain stem evoked potentials. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol*. 52: 18-27.

Moller, A.R., & P.J. Jannetta. 1982. Auditory evoked potentials recorded intracranially from the brain stem in man. *Exp. Neurol*. 78: 144-157

Morales, J.J. 1999. *La conciencia auditiva*. *Bases neurobiólogicas*. Manuales de Medicina de Comunicación Humana, No 12. SSA-InCH. 37 pp.

Morales, J.J. & H. Solís. 1999. Comparación de la respuesta auditiva del tallo cerebral entre *Rana catesbiana* (Anura: Ranidae) y *Sceloporus torquatus* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 76: 103-112 .

Musiek, F.E., & J.A. Baran. 1986. Neuroanatomy, Neurophysiology and central auditory assessment. Part I: Brain stem. *Ear and Hear* 7: 207-219.

Nottebhom, F., D.B. Kelley, & J.A. Paton. 1982. Connections of vocal control nuclei in the canary telencephalon. *J. Comp. Neurol*. 207: 344-357.

Nowicki, S. & P. Marler. 1988. How do birds sing? *Music Perception* 5: 391-346.

Overbeck, G.W., & M.W. Church. 1992. Effects of the tone burst and intensity on the auditory brainstem response (ABR) from albino and pigmented rats. *Hearing Res*. 59: 129-137

Regan D. 1975. Recent advances in electrical recording from the human brain. *Nature* 253: 401-407.

Rosenhall, U. 1971. Morphological patterns of the organ of Corti in the birds. *Arch. Ohr.* 200: 42-63.

Sehmsdorff, J. 1966. The primate superior olivary complex. *Anat. Rec*. 154: 421-422

Starr, A. & A.E. Hamilton. 1976. Correlation between confirmed sites of neurological lesions and abnormalities of far-field auditory brainstem responses. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol*. 41: 595-608.

Starr, A. 1978. Sensory evoked potentials in clinical disorders of the nervous system. *Ann. Rev. Neurosci*. 1: 103-127.

Storer, R.W. 1960. *The classification of the birds*. *In*: Heilman, G. (Ed.) Biology and comparative physiology of birds. I. Academic Press, New York, pp. 57-93.

Vauclair, J. 1996. Las imágenes mentales en el animal. *Mundo Científico* 10: 1094-1102.

Wagner, H., T. Torsten, & D. Kautz. 1994. Influence of stimulus level on acoustic motion-direction sensitivity in barn owl midbrain neurons. *J. Neurophysiol*. 71:1907-1916

Wever, E.G. 1974. The evolution of vertebrate hearing. *In:* Keidel, W. y D. William (Eds). A*uditory System*. Springer-Verlag, New York, pp:423-452.

Recibido: 25 de abril 2001
Aceptado: 29 de mayo 2002