



ARTÍCULO ORIGINAL

## Funcionalidad del órgano timpánico de *Urania boisduvalii* (Lepidoptera: Geometroidea: Uraniidae) y su posible importancia conductual

*Functional characteristics of the tympanic organ of Urania boisduvalii (Lepidoptera: Geometroidea: Uraniidae) and its behavioral role*

Martha Pérez Álvarez\* y Alejandro Barro Cañamero

Facultad de Biología  
Universidad de La Habana

\* Autor para correspondencia:  
[martha@fbio.uh.cu](mailto:martha@fbio.uh.cu)

### RESUMEN

La audición en los lepidópteros diurnos parece haber derivado de la capacidad de las especies nocturnas de detectar a los murciélagos insectívoros. Fuera del alcance espacial o temporal de la señal de ecolocalización de estos, los órganos auditivos de los lepidópteros, suelen degenerar, cambiar su sensibilidad máxima hacia las bajas frecuencias o conservar sus características de sensibilidad espectral. En el proceso de adaptación a la vida diurna, la audición puede derivar hacia la comunicación intraespecífica (conducta de apareamiento, territorialidad). En una especie de Uraniidae se argumentó que el órgano timpánico estaba en proceso de degeneración. *Urania boisduvalli*, especie diurna endémica de Cuba, conserva sus órganos timpánicos bien desarrollados desde el punto de vista morfológico. Los machos de esta especie poseen además estructuras productoras de sonido. Mediante registro electrofisiológico extracelular de la actividad del nervio timpánico se encontró que la máxima sensibilidad (27 dB para los machos y 35 dB para las hembras) aparece entre 15 y 20 kHz. Las células A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub> responden a los estímulos acústicos tanto artificiales como producidos por los machos conespecíficos. El órgano timpánico codifica los cambios en la intensidad y duración del estímulo con aumento del número de potenciales de acción por pulso, disminución del periodo de latencia y reclutamiento, por lo que consideramos que es un órgano totalmente funcional. No hay evidencias de que *U. boisduvalli* use el sonido en la conducta de apareamiento, pero observaciones de campo sugieren que la señal emitida por los machos es utilizada en la defensa del territorio.

**Palabras clave:** polilla, audición, sensibilidad espectral, codificación, territorialidad

Recibido: 2013-10-22

Aceptado: 2014-01-15

### ABSTRACT

*It seems that hearing in diurnal lepidopteran is derived from the nocturnal species ability to detect the insectivorous bats. Spatially or temporally isolated*

from the echolocation signals of bats, the hearing organ degenerate; change its maximal sensitivity to low frequencies or conserve its characteristics of spectral sensitivity. In the process of adaptation to diurnal life, hearing could be used in intraspecific communication (mating behavior, territoriality). In one species of *Uraniidae* it had been postulated that the tympanic organs were degenerating. *Urania boisduvalii*, a Cuban endemic species presents tympanic organs morphologically well developed. In addition the males have functional sound producing structures. Extracellular electrophysiological recordings of the tympanic nerve showed that the maximal sensitivity (27 dB for males and 35 dB for females) appears between 15 and 20 kHz. The  $A_1$  and  $A_2$  cells respond to artificial sound pulses as well as to the signals emitted by the conspecific males. The tympanic organ codified the intensity and the duration of the stimuli with increase of the number of action potentials per pulse, decrease of the latent period and recruitment, evidencing that it is a functional organ. There is not evidence about the use of sound in the mating behavior in this species, but field observations suggest that the signal emitted by the males participates in the defense of the territory.

**Key words:** moth, hearing, spectral sensitivity, intensity coding, territoriality

## INTRODUCCIÓN

La comunicación acústica en los lepidópteros diurnos parece haber derivado de la capacidad ancestral de las especies nocturnas de detectar a sus principales depredadores, los murciélagos insectívoros. Se ha propuesto que la adopción de hábitos diurnos, en sí misma, fue una forma de evadir a tales depredadores (Fullard y Yack, 1993; Surlykke *et al.*, 1998; Yack y Fullard, 2000; Muma y Fullard, 2004).

Diversos trabajos en la literatura indican que fuera del alcance espacial o temporal de la señal de ecolocalización de los murciélagos, los órganos auditivos de los lepidópteros, tanto nocturnos como diurnos, suelen degenerar, cambiar su sensibilidad máxima hacia frecuencias más bajas que las de las especies que interactúan con los murciélagos o conservar sus características de sensibilidad espectral (Surlykke, 1986; Fullard, 1994; Surlykke y Treat, 1995; Fullard *et al.*, 1997; Surlykke *et al.*, 1998; Fullard y Dawson, 1999; Fullard *et al.*, 2000; Muma y Fullard, 2004). Una alternativa a la idea de la degeneración es que no se trata de que en condiciones de aislamiento de los murciélagos los órganos auditivos se deterioren, sino que las especies que siguen siendo amenazadas por estos depredadores se especializan en la detección de altas frecuencias (Surlykke y Treat, 1995). La conservación de la sensibilidad espectral en ausencia de los murciélagos se ha atribuido, entre otras causas, a que: i) no ha transcurrido suficiente tiempo para producir el cambio degenerativo (Surlykke, 1986; Fullard, 1994; Surlykke *et al.*, 1998); ii) aún siendo diurnas, vuelan durante la noche e interactúan con los murciélagos (Fullard *et al.*, 1997; Fullard y Dawson, 1999); iii) en el

proceso de adaptación a la vida diurna, la audición deriva hacia la comunicación intraespecífica (conducta de apareamiento, territorialidad), en función de lo cual, conservan también sus órganos productores de sonido o desarrollan nuevas estructuras emisoras (Alcock *et al.*, 1989; Surlykke y Fullard, 1989; Yack *et al.*, 2000 Barro *et al.*, 2009)

Las especies del género *Urania*, por ser de hábitos fundamentalmente diurnos y poseer tanto órganos timpánicos bien desarrollados como estructuras productoras de sonido, resultan buenas candidatas para suponer que usan las señales acústicas como medio de comunicación intraespecífica, como fue sugerido por Lees (1992) y Barro *et al.* (2009).

Aunque la morfología de los órganos receptores y emisores de sonido de los uránidos han sido bien descritas (Eltringham, 1923; Minet, 1983; Coro, 1986; Lees, 1992; Minet y Surlykke 2003; Barro *et al.*, 2009), existen pocos datos en la literatura acerca de la capacidad de sus órganos auditivos de analizar las señales acústicas. En una especie de *Uraniidae* de Nueva Guinea, Fullard (1983) no encontró correspondencia entre la frecuencia de máxima sensibilidad y la frecuencia de las señales de ecolocalización de las especies de murciélagos simpátricas, por lo que concluyó que los órganos timpánicos de esta especie de polilla estaban degenerando. Posteriormente, este mismo autor señaló que la sensibilidad auditiva de *Urania fulgens* a su frecuencia óptima, es 15-20 dB mayor que la de las especies simpátricas de *Notodontidae*, aunque no ofreció las curvas de audibilidad espectral (Fullard, 1984 a). En su trabajo con *Urania boisduvalii*, Coro (1986) corrobora electrofisiológicamente la afirmación de Eltringham (1923) acerca de que, los uránidos

presentan solo dos células receptoras en su órgano timpánico, a diferencia de otros geometroideos, que poseen cuatro. En el trabajo citado, Coro nombra a estas células  $A_1$  y  $A_2$ , siguiendo a Roeder (1964) y describe un máximo de sensibilidad auditiva entre 20 y 25 kHz.

Teniendo en cuenta que en varias especies del género *Urania*, incluyendo *U. boisduvalii* se ha descrito la emisión de sonido y se ha sugerido que esta interviene en la comunicación intraespecífica (Lees, 1992; Barro *et al.*, 2009) planteamos la hipótesis de que si la producción de sonido forma parte de la conducta de esta especie, sus órganos auditivos deben ser funcionales. El objetivo de este trabajo, por tanto, fue determinar la capacidad de los órganos timpánicos de *U. boisduvalii* de detectar y codificar las características de las señales acústicas, utilizando estímulos tanto artificiales como naturales y relacionar esta capacidad con su posible papel conductual.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron ejemplares adultos de uno y otro sexo de *Urania boisduvalii* (Guérin, 1829) (Geometroidea: Uraniidae) (Fig. 1), obtenidos a partir de huevos recolectados en su hábitat natural en Piedra Alta, Santa Cruz del Norte, Mayabeque. Los individuos fueron mantenidos en condiciones de laboratorio a temperatura, humedad y fotoperiodo ambientales de La Habana. Las larvas fueron alimentadas con hojas frescas de su planta hospedera: *Omphalea trichotoma*



**Figura 1.** Adulto de *Urania boisduvalii*

Figure 1. Adult of *Urania boisduvalii*

(Euphorbiaceae) y los adultos con solución de sacarosa al 30%.

Para el registro de la actividad eléctrica del órgano timpánico se disecó el nervio timpánico mediante un acercamiento ventral siguiendo la técnica usada por Coro (1986). Una vez visualizado, el nervio se desconectó de su unión con el conectivo que une las cadenas ganglionares torácica y abdominal y se colocó sobre un electrodo de metal en forma de gancho. Las señales del electrodo fueron amplificadas, filtradas y posteriormente digitalizadas a una frecuencia de 40 kHz en un set electrofisiológico convencional acoplado a una computadora. Los registros se realizaron en el interior de una cámara de Faraday recubierta internamente de un material acústico absorbente, donde el nivel de ruido es inferior a 20 dB SPL para frecuencias superiores a 2 kHz. Para el registro y procesamiento de la actividad eléctrica se utilizó el programa Bat-Sound 2.0.

Las preparaciones fueron estimuladas con pulsos artificiales obtenidos mediante la mezcla de ondas sinusoidales emitidas por un generador marca Voltcraft y pulsos eléctricos rectangulares de diferente duración y frecuencia de repetición (FRP) generados por el programa BIOSOF. Mediante un mezclador-atenuador de construcción *ad hoc*, se mezclaron las ondas sinusoidales y los pulsos rectangulares y se atenuó la señal de salida de una bocina de alta frecuencia marca Neodymium Sony modelo SS-MS 815 que emite más de 80 dB SPL en el rango de frecuencias entre 5 y 85 kHz. La bocina fue situada dentro de la cámara de Faraday, a 15 cm de la preparación, a 0° con respecto al eje medio del cuerpo de la polilla y en el mismo plano que esta. Antes del comienzo de cada experimento la bocina fue calibrada para frecuencias entre 5 y 60 kHz (dB SPL) utilizando un micrófono condensador B&K de ¼ de pulgada modelo 4135, con un preamplificador modelo 2670 y un amplificador de medición NEXUS modelo 2690. La señal de la bocina fue digitalizada mediante un conversor análogo-digital modelo Microstar, con un periodo de muestreo de 4 µs (frecuencia de muestreo de 250 kHz).

Para obtener las curvas de sensibilidad espectral de la célula  $A_1$  se usaron pulsos de 5 ms de duración, 0,5 ms tiempo de ascenso, 5 Hz de frecuencia de repetición y frecuencias entre 5 y 60 kHz. Cada combinación de frecuencia e intensidad se repitió 10 veces. Las frecuencias fueron aplicadas en pasos de 5 kHz de

forma aleatoria, comenzando y terminando con 20 kHz, para comprobar que la preparación no hubiera perdido sensibilidad. La intensidad umbral ( $I_U$ ) para cada una de las frecuencias fue determinada mediante control auditivo. El criterio de respuesta umbral de la célula  $A_1$  fue de dos potenciales de acción por pulso (PA/pulso), lo cual se comprobó visualmente en la pantalla del osciloscopio. Se obtuvieron curvas de audibilidad en 11 hembras y 16 machos.

Para el análisis de la codificación de intensidad a diferentes duraciones se utilizaron pulsos de 20 kHz, 0,5 ms de tiempo de ascenso, duraciones de 1, 5, 10, 20 y 50 ms e intensidades entre 25 y 80 dB SPL, con pasos de 5 dB. Antes de comenzar a estimular se registró 1 s de actividad sin estímulo. Cada combinación de intensidad y duración se repitió 12 veces y para cada una se determinó el número de PA/pulso de las células  $A_1$  y  $A_2$  y su periodo de latencia (PL). La respuesta a pulsos de corta duración (1 y 5 ms) se consideró válida cuando aparecía como mínimo en el 50% de las veces que se repetía cada combinación de duración e intensidad. Se cuantificó la respuesta de tres machos y dos hembras.

A partir de los ficheros obtenidos mediante el programa BatSound 2.0, se midió automáticamente el periodo de latencia, mientras que el número de PA/pulso en las respuestas de las células  $A_1$  y  $A_2$  se determinó por conteo visual en la pantalla de la computadora, ya que la superposición de los potenciales de estas dos células en los registros hace poco confiable el conteo automático.

La estimulación natural se realizó utilizando el sonido emitido por tres machos de *U. boisduvalii* mientras eran sujetados por las alas y estimulados con tacto ligero en la cabeza o el extremo del abdomen. Las emisiones se controlaron auditivamente a través del sistema heterodino de un detector de murciélagos U-30, cuya salida se conectó a un canal de entrada de la tarjeta de audio de la computadora. La respuesta a este estímulo natural se registró en seis ejemplares (tres de cada sexo).

#### Análisis estadístico

Los valores de intensidad umbral ( $I_U$ ) en la gama de frecuencias entre 10 y 30 kHz se compararon en todos los especímenes estudiados de cada sexo (11 hembras y 16 machos) mediante un ANOVA de clasificación simple y efectos fijos, después de comprobar que todos los datos cumplían con los requisitos de distribución normal

y homogeneidad de varianza mediante las pruebas Kolmogorov-Smirnov ( $p > 0,10$ ) y Bartlett, respectivamente. Cuando los resultados del ANOVA fueron significativos, se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Dunnett. Para analizar si había diferencias en la sensibilidad entre los sexos se comparó la intensidad umbral, el ancho de banda y el  $Q_{10}$  entre machos y hembras a cada una de las frecuencias estudiadas mediante la prueba U de Mann-Whitney. A los valores de número de PA/p y el PL, se les calculó la media y la desviación standard (DS) en tres ejemplares machos y dos hembras.

En las curvas intensidad-respuesta a diferentes duraciones, se comparó el número de PA/p a las intensidades entre 60 y 80 dB SPL, para las duraciones de 10, 20 y 50 ms mediante las pruebas Kruskal-Wallis y Dunn.

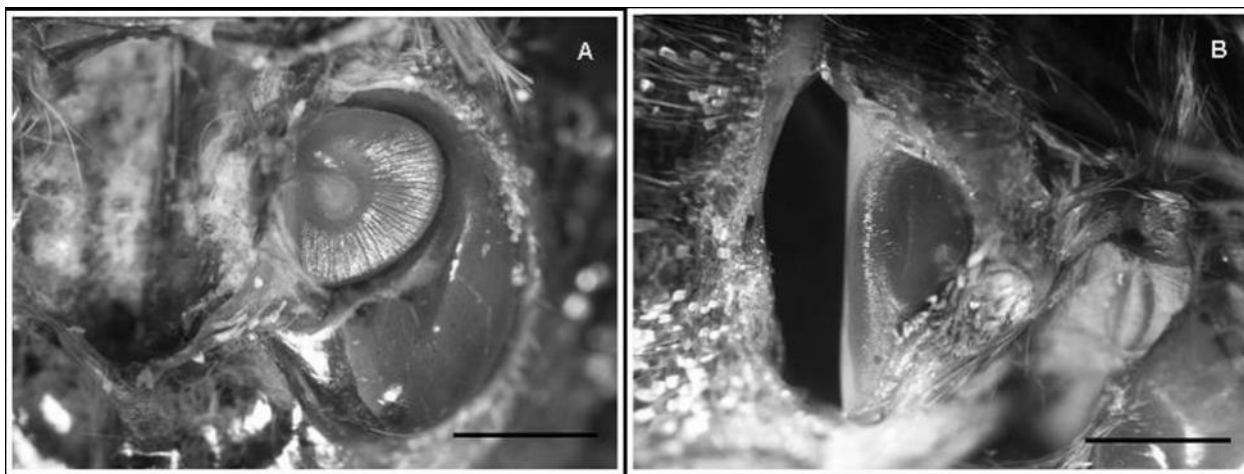
## RESULTADOS

### Morfología externa del órgano timpánico

Los órganos timpánicos (OT) de *Urania boisduvalii* son estructuras pares ubicadas en el abdomen y presentan un marcado dimorfismo sexual en cuanto a la posición corporal, la forma de la membrana timpánica y al tamaño de ésta. En las hembras, los OT se encuentran en el segundo esterno abdominal (en las hembras de esta familia se ha perdido el primer esterno abdominal) y ocupan una posición ventrolateral. La membrana timpánica de la hembra tiene forma casi circular y mayor área que la de los machos; su zona periférica presenta estrías radiales y aspecto iridiscente y está rodeada de un ancho marco esclerotizado (Fig. 2A). En cambio, en los machos, los OT se encuentran entre el 2<sup>do</sup> y el 3<sup>er</sup> segmento del abdomen en posición lateral. La membrana timpánica tiene forma elíptica y carece de estrías (Fig. 2B). La zona opaca, donde se ubica el estigma (sitio de inserción del órgano cordotonal a la membrana timpánica), se localiza de forma excéntrica en los dos sexos.

### Actividad eléctrica del órgano timpánico en ausencia de estímulo.

El registro de la actividad eléctrica del órgano auditivo al nivel de nervio timpánico, en ausencia de estimulación acústica, mostró potenciales de acción de tres amplitudes diferentes, correspondientes a las células auditivas  $A_1$ ,  $A_2$ , y a la célula B (Fig. 3). Los PA



**Figura 2.** Fotografías al microscopio estereoscópico del órgano timpánico de *Urania boisduvalii*. **A.** Hembra. **B.** Macho. La escala representa 1 mm en ambas fotos.

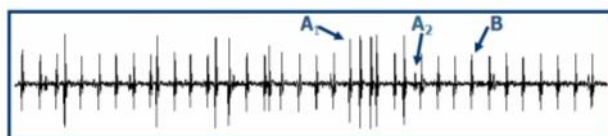
*Figure 2.* Photography at stereoscopic microscope of the tympanic organ of *Urania boisduvalii*. **A.** Female. **B.** Male. Scale represent 1 mm in both images.

de cada una son fácilmente identificables por su amplitud y patrón de descarga. Los pertenecientes a la célula  $A_1$  son de mayor amplitud y presentan entre sí intervalos más pequeños que los de  $A_2$ . La célula B se caracteriza por descargar a intervalos regulares y sus espigas son de menor amplitud que las de  $A_1$ .

#### Sensibilidad espectral

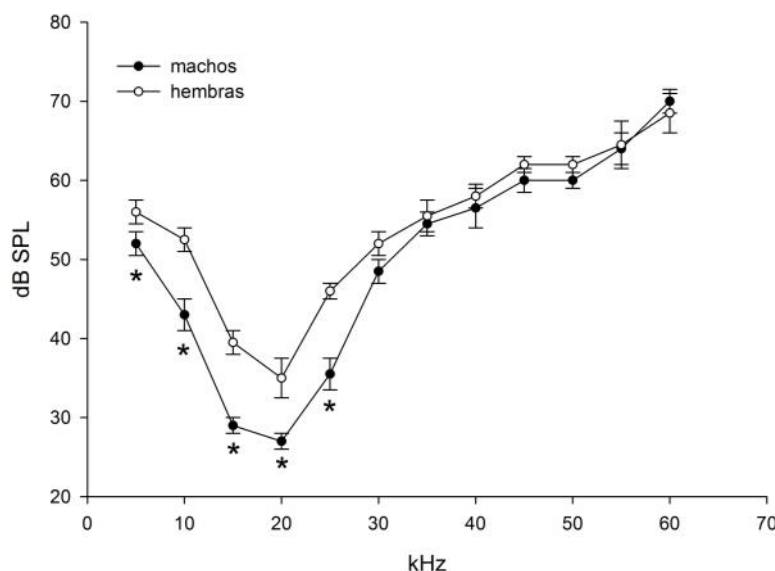
El análisis de la sensibilidad espectral (Fig. 4) muestra que en los dos sexos, el receptor auditivo  $A_1$  responde en toda la gama de frecuencias utilizadas (5 a 60 kHz). Las curvas de audibilidad muestran la típica forma de letra V, con los menores valores de umbral a determinadas frecuencias y disminución gradual de sensibilidad en la medida que la frecuencia se aparta de

esos valores. Este cambio en sensibilidad es más agudo hacia las bajas frecuencias y menos hacia las altas. La pendiente de disminución del umbral entre 5 y 20 kHz es 1,6 para los machos y 2 para las hembras, mientras que la pendiente de aumento del umbral entre 20 y 60 es de 1 para los machos y 0,8 para las hembras. Para delimitar con mayor precisión la gama de máxima sensibilidad se compararon los valores de  $I_0$  obtenidos en todos los experimentos de cada uno de los sexos a las frecuencias entre 10 y 30 kHz. Los resultados del ANOVA fueron altamente significativos ( $F=29.5$ ,  $p<0.0001$ ) para las hembras y ( $F=38.8$ ,  $p<0.0001$ ) para los machos y permitieron aplicar una prueba de comparaciones múltiples de Dunnet, para la cual se tomó como columna control el valor de frecuencia de 20 kHz. La comparación mostró que no hay diferencias significativas ( $p<0,05$ ) en la  $I_0$  entre 15 y 20 kHz, aunque 20 kHz sí difiere de las demás frecuencias analizadas (10, 25 y 30 kHz). De estos resultados se puede concluir que independientemente del sexo, el OT de *U. boisduvalii* presenta una meseta de mejor audibilidad en frecuencias entre 15 y 20 kHz. La prueba U de Mann-Whitney mostró que los valores del ancho de banda a 20 dB y el  $Q_{10}$  para las curvas de las hembras (11,9 kHz y 1,67) no mostraron diferencias significativas con los de los machos (13,7 kHz y 1,48), por lo cual, se puede afirmar que presentan un grado



**Figura 3.** Registro de la actividad eléctrica del nervio timpánico de *Urania boisduvalii* en ausencia de estímulo. Las flechas señalan los potenciales de acción de las células  $A_1$ ,  $A_2$  y B.

*Figura 3.* Recording of the electric activity of the tympanic nerve of *Urania boisduvalii* in absence of stimulus. Arrows mark action potentials of  $A_1$ ,  $A_2$  and B cells.



**Figura 4.** Curvas de sensibilidad espectral de *U. boisduvalii* obtenidas con pulsos de 5 ms de duración, 0.5 ms tiempo de ascenso y 5 Hz de frecuencia de repetición. Los círculos blancos representan la respuesta de la célula A1 de las hembras y los negros la de los machos. Cada punto representa la media y la DS de la respuesta de 11 hembras y 16 machos. Los asteriscos indican las frecuencias para las cuales la sensibilidad espectral difiere significativamente entre los sexos según una prueba U de Mann-Whitney.

Figure 4. Spectral sensitivity curves in *U. boisduvalii* obtained with pulses of 5 ms, 0.5 ms rise time and 5 Hz of repetition rate. White circles represent cell A1 female's response and black circles male's response. Each point represent average and SD of the response of 11 females and 16 males. Asterisks indicate frequencies at which spectral sensitivity is significantly different between sex according to a Mann-Whitney U test.

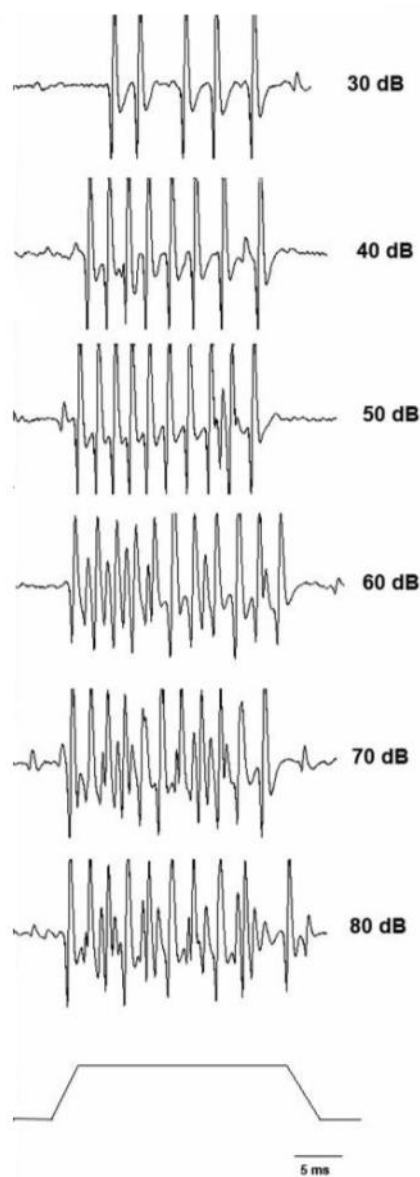
de sintonización similar. En cuanto a la sensibilidad a las diferentes frecuencias, se encontró que entre 30 y 60 kHz no hay diferencias significativas entre los individuos de uno y otro sexo. Sin embargo, a frecuencias entre 5 y 25 kHz los machos resultaron más sensibles que las hembras (Fig. 4). La  $I_0$  en 20 kHz es 8 dB menor en el macho (27 dB) que en la hembra (35 dB), lo cual resulta altamente significativo ( $p < 0,001$ ).

#### Relación intensidad - respuesta a diferentes duraciones

Para analizar la capacidad del órgano auditivo de *U. boisduvalii*, de codificar las características del estímulo se utilizaron pulsos de 20 kHz, frecuencia que cae dentro de la gama de máxima sensibilidad espectral, con diferentes duraciones e intensidades. En la Fig. 5, se muestran los oscilogramas de la respuesta de un macho a pulsos de 20 kHz, 0,5 ms de tiempo de ascenso, 20 ms de duración y diferentes intensidades. A partir de 30 dB, en la medida que aumenta la intensidad, la

célula  $A_1$  va aumentando el número de potenciales por pulso, disminuyendo el intervalo entre ellos y haciendo menor su periodo de latencia (PL). Cuando la intensidad alcanza 50 dB, se incorpora a la respuesta la célula  $A_2$ , cuyos potenciales (de menor amplitud) aumentan también en número con la intensidad y se van intercalando o superponiendo con los de  $A_1$ .

La figura 6 muestra las curvas promedio del cambio en el número de PA/pulso con la intensidad obtenidas en tres ejemplares machos a duraciones de 1, 5, 10, 20 y 50 ms. La célula  $A_1$  (Fig. 6A) responde a pulsos de 1 ms, con el umbral en 40 dB SPL y poco cambio con los aumentos de intensidad. Con duraciones entre 5 y 50 ms, la respuesta umbral se alcanza a menor intensidad (30-25 dB SPL); la respuesta máxima varía entre aproximadamente 5 y 20 PA/p y se alcanza a 30-35 dB por encima del umbral. La pendiente con que aumenta la respuesta desde el umbral hasta 60 dB se va haciendo cada vez mayor (0,05 a 1 ms y 0,42 a 50 ms) en



**Figura 5.** Oscilogramas de la respuesta de un macho de *Urania boisduvalii* a pulsos de 20 kHz, 0,5 ms de tiempo de ascenso, 20 ms de duración y diferentes intensidades expresadas en dB SPL.

*Figure 5.* Oscilograms of the response of a male of *Urania boisduvalii* to pulses of 20 kHz, 0,5 ms of rise time, 20 ms of duration and different intensities expressed in dB SPL.

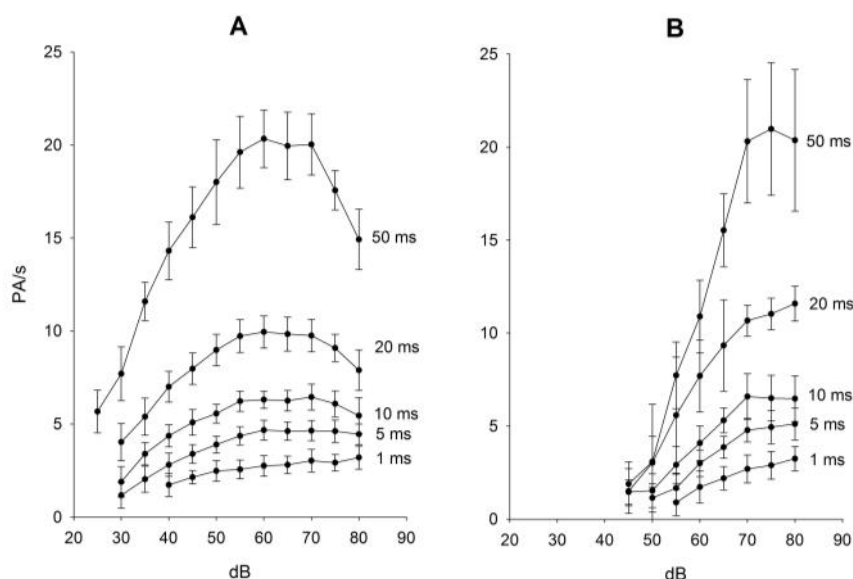
la medida que aumenta la duración del estímulo. A intensidades entre 60 y 70 dB la respuesta se satura, pero a partir de 10 ms la saturación va seguida de una tendencia a la caída en el número de PA/p cuando la intensidad se incrementa, que es más marcada con 20 y 50 ms. La aplicación de la prueba Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas en la respuesta a intensidades superiores a 60 dB y la prueba de Dunn mostró que la respuesta a 80 dB es menor que la respuesta a 60 dB tanto a 10 ms ( $H = 29,22$ ;  $p = 0,0$ ) como a 20 ms ( $H = 67,23$ ;  $p = 0,0$ ) y a 50 ms ( $H = 113,60$ ;  $p = 0,0$ ).

La célula  $A_2$  respondió a todas las duraciones de pulsos, pero con menor sensibilidad y mayor variabilidad en el número de PA/pulso y la duración del PL que la célula  $A_1$ . Su umbral varió entre 55 y 45 dB SPL de acuerdo a la duración, resultando entre 15 y 20 dB superior al de  $A_1$  (Fig. 6B). El número de PA/pulso a cada duración aumenta con la intensidad y tiende a saturarse a partir de 70 dB SPL (20-25 dB por encima del umbral). La pendiente de este aumento entre el umbral y 70 dB es mayor que en la célula  $A_1$ , (0,12 a 1 ms y 0,74 a 50 ms) y el número máximo de PA/p a cada duración es semejante al de  $A_1$ .

La combinación en la respuesta de las dos células le confiere al órgano timpánico una gama dinámica (gama de intensidades en la cual el órgano informa las diferencias en intensidad mediante cambios en su respuesta) que varía con la duración entre 30 y 45 dB y que queda comprendida entre el valor umbral de  $A_1$  y la intensidad de saturación de  $A_2$ .

Como otro indicador de la codificación de intensidad, en los mismos registros de la respuesta utilizados para confeccionar la figura 6, se analizó la variación del período de latencia. La figura 7 muestra la relación entre esta variable y la intensidad en la respuesta de la célula  $A_1$  a estímulos de 20 ms. El PL disminuye con la intensidad en forma exponencial hasta un valor de estabilización alrededor de 5 ms, que se alcanza a intensidades 30 dB superiores al umbral. La célula  $A_2$  a intensidades umbrales, presenta un PL promedio mayor que el de la  $A_1$  (10,4 vs 13.1), el cual cae con la intensidad más abruptamente que el de la  $A_1$ , para estabilizarse igualmente alrededor de 5 ms con intensidades 20 dB por encima del umbral.

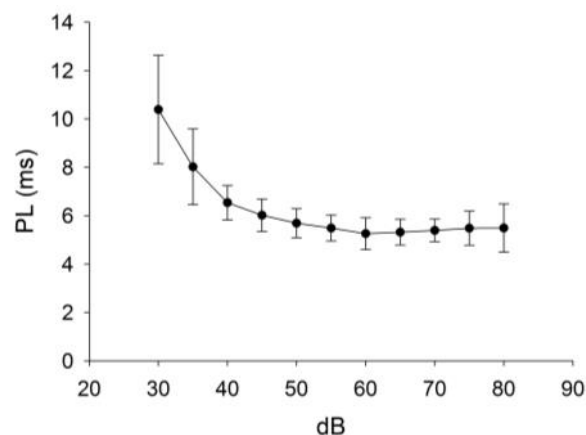
En dos hembras analizadas, la variación del número de PA/p y el PL de las células  $A_1$  y  $A_2$  al aumentar la intensidad y la duración del estímulo fue, en general,



**Figura 6.** Curvas intensidad-respuesta de *Urania boisduvalii* a diferentes duraciones de los pulsos. A) célula A<sub>1</sub>; B) célula A<sub>2</sub>.

Figure 6. Intensity-response curves of *Urania boisduvalii* to different pulse duration. A) A<sub>1</sub> cell; B) A<sub>2</sub> cell

similar a la de los machos, excepto en lo que se deriva de su mayor umbral de respuesta: hasta 10 dB superior. A pesar de ello, el número máximo de PA/p de la célula A<sub>1</sub> no difiere entre los sexos, pero la caída en la respuesta de las hembras a las altas intensidades aparece solo con pulsos de 50 ms.



**Figura 7.** Variación del periodo de latencia de la respuesta de la célula A<sub>1</sub> de *Urania boisduvalii* en función de la intensidad del estímulo.

Figure 7. Variation of the latent period of the A<sub>1</sub> cell response at different intensities of the stimuli.

### Respuesta a estímulos naturales

Teniendo en cuenta que los machos del género *Urania* emiten señales acústicas y que se ha sugerido que éstas pueden ser utilizadas en la comunicación intra-específica (Lees, 1992; Barro *et al.*, 2009) se estimuló el órgano timpánico de individuos de los dos sexos con el sonido emitido por machos de esta especie.

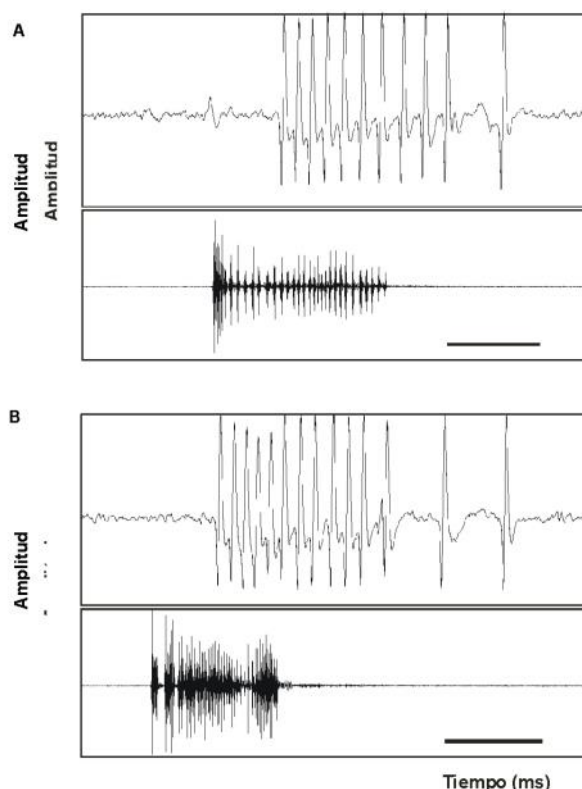
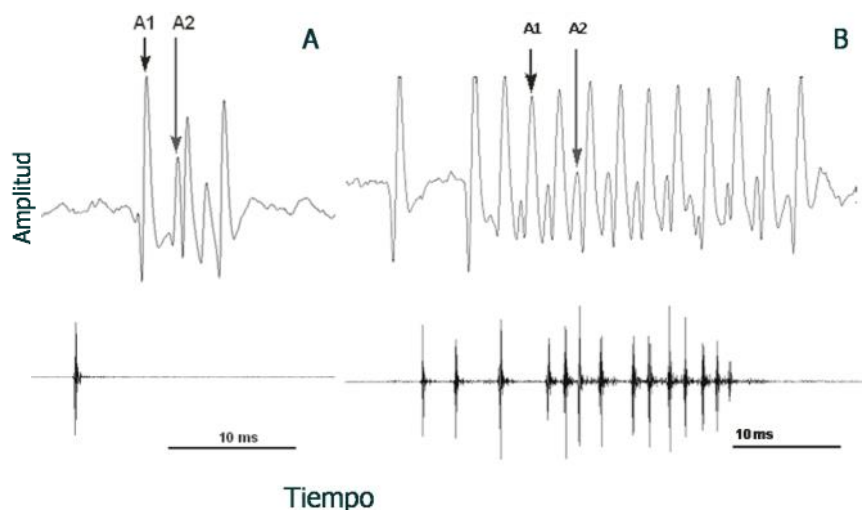
En los seis animales estudiados, se registraron respuestas tanto ante pulsos aislados de breve duración ( $390 \pm 45 \mu\text{s}$ , según Barro *et al.*, 2009), como a trenes de pulsos de diferente duración y frecuencia de repetición de pulsos. En la respuesta a ambos tipos de señal aparecen potenciales de acción de las células A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub> (Figura 8A y B). En la figura 9 A y B se presenta la respuesta a dos trenes de pulsos de frecuencias de repetición de 970 y 1900 Hz, respectivamente. A pesar de que estos trenes difieren considerablemente en el número de pulsos y el intervalo entre ellos, la respuesta de la célula A<sub>1</sub> a ambos es muy similar (10 y 12 PA/tren), lo cual indica que este receptor no puede detectar cada uno de los pulsos de manera individual y que responde prácticamente como si se tratara de un estímulo continuo.

### DISCUSIÓN

La morfología externa del órgano timpánico de *U. boisduvalii* y su dimorfismo sexual se corresponde con

**Figura 8.** Oscilogramas de la respuesta del órgano timpánico de *Urania boisduvalli* (panel superior) y del estímulo emitido por un macho conespecífico (panel inferior) que produjo esta respuesta. **A.** Ante un pulso breve. **B.** Ante un tren de pulsos. En ambas figuras, la escala representa 10 ms.

*Figure 8.* Oscilograms of the response of tympanic organ in *Urania boisduvalli* (upper panel) and of the stimulus emitted by the male (down panel) that caused the response. **A.** To a brief pulse. **B.** To a train of pulses. In both figures, scale represent 10 ms.



**Figura 9.** Oscilogramas de la respuesta del órgano timpánico de *Urania boisduvalli* (panel superior) y de dos trenes de pulsos emitidos por un macho. **A** Respuesta a un tren de pulsos de 970 Hz de frecuencia de repetición de pulsos. **B** Respuesta a un tren de 1900 Hz frecuencia de repetición de pulsos.

*Figure 9.* Oscilograms of the tympanic organ response in *Urania boisduvalli* (upper panel) and of two train pulses emitted by a male. **A** Response to a train of pulses of 970 Hz repetition rate **B** Response to a train of pulses of 1900 Hz repetition rate.

lo descrito para esta especie por Coro (1986) y por Eltringham (1923) y Scoble (1992) para otras especies de uránidos.

En los lepidópteros el umbral de detección de estímulos inferiores a 10 kHz, suele superar los 40 dB y que los registros se llevaron a cabo en una cámara acústica donde el nivel de ruido es inferior a 20 dB. teniendo en cuenta que los registros se llevaron a cabo, para frecuencias superiores a 2 kHz, podemos considerar que la descarga de potenciales de acción que se observa antes de aplicar los estímulos acústicos, se debe a actividad “espontánea” y no es respuesta a alguna señal acústica no controlada. Las tres células que conforman este órgano: A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> y B muestran actividad eléctrica en ausencia de estímulo acústico. La célula A<sub>1</sub> genera PA de mayor amplitud y a mayor frecuencia que la A<sub>2</sub>; la célula B se caracteriza por un patrón regular de descarga, lo cual coincide con lo descrito en la mayoría de las especies (Roeder and Treat, 1957, 1961a; Suga, 1961; Agee, 1967; Lechtenberg, 1971; Pérez y Coro, 1983, Cardone y Fullard, 1988). A diferencia de lo comúnmente reportado, en *U. boisduvalli*, los PA de la célula no auditiva B son de menor amplitud que los de la A<sub>1</sub>, lo cual coincide con lo encontrado por Pérez y Coro (1983) en *Mocis latipes* y confirma el planteamiento de Fullard *et al.*, 2003, acerca de que la amplitud de sus potenciales de acción no es la característica más significativa de la célula B, sino su regularidad en la descarga.

La gama de frecuencias con la que se estimuló y a la cual respondió el receptor auditivo A<sub>1</sub> de *U. boisduvalli* (entre 5 y 60 kHz), está comprendida en la gama de sensibilidad frecuentemente encontrada para otros

grupos de lepidópteros: 2-3 kHz - >150 kHz (Roeder y Treat, 1957, 1961; Roeder, 1966; Pérez y Zhantiev, 1976; Cardone y Fullard, 1988; Fullard, 1988; Faure *et al.*, 1993; Rydell *et al.*, 1997; Surlykke and Filskov, 1997; Skals y Surlykke, 2000; Fullard, 2006).

La gama de frecuencias mejor detectadas (entre 15 y 20 kHz) cae en el rango de máxima sensibilidad más frecuentemente reportado para los lepidópteros: 15 y 60 kHz (Roeder y Treat, 1961; Fullard, 1988; Coro y Barro, 1997; Surlykke y Filskov, 1997; Norman y Jones, 2000; Fullard *et al.*, 2003, 2008; Waters, 2003). Sin embargo, difiere ligeramente de lo reportado anteriormente por Coro (1986) en tres especímenes de *U. boisduvalii* (20-25 kHz) y está desplazada hacia menores frecuencias que las descritas por Surlykke y Filskov (1997) (20-30 kHz), para geométridos nocturnos, aunque el grado de sintonización estimado a partir del  $Q_{10}$  es similar. La gama de mejor audibilidad de *U. boisduvalii* está más cerca del óptimo en 12 kHz encontrado para el geométrido diurno *Archiearis parthenias* por Surlykke *et al.* (1998), aunque conserva mejor sensibilidad a las altas frecuencias que este. Su umbral a 20 kHz, (27 dB SPL para los machos y 35 dB SPL para las hembras) es comparable o incluso inferior al de otros geométridos diurnos a su frecuencia óptima, en los cuales varía entre 31-45 dB (Surlykke *et al.*, 1998; Muma y Fullard, 2004). El umbral de los machos a su frecuencia óptima es semejante al de *Ascalapha odorata* (Fullard, 1984b); *Hecathesia thyridion* (Surlykke y Fullard, 1989) y *Speiredonia spectans* (Fullard *et al.*, 2008) consideradas especies de noctuidos muy sensibles.

Resulta curioso que aún con el marcado dimorfismo sexual en forma y tamaño y quizás en tensión, teniendo en cuenta el fuerte marco esclerotizado del órgano de las hembras, las curvas de sensibilidad espectral de los dos sexos muestren el mismo patrón de sintonización. Las diferencias en sensibilidad, en cambio, podrían explicarse por la orientación de los escolopidios dentro del órgano cordotonal. La orientación de estos hacia la membrana timpánica (escolopidio directo) en los machos, en oposición a la orientación invertida del órgano en la hembra (Eltringham, 1923; Minet, 1983; Surlykke y Filskov, 1997; Minet y Surlykke, 2003); podría conferirle al órgano del macho mayor sensibilidad.

La capacidad del órgano timpánico de *U. boisduvalii* de codificar la intensidad del estímulo con un aumento en el número de potenciales de acción por pulso,

reducción del intervalo entre espigas, disminución exponencial del periodo de latencia y reclutamiento se corresponde con los mecanismos de codificación con que cuentan los órganos sensoriales en general y los timpánicos en particular (Roeder, 1964, 1974a, 1975; Coro y Pérez, 1984; Pérez y Coro 1984, 1985, 1986; Fullard *et al.*, 2003; Mason y Faure, 2004; Waters, 2003).

Con el aumento de la duración, el número de PA/pulso se hace mayor para todas las intensidades y la pendiente con que aumenta en la fase lineal se incrementa, lo cual se asemeja a lo que ocurre en *Empyreuma pugione* y *Spodoptera frugiperda* (Pérez *et al.*, 1991) y en *Agrotis segetum* (Waters, 1996). Esto evidencia que como en otros órganos receptores, la respuesta del órgano timpánico de *U. boisduvalii* depende de la combinación entre la intensidad y la duración del estímulo.

La caída en la respuesta de la célula  $A_1$  a las mayores duraciones e intensidades, es un fenómeno descrito en otras especies (Coro y Pérez, 1983, 1984; Pérez y Coro, 1985, 1986; Pérez *et al.* 1991). En *E. pugione* (Coro y Pérez, 1984) y en *A. odorata* (Pérez y Coro, 1986) la disminución en la respuesta se atribuyó a un fenómeno de inhibición lateral entre las dos células auditivas, al existir, entre otras razones, una relación lineal entre el aumento de la respuesta de  $A_2$  y la disminución en la de  $A_1$ . En los cinco experimentos realizados en este trabajo, no aparece una relación evidente entre la respuesta de las dos células de *U. boisduvalii*. Igual situación se encontró en *Mocis latipes* (Pérez y Coro, 1985). Esto nos hace suponer que en ambas especies la caída no es resultado de la interacción entre las dos células. Un mayor número de experimentos y estudios del patrón de vibración de la membrana timpánica mediante vibrometría de laser, permitirían conocer si este comportamiento de la respuesta a pulsos de larga duración y altas intensidades se corresponde con un patrón de vibración no lineal de la membrana timpánica.

La célula  $A_2$ , no responde de forma estable a estímulos de corta duración en *E. pugione* (Pérez y Coro, 1984; Pérez *et al.*, 1991) y no aparece en la respuesta a pulsos de 25 kHz y 20 ms en *Cynthia tenera* (Fullard *et al.*, 2003). Por estas y otras razones, los últimos autores consideran que es vestigial y que no toma parte en la conducta de vuelo evasivo ante la llamada de ecolocalización de los murciélagos. En los machos de *U. boisduvalii*, en cambio, la célula  $A_2$  responde a

todas las duraciones utilizadas (1-50 ms) e incluso a los más breves pulsos que emite la propia especie ( $390 \pm 45 \mu\text{s}$ ). Aunque su respuesta resulta más variable que la de  $A_1$ , como muestran los valores de DS (Ver Fig.6), su número de PA/p se incrementa con la duración a cada intensidad y con la intensidad a cada duración al menos en cierta gama. La pendiente de este aumento es mayor que la de  $A_1$ , lo cual resulta diferente de la mayoría de noctuidos y ártidos estudiados por nosotros anteriormente, excepto en el caso de *Maenas jussiae* (Pérez y Coro, 1985) y coincidente con lo encontrado en el noctuido *Autographa pseudogamma* (Roeder, 1974 b). Su respuesta comienza a intensidades entre 15 y 20 dB mayores que la de  $A_1$  en dependencia de la duración, tal como se reporta ampliamente en la literatura (Roeder and Treat, 1957; 1961; Coro y Pérez, 1984, Pérez y Coro, 1984, 1985; Pérez *et al.*, 1991, Skals y Surlykke, 2000; Fullard, 2006), pero como se incrementa más con la intensidad que la  $A_1$  (ver valores de pendiente), la media del número máximo de PA/p llega a ser similar al de esta última, tal como reporta Roeder (1974 b) para *Autographa pseudogamma* y *Noctua c.-nigrum*.

La respuesta de la célula  $A_2$  a pulsos tan breves como los de las señales naturales y su variación con la intensidad y duración de los estímulos indican que, lejos de ser vestigial como ha sido sugerido en otras especies (Fullard *et al.*, 2003) esta célula participa en la codificación de las características de los estímulos acústicos.

Una medida de la capacidad funcional de un órgano auditivo es su gama dinámica (Fullard, 2006). La combinación en la respuesta de las dos células le confiere al órgano timpánico de *U. boisduvalli* una gama dinámica de aproximadamente 30-45 dB. Este valor cae dentro de lo descrito para los noctuoides, en los cuales oscila entre 32 y 60 dB según los datos de Roeder (1974b); Pérez y Coro (1985) y Fullard (2006). Resulta, sin embargo, menor que el reportado por Surlykke and Filskov (1997) para geométridos: 45-50 dB. La diferencia puede estar dada por el número de receptores, que en los uránidos es solo dos y no cuatro como en el resto de los geometroides.

Por último, la respuesta a estímulos naturales emitidos por individuos conespecíficos evidenció que los órganos timpánicos de esta especie son capaces de detectar estas señales y que ambas células auditivas responden tanto a los pulsos aislados como a los trenes. Sin embargo, el órgano no es capaz de codificar el

intervalo entre los pulsos dentro del tren, como lo evidencia el hecho de que responde con aproximadamente el mismo número de potenciales de acción (10 PA/tren) a dos trenes cuya frecuencia de repetición de pulso es muy diferente (970 y 1900 Hz). La incapacidad para seguir la frecuencia de repetición de los pulsos ha sido informada en la respuesta de otras especies de lepidópteros ante estímulos naturales. Para algunas de ellos se ha sugerido que es la duración de los trenes de pulsos o ciclos de modulación y los intervalos entre estos, lo que resulta más importante para reconocer la señal de importancia biológica (Heller and Krahe, 1994; Sanderford *et al.*, 1998).

La total funcionalidad del órgano timpánico de *U. boisduvalli* evidenciada en este trabajo hace suponer que estamos en presencia de un caso en que, en la vida diurna, los mecanismos de recepción de sonido se han conservado. Esto difiere de lo reportado en otros lepidópteros diurnos, como notodóntidos (dioptinos) y algunos geométridos, los cuales tienen una sensibilidad disminuida para las altas frecuencias o resultan sordos (umbrales cercanos o superiores a 100 dB para frecuencias por encima de 60 kHz e incluso altos umbrales (cerca de 60 dB) para las frecuencias mejor detectadas (Fullard *et al.*, 1997, 2000). En el geométrido diurno *Archearis parthenias*, Surlykke *et al.* (1998) describen una aguda y progresiva disminución de sensibilidad a frecuencias ultrasónicas, que lo hace prácticamente sordo a frecuencias mayores de 60 kHz. Su frecuencia óptima está desplazada hacia la gama audible (12 kHz) con un umbral relativamente bajo (42 dB). En *U. boisduvalli*, aunque la sensibilidad disminuye a frecuencias por encima de 30 kHz, el umbral a 60 kHz no sobrepasa los 60 dB y se conserva muy buena sensibilidad entre 15 y 30 kHz.

Cabría entonces preguntarse ¿en función de qué se ha conservado la audición en esta especie? ¿Cuál será la importancia conductual de la comunicación acústica? Teniendo en cuenta que *U. boisduvalli* posee una sofisticada estructura productora de sonido, también funcional (Barro *et al.*, 2009), creemos que la audición en combinación con la existencia de ese órgano productor de sonido, se han puesto a disposición de otra función, la comunicación intraespecífica. La conservación de la sensibilidad auditiva en relación con su participación en otras funciones ha sido descrita en varias especies de lepidópteros diurnos (Surlykke y Fullard, 1989; Surlykke *et al.*, 1998) y fue sugerida por Lees

(1992) en el género *Urania*. Una evidencia a favor de la comunicación intraespecífica, es la coincidencia entre la gama de máxima sensibilidad del órgano auditivo (15-20 kHz) y la frecuencia de máxima emisión del órgano encontrada por Barro *et al.* (2009): entre 15,6 y 28,1 kHz, con un máximo de emisión en 19,9 kHz.

El uso del sonido como forma de atracción de la pareja en el contexto de la conducta de apareamiento en *U. boisduvalii* no parece probable. En primer lugar, las señales emitidas tienen un patrón temporal muy irregular, mientras que las especies que usan el sonido en su conducta sexual generalmente emiten señales con un patrón regular en el tiempo (Sanderford y Conner, 1995; Sanderford *et al.*, 1998; Nakano, *et al.*, 2006, 2008). Además, en ninguno de los apareamientos observados en el laboratorio se detectó emisión de sonido (Barro *et al.*, 2009), lo cual ha sido informado también para otras especies del género *Urania* (Lees 1992).

En cambio, en nuestras observaciones de campo en diferentes localidades del país, hemos detectado machos de *U. boisduvalii* emitiendo sonido en las cercanías de sus plantas de percha u hospederas, mientras persiguen a otro ejemplar de su misma especie, a otro insecto, e incluso a un pequeño murciélago insectívoro. La persecución suele durar varios segundos y cuando el intruso abandona el territorio, el macho emisor regresa a su sitio de percha o vuela en círculos alrededor de la planta desde donde comenzó la persecución y deja de producir sonido. Esta conducta resulta similar a la descrita para otros lepidópteros diurnos como el agaristido *Hecathesia thyridion* (Alcock *et al.*, 1989) y el ninfálido *Hamadryas feronia* (Yack *et al.*, 2000). Todos estos datos apoyan la sugerencia de Lees (1992) en otros uránidos, acerca de que el sonido producido por los machos de estas especies pudiera estar relacionado con la defensa de un territorio.

Sin embargo, el marcaje del territorio puede no estar totalmente desvinculado de la reproducción. En otros lepidópteros diurnos como *H. feronia* y en *H. thyridion*, una vez que los machos marcan el territorio, la hembra es atraída por el macho ocupante y usualmente copula con él (Alcock *et al.*, 1989; Sørlykke y Fullard, 1989; Yack *et al.*, 2000). No podemos descartar que ambas funciones se combinen también en *Urania*. Los argumentos para esta afirmación son los siguientes: Según Spangler *et al.* (1984) y Heller y Krahe (1994) los movimientos generados para produ-

cir sonido pueden facilitar la liberación de feromonas en los pirálidos. Lees (1992) observó que en *U. fulgens*, simultáneamente con la estridulación se produce la eversión de un penacho de pelos (*hair pencils*) situado entre la coxa y el fémur, que podría dispersar alguna sustancia química; *U. boisduvalii*, posee igualmente ese penacho de pelos. Para establecer la relación entre ambos mecanismos de comunicación se imponen observaciones de la conducta de apareamiento en condiciones naturales.

## LITERATURA CITADA

- Agee, H.R. (1967): Response of acoustic sense cells of the bollworm and tobacco budworm to ultrasound. *Journal of Economic Entomology* 60: 336-369
- Alcock J., D.T. Gwynne e I.R. Dadour (1989): Acoustic Signaling, Territoriality and Mating in Whistling Moths, *Hecathesia thyridion* (Agaristidae). *Journal of Insect Behavior* 2 (1): 27-37
- Barro, A.; M. Vater; M. Pérez y F. Coro (2009): Surface structure of sound emission organs in *Urania* moths. En: "Functional Surfaces in Biology" S. Gorb, Ed. Springer Verlag, Alemania. pag- 189-199
- Cardone, B. y J. H. Fullard (1988): Auditory characteristics and sexual dimorphism in the gypsy moth. *Physiological Entomology* 13: 9-14
- Coro, F. (1986): El órgano timpánico de *Urania boisduvalii* (Lepidoptera: Uraniidae). *Ciencias Biológicas* 15: 3-17.
- Coro, F. y A. Barro (1997): Sensibilidad espectral del receptor auditivo A<sub>1</sub> en varias especies de lepidópteros. *Revista Biología* 11: 41-51.
- Coro, F. y M. Pérez (1983): Peripheral interaction in the tympanic organ of a moth. *Naturwissenschaften* 70: 99-100
- Coro, F. y M. Pérez (1984): Intensity coding by auditory receptors in *Empyreuma pugione* (Lepidoptera: Ctenuchidae). *Journal of Comparative Physiology A* 154: 287-295.
- Eltringham, H. (1923): On the tympanic organ in *Chrysiridia ripheus* Drury. *Transactions of the Entomological Society of London* 3-4: 433-458.
- Faure, P. A.; J.H. Fullard y J.W. Dawson (1993): The gleaning attacks or the northern long-eared bat,

- Myotis septentrionalis*, are relatively inaudible to moths. *The Journal of Experimental Biology* 178: 173-189
- Fullard, J.H. (1983): One step ahead. *Animal Kingdom* 86: 31-37
- Fullard, J.H. (1984a): External auditory structures in two species of neotropical notodontid moths. *Journal of Comparative Physiology A* 155: 625-632.
- Fullard, J.H. (1984b): Acoustic relationships between tympanate moths and the Hawaiian hoary bat (*Lasiurus cinereus semotus*). *Journal of Comparative Physiology A* 155: 795-801
- Fullard, J.H. (1988): The tuning of moth ear. *Experientia* 44: 423-428
- Fullard, J.H. (1994): Auditory changes in noctuid moths endemic to a bat-free habitat. *Journal of Evolutionary Biology* 7: 435-445
- Fullard, J.H. (2006): Evolution of hearing in moths: the ears of *Oenosandra boisduvalii* (Noctuoidea: Oenosandridae). *Australian Journal of Zoology* 54: 51-56
- Fullard, J.H. y J.W. Dawson (1999): Why Do Diurnal Moths Have Ears? *Naturwissenschaften* 86:276-279
- Fullard, J.H. and J.E. Yack (1993): The evolutionary biology of insect hearing. *Trends of Ecology and Evolution* 8(7): 248-252.
- Fullard J.H.; J.W. Dawson y D. S. Jacobs (2003): Auditory encoding during the last moment of a moth's life. *The Journal of Experimental Biology* 206: 281-294
- Fullard, J.H.; J.E Dawson; L.D. Otero y A. Surlykke (1997): Bat-deafness in a day-flying moths (Lepidopera, Notodontidae, Diopinae). *Journal of Comparative Physiology A* 181: 477-483
- Fullard, J.H.; L.D. Otero; A. Orellana y A. Surlykke (2000): Auditory sensitivity and diel flight activity in Neotropical Lepidoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 93 (4): 956-965
- Fullard, J.H.; M.E. Jackson; D.S. Jacobs; C.R. Pavey y C.J. Buwell (2008): Surviving cave bats: auditory and behavioural defences in the Australian noctuid moth *Speiredonia spectans*. *The Journal of Experimental Biology* 211: 3808-381
- Heller, K.G. y R. Krahe (1994): Sound production and hearing in the pyralid moth *Symmoracma minoralis*. *The Journal of Experimental Biology* 187: 101-111
- Lechtenberg, R. (1971): Acoustic response of the B cell in noctuid moths. *Journal of Insect Physiology* 17: 2395-2408
- Lees, D.C. (1992): Foreleg stridulation in male *Urania* moths (Lepidoptera: Uraniidae). *Zoological Journal of Linneo Society*. 106: 163-170
- Mason, A.C. y P. Faure (2004): The Physiology of Insect Auditory Afferents. *Microscopy Research and Technique* 63: 338-350
- Minet, J. (1983): Étude morphologique et phylogénétique des organes tympaniques des Pyraloidea. 1- Généralités et homologies (Lepidoptera: Glossata). *Annals de la Société Entomologie de France*. 19 (2):175-207.
- Minet, J. y A. Surlykke (2003): Auditory and sound producing organs. In NP Kristensen (ed.) Handbook of Zoology, vol. IV. Arthropoda: Insecta. Part 36: Lepidoptera, Moths and Butterflies, Vol 2: Morphology, Physiology and Development, Walter de Gruyter, Berlin. pp 289-323
- Muma, K.E. y J.H. Fullard (2004): Persistence and regression of hearing in the exclusively diurnal moths, *Trichidezia albobittata* (Geometridae) and *Lycomorpha pholus* (Arctiidae). *Ecological Entomology* 29: 718-726
- Nakano, R.; Y. Ishikawa; S. Tatsuki; A. Surlykke *et al.* (2006): Ultrasonic courtship song in the Asian corn borer moth, *Ostrinia furnacalis*. *Naturwissenschaften* 93: 292-296
- Nakano, R.; N. Skals; T. Takanashi; A. Surlykke *et al.* (2008): Moth produce extremely quiet ultrasonic courtship songs by rubbing specialized scales. *Proceedings Natural Academic of Sciences* 105 (33): 11812-11817
- Norman, A.P. y G. Jones (2000): Size, peripheral auditory tuning and target strength in noctuid moths. *Physiological Entomology* 25: 346-353
- Pérez, M. y F. Coro (1983): Actividad eléctrica espontánea del órgano timpánico en varias especies de lepidópteros. *Ciencias Biológicas* 9: 26-36
- Pérez, M. y F. Coro (1984): Physiological characteristics of the tympanic organ in noctuid moths. I. Responses to brief acoustic pulses. *Journal of Comparative Physiology A* 154: 441-447
- Pérez, M. y F. Coro (1985): Physiological characteristics of

- the tympanic organ in noctuid moths. II. Responses to 45 ms and 5 s acoustic stimuli. *Journal of Comparative Physiology A* 156: 689-696
- Pérez, M. y F. Coro (1986): Inhibición lateral periférica en el órgano timpánico de dos especies de lepidópteros. *Ciencias Biológicas* 16: 39-48
- Pérez, M. y R.D. Zhantiev (1976): Functional organization of the tympanal organ of the flour moth, *Ephestia kueiella*. *Journal of Insect Physiology* 22: 1267-1273
- Pérez, M.; O. Mojena y F. Coro (1991): Influencia de la duración del estímulo en la codificación de intensidad por el órgano timpánico de dos lepidópteros. *Biología V* (1): 37-44
- Roeder, K.D. (1964): Aspects of the noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats. *Journal of Insect Physiology* 10: 529-546.
- Roeder, K.D. (1966): Acoustic sensitivity of the noctuid tympanic organ and its range for the cries of bats. *Journal of Insect Physiology* 12: 843-859
- Roeder, K.D. (1974a): Acoustic sensory responses and possible bat evasion tactics of certain moths. En "Proceedings of the Canadian Society of Zoologists Annual Meeting". (Ed. M. D. B. Burt.) pp. 71-78. (University of New Brunswick Press: Fredericton, NB.)
- Roeder, K.D. (1974b): Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organs of some noctuid and geometrid moths. *Journal of Insect Physiology* 20: 55-66
- Roeder, K.D. (1975): Neural factors and evitability in insect behavior. *Journal of Experimental Zoology* 194:75-88
- Roeder K.D. y A.E. Treat (1957): Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *Journal of Experimental Zoology* 134: 127-157
- Roeder K. D. y A. E. Treat (1961): The reception of bat cries by the tympanic organ of Noctuid Moths. En "Sensory communication". W. Rosenblith (Ed.) M.I.T. Press Cambridge pp 545-560
- Rydell, J.; N. Skals; A. Surlykke y M. Svensson (1987): Hearing and bat defence in geometrid winter moth. *Proceedings of The Royal Society of London* 264: 83-88
- Sanderford, M.V. y W.E. Conner (1995): Acoustic courtship communication in *Syntomeida epilais* Wlk. (Lepidoptera: Arctiidae, Ctenuchinae). *Journal of Insect Behavior* 8 (1): 19-31
- Sanderford, M.V.; F. Coro y W.E. Conner (1998): Courtship behavior in *Empyreuma affinis* Roth. (Lepidoptera, Arctiidae, Ctenuchinae): Acoustic signals at tympanic organ response. *Naturwissenschaften* 85: 82-87
- Scoble, M. J. (1992): The Lepidoptera. Form, function and diversity. Oxford University Press, London. 404pp
- Skals, N. y A. Surlykke (2000): Hearing and evasive behaviour in the greater wax moth, *Galleria mellonella* (Pyralidae). *Physiological Entomology* 25: 354-362
- Suga, N. (1961): Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths. *Japanese Journal of Physiology* 11: 666-677
- Surlykke, A. (1986): Moth hearing on the Faroe Islands, an area without bats. *Physiological Entomology* 11:221-225
- Surlykke, A. y M. Filskov (1997): Hearing in Geometrid Moths. *Naturwissenschaften* 84: 356-359
- Surlykke, A. y J.H. Fullard (1989): Hearing of the Australian Whistling moth, *Hecatesia thyridion*. *Naturwissenschaften* 76: 132-134.
- Surlykke, A. y A.E. Treat (1995): Hearing in wintermoths. *Naturwissenschaften* 82: 382-384
- Surlykke A.; N. Skals; J. Rydell y M. Svensson (1998): Sonic hearing in a diurnal geometrid moth *Archiearis parthenias*, temporally isolated from bats. *Naturwissenschaften* 85: 36-37
- Waters, D. A. (1996): The peripheral auditory characteristics of noctuid moths: Information encoding and endogenous noise. *The Journal of Experimental Biology* 199: 857-868
- Waters, D. A. (2003): Bats and moths: what is there left to learn? *Physiological Entomology* 28: 237-250
- Yack, J.E. y J.H. Fullard (2000): Ultrasonic hearing in nocturnal butterflies. *Nature* 403: 265- 266
- Yack, J.E.; L.D. Otero; J.W. Dawson; A. Surlykke et al. (2000): Sound Production and Hearing in the Blue Cracker Butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *The Journal of Experimental Zoology*

• • •

**Editor para correspondencia:** Dennis Denis Ávila