

Efecto de las hormonas sexuales en la audición

RIGOBERTO SOLÍS M.¹ Lic. Sc., MSc., DrSc.

¹ Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

ABSTRACT

EFFECT OF SEX HORMONES IN HEARING

Amphibian anurans (frogs and toads) widely use sound communication in social interactions. During breeding season males congregate in pools and ponds, where they emit an acoustic signal, named advertisement call that attracts females and indicates its presence to other males. Previously, it has been established that steroid hormones, along with some neuropeptides, can alter the sensory processing of these signals in the individual recipient, through its effect on nuclei and pathways of the central and peripheral auditory nervous system. One of the ways that hormones may alter the perception and response to acoustic signals of other conspecific males is modulating the intensity threshold of response to these signals. However, this possibility has not been explored in males of any species and there are only scarce data on changes in hearing thresholds of human females during the menstrual cycle, which have not been explained. Given the conserved organization of the nuclei and pathways involved in sound processing and distribution of steroid receptors in the brain of vertebrates, experiments and results obtained in anurans could be the basis for understanding other more complex systems of acoustic communication and social interaction in birds and mammals.

Key words: Perception, hearing, hormones, anurans, communication, acoustic signals.

RESUMEN

Los anuros (ranas y sapos) utilizan extensamente la comunicación por sonido en sus interacciones sociales. Durante la época reproductiva los machos se congregan en pozas y charcas, en las que emiten una señal acústica, denominada canto o llamada de advertencia, que atrae a las hembras e indica su presencia a otros machos. Previamente, se ha establecido que hormonas esteroidales, junto a algunos neuropéptidos, pueden modificar el procesamiento sensorial y producción de estas señales en el individuo receptor, a través de su efecto en núcleos y vías del sistema nervioso auditivo central y periférico. Una de las maneras en que estas hormonas podrían modificar la percepción y respuesta a las señales acústicas de otros machos coespecíficos, es modulando los umbrales de intensidad a los cuales responden a estas señales. Sin embargo, esta posibilidad no ha sido explorada en machos de ninguna especie y solo existen escasos antecedentes sobre cambios en los umbrales auditivos de hembras humanas durante el ciclo menstrual, que no han sido explicados. Dada la conservada organización de los sistemas de control y procesamiento auditivo y distribución de receptores esteroidales en el cerebro de los vertebrados, la experimentación y resultados obtenidos en anuros pueden servir de base para

Casilla 2 - Correo 15, La Granja. Santiago.

el entendimiento de otros sistemas más complejos de comunicación e interacción social, en aves y mamíferos.

Palabras clave: Percepción, audición, hormonas, anuros, comunicación, señales acústicas.

INTRODUCCIÓN

Las hormonas reproductivas juegan un rol preponderante en la iniciación y modulación de la conducta de apareamiento en una amplia variedad de taxa (Nelson, 2000). Las hormonas pueden cambiar la morfología de ornamentos utilizados para atraer hembras, la producción y probabilidad de responder a señales sexuales y a otras conductas de cortejo. También, pueden alterar la sensibilidad de los sistemas sensoriales o la manera en que las señales son percibidas (Solís y Penna, 1997; Cisneros y col., 2004). (Figura 1).

La influencia de las hormonas sexuales en el sistema auditivo es una de aquellas raras áreas de investigación, donde llegar a conocer “todo” lo que ha sido descubierto hasta la fecha es realmente posible (Canlon y Frisina, 2009). Evidencia de esta situación, es la muy reciente aparición de un número especial de la revista *Hearing Research*, que resume lo que se conoce actualmente acerca de cómo las hormonas pueden afectar la audición. Curiosamente, el potencial rol de las hormonas como moduladores de la percepción y emisión de vocalizaciones ha sido hasta ahora poco explorado (Al-Mana y col., 2008).

En humanos, las variaciones en los umbrales de sensibilidad auditiva que ocurren durante el ciclo menstrual aun no son explicados. No obstante, existe evidencia de cambios en los potenciales electroencefalográficos relacionados a eventos auditivos, correlacionados con los niveles de estradiol y progesterona, durante este ciclo (Walpurger y col., 2004). Actualmente, se sospecha que estos cambios en sensibilidad auditiva son consecuencia de fluctuaciones en hormonas que afectan las áreas superiores de procesamiento auditivo (Al-Mana y col., 2008).

Entre los mayores aportes al conocimiento en esta novedosa área de investigación, se encuentran aquellos derivados de estudios realizados en vertebrados inferiores. Recientemente, se han realizado algunos estudios en peces teleosteos y anfibios anuros, que demuestran como: i)

mecanismos neurofisiológicos, dependientes de andrógenos, afectan el ordenamiento espacio-temporal de los potenciales de acción de neuronas (“central pattern generators”) que coordinan la producción de vocalizaciones sociales (Bass y Ramage-Healey, 2008) y que; ii) el estradiol modifica la sensibilidad auditiva a estas señales acústicas (Bass, 2007; Lynch y Wilczynski, 2008; Sisneros y col., 2004). En particular, los anfibios anuros han resultado excelentes modelos para el estudio del efecto de las hormonas en la percepción del sonido.

Relación entre hormonas y conducta vocal en anuros

La conducta reproductiva de los anfibios es afectada, como en otros vertebrados, por el sistema neuroendocrino. La influencia de hormonas esteroidales y neuropéptidos en la mantención y activación de conductas reproductivas ha sido demostrada en varias especies de urodolos y anuros, cuyos ciclos reproductivos están correlacionados con cambios estacionales en sus niveles hormonales (Moore, 1983). Diversos estudios indican que en los anfibios machos los esteroides testiculares; testosterona (T), dihidrotestosterona (DHT) y el neuropéptido argininasotocina (AVT), son los factores hormonales predominantes en la regulación de la conducta sexual (Moore y Deviche, 1988). Más aún, Moore (1978) ha mostrado que existe un efecto sinérgico entre estos factores.

En *Rana catesbeiana*, el inicio de la actividad vocal y el establecimiento de territorios se correlacionó positivamente con un incremento en los niveles de T y DHT, en un muestreo a nivel poblacional (Mendonca y col., 1985). Más recientemente, se ha determinado un efecto predominante de la T en la motivación de los machos a cantar (Solís y Penna, 1997) y un determinante rol modulador de la serotonina en la emisión de vocalizaciones de defensa territorial, en los machos de la rana *Eleutherodactylus coqui*

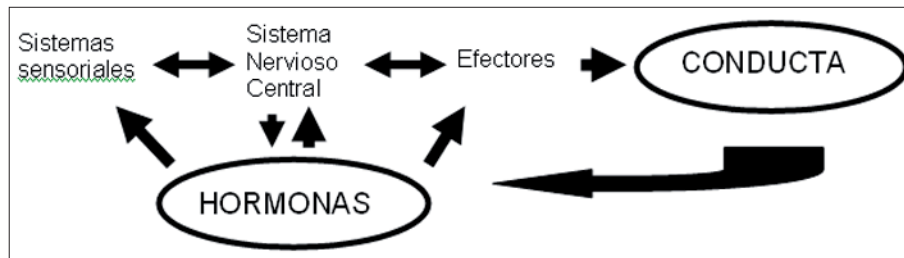


Figura 1. Efectos de las hormonas en la conducta.

(Ten Eyck, 2008). De acuerdo a esta información, los andrógenos tendrían un rol permisivo en la conducta vocal de los machos anuros, en tanto que, los neuropéptidos activarían estas conductas.

Por otra parte, la información disponible respecto al rol de la corticosterona (CORT) es limitada y contradictoria. En algunas especies de anuros, se ha determinado un efecto inhibitorio de la CORT en la producción vocal de anuros, es decir, opuesto al producido por la AVT, que se sabe es modulada por andrógenos en el cerebro (Burnmeister y col., 2001). Sin embargo, en otra especie (*Bufo woodhousii*), se constató una correlación positiva de los niveles de CORT y la actividad vocal (esfuerzo de canto) (Leary y col., 2008).

Sitios de acción de las hormonas en el cerebro de anuros

En anuros, los esteroides gonadales regulan las conductas sexuales a nivel de algunos núcleos del sistema nervioso central y en las vías sensoriales y motoras (Moore y Deviche, 1988). En anuros machos los factores hormonales (T, DHT y AVT) afectan la producción y percepción de señales acústicas (Penna y col., 1992). Estudios autorradiográficos indican que neuronas de áreas y núcleos cerebrales involucrados en la percepción y emisión de señales acústicas, concentran T y DHT (Kelley, 1980; Wetzel y Kelley, 1983).

Hormonas y percepción de sonido en anuros

El *torus semicircularis*, núcleo mesencefálico, homólogo del colículo inferior de los mamíferos y que constituye el principal centro de

integración y procesamiento auditivo en anuros, presenta poblaciones de neuronas que responden selectivamente a valores específicos de los componentes temporales (ej.: frecuencia de pulsos, duración de los pulsos) encontrados en la llamada de advertencia de los machos de *P. thaul* (Penna y col., 1997). Además, en un trabajo reciente (Penna y col., 2008), se determinó una similitud entre el valor mínimo de intensidad de sonido que evoca una respuesta vocal en los machos (umbral de respuesta vocal evocada; 43 dB RMS SPL) y aquel que produce descargas en neuronas del *torus semicircularis* (umbral auditivo; 46 dB RMS SPL). Es importante destacar que se apreció en este estudio una gran variabilidad interindividual en los umbrales de respuesta vocal evocada (rango: 31-52 dB RMS SPL), las que podrían ser una manifestación de diferencias de estado fisiológico entre los machos.

En la mayoría de los anuros, la fonotaxis, es decir, la orientación y movimiento hacia una fuente de sonido, es la primera manifestación de la conducta de apareamiento de las hembras receptoras, las cuales se aproximan a un macho que se encuentra vocalizando para iniciar el amplexo sexual. Recientemente se ha demostrado que esta conducta está correlacionada con los niveles plasmáticos de progesterona y estradiol. Además, el tratamiento conjunto de progesterona y prostaglandina no solo induce la fonotaxis, sino también influencia la calidad y frecuencia de esta conducta en las hembras (Gordon y Gerhardt, 2009).

Las hormonas reproductivas pueden modular la conducta vocal de los anuros, actuando en los sistemas neurales asociados con la motivación. Sin embargo, evidencia reciente sugiere que la modulación también ocurre a nivel del procesamiento sensorial. Mediante registros neurofisiológicos celulares unitarios y manipulación hor-

monal, se estudió la relación entre el sexo y los niveles de testosterona circulantes en la sensibilidad auditiva, determinándose una sensibilidad diferencial de las hembras por las vocalizaciones naturales y de los machos por un rango de bajas frecuencias. Estos resultados demuestran que las diferencias sexuales están limitadas a rangos de frecuencia que se relacionan con el procesamiento de las vocalizaciones naturales, que dependen del tipo de estímulo e indicarían que las hormonas reproductivas influyen en las propiedades de filtro del sistema auditivo (Miranda y Wilczynski, 2009).

Sin duda, la influencia de las hormonas en la función auditiva y la comunicación entre las distintas especies, constituye un promisorio y aun inexplorado ámbito de investigación para la neurociencia sensorial e investigación biomédica.

Agradecimientos: Este artículo de revisión bibliográfica se realizó en el contexto del Proyecto FIV 12101401.9102.005 asignado a RS.

REFERENCIAS

- 1.- AL-MANA D, CERANIC B, DJAHANBAKHCH O, LUXON LM. 2008. Hormones and the auditory system: a review of physiology and pathophysiology. *Neuroscience* 153: 881-900.
- 2.- BASS AH. 2007. Steroid-dependent plasticity of vocal motor systems: novel insights from teleost fish. *Brain Res Rev* 57: 299-308.
- 3.- BASS AH, REMAGE-HEALEY L. 2008. Central pattern generators for social vocalization: androgen-dependent neurophysiological mechanisms. *Horm Behav* 53: 659-672.
- 4.- BURNMEISTER S, SOMES C, WILCZYNSKI W. 2001. Behavioral and hormonal effects of exogenous vasotocin and corticosterone in the green treefrog. *Gen Comp Endocr* 122: 189-197.
- 5.- CANLON B, FRISINA RD. 2009. Sex hormones and hearing: a pioneering area of enquiry. *Hearing Res* 252:1-2.
- 6.- GORDON N, GERHARDT HC. 2009. Hormonal modulation of phonotaxis and advertisement-call preferences in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Horm Behav* 55: 121-127.
- 7.- KELLEY DB. 1980. Auditory and vocal nuclei in the frog brain concentrate sex hormones. *Science* 207: 553-555.
- 8.- LEARY CJ, GARCÍA AM, KNAPP R, HAWKINS DL. 2008. Relationships among steroid hormone levels, vocal effort and body condition in an explosive-breeding toad. *Anim Behav* 76: 175-185.
- 9.- LYNCH KS, WILCZYNSKI W. 2008. Reproductive hormones modify reception of species-typical communication signals in a female anuran. *Brain Behav Evolut* 71: 143-150.
- 10.- MENDONCA MT, LICHT P, RYAN MJ, BARNES R. 1985. Changes in hormone levels in relation to breeding behavior in male bullfrogs (*Rana catesbeiana*) at the individual and population levels. *Gen Comp Endocr* 58: 270-279.
- 11.- MIRANDA J, WILCZYNSKI W. 2009. sex differences and androgen influences on midbrain auditory thresholds in the green treefrog *Hyla cinerea*. *Hearing Res* 252: 79-88.
- 12.- MOORE FL. 1983. Behavioral endocrinology of amphibian reproduction. *BioScience* 33: 557-561.
- 13.- MOORE FL, DEVICHE P. 1988. Neuroendocrine processing of environmental information in amphibians. Pp.: 19-44. En: *Processing of environmental information in vertebrates*. Ed. Milton H. Stetson. Springer-Verlag, New York.
- 14.- NELSON RJ. 2000. *An introduction to Behavioral Endocrinology*. Sinauer Associates, Inc Publishers, Massachusetts.
- 15.- PENNA M, VELÁSQUEZ N, SOLÍS R. 2008. Correspondence between evoked vocal responses and auditory thresholds in *Pleurodem thaul* (Amphibia; Leptodactylidae). *J Comp Physiol A*. 194(4): 361-371.
- 16.- PENNA M, LIN W-Y, FENG AS. 1997. Temporal selectivity for complex signals by single neurons of the torus semicircularis of the *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). *J Comp Physiol A* 180: 313-328.
- 17.- PENNA M, SOLÍS R. 1992. Canto nupcial evocado en el sapo de cuatro ojos, *Pleurodema thaul*. IV congreso Nacional y I Iberoamericano de Etología. España. Resúmenes pp. 34.
- 18.- PENNA M, CAPRANICA RR, SOMERS J. 1992. Hormone-induced vocal behavior and midbrain auditory sensitivity in the green treefrog, *Hyla cinerea*. *J Comp Physiol A* 170: 73-82.
- 19.- PENNA M, VELOSO A. 1990. Vocal diversity in the frogs of the South American temperate forest. *J Herpetol* 24: 23-33.
- 20.- SISNEROS JA, FORLANO PM, DEITCHER DL, BASS AH. 2004. Steroid-dependent auditory plasticity leads to adaptive coupling of sender and receiver. *Science* 305: 404-407.
- 21.- SOLÍS R. 1994. Factores moduladores de las interacciones sociales acústicas del anuro *Pleurodema thaul*. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile.
- 22.- SOLÍS R, PENNA M. 1997. Testosterone levels and evoked vocal responses in a natural population of the frog *Batrachyla taeniata*. *Horm Behav* 31: 101-109.
- 23.- TEN-EYCK GR. 2008. Serotonin modulates vocalizations and territorial behavior in amphibians. *Behav Brain Res* Doi:10.1016/j.bbr.2008.05.001.
- 24.- WALPURGER V, PIETROWSKY R, KIRSCHBAUM C, WOLF OT. 2004. Effects of the menstrual cycle on auditory event-related potentials. *Horm Behav* 46: 600-606.
- 25.- WETZEL DM, KELLEY DB. 1983. Androgen and gonadotropin effects on male mate calls in South African clawed frogs, *Xeno pus laevis*. *Horm Behav* 17: 388-404.