

CARACTERIZACIÓN DE LA RESPUESTA A ESTÍMULOS SONOROS DEL ÓRGANO CERCAL EN *Acheta domesticus* Linnaeus, 1758 (ORTHOPTERA: GRYLLIDAE)

Ana Loren Hernández-Moreno, Pedro Iván Ventura-Medina, Moisés Rzepka-Briones y Salvador Galicia-Isasmendi✉

1 Facultad de Ciencias Biológicas Benemérita Universidad Autónoma de Puebla-México, Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio, Edificio 112-A, Ciudad, Universitaria, Col. Jardines de San Manuel, Puebla, C. P. 72570, Puebla.

Autor para correspondencia ✉ Autor de correspondencia: salgalic@gmail.com

RESUMEN. Los ortópteros poseen dos órganos auditivos, uno especializado en la detección sonora denominado órgano timpánico y otro consistente en la exaptación de un órgano sensorial mecánico, el órgano cercal, hacia la detección de estímulos sonoros. Los cercos se han descrito como detectores de vibraciones transmitidas por el sustrato y corrientes de aire, se han relacionado también con la mediación de conductas como el cortejo, detección y escape a depredadores. En este trabajo se caracterizó el rango dinámico de la respuesta ante estímulos auditivos para el órgano cercal de *Acheta domesticus* L. mediante técnicas electrofisiológicas. Los cercos respondieron a estímulos de baja frecuencia entre 50 Hz y 2000 Hz, pero mostraron una sensibilidad mayor ($\approx +30$ dB) a frecuencias entre 50 y 200 Hz. Para frecuencias superiores a 1 KHz el umbral de respuesta es superior a los 90 dB. Este rango dinámico es consistente con las funciones tradicionalmente descritas para los cercos y nos hace pensar en este órgano como un detector mecánico de baja frecuencia abocado a la detección de señales en un campo cercano, en contraste al órgano timpánico que mediaría respuestas a estímulos de mayor frecuencia y provenientes de un campo lejano.

Palabras clave: Audición, cercos, bajas frecuencias.

Characterization of the response to sound stimuli of the cercal organ in *Acheta domesticus* Linnaeus, 1758 (Orthoptera: Gryllidae)

ABSTRACT. Orthopterans have two auditory organs, one specialized in sound detection called the tympanic organ and another, the cerci, consisting in the exaptation of a mechanical sensorial organ toward detection of sound stimuli. Cerci have been described as detectors of air currents and vibrations transmitted by the substrate, they have been related to the mediation of behaviors such as courtship, detection and escape to predators. Here we report by means of electrophysiological techniques the dynamic range of responses of the cercal organ to sound stimuli for *Acheta domesticus* L. The cerci respond to low frequency stimuli between 50 Hz y 2000 Hz, but show a higher sensibility ($\approx +30$ dB) at frequencies between 50 y 200 Hz. For frequencies above 1 KHz the threshold of response is higher than 90 dB. This dynamic range is consistent with the functions traditionally described for the cercus and it makes us think in this organ like a low frequency mechanical detector geared towards the detection of signals in a near field, in contrast to the tympanic organ who would mediate responses to high frequency stimuli coming from far fields.

Key words: Audition, cercus, low frequencies.

INTRODUCCIÓN

La detección de sonidos es de suma importancia para muchos organismos y de ello depende en gran medida su supervivencia y éxito reproductivo, ya que el sonido les proporciona información sobre su ambiente y les permite responder adecuadamente de acuerdo con el contexto ambiental. Los ortópteros además de los órganos timpánicos, tienen un órgano cercal que media la localización, detección e identificación de sonidos de baja frecuencia, así como vibraciones provenientes del sustrato y corrientes de aire. Los cercos se encuentran cubiertos por microvellosidades sensoriales llamadas sensilas tricoideas (Jacobs *et al.*, 2008). Existen tres tipos diferentes de sensilas: las sensilas tricoideas filiformes libremente articuladas, las sensilas tricoideas insertadas profundamente y las sensilas campaniformes. Cada sensila es inervada por

una sola neurona sensorial y su terminal dendrítica se encuentra cerca de la base de la sensila. (Edwards & Palka, 1974). Las sensilas filiformes a su vez varían en tamaño y se ha observado en registros unitarios sobre las neuronas sensoriales que las inervan, que las sensilas largas detectan estímulos de baja frecuencia (< 150 Hz), las sensilas intermedias son sensibles en un rango entre 150 Hz y 400 Hz, mientras que las sensilas cortas responden a frecuencias por arriba de los 1000 Hz. Los rangos de frecuencia a los que responden las sensilas están en función de su frecuencia de resonancia ya que las estructuras pequeñas presentan frecuencias de resonancia mayores que las estructuras largas (Shimozawa y Kanou, 1984; Joshi *et al.*, 2016). No obstante, los rangos de respuesta y sobre todo la sensibilidad del órgano completo no corresponden a la suma simple de los rangos de respuesta de los tres tipos de sensila, ya que parámetros como el número y su distribución espacial pueden ser determinantes en la respuesta final del órgano íntegro. En este trabajo se caracterizó el rango dinámico de la respuesta ante estímulos auditivos para el órgano cercal de *Acheta domesticus* (Linnaeus, 1758) mediante técnicas electrofisiológicas, el cual debería estar correlacionado con las funciones tradicionalmente asociadas a este órgano y ser complementario al rango dinámico del órgano timpánico, ya que ambos se avocan al análisis de los estímulos sonoros en estos organismos.

MATERIALES Y MÉTODO

Se utilizaron un total de 20 individuos adultos, machos y hembras, de la especie *Acheta domestica* obtenidos de un distribuidor local. Los organismos fueron colocados a temperatura ambiente (23 °C) en cajas de plástico con arena y grava como sustrato y alimentados con avena y agua *ad libitum* durante una semana antes de iniciar la fase experimental, con el propósito de que se aclimataran a las condiciones del laboratorio.

Para la generación de estímulos sonoros se emplearon tonos puros entre 50 Hz y 2000 Hz producidos por un generador de funciones (AFG3021B, Tektronix) conectado a una bocina (BSP-100 Vorago) cuya salida fue monitoreada en amplitud por un medidor de presión de sonido (33-2055 Radioshack). El estímulo sonoro se hizo incidir sobre el organismo experimental, colado a una distancia de 10 cm de la bocina y contiguo al medidor de presión de sonido, que se encontraba sobre una mesa antivibratoria con campana de Faraday (H4S1R9, TMC, Molecular Devices, CA).

Se emplearon dos protocolos de estimulación: el primero de ellos ($n = 5$) consistente en un pulso de amplitud constante (74 ± 1 decibelios, dB) que varió en frecuencia entre los 50 y los 2000 Hz, para inducir la respuesta de las neuronas del ganglio cercal. En el segundo protocolo ($n = 15$) se aplicó para una frecuencia entre 10 y 1000 Hz un pulso de amplitud baja, que se incrementó hasta observar la respuesta de las neuronas del ganglio cercal, este protocolo tiene por función definir el umbral en dB de la respuesta a la estimulación.

Para el registro de la respuesta eléctrica se colocaron dos electrodos de aguja a cada lado del ganglio cercal y un electrodo más como referencia en el segundo segmento torácico, con ayuda de un microscopio estereoscópico (ZMS-90, Nikon; Fig. 1). La señal fue llevada a un amplificador diferencial ($\times 100$; DP-311, Warner Instruments) y se digitalizó a 10 KHz (Tarjeta Analógica-Digital NI USB 6009, National Instruments); para el análisis de las respuestas se emplearon los programas LabView 11.0 (National Instruments) y Clamfit 9.0 (Axon Instruments).

La variable analizada fue la amplitud máxima de la respuesta, los datos se expresan como la media \pm el error estándar. Para el análisis de las variables se aplicó una prueba de ANDEVA y una post-prueba de comparaciones múltiples de Tukey. Se consideraron como significativas aquellas diferencias cuya probabilidad fue menor a 0.05.

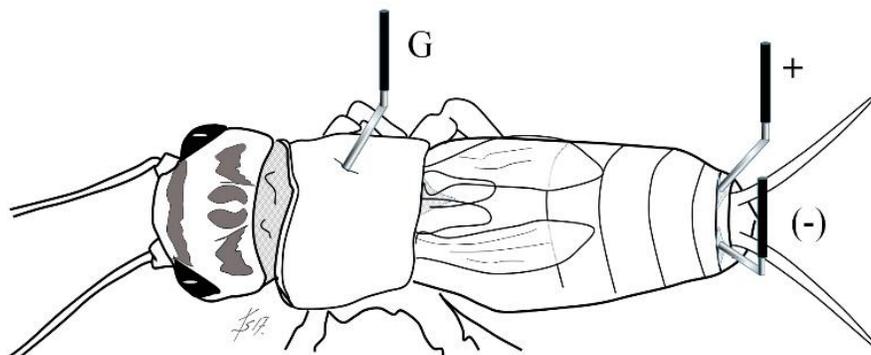


Figura 1. Posición de los electrodos de registro. Se emplearon electrodos de aguja, dos de ellos a cada lado del ganglio cercal y un electrodo más como referencia (G), colocado en el segmento torácico.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La respuesta típica obtenida ante estímulos auditivos de 50 Hz (2B), 800 Hz (2C) y 2000 Hz (2D) para una amplitud de 74 ± 1 dB correspondió al de una señal poblacional compuesta (Fig. 2). En los trazos C y D se observa una componente de gran amplitud y poca duración (\rightarrow) que corresponde al artefacto de estimulación el cual crece de manera lineal con la amplitud del estímulo. Al medir la amplitud máxima de la respuesta se observó una respuesta de gran amplitud para frecuencias entre 50 y 600 Hz, la cual fue significativamente diferente respecto de las respuestas obtenidas a frecuencias mayores (Fig. 3; $p < 0.05$). Para frecuencias superiores a 1 KHz la respuesta fue casi inexistente, de amplitud similar al ruido basal.

La mayor sensibilidad (52 ± 1.5 dB) para los umbrales de respuesta a distintas frecuencias fue encontrada por debajo de los 100 Hz mientras que a frecuencias cercanas a los 1000 Hz y por arriba de estas las respuestas fueron difíciles de diferenciar respecto al ruido basal (Fig. 3), por lo que los estímulos necesarios para desencadenar una respuesta deben ser mayores a 90 dB, pero estas amplitudes no fueron valoradas ya que los organismos mostraron conductas marcadas de escape que impidieron los registros, probablemente por su detección por el órgano timpánico.

La neurobiología de los fenómenos asociados a la detección de estímulos sonoros en los ortópteros se conoce bien a nivel anatómico y neurofisiológico (Pollack y Imaizumi, 1999; Jacobs *et al.*, 2008), pero es menos estudiado sobre todo en México, el papel evolutivo y ecológico de órganos detectores como los cercos. El rango dinámico encontrado para los cercos es consistente con las funciones tradicionalmente descritas para ellos y nos permite describir a este órgano como un detector mecánico de baja frecuencia abocado a la detección de señales en un campo cercano, en contraste al órgano timpánico que se considera mediador de respuestas a estímulos de mayor frecuencia y provenientes de un campo lejano.

Es común que en los seres vivos que poseen más de un órgano auditivo, como es el caso de los anfibios, los puntos de mayor sensibilidad en los audiogramas de cada órgano correspondan a estímulos de diferente naturaleza, de forma tal que un órgano puede avocarse al análisis de las señales relacionadas con la reproducción y el otro órgano a señales diferentes como podrían ser las producidas por depredadores (Smotherman y Narins, 2004; Akre y Ryan, 2011). Por lo que se pueden sospechar interacciones similares entre los cercos y el órgano timpánico. Lo que vuelve importante el definir en futuros trabajos si órganos detectores como los cercos se encuentran relacionados también con la conducta reproductora, sobre todo con el cortejo que toma lugar en campos cercanos, así como el impacto que esto pueda tener para los procesos de selección sexual.

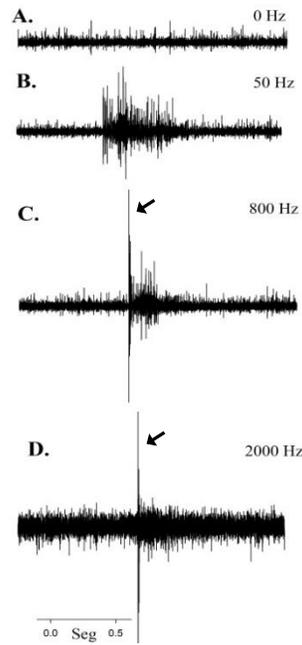


Figura 2. Registro electrofisiológico típico de la respuesta de *Acheta domesticus* ante estímulos auditivos para distintas frecuencias de estimulación, (A) corresponde al control que contiene únicamente ruido basal, (B) muestra los potenciales de acción resultantes ante un estímulo de 50 Hz, (C) la respuesta a un estímulo de 800 Hz y (D) la respuesta casi nula ante un estímulo de 2000 Hz. En los trazos C y D se observa una componente de gran amplitud y poca duración (→) que corresponde al artefacto de estimulación el cual crece de manera lineal con la amplitud del estímulo.

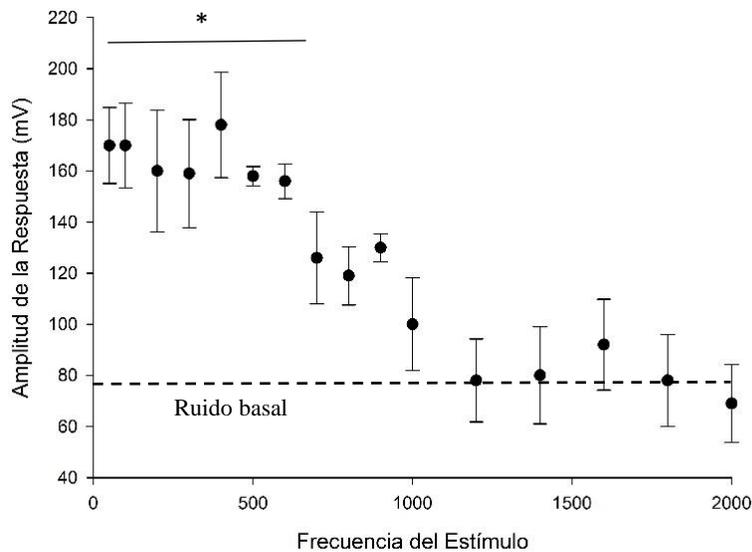


Figura 3. Amplitud de la respuesta del ganglio cercal ante estímulos auditivos entre 50 Hz y 200 Hz. Se empleó un pulso de amplitud constante de 74 ± 1 dB. La amplitud máxima de la respuesta se observa para frecuencias entre 50 y 600 Hz, la cual fue significativamente diferente respecto de las respuestas obtenidas a frecuencias mayores (*, $p < 0.05$). Para frecuencias superiores a 1 KHz la respuesta es casi inexistente, de amplitud similar al ruido basal.

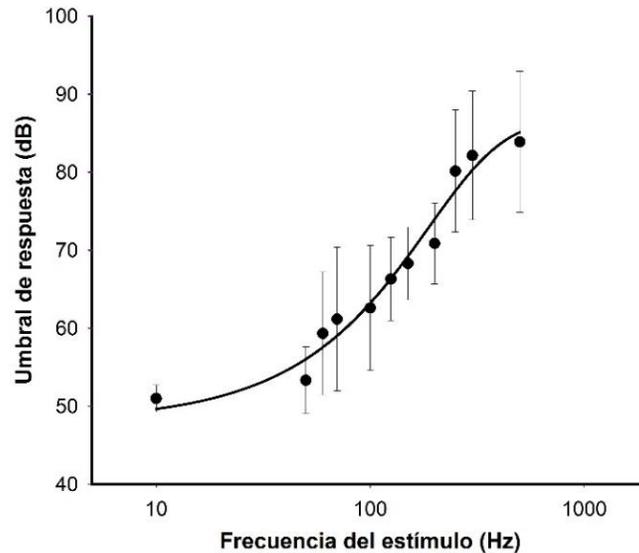


Figura 4. Curva de sintonía para los umbrales de respuesta del órgano cercal en *Acheta domesticus*. La mayor sensibilidad (52 ± 1.5 dB) fue encontrada por debajo de los 100 Hz mientras que a frecuencias cercanas a los 1000 Hz y por arriba de estas las respuestas son difíciles de diferenciar respecto al ruido basal, por lo que los estímulos necesarios para desencadenar una respuesta deben ser mayores a 90 dB, pero estas amplitudes no fueron valoradas ya que los organismos muestran conductas marcadas de escape que impiden los registros, probablemente por su detección por el órgano timpánico.

CONCLUSIÓN

El rango dinámico encontrado para los cercos es consistente con las funciones tradicionalmente descritas para ellos y nos hace pensar en este órgano como un detector mecánico de baja frecuencia abocado a la detección de señales en un campo cercano.

En trabajos anteriores (Edwards y Palka, 1974; Joshi *et al.*, 2016) se ha reportado que las sensilas cortas responden con un corte de frecuencias en los 1000 Hz, pero en este trabajo, si bien se detectan respuestas en el audiograma para estas frecuencias estas son pequeñas dado que nos encontramos en el extremo del rango dinámico por lo que su importancia relativa es mucho menor que para frecuencias por debajo de los 600 Hz donde se encuentran las mayores sensibilidades.

Literatura Citada

- Akre, K. L. and M. J. Ryan. 2011. Female túngara frogs elicit more complex mating signals from males. *Behavioral Ecology*, 22: 846–853.
- Joshi, K., Mian, A. and J. Miller. 2016. Biomechanical Analysis of a Filiform Mechanosensory Hair Socket of Crickets. *Journal of Biomechanical Engineering*, 138(8): 081006.
- Jacobs, G., Miller, J., and Z. Aldworth. 2008. Computational mechanism of mechanosensory processing in the cricket. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 1819–1828.
- Edwards, J. and J. Palka. 1974. The cerci and abdominal fibres of the house cricket, *Acheta domesticus*: I. Anatomy and physiology of normal adults. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 185: 83–103.
- Shimozawa, T. and M. Kanou. 1984. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cereal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Sensory Physiology A*, 155: 495–505.
- Pollack, G. S. and K. Imaizumi. 1999. Frequency analysis by insect auditory systems. *Bio Essays*, 21: 295–303.
- Smotherman, M. and P. M. Narins. 2004. Evolution of the amphibian ear. Pp. 164–199. In: G. Manley, A. Popper and R. Fay. (Eds.). *Evolution of the Vertebrate Auditory System*. Springer, New York.