



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS

ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

Selectividad neural para patrones temporales del sonido en machos de *Batrachyla taeniata* (Amphibia-Leptodactylidae)

Marcelo Orlando Cañete Molina

Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario

PROFESOR GUÍA: Mario Penna Varela

Programa de Fisiología
Biofísica, Instituto de
Ciencias Biomédicas,
Facultad de Medicina,
Universidad de Chile

SANTIAGO, CHILE

AÑO 2018



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS

ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

Selectividad neural para patrones temporales del sonido en machos de *Batrachyla taeniata* (Amphibia-Leptodactylidae)

Marcelo Orlando Cañete Molina

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico
Veterinario

Programa de Fisiología Biofísica,
Instituto de Ciencias Biomédicas,
Facultad de Medicina,
Universidad de Chile

| | | NOTA | FIRMA |
|--------------------|--------------------|-------------|--------------|
| Profesor Guía | Mario Penna Varela | _____ | _____ |
| Profesor Concejero | Rigoberto Solís | _____ | _____ |
| Profesor Concejero | Tamara Tadich | _____ | _____ |

SANTIAGO, CHILE

AÑO 2018

A mis padres, Laura y Félix, que a pesar de la tardanza cumplí nuestro sueño. Y a mi familia, en especial a Javiera y mi Isabella, gracias por su apoyo y ser el motor motivacional para cerrar este ciclo.

Agradecimientos

A mi familia, en especial a mi prima Pamela quién nunca perdió la fe en mi.

Al Doctor, Mario Penna, por permitirme retomar mi investigación a pesar de su delicado estado de salud. Gracias por su ayuda, comprensión y espero de corazón su pronta recuperación.

A mi amiga Karina... ¡por fin lo logramos!

Quisiera agradecer, también, a la Facultad de Veterinaria por la oportunidad que me otorgaron para finalizar mi carrera después de tantos años.

INDICE

| | Pagina |
|-----------------------------|-----------|
| Resumen | 1 |
| Introducción | 2 |
| Hipótesis | 4 |
| Revisión bibliográfica..... | 5 |
| Material y Método..... | 8 |
| Resultados..... | 13 |
| Discusión..... | 18 |
| Conclusión | 23 |
| Figuras | 25 |
| Tablas | 32 |
| Bibliografía | 34 |

RESUMEN

En esta investigación se puede observar un estudio realizado a la especie *B. taeniata* para conocer la selectividad de patrones temporales del sonido, incorporando estudios comparativos que se han realizado a especies congéneras y otros anfibios.

Previamente, en otros experimentos que se llevaron a cabo en terreno se pudo evidenciar las respuestas bajo un modelo de selectividad que tenían que ver con la temporalidad del llamado del macho. En este estudio se realizaron experimentos neurofisiológicos en el laboratorio, en particular, se estudiaron neuronas mesencefálicas de *B. taeniata* para distintos componentes temporales del sonido, utilizando estímulos similares a los usados en los experimentos conductuales, con el fin de establecer correlatos funcionales entre las respuestas neuronales y la selectividad de las respuestas vocales de esta especie.

Para conseguir los objetivos y lograr observar el comportamiento de las neuronas, con los números de descargas obtenidas, se construyeron funciones de transferencia para cada una de las distintas series de estímulos. Las funciones de transferencia fueron clasificadas según la forma del gráfico obtenido en seis categorías: pasa-todo, pasa-banda, banda de supresión, pasa-bajas, pasa-altas y complejas, lo que permitió comparar las neuronas entre sí. A partir de este estudio se pudo constatar que las neuronas del torus semicircularis de *B. taeniata* poseen selectividad para distintos componentes temporales de sonido como la frecuencia de pulsos y duración de pulsos, que están en cierta medida relacionados con la energía total del estímulo y el intervalo entre pulsos. Por otro lado, el tiempo de ascenso de los pulsos no es un parámetro relevante para la comunicación de esta especie.

INTRODUCCION

Los anuros presentan ventajas para el estudio de comunicación por sonido, debido a que poseen un reducido repertorio de vocalizaciones que inducen conductas simples en los individuos receptores. Durante la época reproductiva, los machos emiten llamadas de advertencia, a las que otros machos responden vocalizando y también evocan respuestas fonotácticas en las hembras. Estas llamadas son características para cada especie y determinan el reconocimiento especie específico.

El género *Batrachyla*, de la familia Leptodactylidae, subfamilia Telmatobiinae, está formado por tres especies: *Batrachyla taeniata*, *B. antartandica* y *B. leptopus*. Estos anuros habitan en los bosques templados de la región austral de Sudamérica (Ceï, 1962; Formas, 1979). Estudios previos de la conducta vocal de *B. taeniata*, *B. leptopus* y *B. antartandica* han mostrado que sus llamadas de advertencia difieren en su estructura temporal. Sin embargo, la estructura espectral de estas señales es similar, con una frecuencia dominante de alrededor de 2000 Hz. La llamada de *B. taeniata* se compone de 20-50 pulsos de 5 ms de duración que se repiten con una frecuencia de 40-80 pulsos por segundo. Esta señal es emitida con una periodicidad de 40 llamadas por minuto (Penna; Veloso, 1990; Penna, 1997).

Experimentos preliminares de respuestas vocales evocadas en terreno han revelado que los machos de *B. taeniata* responden preferentemente a sonidos con componentes temporales similares a sus vocalizaciones naturales (Penna, 1997). En estos experimentos se utilizaron series de estímulos con diferente frecuencia, duración y tiempo de ascenso de pulsos. Estos parámetros variaron entre 12.5-100 pulsos/s, 2.5-20 ms y 1-15 ms, en estas respectivas series de estímulos. Los experimentos conductuales mostraron que los machos de *B. taeniata* responden con cantos evocados a estímulos con frecuencias de pulsos similares al canto natural (50 pulsos/s) o más altas, y a duración de pulsos similares al canto natural (5 ms) o más cortas. Los sujetos no respondían o producían menos cantos al ser estimulados con frecuencias de pulsos más bajas o duraciones de pulsos más largas que las

del canto natural. Sin embargo, los machos respondían indistintamente con cantos de advertencia a estímulos con diferentes tiempos de ascenso de pulsos.

Los experimentos conductuales de respuestas vocales evocadas han permitido establecer que los machos de *B. taeniata* reconocen los patrones temporales de las señales. Sin embargo, se desconocen los mecanismos neuronales que subyacen y que potencialmente explican la selectividad de estas respuestas conductuales.

En esta memoria de título se realizaron experimentos neurofisiológicos en el laboratorio, que complementaron los estudios realizados en terreno. En particular, se estudió con técnicas electrofisiológicas las respuestas de neuronas mesencefálicas de *B. taeniata* para distintos componentes temporales del sonido, utilizando estímulos similares a los usados en los experimentos conductuales, con el fin de establecer correlatos funcionales entre las respuestas neuronales y la selectividad de las respuestas vocales de esta especie.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Las neuronas mesencefálicas de *B. taeniata* responden de manera selectiva a distintos componentes temporales de sonido (frecuencia, duración, forma y número de pulsos).

OBJETIVO GENERAL

Estudiar la selectividad de las respuestas de neuronas mesencefálicas de machos de *B. taeniata* para componentes de sonido contenidos en las vocalizaciones naturales de esta especie

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar los patrones de respuesta de neuronas mesencefálicas de machos de *B. taeniata* para componentes temporales de sonido (frecuencia, duración, tiempo de ascenso y número de pulsos).
- Establecer correlatos de los patrones de respuestas neuronales obtenidos en el laboratorio con la selectividad de respuestas vocales evocadas estudiadas previamente en terreno.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Se considera que existe comunicación cuando la apariencia o acciones de un animal influyen sobre el comportamiento de individuos de la misma especie o de especies distintas. Es así como, por ejemplo, el canto, color y movimientos de un ave pueden atraer a una hembra de la misma especie, o bien a una especie predatora (Gerhardt, 1983).

La comunicación por sonido facilita la comunicación a distancia, en contraste con las señales visuales que permiten la comunicación en rangos intermedios y las señales táctiles que se utilizan entre individuos que están próximos (Bradbury y Vehrencamp, 2011).

Las vocalizaciones que producen los anuros pueden clasificarse en categorías funcionales diferentes dependiendo del contexto en que son producidas. Existen llamadas de: advertencia, territorial, de contacto y de peligro (Bogert, 1960; Capranica, 1965; Gerhardt y Huber, 2002). La mayoría de las señales acústicas en los anuros están relacionadas con la reproducción; las llamadas de advertencia que los machos emiten durante la época de reproducción atraen a las hembras y evocan respuestas vocales en otros machos. La llamada agresiva es producida por los machos cuando interactúan con otros individuos muy próximos (Rand, 1988; Gerhardt y Huber, 2002).

Estudios de la conducta fonotáctica de las hembras han demostrado que éstas responden selectivamente a sonidos con estructura temporal similar a las llamadas de los machos de la propia especie. Estas diferencias en el reconocimiento de las señales son importantes para prevenir cruzamientos interespecíficos y subsecuentes fecundaciones estériles. Los machos también responden selectivamente a la presentación de sonidos similares a los de la propia especie (Bee y Gerhardt, 2001).

El sistema auditivo de los anfibios presenta especializaciones para procesar señales de comunicación coespecíficas. El oído posee dos órganos auditivos especializados, la

papila anfibia y la papila basilar (Simmons et al., 2007). La papila anfibia está inervada por fibras auditivas sintonizadas a frecuencias bajas y medias, inferiores a 1000Hz, en tanto que la papila basilar está inervada por fibras que responden a las frecuencias de hasta 4000 Hz (Wilczynski y Endepols, 2007).

La información de estas fibras aferentes converge en un núcleo de mesencéfalo del sistema auditivo central de los anuros, el *torus semicircularis* (Feng et al, 1990), que es homólogo al colículo inferior de aves y mamíferos. Las neuronas del *torus semicircularis* presentan selectividad para componentes espectrales y temporales del sonido que corresponden a los de las vocalizaciones de la propia especie (Feng et al, 1990, Penna et al, 1997).

Un requerimiento general de la comunicación acústica es que exista una correspondencia apropiada entre la estructura de la señal y el sistema auditivo respectivo. Estudios pioneros en la comunicación acústica de anuros pusieron en evidencia una estricta correspondencia entre ambos dominios. En la dimensión temporal las hembras dan respuestas fonotácticas y los machos respuestas vocales preferencialmente a señales con similar número, frecuencia y forma de pulsos similares a los promedios de las vocalizaciones naturales de la especie (Simmons, 2013). Esta condición ha sido denominada la hipótesis de los filtros ajustados (*matched filter hypothesis*). En contraste con esa correspondencia, otros estudios han revelado que existen desajustes entre las características de las señales acústicas y las preferencias comportamentales. Así por ejemplo en el dominio temporal se encuentran preferencias por cantos más largos (Gerhardt y Huber, 2002). La ocurrencia de desajustes entre emisores y receptores ha sido relacionada con restricciones impuestas por factores ambientales (Endler, 1992) o por los sistemas sensoriales (Ryan y Rand, 1990).

El género *Batrachyla*, de la familia Leptodactylidae, subfamilia Telmatobiinae, está formado por tres especies: *Batrachyla taeniata*, *B. antartandica* y *B. leptopus*. Estos anuros habitan en los bosques templados de la región austral de Sudamérica (Ceï, 1962; Formas, 1979). Estudios previos de la conducta vocal de *B. taeniata*, *B. leptopus* y *B. antartandica* han mostrado que sus llamadas de advertencia difieren en su estructura temporal. Sin

embargo, la estructura espectral de estas señales es similar, con una frecuencia dominante de alrededor de 2000 Hz. La llamada de *B. taeniata* se compone de 20-50 pulsos de 5 ms de duración que se repiten con una frecuencia de 40-80 pulsos por segundo. Esta señal es emitida con una periodicidad de 40 llamadas por minuto (Penna y Veloso, 1990; Penna, 1997).

Batrachyla taeniata es una especie de talla pequeña, frágil, de patas alargadas, cabeza deprimida, presenta dos líneas blancas longitudinales en el dorso, tiene tímpano visible y falanges terminales curvadas (fig. 1). Vive en las selvas húmedas y frías de zonas oceánicas de influencia mediterránea entre los paralelos 36 a 44 latitud sur y su distribución va desde la costa hasta los 1000 metros sobre el nivel del mar (Cei, 1962; Vidal, 2008).

MATERIAL Y METODO

❖ **Sujetos experimentales**

Se utilizaron 26 ejemplares machos de *B. taeniata*, capturados durante el mes de mayo del año 2001, en el Santuario de la naturaleza, Península de Hualpén, IX Región, Chile (36.8062° S, 73.1699° W). Los individuos fueron capturados entre las 18:30 y las 20:00 horas, cuando se encontraban en plena actividad vocal, ocultos entre pastos y arbustos o transitando en el terreno húmedo.

En el laboratorio, los sujetos fueron mantenidos en acuarios especialmente acondicionados, con vegetación del sitio de captura, en una cámara refrigerada a 10-12 °C, temperaturas a las que habitualmente estos animales se encuentran en el sitio de estudio. El ciclo de luz/oscuridad, fue de 14/10 horas e invertido, debido a que los animales están activos de noche y los experimentos se realizaron durante el día. Los animales eran alimentados forzosamente una vez por semana, con larvas de *Tenebrio molitor*.

❖ **Procedimientos quirúrgicos y de registro**

En el laboratorio, se expuso la superficie del mesencéfalo de animales anestesiados con MS-222 (etil ester de ácido 3- aminobenzoico, Sigma®) al 0,4 %, usando un microscopio quirúrgico PZO. En la piel de la superficie dorsal de la cabeza, se realizaron tres cortes formando un rectángulo que permitió dejar expuesto el cráneo.

Posteriormente, se abrió un agujero con pequeñas fresas de 0,7 mm de diámetro, hasta exponer las meninges. Enseguida, se disectó la duramadre con instrumental de microcirugía, para facilitar la entrada del electrodo al encéfalo. Luego de recuperarse de la anestesia (60' aproximadamente), los sujetos fueron inmovilizados con d-tubocurarina Sigma® (3-6 mg/g de peso corporal) para realizar los registros.

Durante los experimentos, la temperatura de los animales fue estabilizada a 10-12 °C, mediante una placa de Peltier (Cambion), dentro de una cámara aislada cuyas paredes y techos se encontraban cubiertas de cuñas de espuma de 6'' de espesor para minimizar reverberaciones. La inmovilización se mantuvo a lo largo de la sesión de registro con inyecciones periódicas de cloruro de d-tubocurarina (4-5 mg/inyección). En tanto, la temperatura corporal de los sujetos fue monitoreada con un termómetro digital (Digi-sense 8528-20) insertado en la cloaca.

Los estímulos utilizados en los experimentos fueron generados con el software SigGen de la compañía Tucker-Davis Technology y controlados por un computador Pentium II (300 MHz). Los sonidos fueron amplificados por un amplificador NAD C 320 BEE y reproducidos por un parlante Polk MM10a, ubicado a 1 m frente al sujeto en la cámara aislada. Las respuestas de neuronas aisladas fueron registradas con micropipetas de vidrio de 20-40 MΩ de impedancia, punta de 1,5-2 μm de grosor y 0.7-1.5 mm de largo, fabricadas con un estirador de pipetas Kopf 730 y llenas de una solución de acetato de potasio en Ringer Tris (0.38g de acetato de potasio en 20 cc de una solución de buffer Tris, 0,05 M y PH 7.6). Las descargas fueron registradas con un preamplificador Dagan 2400 y adquiridas con el sistema Tucker-Davis utilizando el software Brainware. Se obtuvieron potenciales de acción en respuesta a 20 presentaciones de cada estímulo. Los registros obtenidos fueron almacenados en discos compactos, y posteriormente analizados con el software Brainware y el sistema Tucker-Davis.

❖ Estímulos acústicos

El estímulo standard fue una imitación de la llamada de advertencia de *B. taeniata*, y se componía de 25 pulsos de 5 ms de duración. Cada pulso tuvo una pendiente de ascenso de 1 ms y una pendiente de descenso de 4 ms. La frecuencia de pulsos fue de 50 pulsos/s y la duración total fue de 500ms. (fig. 2).

Al iniciar los experimentos, se midieron las presiones de sonido dentro de la cámara semianecoica, para una serie de tonos puros de 500 ms, de frecuencias entre 100 y 3000 Hz, en pasos de 100 Hz, y para una serie de estímulos standard, contruidos con las mismas frecuencias portadoras. Estas mediciones se hicieron con un sonómetro Brüel y Kjaer 2230, cuyo micrófono se ubicaba inmediatamente por encima del sujeto experimental. Se midió el nivel de sonido para estos dos tipos de estímulos, ya que existían pequeñas diferencias de alrededor de 3 dB entre el tono puro y el estímulo standard, debido a la diferente estructura espectral de ambos tipos de estímulos.

Para estimular las respuestas neuronales, se utilizó primero un estímulo standard construido con ruido blanco, que contiene un amplio rango de frecuencias. Una vez localizada una neurona, se daba una serie de 6 estímulos standard, con las siguientes frecuencias portadoras: 200, 400, 1000, 1500, 2000, 2500 y 3000 Hz. Esto permitía identificar el rango de frecuencias a la que estaba sintonizada la unidad y ubicar su mejor frecuencia, es decir, aquella a la cual el umbral de respuesta era más bajo. Para determinar la mejor frecuencia se utilizaron dos series de estímulos: una serie de frecuencias bajas y altas compuesta por tonos puros de 500 ms de duración. Las frecuencias bajas eran de 100 a 1500 Hz, presentadas en sucesión en pasos de 100 Hz, y las frecuencias altas eran de 1600 a 3000 Hz, presentadas en sucesión en pasos de 100 Hz.

La segunda serie de estímulos presentaba el mismo conjunto de frecuencias bajas y altas, pero en vez de utilizar tono puro se utilizaba el estímulo estándar de la especie (25 pulsos de 5 ms de duración). Una vez determinada la mejor frecuencia de la neurona, se fijó en este valor la frecuencia portadora y el nivel del estímulo a 20 dB sobre el umbral. Enseguida se aplicaron las series de estímulos de distinta estructura temporal. Estos estímulos eran similares a los utilizados en estudios conductuales, realizados previamente en el campo y se presentaron con un período interestímulo de 2 segundos.

Las series de estímulos utilizados se describen a continuación:

1. Serie de frecuencia de pulsos 1: esta serie se componía de estímulos con diferente frecuencia de pulsos y duración de la llamada constante (500 ms). La serie contenía las

siguientes frecuencias de pulsos: 12.5, 25, 33.3, 50 (standard), 66.6 y 100 pulsos/s (fig. 3).

2. Serie de frecuencia de pulsos 2: esta serie se componía de estímulos con diferente frecuencia de pulsos y número de pulsos constante (25). La serie contenía las siguientes frecuencias de pulsos: 12.5, 25, 33.3, 50 (standard), 66.6 y 100 pulsos/s (fig. 3)
3. Serie de duración de pulsos: esta serie se componía de estímulos de 25 pulsos repetidos a 50 pulsos/s con las siguientes duraciones de pulso: 2,5, 5 (standard), 10, 20 ms y tono (fig.3).
4. Serie de tiempo de ascenso de pulsos: esta serie se componía estímulos de 25 pulsos repetidos a 50 pulsos/s, con los siguientes tiempos de ascenso de pulso: 1 (standard), 5, 10 y 15 ms (fig. 3).
5. Serie de número de pulsos: esta serie se componía de estímulos con diferente número de pulsos. la serie contenía los siguientes números de pulsos: 1, 3, 6, 12, 25 y 50 pulsos (fig. 3)

❖ **Análisis de las respuestas neuronales**

Se realizaron histogramas post-estímulos, con el total de potenciales de acción (espigas) evocados por 20 presentaciones de cada estímulo y los números de espigas y tiempos de ocurrencia fueron importados a archivos Excel para su cuantificación. Las neuronas se clasificaron según el curso temporal de sus descargas en respuesta al tono puro, en tres tipos: tónicas, fásicas y fásico-tónicas. Las neuronas tónicas respondían durante toda la duración del estímulo (fig. 4); las fásicas, respondían en un momento del estímulo (generalmente al principio), con menos de dos espigas por estímulo (fig.4) y las fásico-tónicas descargaban también en un solo momento del estímulo, pero con más de dos espigas por estímulo. (fig. 4)

Con los números de potenciales se construyeron funciones de transferencia para cada una de las distintas series de estímulos. Para ello, se graficaron los valores de la variable temporal de cada serie versus el número de potenciales de acción normalizados evocados por cada estímulo de la serie. Los valores fueron normalizados como porcentaje del máximo de descargas producidas por cada neurona a un estímulo de la serie. Esto se hizo con el fin de obtener gráficos comparables para todas las neuronas.

Las funciones de transferencia fueron clasificadas según la forma del gráfico obtenido en seis categorías: pasa-todo, pasa-banda, banda de supresión, pasa-bajas, pasa-altas y complejas. El criterio para asignar una función de transferencia a un tipo dado consideraba diferencias en el número de espigas igual o superior al 50%, para distintos estímulos de una serie. Se consideró que una neurona tenía una función pasa-todo, si respondía con similar número de espigas a todos los estímulos de la serie. Si la neurona presentaba un máximo de descargas, para un valor intermedio de la variable, era clasificada como pasa-banda y si respondía con mayor o menor número de descargas a estímulos con valores bajos de la variable era pasa-baja y pasa-alta respectivamente. Si una neurona, respondía con menor número de descargas a valores intermedios de la variable, se clasificó como banda de supresión y finalmente, se clasificó una neurona como compleja, cuando su función de transferencia no era posible de ser catalogada en ninguna de las categorías anteriores. Mediante este análisis se determinaron las proporciones de neuronas que presentaban distintas formas de selectividad para las variables temporales estudiadas.

RESULTADOS

Se obtuvieron respuestas de un total de 57 neuronas del *torus semicircularis* en 26 machos de *B. taeniata*. Sin embargo, el número de neuronas registradas para las sucesivas series de estímulos fue inferior, debido a la dificultad de mantener el electrodo en contacto con la neurona por un período demasiado prolongado.

Las mejores frecuencias de las neuronas del *torus semicircularis* estaban en el rango de 100-3000 Hz, siendo evidentes dos poblaciones: un grupo de 46 neuronas (81,0%), sintonizadas a frecuencias bajas, (promedio: 243 Hz, rango: 100-800 Hz) y un segundo grupo de 11 neuronas (19,0%), sintonizadas a frecuencias altas (promedio 2618 Hz, rango: 2000-2800 Hz). (Tabla 1)

Los umbrales de respuesta de la población de neuronas de frecuencias bajas y altas eran en promedio 35.5 dB SPL (rango: 6-39 dB SPL) y 29.1 dB SPL (rango: 21-39 dB SPL), respectivamente. Estos valores no difieren significativamente (prueba T de Student; $P < 0.05$).

Las latencias promedio de la primera espiga, en respuesta al tono y al estímulo standard para la población de frecuencias bajas, fueron de 180.7 ms (rango: 21.3-575.9 ms) y 220.62 ms (rango: 50.5-1230.2 ms) respectivamente. Para la población de frecuencias altas, estos valores fueron de 42.9 ms (rango: 9.3-624 ms) y 42,3 ms (rango: 32,6-62.5 ms), respectivamente. Estos valores eran significativamente diferentes entre las dos poblaciones de neuronas (prueba T de Student; $P < 0.05$)

Las neuronas presentaban distintos patrones temporales de descarga en respuesta a la presentación del tono puro de 500 ms, distinguiéndose un grupo de neuronas tónicas, que descargaban durante toda la presentación del estímulo (N=42; 72,4%), un grupo de neuronas fásico-tónicas que respondían con varias descargas al comienzo del estímulo (N=6; 10,4%) y un grupo de neuronas fásicas, que descargaban con una o dos espigas al comienzo del estímulo (N=10; 17,2%). Las neuronas tónicas descargaban con un promedio de 106,5 espigas por estímulo (rango: 5,1-365,3 espigas), el grupo de neuronas fásicas y fásico-tónicas descargaban con un promedio de 43,9 espigas por estímulo (rango: 2,3-143,6 espigas). Estos valores fueron significativamente diferentes (prueba T de Student; $P < 0.05$)

Serie de frecuencia de pulsos 1

Se estimuló con esta serie a 57 neuronas, de las cuales 16 (28,1%), respondieron preferentemente a estímulos con mayor número de frecuencias de pulsos, dando origen a funciones de tipo pasa-altas, 15 de estas neuronas eran tónicas y 1 fásico-tónica. Diez neuronas (17,5%) respondieron a esta serie con similar número de espigas a todos los estímulos, generando funciones de tipo pasa-todo. De éstas, seis neuronas eran del tipo tónicas, dos fásico-tónicas y dos fásicas. Hubo nueve neuronas (15,8%), que respondieron preferentemente a estímulos con menor número de frecuencias de pulso, generando funciones del tipo pasa-bajo. De éstas, cinco eran tónicas, una fásico-tónicas y tres fásicas. Otro grupo de nueve neuronas (15,8%) respondió tanto a estímulos de menor y de mayor número de pulsos, generando funciones del tipo supresión de banda. De éstas seis eran tónicas, una fásica-tónica y dos fásicas. Ocho (14,0%) neuronas respondieron con mayor número de descargas a valores intermedios de frecuencia de pulsos generando funciones pasa-banda. De éstas neuronas seis eran tónicas y dos fásicas. Por último, cinco neuronas (8,8%) respondieron a esta serie de estímulos con funciones de transferencia que no se ajustaban a ninguno de los patrones anteriores y fueron clasificadas como complejas. De estas neuronas tres eran tónicas, una era fásica y una fásica-tónica.

Los números y proporciones de neuronas agrupadas de acuerdo con las funciones de transferencia que respondieron a esta serie de estímulos se presentan en la Tabla 2. En la Fig. 5 se muestran las descargas y funciones de transferencia de tres neuronas que respondieron a esta serie de estímulos como pasa-altas, pasa-bajas y pasa-todo.

Serie de frecuencia de pulsos 2

Se estimuló con esta serie a 37 neuronas, de las cuales dieciséis (43,2%), respondieron preferentemente a estímulos con frecuencias de pulsos bajas, generando funciones del tipo pasa-bajo. De éstas, once neuronas fueron del tipo tónicas, dos fásico-tónicas y tres fásicas. Diez neuronas (27%) respondieron con un mayor número de descargas a estímulos de frecuencia de pulsos intermedios, generando funciones de tipo pasa-banda. De éstas siete neuronas eran tónicas y tres fásicas. Seis neuronas (16,2%) respondieron con un mayor número de descargas a estímulos de frecuencia de pulsos mayores, generando funciones de tipo pasa-alto. De éstas, dos neuronas fueron tónicas, tres fásico-tónicas y una fásica. Solo dos (5,4%) neuronas respondieron como complejas, dos (5,4%) como supresión de banda y una (2,7%) como pasa-todo. Los números y proporciones de neuronas agrupadas de acuerdo con las funciones de transferencia que respondieron a esta serie de estímulos se presentan en la Tabla 2. En la figura 6 se muestran las descargas y funciones de transferencia de tres neuronas que respondieron a esta serie de estímulos como pasa-altas, pasa-bajas y pasa-banda.

Serie de duración de pulsos

Se estimularon 30 neuronas con esta serie, de las cuales doce (40%), respondieron preferentemente a estímulos con pulsos de mayor duración comportándose como pasa-altas. De éstas, diez neuronas fueron tónicas, una fásico-tónica y una fásica. Otras doce neuronas (40%), respondieron con similar número de espigas a todos los estímulos, generando funciones de tipo pasa-todo. De éstas, cinco fueron tónicas, cuatro

fásica-tónicas y tres fásicas. Las seis neuronas (20%) restantes, respondieron con un mayor número de descargas, a estímulos de duración intermedia, generando funciones de tipo pasa-banda. De éstas cuatro fueron tónicas, una fásica-tónica y una fásica. Los números y proporciones de neuronas agrupadas de acuerdo con las funciones de transferencia que respondieron a esta serie de estímulos se presentan en la Tabla 2.

Serie de tiempo de ascenso de pulsos

Se obtuvieron registros de 26 neuronas para esta serie de estímulos, diecisiete (65,3%) de las cuáles respondieron con similar número de descargas a todos los estímulos de la serie, comportándose como pasa-todos. De éstas, trece fueron tónicas, dos fásicas-tónicas, y dos fásicas. Cuatro neuronas (15,4%) respondieron con mayor número de descargas a estímulos con mayor duración del ascenso de pulso, generando funciones de tipo pasa-altas, de estas neuronas dos eran tónicas y una fásico-tónica. Tres neuronas (11,6%), presentaron mayores respuestas a estímulos con menor número de ascenso de pulso, generando una función de tipo pasa-bajas. De ellas dos eran tónicas, una fásica-tónica y una fásica. Se encontró una neurona fásico-tónica (3,8%) que respondió a esta serie de estímulos como pasa-banda y una neurona fásica (3,8%) que respondió como banda de supresión. Los números y proporciones de neuronas agrupadas de acuerdo con las funciones de transferencia que respondieron a esta serie de estímulos se presentan en la Tabla 2. En la figura 7 se muestran las descargas y funciones de transferencia de tres neuronas que respondieron a esta serie de estímulos como pasa-altas, pasa-bajas y pasa-todos.

Serie de número de pulsos

Se estimularon 21 neuronas con esta serie, once (52,4%) de las cuales respondieron como pasa-altas, produciendo más descargas a estímulos de mayor número de pulsos. De éstas nueve eran tónicas, una fásica-tónica y una fásica. Cinco neuronas (23,8%) respondieron como pasa-todo respondiendo en forma similar a todos los estímulos. De

éstas, dos neuronas eran tónicas, dos fásica-tónicas y una fásica. Hubo cuatro neuronas (19%) que respondieron como pasa-bajo, respondiendo con más descargas a estímulos de menor número de pulsos. De éstas, dos fueron tónicas y dos fásicas. Solo 1 (4,7%) neurona tónica respondió como compleja. Los números y proporciones de neuronas agrupadas de acuerdo con las funciones de transferencia que respondieron a esta serie de estímulos se presentan en la Tabla 2. En la figura 8 se muestran las descargas y funciones de transferencia de tres neuronas que respondieron a esta serie de estímulos como pasa-altas, pasa-bajas y pasa-todos.

DISCUSIÓN

En el *torus semicircularis* de *B. taeniata* existen dos poblaciones de neuronas sintonizadas a frecuencias bajas y altas, similar a la distribución de sintonías reportada para otras especies de anuros. Las proporciones de 81,03% y 18,97% de frecuencias bajas y altas son más desiguales que las proporciones de 71% y 29% de la especie congénica *B. leptopus* (Araya, 2001) y al 60% y 40% encontrado para *B. antartandica* (Penna, *et al.* 2001). Las variaciones en las proporciones de las poblaciones neuronales entre estas tres especies podrían reflejar diferencias interespecíficas, o ser el resultado de diferencias de muestreo.

Los tipos de descarga temporal de las neuronas del *torus semicircularis* en *B. taeniata* son en general similares a las observadas en otras especies de anuros. Las proporciones de neuronas fásicas, fásico-tónicas y tónicas son 17, 10 y 73%, respectivamente. En otras especies estudiadas en el laboratorio también se han encontrado proporciones más altas de neuronas tónicas. En *B. leptopus* las correspondientes proporciones son 23, 26 y 51% (Araya, 2001), en *B. antartandica* 3, 20 y 77 % (Penna *et al.*, 2001) y la especie de Leptodactylidae, *Pleurodema thaul*, son 15, 23 y 62 % (Penna *et al.*, 1997).

Procesamiento de la frecuencia de pulsos

La proporción más importante de las neuronas del *Torus semicircularis* de *B. taeniata* (28%) respondió a la serie de frecuencia de pulsos con duración total del estímulo constante (Serie 1) con mayor número de descargas a estímulos con frecuencias altas. En otras especies estudiadas en el laboratorio se han encontrado resultados similares para series con distinta frecuencia de pulsos con duración total constante del estímulo 29 % en *B. leptopus*, un 45 % en *P. thaul* (Penna *et al.*, 1997). En *B. antartandica* no se empleó una

serie de estímulos de este tipo (Penna *et al*, 2001), por lo que no es posible hacer comparaciones. La modalidad de respuesta de estas neuronas está aparentemente determinada por el contenido de energía total del estímulo que es mayor en los sonidos de frecuencias de pulsos altas.

En esta serie respondieron como pasa-banda un bajo porcentaje (14%), lo cual es inferior a la proporción encontrada en diversas especies estudiadas en este laboratorio y por otros autores: 33 % en *B. leptopus* (Araya, 2001), 19 % en *P. thaul*, (Penna *et al*, 1997) en tanto que, en especies de Norteamérica este porcentaje es de un 24 a 56 % (Rose and Capranica 1983, 1984, 1985; Gooler and Feng 1992, Alder and Rose 2000; Diekamp and Gerhardt 1995). La baja proporción de neuronas pasa banda en *B. taeniata* contrasta con resultados de experimentos conductuales que muestran preferencias de las respuestas vocales de los machos por frecuencias de pulso intermedias (Penna, 1997).

Otro grupo importante de neuronas (17 %) presentó funciones del tipo pasa-todo respondiendo de manera similar a todos los estímulos de esta serie. En otras especies los porcentajes de neuronas no selectivas para la frecuencia de pulsos son muy variables, desde 5% (Gooler y Feng, 1992) a 26 % (Araya, 2001).

Las respuestas neuronales a la serie de estímulos con igual número de pulsos (Serie 2) fueron diferentes a las de la serie con duración constante, ya que la mayor proporción de neuronas (43,2%) respondió con funciones tipo pasa-bajo, similares a los porcentajes de neuronas que responden a series de estímulos de este tipo en *P. thaul* 39%(Penna *et al*, 1997) y *B. antartandica* 56%(Penna *et al*, 2001). Estos porcentajes elevados, sin embargo, contrastan con los porcentajes de neuronas pasa-bajas para una serie similar de estímulos en *B leptopus* 25%(Araya, 2001). Las respuestas de las neuronas pasa-bajas a esta serie de estímulos en *B. taeniata* estaría determinada por un aumento de las respuestas neuronales al aumento del intervalo entre los pulsos.

Un grupo importante de neuronas (27%) respondió a esta serie con un mayor número de descargas a estímulos de frecuencia de pulsos intermedios (pasa-banda), superior al 14% de neuronas que respondieron de esta manera a la serie 1. El porcentaje de este tipo de respuestas a series de estímulos de igual número de pulsos fue inferior en *B. leptopus* 16%(Araya 2001) *B. antartandica* 3%(Penna *et al*, 2001) y en *P. thaul* 3%(Penna *et al*, 1997), siendo en las tres especies este porcentaje inferior a la proporción de neuronas que responden con funciones pasa-banda a la serie 1. La mayor proporción de respuesta a estímulos con valor intermedio de frecuencia de pulsos en esta serie indica que cuando la energía total del estímulo es constante, la selectividad por frecuencias intermedias se expresa en mayor proporción.

La proporción de neuronas que respondieron con un mayor número de descargas a estímulos de mayor frecuencia de pulsos en la serie 2 es menor en relación con la serie 1 y es similar a la observada en *B. leptopus* (19%) para una serie de estímulos de este tipo. En *B. antartandica* y *P. thaul*. Sin embargo, esta proporción es muy pequeña (4 y 7 %, respectivamente). En *B. taeniata* las neuronas que responden con mayor número de descargas a estímulos con frecuencias de pulsos altas a la Serie 2 indican que esta respuesta es independiente del contenido energético de la señal.

Procesamiento de la duración de pulsos

La existencia de una importante proporción de neuronas (36 %) que respondieron preferentemente a estímulos de mayor duración de pulsos, es similar a lo observado en *B. leptopus* (30%, Araya 2001). En *B. antartandica* esta proporción es considerablemente mayor (71%) (Penna *et al*, 2001), así como lo es también en otros anuros, con proporciones sobre el 70% (Potter 1965; Narins y Capranica 1980; Gooler y Feng 1992; Penna *et al*, 1997). El aumento en el número de descargas a pulsos de mayor duración

indica que la respuesta de las neuronas está relacionada con el contenido de energía de la señal.

La proporción de neuronas que respondieron como pasa-todo a esta serie de estímulos es elevada (36%) y superior a la observadas en las otras dos especies del género (17 %) (Penna et al., 2001, Araya 2001).

También en estas especies se observó, como en *B. taeniata*, una baja proporción de neuronas que respondieron como pasa bajas a esta serie de estímulos. Estas proporciones fueron 2 y 12 %, respectivamente (Penna *et al*, 2001; Araya 2001). Esto indica que en estas especies hay una carencia de neuronas especializadas para responder selectivamente a las breves duraciones de los pulsos que constituyen la unidad elemental de las señales acústicas con que se comunican.

Procesamiento del ascenso de pulsos

La gran proporción de neuronas que respondió con funciones de transferencia pasa-todo para esta serie de estímulos (65,3%) indica que en esta especie hay una escasa selectividad para el tiempo de ascenso. Un 15,4% de estas neuronas respondió como pasa-alta, proporción que fue más alta en *B. antartandica* (62,5%) (Penna *et al*, 2001), esto estaría relacionado con la energía total de pulso, la cual aumenta con tiempos de ascenso del pulso más largos. Estos resultados contrastan con estudios que han reportado selectividad para tiempos de ascenso breves en *Rana pipiens* (Condon *et al*, 1991; Hall and Feng 1991; Gooler and Feng 1992) y para tiempos largos en *Hyla versicolor* (Diekamp and Gerhardt 1995) y estas selectividades neurales están de acuerdo con las características de tiempos de ascenso de las señales de estas especies. Los resultados encontrados en *B. taeniata* indican que el tiempo de ascenso de pulsos no es una característica significativa en las señales de comunicación de esta especie.

Procesamiento del número de pulsos

La mayor proporción de neuronas (52,4%) que respondió como pasa altas a esta serie de estímulos es similar a lo observado en *B. leptopus* para una serie equivalente de estímulos en que se obtuvo un 53% de neuronas pasa altas. Proporciones mayores se obtuvieron en *P. thaul* y *B. antartandica*, en que un 78 y un 83 % de las neuronas respondieron, respectivamente, con esta modalidad a series de estímulos con distinto número de pulsos (Penna et al. 1997; 2001). La mayor proporción de neuronas pasa altas observada en estas dos especies es concordante con la prolongada duración de sus cantos, que duran varios segundos, en contraste con los cantos de *B. taeniata* y *B. leptopus* que duran menos de un segundo. La ausencia de neuronas pasa banda observada en el presente estudio podría ser resultado de que el número de pulsos de los estímulos utilizados no fue muy elevado, con un límite de 50 pulsos que corresponden a un canto de un segundo y en la naturaleza pueden observarse cantos de esta duración en interacciones acústicas entre machos. Es probable que se obtuvieran neuronas pasa banda para esta variable si se utilizaran estímulos más prolongados.

CONCLUSIONES

- Las neuronas del *torus semicircularis* de *B. taeniata* poseen características de sintonía de frecuencias y patrones de descarga temporal similares a las observadas en estudios realizados en otros anuros.
- Las neuronas del *torus semicircularis* de *B. taeniata* poseen selectividad para distintos componentes temporales de sonido.
- Las neuronas del *torus semicircularis* de *B. taeniata* presentan selectividad para la frecuencia de pulsos que depende en parte del contenido de energía del estímulo.
- Sin embargo, hay neuronas que responden a valores intermedios de frecuencia de pulsos cuyas respuestas no dependen del contenido de energía del estímulo y sustentan las respuestas vocales preferentes que los machos dan a estímulos de estas características.
- La respuesta de las neuronas a estímulos con distinta duración de pulsos está relacionada con la energía total del estímulo. Sin embargo, otra proporción importante de las neuronas responden de similar forma a estímulos de distinta duración de pulsos, lo cual está de acuerdo con las respuestas vocales de los machos en el campo que responden indistintamente a distinta duración de pulsos.

- La similar respuesta de la mayoría de las neuronas a estímulos con distinto tiempo de ascenso de pulsos indica que este no es un parámetro relevante para la comunicación en esta especie.
- Las respuestas preferentes a estímulos con mayor número de pulsos indica que el contenido total de energía es relevante para este tipo de descargas neuronales y es concordante con las respuestas vocales de los machos en el campo que responden con mayor actividad vocal a cantos con mayor número de pulsos. Sin embargo, es posible que este patrón de respuesta neuronal y conductual se modifique si se expande el rango de esta variable usando estímulos más prolongados.

FIGURAS

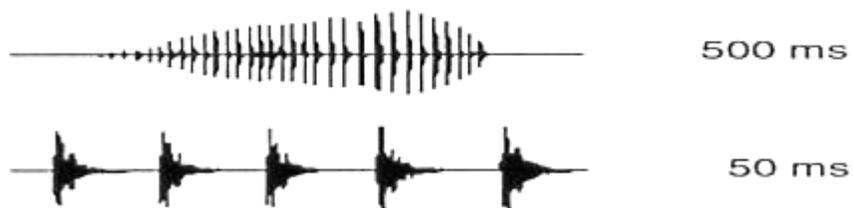


FIGURA 1. Imagen de un ejemplar de la especie *B. taeniata* y su cuanto natural.

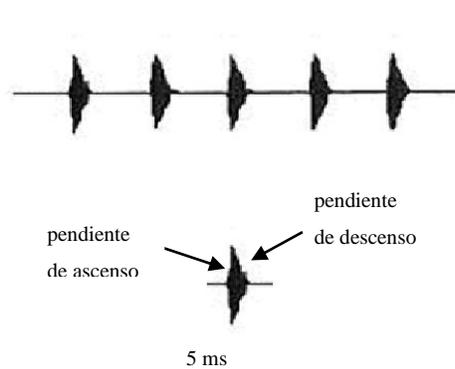


FIGURA 2. cinco pulsos de imitación de llamada y un pulso standard

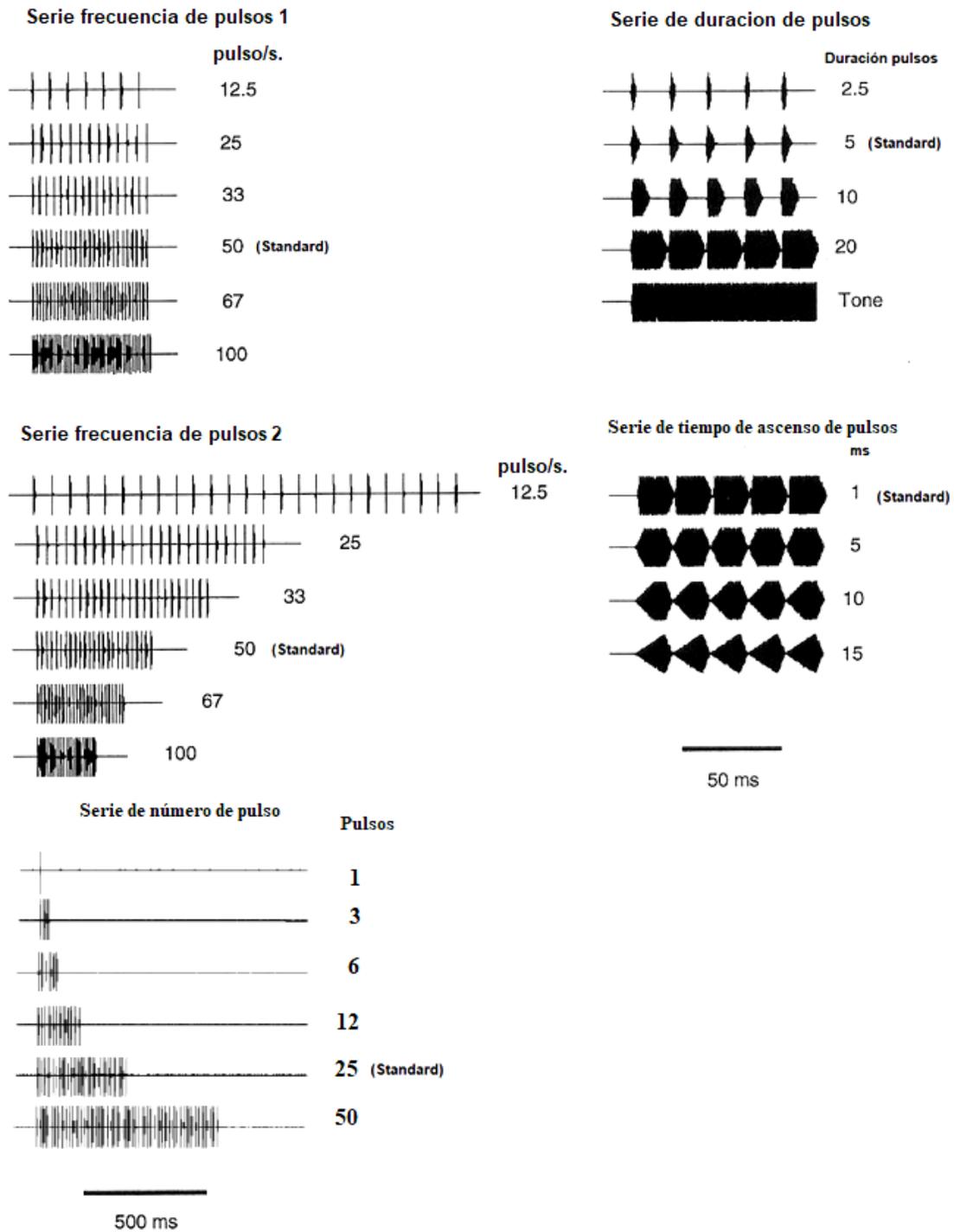
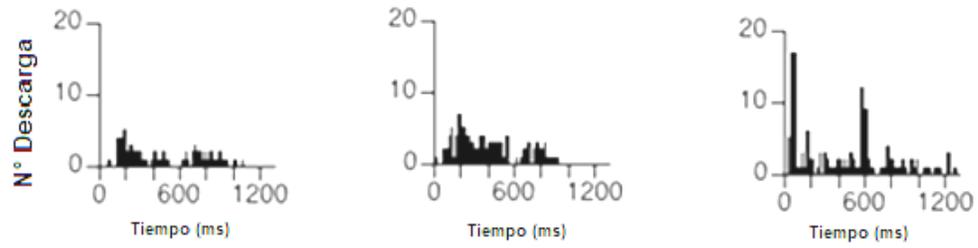
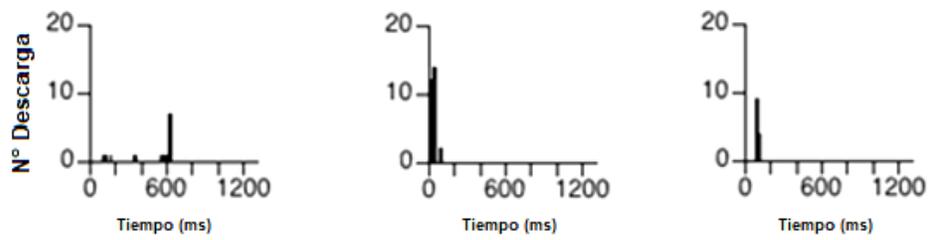


FIGURA 3. Series de estímulos de distinta estructura temporal utilizados en los experimentos neurofisiológicos en *el torus semicircularis* de *B. taeniata*.

TÓNICAS



FÁSICAS



FÁSICO-TÓNICAS

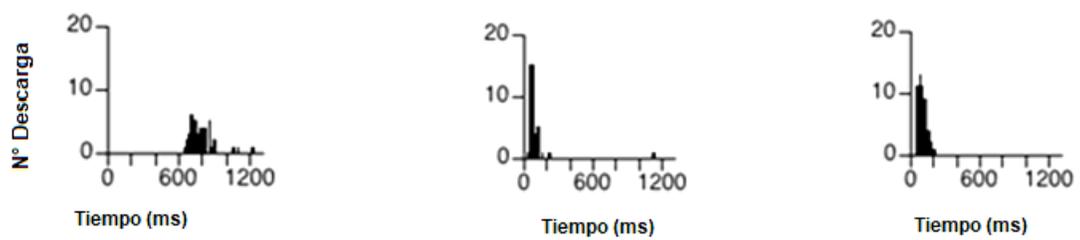


FIGURA 4. Histogramas post estímulos de 3 neuronas tónicas, 3 fásicas y 3 fásico-tónicas.

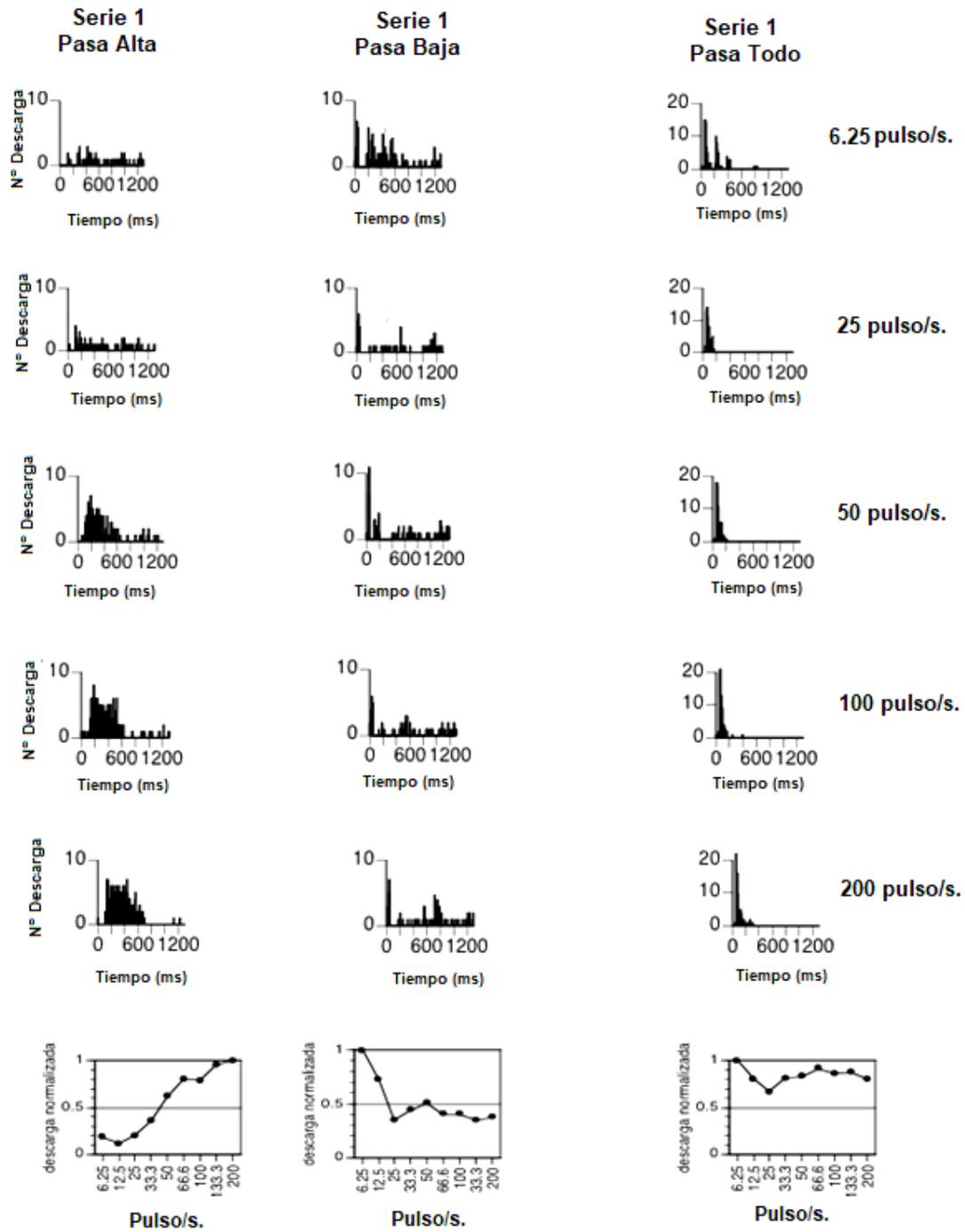


FIGURA 5. Funciones de transferencia e histogramas post estímulos de tres neuronas que respondieron a la serie 1 como pasa alta, pasa baja y pasa todo.

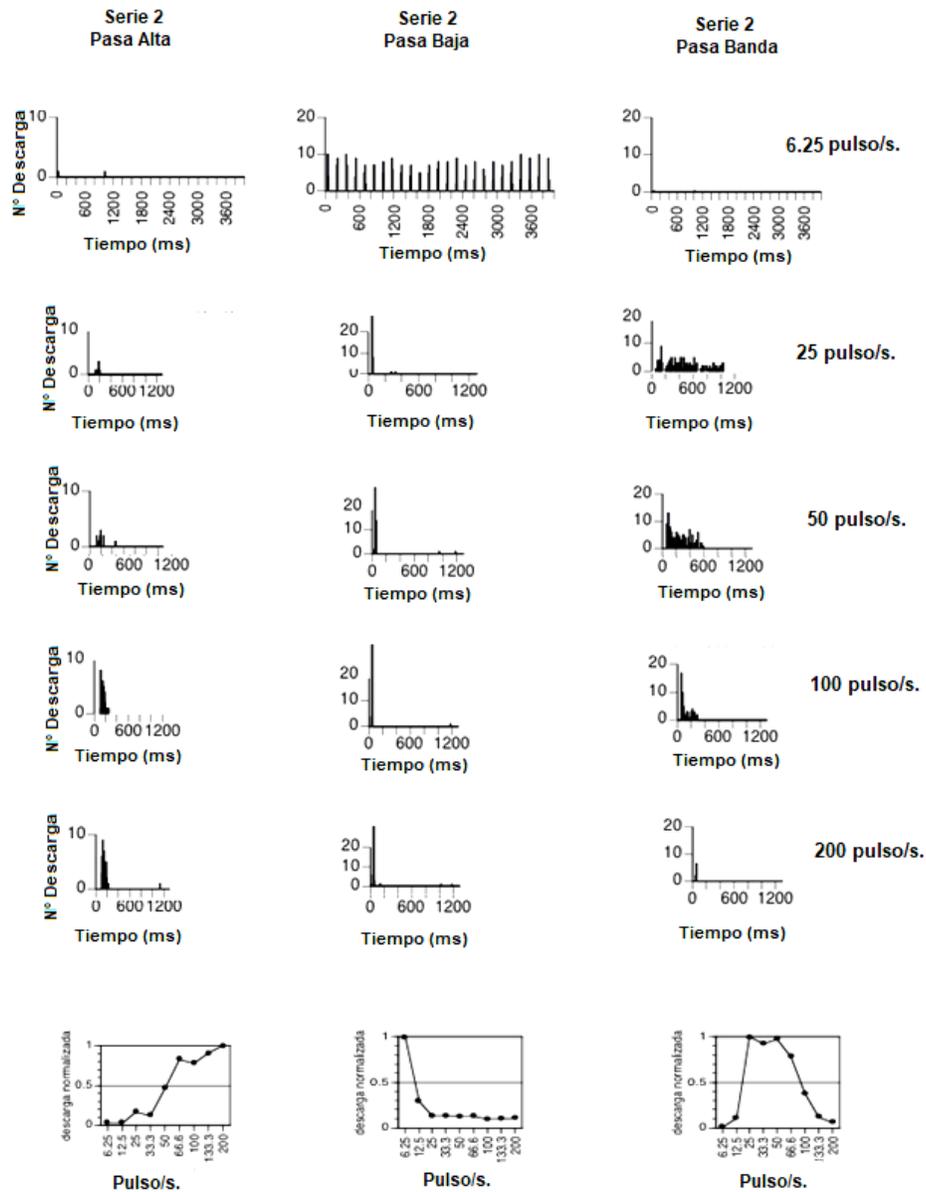


FIGURA 6. Funciones de transferencia e histogramas post estímulos de tres neuronas que respondieron a la serie 2 como pasa alta, pasa baja y pasa banda.

Serie de tiempo de ascenso de pulsos

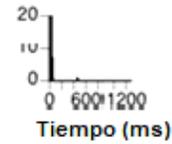
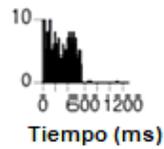
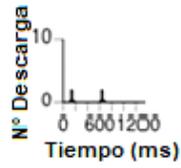
Serie de tiempo de ascenso de pulsos

Serie de tiempo de ascenso de pulsos

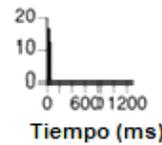
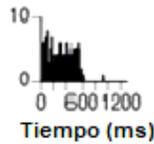
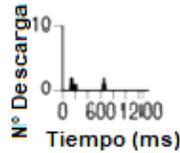
Pasa Alta

Pasa Baja

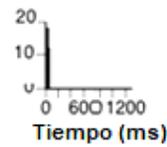
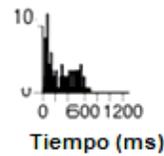
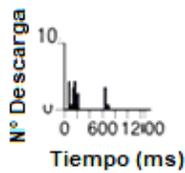
Pasa Todo



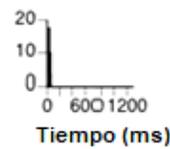
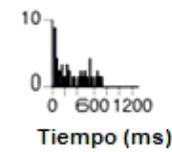
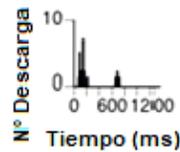
1 pulso/s.



2.5 pulso/s.



7.5 pulso/s.



15 pulso/s.

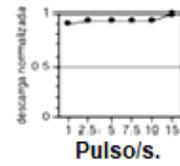
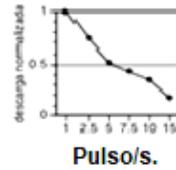
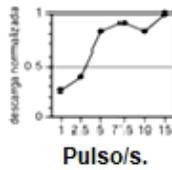


FIGURA 7. Funciones de transferencia e histogramas post estímulos de tres neuronas que respondieron a la serie ascenso de pulsos como pasa alta, pasa baja y pasa todo.

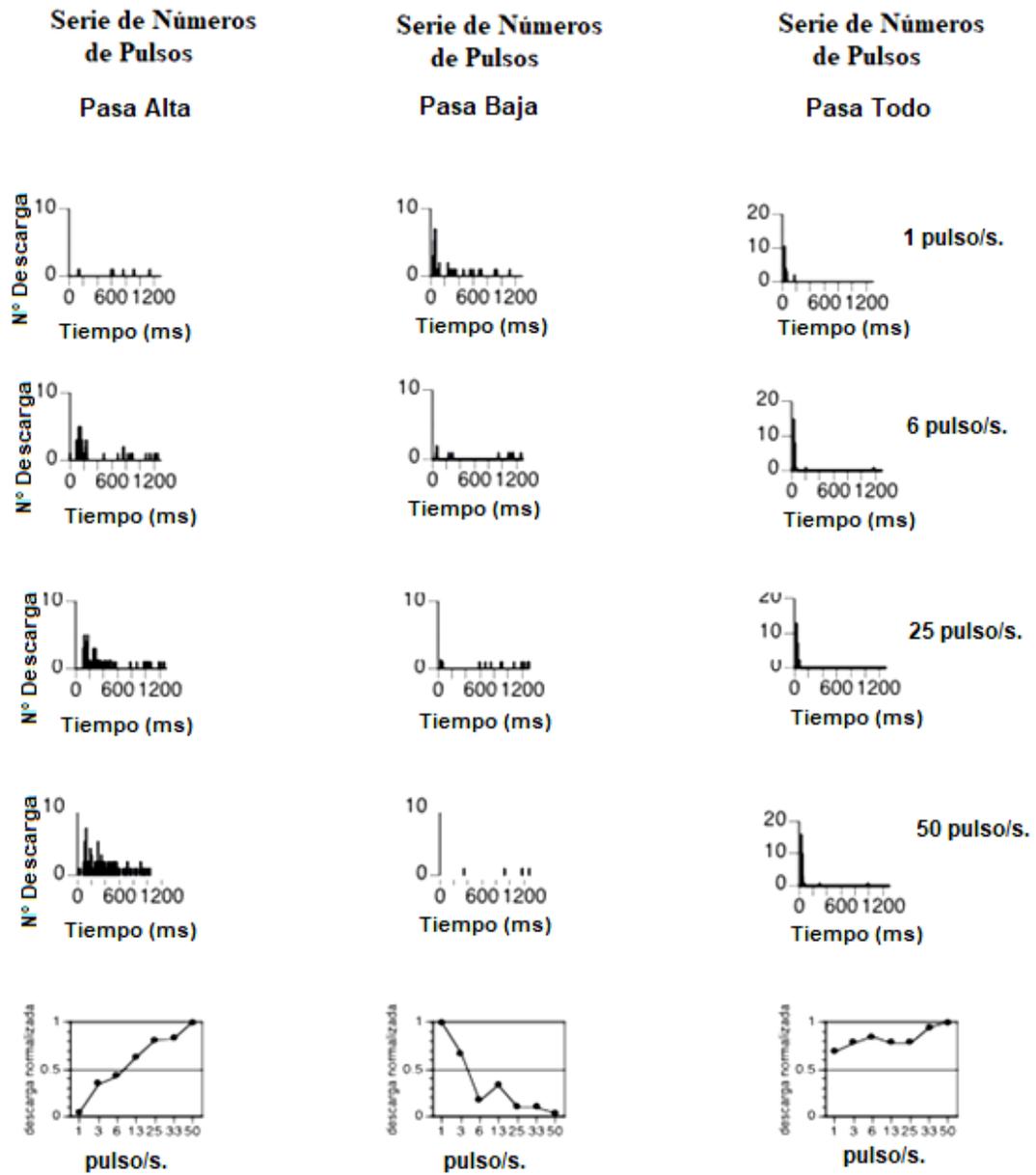


FIGURA 8. Funciones de transferencia e histogramas post estímulos de tres neuronas que respondieron a la serie número de pulsos como pasa alta, pasa baja y pasa todo.

TABLAS

Tabla 1: Número y porcentaje de neuronas según frecuencia registrada.

| FRECUENCIAS | NEURONAS | PORCENTAJE |
|-------------|----------|------------|
| 100 | 15 | 26,3 |
| 200 | 14 | 24,6 |
| 300 | 8 | 14 |
| 400 | 4 | 7,02 |
| 500 | 3 | 5,26 |
| 600 | 1 | 1,75 |
| 800 | 1 | 1,75 |
| 2000 | 1 | 1,75 |
| 2400 | 1 | 1,75 |
| 2500 | 1 | 1,75 |
| 2600 | 1 | 1,75 |
| 2700 | 3 | 5,26 |
| 2800 | 4 | 7,02 |
| TOTAL | 57 | 100 |

Tabla 2: Resumen de respuestas de 57 neuronas del torus semicircularis de *B. taeniata* para series de estímulos de diferente estructura temporal. Se indica el número y porcentaje de neuronas que respondió con diferentes funciones de transferencia a cada serie de estímulos. Se indica entre paréntesis el número de neuronas fásicas, fásico-tónicas y tónicas que presentaron determinada función de transferencia para cada serie de estímulo. Abreviaciones: FP1, serie de frecuencia de pulsos 1; FP2; serie de frecuencia de pulsos 2; DP, serie de duración de pulsos; AP, serie de ascenso de pulsos; NP, serie de numero de pulsos.

| | Pasa altas | Pasa bajas | Pasa todo | Pasa banda | Supresión de banda | Complejas | TOTAL |
|-----|-----------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|--------------------|----------|
| FP1 | 16(28%) (0,1,15) | 9(15.8%) (3,1,5) | 10(17.6%) (2,2,6) | 8(14%) (2,0,6) | 9(15.8%) (2,1,6) | 5(8.8%) (1,1,3) | 57(100%) |
| FP2 | 6(16.2%) (1,3,2) | 16(43.3%) (3,2,11) | 1(2.7%) (1,0,0) | 10(27%) (3,0,7) | 2(5.4%) (1,0,1) | 2(5.4%) (0,0,2) | 37(100%) |
| DP | 12(36.4%) (1,1,10) | 3(9%) (1,0,2) | 12(36.4%) (3,4,5) | 6(18.2%) (1,1,4) | 0(0%) (0,0,0) | 0(0%) (0,0,0) | 33(100%) |
| AP | 4(15.4%) (0,1,2) | 3(11.6%) (1,1,2) | 17(65.4%) (2,2,13) | 1(3.8%) (0,1,0) | 1(3.8%) (1,0,0) | 0(0%) (0,0,0) | 26(100%) |
| NP | 11(52.4%) (1,1,9) | 4(19%) (2,0,2) | 5(23.8%) (1,2,2) | 0(0%) (0,0,0) | 0(0%) (0,0,0) | 1(4.8%) (0,0,1) | 21(100%) |

BIBLIOGRAFÍA

- **ALDER, T. B., AND ROSE, G. J.** 2000. Integration and recovery processes contribute to the temporal selectivity of neurons in the midbrain of the northern leopard frog, *Rana pipiens*. *J. Comp. Physiol. A* 186, 923–937.
- **ARAYA, C.** 2001. Selectividad neural para patrones temporales de sonido en *Batrachyla leptopus* (Amphibia-Leptodactylidae). Memoria para optar al título profesional de Médico Veterinario. Universidad de Chile. 65 p.
- **BEE, M. A. Y GERHARDT, H. C.** 2001. Neighbor-stranger discrimination by territorial male bullfrogs *Rana catesbeiana*: II. Perceptual basis. *Anim. Behav.* 62: 1141-1150.
- **BOGERT, C. M.** 1960. The influence of sound on amphibians and reptiles. **In:** Lanyon, W. E.; Tavolga, W. N. (Eds.). *Animals sounds and communication.* American Inst. Biol. Sci. Washington, D. C. pp. 137-320.
- **BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L.** 1998. Principles of animal communication. Ed. Sinauer Assoc. Sunderland, Massachusetts. 882 p.
- **BRADBURY, J.W.; VEHRENCAMP S. L.** 2011. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

- **CAPRANICA, R. R.** 1965. The evoked vocal response of the bullfrog: A Study of communication by sound. MIT Press. Cambridge. 110 p.
- **CEI, J. M.** 1962. Batracios de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, Chile. 128 p.
- **ENDLER J.A.** 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Nat* 139: S125-S153.
- **FENG, A.S.; HALL, J.; GOOLER, D.** 1990. Neural basis of sound pattern recognition in anurans. *Prog. Neurobiol.* 34:313-329.
- **FORMAS, J. R.** 1979. La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamerica. **In:** Duellman, W. E. (Ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal.* *Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas Monogr.* 7:341-369.
- **GERHARDT, H. C.** 1983. Communication and the environment. In *Animal Behavior. 2 Communication* (Halliday, T.R., and Slater, P.J.B., eds.), Blackwell Scientific Publication, Oxford, Pp. 82-113.
- **GERHARDT, H. C.** 1988. Acoustic properties used in call recognition by frog and toads. **In:** Fritsch B.; Ryan M. J.; Wilczynski W.; Hetherington T. E.; Walkowiak W. (Eds.). *The evolution of the amphibian auditory system.* John Wiley. New York. pp. 455-483.

- **GERHARDT HC, HUBER F.** 2002. Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- **NARINS, P. M., AND CAPRANICA, R. R.** 1980. Neural adaptations for processing the two-note call of the Puerto Rican treefrog, *Eleutherodactylus coqui*. *Brain Behav. Evol.* 17, 48–66.
- **PENNA, M.; VELOSO, A.** 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *J. Herpetol.* 24:23-33.
- **PENNA, M.** 1997. Selectivity of evoked vocal responses in the time domain by frogs of the genus *Batrachyla*. *J. Herpetol.* 31:202-217.
- **PENNA, M.; FENG, A. S.; NARINS, P. M.** 1997a. Temporal selectivity of evoked vocal responses of *Batrachyla antartandica* (Amphibia: Leptodactylidae). *Anim. Behav.* 54:833-848.
- **PENNA, M.; LIN, W-Y.; FENG, A. S.** 1997b. Temporal selectivity for complex signals by single neurons in the torus semicircularis of *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). *J. Comp. Physiol. A.* 180:313-328.
- **PENNA, M.; LIN, W-Y.; FENG, A. S.** 2001. Temporal selectivity by single neurons in the torus semicircularis of *Batrachyla antartandica* (Amphibia: Leptodactylidae). *J. Comp. Physiol. A.* 187:901-912.

- **POTTER, H. D.** 1965. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. I. Neurophysiol. 28: 1155-1184
- **RAND, S.** 1988. An overview of anuran acoustic communication. **In:** Frittsch B.; Ryan M. J.; Wilczynski W.; Hetherington T. E.; Walkowiak W. (Eds.). The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley. New York. pp. 415-431.
- **ROSE G, CAPRANICA RR.** 1983. Temporal selectivity in the central auditory system of the leopard frog. Science 219:1087–1089.
- **ROSE G, CAPRANICA RR.** 1984. Processing amplitude-modulated sounds by the auditory midbrain of two species of toads: matched temporal filters. J Comp Physiol [A] 154:211–219.
- **ROSE GJ, CAPRANICA RR.** 1985. Sensitivity to amplitude modulated sounds in the anuran auditory nervous system. J Neurophysiol 53:446–465.
- **RYAN, M.J. AND RAND A.S.** 1990, The sensory basis of sexual selection for complex calls in the túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation), Evolution 44: 305-314.
- **SIMMONS, A.M.** 2013. “To ear is human, to forgive is divine”: Bob Capranica’s legacy to auditory neuroethology. J Comp Physiol A 199: 169-182.

- **SIMMONS, D.D., MEENDERINK, S.W.F. Y VASSILAKIS, P.N.** 2007. Anatomy, physiology, and function auditory end-organs in the frog inner ear. En: Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. y Popper, A. N. (eds). Hearing and sound communication in amphibians. Springer, New York. Pp. 184-220.

- **VIDAL, M.** 2008. Biogeography of Chilean Herpetofauna: Biodiversity Hotspot and Extinction Risk.

- **WEBER, E. G.** 1985. The amphibian ear. University Press, Princeton, New Jersey. 410 p.

- **WILCZYNSKI, W.** 1988. Brainstem auditory pathways in anuran amphibians. In: Fritsch B.; Ryan M. J.; Wilczynski W.; Hetherington T. E.; Walkowiak W. (Eds.). The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley. New York. pp. 209-231.

- **WILCZYNSKI W. Y ENDEPOLS H.** 2007. Central auditory pathways in anuran amphibians: the anatomical basis of hearing and sound communication.