

Comparative approaches to the neurobiology of avian vocal learning

Zhilei Zhao and Jesse H. Goldberg
Current opinion in Neurobiology (2025) 92:102993

Συγκριτικές προσεγγίσεις της νευροβιολογίας της φωνητικής μάθησης των πτηνών

Ομάδα 15: Μαρμαρά Αικατερίνη, Μισιρλόγλου Σοφία



Zebra finch (*Taeniopygia guttata*) (a)



b



c

b) Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*)

c) Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*)

Περίληψη

Το κελάηδισμα των πουλιών παρέχει μια ευκαιρία για μελέτη της αισθησιοκινητικής μάθησης στο πλαίσιο της εξέλιξης του εγκεφάλου. Παρά τη τεράστια ποικιλία στη συμπεριφορά του κελαηδίσματος μεταξύ των ειδών, η κατανόηση των μηχανισμών του τραγουδιού προέρχεται κυρίως από το **zebra finch**, ένα ~~κλειστού τύπου~~ είδος ωδικού πτηνού που μαθαίνει ένα απλό και στερεοτυπικό τραγούδι, το οποίο συνεχίζει να τραγουδά καθ'όλη τη διάρκεια της ζωής του. Παραμένει ασαφές εάν οι νευρικοί μηχανισμοί παραγωγής και εκμάθησης του zebra finch γενικεύονται σε άλλα είδη, συμπεριλαμβανομένων ανοιχτού τύπου “μαθητών” με πιο σύνθετες και μεταβλητές φωνητικές εκφράσεις. Εδώ, εξετάζεται η επικοινωνία των σπίνων (finch) σε σύγκριση με είδη πτηνών που είναι στενά ή μακρινά συγγενικά. Τίθεται πρόταση πως η σύγκριση των ωδικών πτηνών και των παπαγάλων, αδελφών κλάδων που διαχωρίστηκαν πριν από 50 εκατομμύρια χρόνια και παρουσιάζουν τόσο ομοιότητες όσο και διαφορές στη συμπεριφορά και τα νευρικά κυκλώματα, θα είναι ιδιαίτερα χρήσιμη για τη διάκριση των γενικών αρχών από τις νευρικές λύσεις στις ανάγκες κάθε είδους.

Ο όρος “κλειστού τύπου” είδος (closed-ended) αναφέρεται σε είδη που μαθαίνουν τα τραγούδια τους μόνο μέσα σε μια συγκεκριμένη περίοδο της ζωής τους, συνήθως κατά τη νεαρή ηλικία. Μετά από αυτή την περίοδο, τα τραγούδια τους απομνημονεύονται και δεν αλλάζουν ή δεν μαθαίνουν νέα καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής τους. Αντίθετα, τα “ανοιχτού τύπου” είδη (opened-ended) μπορούν να μαθαίνουν και να προσθέτουν νέα τραγούδια ακόμη και στην ενήλικη ζωή, παρουσιάζοντας μεγαλύτερη μεταβλητότητα στο τραγούδι τους.

Εισαγωγή

Ποικίλες ευκαιρίες για την κατανόηση τόσο της συμπεριφοράς των πτηνών όσο και των υποκείμενων νευρικών μηχανισμών τους, παρέχει η συγκριτική προσέγγιση στην έρευνα ανάμεσα σε στενά αλλά και μακρινά συγγενικά είδη. Μέσω της σύγκρισης στενά συγγενικών ειδών, με διακριτά συμπεριφορικά χαρακτηριστικά, προκύπτει μια συσχέτιση μεταξύ των δομών και των λειτουργιών του εγκεφάλου, και της εξελικτικότητας των συστατικών των κυκλωμάτων. Αντιθέτως, από τη σύγκριση μακρινά συγγενικών ειδών με παρόμοιους στόχους συμπεριφοράς, γίνονται αντιληπτές οι διαφορετικές λύσεις σε παρόμοια υπολογιστικά προβλήματα, **θέτοντας περιορισμούς στους αλγόριθμους και τις νευρικές τους εφαρμογές.** Δηλαδή? Τέλος, χάριν σε χρόνιες παρατηρήσεις, η εξέλιξη της φωνητικής μάθησης σε ποικιλία κλάδων αποτελεί γεγονός ιδανικό για τις συγκριτικές αυτές μελέτες.

Τα ωδικά πτηνά μαθαίνουν τα τραγούδια τους από τους γονείς και τον περίγυρό τους. Αυτή η διαδικασία μάθησης αυξάνει την ποικιλομορφία των τραγουδιών μέσα σε ένα είδος. Η

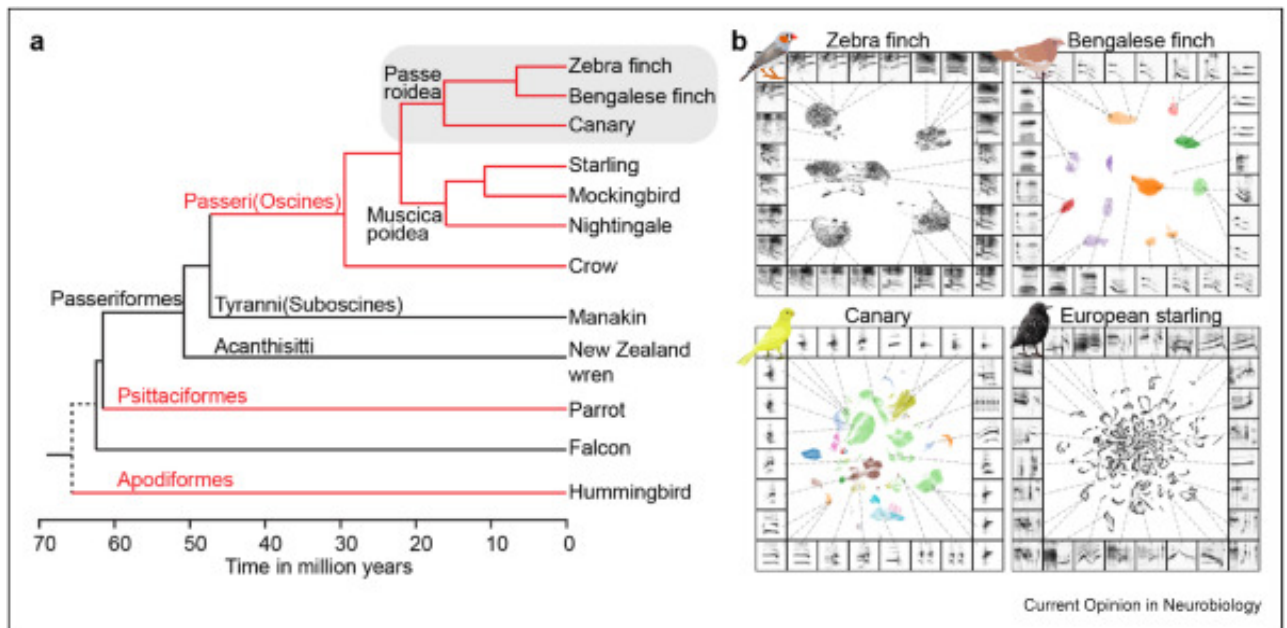
πιτσιλωτός
σπίνος

ετερογένεια των τραγουδιών επηρεάζεται από προσωρινές αλλαγές στο τοπικό περιβάλλον, όπως οι θόρυβοι, τα διαφορετικά είδη και η βλάβη της περιοχής, ή από την διαδικασία της λανθασμένης μίμησης των τραγουδιών από τους γονείς στα παιδιά. Έτσι, τα τραγούδια τροποποιούνται από γενιά σε γενιά. Ως αποτέλεσμα προκύπτει το γεγονός ότι στα περισσότερα είδη ωδικών πτηνών υπάρχουν διάλεκτοι τραγουδιών και γεωγραφικά εξαρτώμενες παραλλαγές στα τραγούδια. Το κελάηδισμα των πουλιών αποτελεί ένα καλό παράδειγμα ενός πολιτισμικά εξελισσόμενου συστήματος, το οποίο εξαρτάται από την μετάδοση πληροφοριών εντός κοινοτήτων.

Εξέλιξη της φωνητικής μαθησιακής συμπεριφοράς στα πουλιά

Οι μηχανισμοί του τραγουδιού μέχρι σήμερα έχουν μελετηθεί αναλυτικά κυρίως σε τρία είδη της υπεροικογένειας των ωδικών πτηνών *Passeroidea*. Τα είδη αυτά είναι: τα zebra finch (*Taeniopygia guttata*), τα Bengalese finch (*Lonchura striata domestica*), και τα καναρίνια (*Serinus canaria*). Μελέτες στους μηχανισμούς παραγωγής τραγουδιού σε μακρινούς κλάδους ωδικών πτηνών, στον παπαγάλο, και σε γενεαλογίες κολιβριών (hummingbirds, *Apodiformes*), περιορίζονται κυρίως στην ανατομία και σε **άμεσα πρώιμα γονίδια**, ^{γονίδια άμεσης πρώιμης απόκρισης} παρά το γεγονός ότι τα προαναφερθέντα εξέλιξαν αυτόνομα τη φωνητική μάθηση. Λόγω αυτού του περιορισμού ερευνητικών δεδομένων μόνο ένα μικρό μέρος της φυλογένεσης των πτηνών έχει διερευνηθεί σε βάθος από τους νευροβιολόγους για τη μελέτη της φωνητικής μάθησης.

Τα άμεσα πρώιμα γονίδια (IEGs) καθοδηγούν τη σύγκριση μεταξύ “στόχου” και “πραγματικής απόδοσης”, καθώς ενεργοποιούνται στη περιοχή X και στο HVC (δομές που αναλύονται παρακάτω), όταν το πουλί προσπαθεί να αναπαράγει το τραγούδι και να βελτιώσει την απόδοσή του. Είναι γονίδια που εκφράζονται γρήγορα και παροδικά ως πρώτη απάντηση σε διάφορα εξωτερικά ή εσωτερικά ερεθίσματα, χωρίς να απαιτείται νέα πρωτεϊνοσύνθεση. Με τεχνικές, όπως *in situ* υβριδοποίηση, οι ερευνητές βλέπουν ποιες περιοχές ενεργοποιούνται από συγκεκριμένα συλλαβικά μοτίβα, επιτρέποντας λεπτομερή καταγραφή των συμμετεχόντων νευρωνικών κυκλωμάτων.



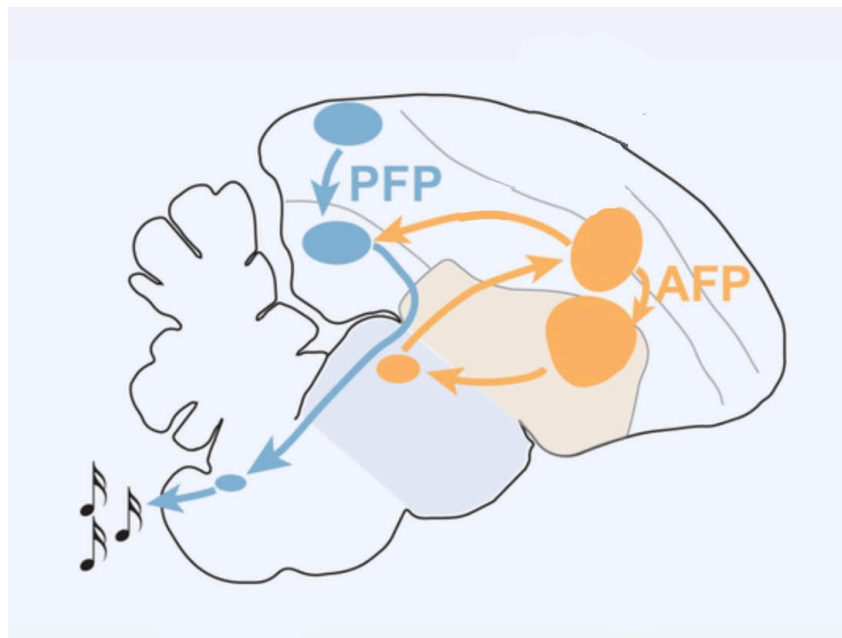
Εικόνα 1: Εξέλιξη και ποικιλομορφία των συμπεριφορών φωνητικής μάθησης στα πουλιά. (α) Φυλογένεση επιλεγμένων πουλιών με φωνητική μάθηση και εξωομάδων (γκρι πλαίσιο). Τρεις κύριες γενεαλογίες φωνητικών μαθητών εμφανίζονται με κόκκινο χρώμα. Η σκιασμένη περιοχή υποδεικνύει το τμήμα της φυλογένεσης όπου συγκεντρώνονται οι περισσότερες νευροβιολογικές μελέτες της φωνητικής μάθησης. (β) Προβολή UMAP του φωνητικού ρεπερτορίου τεσσάρων ειδών ωδικών πτηνών. Κάθε πίνακας αντιπροσωπεύει το ρεπερτόριο ενός μεμονωμένου ατόμου, με κάθε σημείο στο διάγραμμα διασποράς να αντιπροσωπεύει την απόδοση μιας συλλαβής τραγουδιού και τις διακεκομμένες γραμμές να υποδεικνύουν τα φασματογραφήματα επιλεγμένων παραδειγμάτων. Οι συστάδες υποδεικνύουν διακριτούς τύπους συλλαβών. (1)

Διακριτές οδοί του συστήματος τραγουδιού για τη φωνητική στερεοτυπία και τη μεταβλητότητα στα ωδικά πτηνά

Τα πυρηνικά συστήματα τραγουδιού είναι εξειδικευμένοι εγκεφαλικοί πυρήνες, αποτελούμενοι από κύτταρα και νευρωνικά δίκτυα, και ελέγχουν τη παραγωγή των τραγουδιών, καθώς επιμελούνται την αναγνώριση και τη διάκριση ηχητικών μοτίβων. Τα συστήματα αυτά βρίσκονται στα ωδικά πτηνά, στους παπαγάλους (*Psittaciformes*) και τα κολίβρια, αλλά απουσιάζουν σε μεγάλο βαθμό από τα μη ωδικά πτηνά, όπως το περιστέρι και η όρνιθα. Παρουσιάζουν μια πολύ παρόμοια ανατομική δομή με μια διακριτή οπίσθια (PFP) και μια πρόσθια οδό (AFP) του πρόσθιου εγκεφάλου, η οποία με τη σειρά της απαρτίζεται από έναν βασικό γαγγλιακό θαλαμοκορτικό βρόχο. Βλ. Εικόνα 1

Επεξήγηση δομών του πρόσθιου εγκεφάλου των ωδικών πτηνών

Ο γαγγλιακός θαλαμοκορτικός βρόχος είναι ένας νευρωνικός βρόχος που συνδέει λειτουργικά τα βασικά γάγγλια, τον θάλαμο και τον εγκεφαλικό φλοιό. Συγκεκριμένα, μεταφέρει πληροφορίες από τα βασικά γάγγλια προς τον φλοιό μέσω του θαλάμου και αντίστροφα, διαδραματίζοντας κρίσιμο ρόλο στην εκμάθηση και στον έλεγχο του τραγουδιού, αλλά και στη διαμόρφωση της συμπεριφοράς και στην επικοινωνία. Παράλληλα, ο PFP (posterior forebrain pathway) είναι μια εξειδικευμένη περιοχή του φλοιού, η οποία συμμετέχει στη διαμόρφωση και τη ρύθμιση κινητικών προτύπων που απαιτούνται για τη παραγωγή στερεότυπων μελωδικών και γραμμικών μοτίβων του τραγουδιού. Παίζει σημαντικό ρόλο στην ακρίβεια και στην πλαστικότητα της φωνητικής παραγωγής, επιτρέποντας στα ωδικά πουλιά να μαθαίνουν, να βελτιώνουν και να προσαρμόζουν τα τραγούδια τους με μεγάλη λεπτομέρεια. Ακόμη, αποτελεί το προκινητικό δίκτυο για τη παραγωγή του τραγουδιού. Τέλος, ο AFP (anterior forebrain pathway) αποτελεί επίσης εξειδικευμένη δομή του πρόσθιου εγκεφάλου και συμβάλλει στην διαμόρφωση και την τροποποίηση του τραγουδιού, ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια της μαθησιακής περιόδου, παρέχοντας πλαστικότητα. Λειτουργεί συμπληρωματικά με τον PFP, αλλά μέσω μηχανισμών ανάδρασης και πειραματισμού, προάγει τη τυχαία φωνητική δραστηριότητα, γεγονός που τον καθιστά κρίσιμο για την εδραίωση και τη διατήρηση του τραγουδιού.



Εικόνα 2: Σχηματική απεικόνιση των οδών των PFP και AFP για κατανόηση της πορείας παραγωγής τραγουδιού στα ωδικά πτηνά. Παρακάτω παρατίθεται λεπτομερής απεικόνιση ολόκληρου του συστήματος παραγωγής. (5)

Στη λεζάντα
εξηγούμε τι βλέπουμε
στην εικόνα

Η έξοδος των συστημάτων τραγουδιού γίνεται μέσω του ισχυρού πυρήνα του arcopallium (RA), ενός κινητικού φλοιώδους πυρήνα, που αποτελεί βασικό στοιχείο για την παραγωγή των τραγουδιών και των φωνητικών κλήσεων. Ο πυρήνας αυτός απορρέει απευθείας στα αναπνευστικά κυκλώματα του εγκεφαλικού στελέχους και στους φωνητικούς κινητικούς νευρώνες. Λαμβάνει σήματα μόνο από δύο κύριες εισόδους: τον προκινητικό πυρήνα του PFP ή αλλιώς HVC και τον πλευρικό μεγαλοκυτταρικό πυρήνα του πρόσθιου nidopallium/ προκινητικό πυρήνα του AFP ή αλλιώς LMAN.

Το arcopallium στα ωδικά πτηνά είναι μια σημαντική περιοχή του πρόσθιου εγκεφάλου.

Περιλαμβάνει διάφορες υποδομές, όπως το πρόσθιο, το ραχιαίο, το ενδιάμεσο και το μέσο τμήμα, και συνδέεται κυρίως με κινητικές λειτουργίες και επεξεργασία αισθητηριακών δεδομένων. Επικαλύπτει εν μέρει περιοχές ομόλογες με την αμυγδαλή των θηλαστικών.

Ο HVC βρίσκεται στον μετωπιαίο λοβό του εγκεφάλου των ωδικών πτηνών και είναι σημαντικός για τη χρονική δομή του τραγουδιού. Λειτουργεί, δηλαδή, ως ένα ρολόι το οποίο καθορίζει ακριβώς ποιοι προκινητικοί νευρώνες πρέπει να ενεργοποιηθούν σε μια δεδομένη χρονική στιγμή. Βλάβες ή απενεργοποίηση του HVC οδηγούν σε απώλεια της χρονικής δομής στο τραγούδι, με συνέπεια τα ενήλικα πουλιά να τραγουδούν σαν νεαρά. Επιπλέον, έχει κρίσιμο ρόλο ως κέντρο μνήμης και προγραμματισμού, βοηθώντας τα πουλιά να αποθηκεύσουν τα πρότυπα τραγουδιού που μαθαίνουν. Ο LMAN με τη σειρά του αποτελεί τμήμα του AFP και προωθεί τη πλαστικότητα και τον πειραματισμό κατά τη περίοδο της μάθησης, βασιζόμενος στην ακουστική μνήμη. Οι νευρώνες αυτής της οδού εμφανίζουν εκρηκτική ενεργοποίηση, που οδηγεί σε φωνητική φλυαρία στα νεαρά άτομα και διαφορετική φωνητική απόδοση στους ενήλικες. Αυτοί στέλνουν σήματα προς άλλους προκινητικούς νευρώνες, προωθώντας έτσι την μεταβλητότητα του τραγουδιού. Απενεργοποίηση του LMAN έχει ως αποτέλεσμα μια εξαιρετικά στερεοτυπική φωνητική απόδοση, ακόμα και στα νεαρά πτηνά. Επίσης, η ελεγχόμενη ψύξη ^{?????} μόνο του LMAN προκαλεί εκλεκτική επιμήκυνση των ποικίλων συλλαβών κατά τη φωνητική φλυαρία. Η απενεργοποίηση της μιας από αυτές τις δύο οδούς απομονώνει τον ρόλο της άλλης στο τραγούδι των πτηνών.

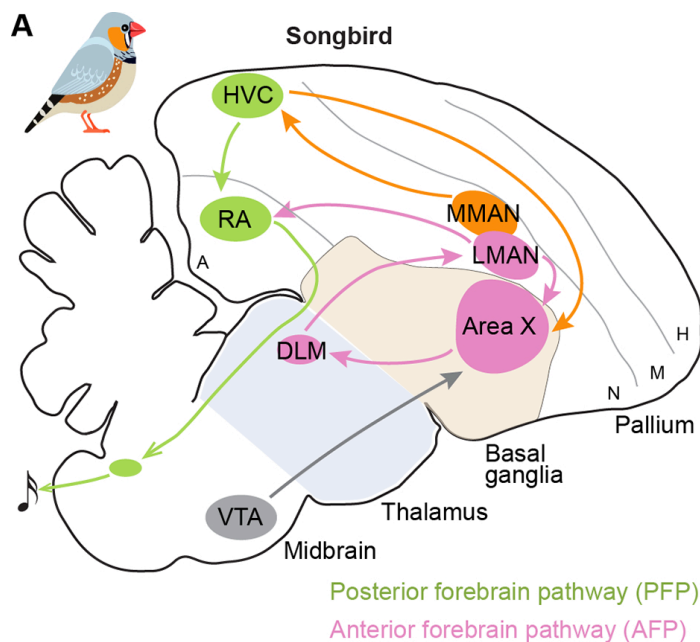
Συμπερασματικά, ο PFP των ωδικών πτηνών παράγει στερεοτυπικές νευρικές ακολουθίες σημαντικές για το αντίστοιχο στερεότυπο τραγούδι των ενηλίκων, ενώ ο AFP παράγει εξαιρετικά τυχαία δραστηριότητα που αντιστοιχεί στις τυχαίες πτυχές του φωνητικού φλυαρήματος, χαρακτηριστικό κρίσιμο για τη μάθηση. ^{Χρειάζονται τα πειράματα και οι εικόνες}

Όπως αναμένεται, ανάμεσα στα διαφορετικά είδη τα συστήματα αυτά παρουσιάζουν και αρκετές παραλλαγές. Λόγου χάρη, στα καναρίνια και στα Bengalese finch παρατηρούνται μικρές τροποποιήσεις στη λειτουργία του συστήματος τραγουδιού, με συνέπεια τη πολυπλοκότητα της αλληλουχίας των συλλαβών, σε σχέση με το zebra finch. Στα δύο προαναφερθέντα είδη, ο HVC ενεργοποιείται για το ίδιο ακουστικό στοιχείο σε διαφορετικά συναπτικά πλαίσια. Επιπλέον, η βλάβη είτε της περιοχής X είτε ενός άλλου πυρήνα εξόδου του AFP, δηλαδή του μεσαίου μεγαλοκυτταρικού πυρήνα του πρόσθιου nidopallium (MMAN), αυξάνει τη συντακτική μεταβλητότητα στα Bengalese finch, σε αντίθεση με τα zebra

finch, στα οποία οι δομές αυτές έχουν μικρή επίδραση στην παραγωγή τραγουδιού των ενηλίκων.

Η περιοχή X (Area X) αποτελεί εξειδικευμένο τμήμα του βασικού γαγγλίου του πτηνού και σχετίζεται άμεσα με τον έλεγχο και την εκμάθηση του τραγουδιού. Διαδραματίζει κρίσιμο ρόλο στην ντοπαμινεργική ροή, η οποία ενισχύει τη μαθησιακή διαδικασία, όπως αναλύεται παρακάτω.

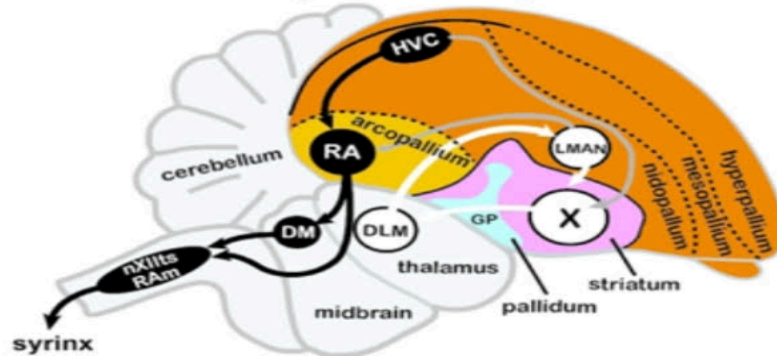
Ο μεσαίος μεγαλοκυτταρικός πυρήνας του nidopallium (MMAN) είναι ένας από τους πυρήνες του nidopallium του εγκεφάλου των πτηνών, όπου τα κύτταρα είναι σχετικά μεγάλα. Παίζει ρόλο στη νευρική επεξεργασία και συνδέεται με άλλα μέρη του εγκεφάλου που εμπλέκονται σε λειτουργίες όπως η κινητική ρύθμιση και η συμπεριφορά. Πιο αναλυτικά, το nidopallium των πτηνών περιλαμβάνει πολλαπλούς πυρήνες, από τους οποίους ο μεσαίος μεγαλοκυτταρικός πυρήνας διακρίνεται για το μέγεθος των κυττάρων του και πιθανολογείται πως συμμετέχει σε λειτουργίες συντονισμού κινήσεων ή νευρογενετικής επεξεργασίας. Ο ίδιος διαδραματίζει σημαντικό ρόλο τόσο στο νευροανατομικό υπόστρωμα του τραγουδιού των ωδικών πουλιών όσο και σε άλλα συστήματα που συσχετίζονται με το συντονισμό και τη ρύθμιση κινητικών δράσεων.



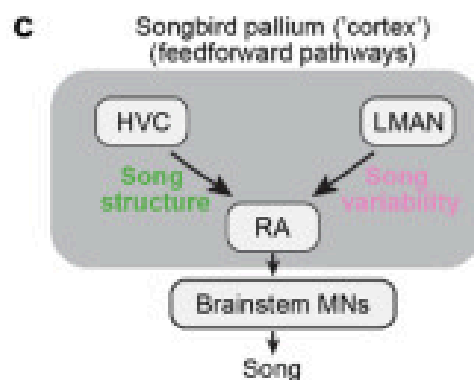
Εικόνα 3α: Οβελιαία όψη (κάθετη, διαμήκη στον εγκέφαλο και τον χωρίζει σε δεξί και αριστερό τμήμα) που δείχνει την οπίσθια οδό του πρόσθιου εγκεφάλου (πράσινο) και την πρόσθια οδό του πρόσθιου εγκεφάλου (ροζ) στο zebra finch. Τα πορτοκαλί σχήματα υποδεικνύουν τους φωνητικούς πυρήνες και τις συνδέσεις που είναι ειδικές για τα ωδικά πτηνά. Συντομογραφίες: H για hyperpallium, M για mesopallium, N για nidopallium, A για arcopallium. Αναφέρονται οι πυρήνες RA, HVC, LMAN, MMAN και περιοχή X. Επίσης αναφέρονται: DLM το μεσαίο τμήμα του ραχιαίου θαλάμου (υποφλοιική δομή του εγκεφάλου που

εμπλέκεται στην επικοινωνία μεταξύ αισθητηριακών και εγκεφαλικών περιοχών, και την επεξεργασία τραγουδιού), VTA η κοιλιακή τεγμεντική περιοχή (υποφλοιώδης περιοχή του μεσεγκεφάλου που παίζει σημαντικό ρόλο στην παραγωγή και απελευθέρωση της ντοπαμίνης, η οποία θα αναλυθεί παρακάτω). (5)

(B) Convergent Pathways for Vocalizations Song Control System



Εικόνα 3b: Σχηματικά διαγράμματα εξειδικευμένων οδών για το κελάηδισμα των πουλιών. Απεικονίζονται κυκλώματα ελέγχου της φωνής του ενήλικου αρσενικού zebra finch, στο παρασαγίτιο επίπεδο (παράλληλα στο μέσο επίπεδο του εγκεφάλου/το μεσολόβιο). Ορισμένες δομές έχουν παραλειφθεί για λόγους σαφήνειας. Το σύστημα αποτελείται από μια άμεση κινητική οδό για την παραγωγή του κελαηδίσματος (με μαύρο χρώμα) που περιλαμβάνει συνδέσεις από το HVC στο RA, και από το RA στους πυρήνες του εγκεφαλικού στελέχους, που εμπλέκονται στον φωνητικό-κινητικό και αναπνευστικό έλεγχο (nXIIIts, RA), και μια πρόσθια οδό του πρόσθιου εγκεφάλου για την εκμάθηση του τραγουδιού (με λευκό χρώμα) που περιέχει έναν βρόχο με προβολές από το LMAN του φλοιού στην περιοχή X του ραβδωτού σώματος, από την περιοχή X στο DLM του θαλάμου, από το DLM στο LMAN και από το LMAN πίσω στην περιοχή X. Οι πρόσθετες συνδέσεις εμφανίζονται με γκρι χρώμα. (6)



Εικόνα 3c: Τα παλλιακά («φλοιώδη») τμήματα των συστημάτων τραγουδιού των ωδικών πτηνών. Η οδός HVC-RA καθοδηγεί την παραγωγή στερεότυπης δομής τραγουδιού, ενώ η οδός LMAN-RA καθοδηγεί τη φωνητική ποικιλομορφία και το φλυαρία. Οι λειτουργίες των ανάλογων οδών στους παπαγάλους είναι άγνωστες. (1)

Ντοπαμινεργική ενίσχυση για τη φωνητική εκμάθηση των ωδικών πτηνών

Τα νεαρά zebra finch εξασκούνται στο τραγούδι χιλιάδες φορές την ημέρα για να το ταυρίσουν σταδιακά με τη μνήμη ενός τραγουδιού που άκουσαν νωρίς στη ζωή τους, κάτι το οποίο αδυνατούν να κάνουν τα κωφά πτηνά. Η μάθηση του τραγουδιού στα ωδικά πτηνά βασίζεται σε δύο συμπληρωματικούς αλγορίθμους, την ενισχυτική μάθηση (RL) και τη μη εποπτευόμενη μάθηση, η οποία εμπεριέχει το πρόσθιο και το οπίσθιο μοντέλο (forward and inverse model).

Στην ενισχυτική μάθηση, τα ζώα αξιολογούν τα ίδια τις συλλαβές των τραγουδιών τους ως “καλές” ή “κακές” κατά τη διάρκεια της εξάσκησης. Η οπτογενετική ενεργοποίηση της απελευθέρωσης ντοπαμίνης (DA) στην περιοχή X του zebra finch, τον πυρήνα του συστήματος τραγουδιού, ενισχύει τις πρόσφατες φωνητικές παραλλαγές. Οι νευρώνες DA παρουσιάζουν φάσεις αύξησης μετά από φωνητικά αποτελέσματα που ξεπερνούν τις προσδοκίες του πτηνού, λειτουργώντας ως μηχανισμός επιβράβευσης και ενισχύοντας τις κινητικές ενέργειες που σχετίζονται με την ακρίβεια και την ποιότητα του τραγουδιού. Όταν παρουσιάζουν φάσεις μείωσης μετά από παραμορφωμένες συλλαβές λόγω ακουστικής ανατροφοδότησης, η πλαστικότητα του εγκεφάλου που ρυθμίζει το κελάηδισμα και τη φωνητική παραγωγή επηρεάζεται αρνητικά. Γενικότερα, η ντοπαμίνη παίζει σημαντικό ρόλο ως νευροδιαβιβαστής στην ενίσχυση της μάθησης, της κινητικής εκτέλεσης και της προσαρμογής του τραγουδιού στα ωδικά πτηνά. Η μείωση της υποδηλώνει συνήθως υπολειτουργία του δικτύου που ελέγχει τη μαθησιακή πλαστικότητα και τη παραγωγή τραγουδιού. Κατά συνέπεια, προκύπτει σταθεροποίηση λανθασμένων προτύπων ή περιορισμένη ικανότητα διόρθωσης, επηρεάζοντας έτσι την ποιότητα του τραγουδιού.

Η μάθηση του τραγουδιού στα ωδικά πτηνά ξεκινά από την περιέργεια για την ανακάλυψη των φωνητικών ικανοτήτων τους. Είναι ικανά να μάθουν τις φωνητικές τους εκφράσεις αντιγράφοντας το τραγούδι ενός ενήλικου αρσενικού φύλου. Αυτή η ικανότητα φωνητικής μάθησης απαιτεί από τα νεαρά πτηνά να ακούσουν και να απομνημονεύσουν τον ήχο του τραγουδιού των ενηλίκων και, στη συνέχεια, να μιμηθούν αυτό το τραγούδι μέσω μιας διαδικασίας που περιλαμβάνει αισθητηριοκινητική ολοκλήρωση.

Παρόλου που πρόκειται για έναν ισχυρό αλγόριθμο, απαιτείται τεράστια προσπάθεια για την επίτευξη του επιθυμητού αποτελέσματος. Μια λύση σε αυτό το ζήτημα είναι η ενσωμάτωση του RL στη μη εποπτευόμενη μάθηση, όπως παρατηρείται στο zebra finch.

Στη μη εποπτευόμενη μάθηση, τα ζώα δεν αξιολογούν απαραίτητα τα τραγούδια τους, αλλά μαθαίνουν εσωτερικά μοντέλα που περιλαμβάνουν τόσο τις προβλεπόμενες αισθητήριες συνέπειες των δικών τους κινητικών πράξεων (forward model), όσο και τις ενέργειες που πρέπει να συντελέσουν για να επιτευχθεί ο επιθυμητός ήχος (inverse model). Η ύπαρξη των forward models μπορεί να υποστηριχθεί από συγκεκριμένα, σχεδόν ενστικτώδη, “σινιάλα”

πρόβλεψης συμπεριφοράς που ενεργοποιούνται από ακουστικά κυκλώματα. Η ενστικτώδης αυτή συμπεριφορά πηγάζει από την ικανότητα ορισμένων πτηνών να μιμούνται ήχους από το περιβάλλον τους. Πρόκειται για μία ικανότητα σπάνια και, μεταξύ των πτηνών, έχει παρατηρηθεί μόνο σε παπαγάλους, ωδικά πτηνά και κολίβρια. Οι παπαγάλοι επιδεικνύουν την πιο εξελιγμένη φωνητική μίμηση πολύπλοκων ήχων μεταξύ των μη ανθρώπινων ζώων, κάτι που εξηγείται αναλυτικά σε επόμενη ενότητα.

Ταυτόχρονα, τα *inverse models* μπορούν να θεμελιωθούν από την ικανότητα συγκεκριμένων ακουστικών ανατροφοδοτήσεων που ενεργοποιούν προκινητική σηματοδότηση. Αυτή μπορεί να παράγει τον ίδιο ήχο, ακόμη και κατά τη διάρκεια του μη τραγουδιού, .

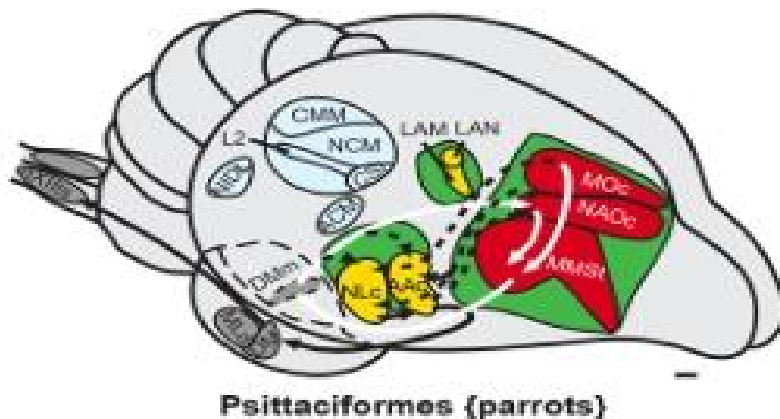
Η εκμάθηση των αισθητήριων συνεπειών του ίδιου του ατόμου, και των ενεργειών που απαιτούνται για την παραγωγή των επιθυμητών αισθητηριακών συνεπειών μπορεί, κατά κανόνα, να εφαρμοστεί σε αισθητηριοκινητικούς βρόχους/συσχετίσεις που υφίστανται νευροπλαστικότητα *Hebbian*. Οι αισθητηριοκινητικοί βρόχοι είναι κυκλώματα που συνδέουν την αισθητηριακή εισροή με την κινητική απόκριση, επιτρέποντας στο νευρικό σύστημα να προσαρμόζεται και να ελέγχει τις κινήσεις με βάση τις αισθητηριακές πληροφορίες. Η πλαστικότητα *Hebbian* είναι ένας μηχανισμός ενίσχυσης ή αποδυνάμωσης συνάψεων μεταξύ νευρώνων, ο οποίος βασίζεται στη συσχέτιση της δραστηριότητάς τους. Αν ένας προσυναπτικός νευρώνας (A) ενεργοποιείται λίγο πριν από έναν μετασυναπτικό νευρώνα (B), τότε η σύνναψη $A \rightarrow B$ ενισχύεται. Αν η δραστηριότητα δεν έχει συσχέτιση ή οι νευρώνες πυροδοτούν τα σήματα ασύγχρονα, η σύνναψη μπορεί να αποδυναμωθεί. “Neurons that fire together, wire together”. Επομένως, οι δύο αυτές καταστάσεις αλληλοεξαρτώνται και μαθαίνονται παράλληλα. Ο εγκέφαλος έχει μάθει να τις συνδέει, διότι οι συναπτικές ώσεις γίνονται σχεδόν ταυτόχρονα. Ο πυρήνας HVC περιγράφεται από τη θεωρία *Hebbian*.

Επιπρόσθετα, στα *zebra finch* τα καλέσματα των θηλυκών πουλιών μπορούν, μέσω σηματοδότησης, να ενεργοποιήσουν οπτογενετική ελευθέρωση ντοπαμίνης σε αρσενικά που επιδιώκουν το ζευγάρωμα, παρέχοντας έναν πιθανό μηχανισμό για την εκμάθηση τραγουδιών που εξαρτάται από την κοινωνική ανατροφοδότηση.

Η οπτογενετική είναι μια εργαστηριακή μέθοδος όπου συγκεκριμένα νευρικά κύτταρα τροποποιούνται ώστε να εκφράζουν φωτοευαίσθητες πρωτεΐνες (όπως ιοντικά κανάλια, αντλίες, ένζυμα), που ενεργοποιούνται από το φως συγκεκριμένου μήκους κύματος. Είναι απαραίτητο οι επιστήμονες να εισάγουν τεχνητά τα γονίδια για τις προς έκφραση φωτοευαίσθητες πρωτεΐνες. Μέσω αυτής της τεχνητής επέμβασης, το φως μπορεί να λειτουργήσει σαν διακόπτης για τη δραστηριότητα αυτών των νευρώνων. Η οπτογενετική ενεργοποίηση της απελευθέρωσης ντοπαμίνης στα πτηνά επιτυγχάνεται όταν μετά από τροποποιήσεις οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες εκφράζουν φωτοενεργοποιούμενα ιοντικά κανάλια. Στη συνέχεια, οι νευρώνες διεγείρονται και η διέγερση αυτή οδηγεί στην ελεγχόμενη απελευθέρωση ντοπαμίνης στις αντίστοιχες εγκεφαλικές περιοχές. Η μέθοδος αυτή επιτρέπει στους επιστήμονες να ελέγχουν, με μεγάλη ακρίβεια, τόσο τη χρονική στιγμή όσο και τη ποσότητα ντοπαμίνης που απελευθερώνεται από συγκεκριμένους νευρώνες.

Οι παπαγάλοι έχουν ξεχωριστές φωνητικές συμπεριφορές και νευρικά κυκλώματα

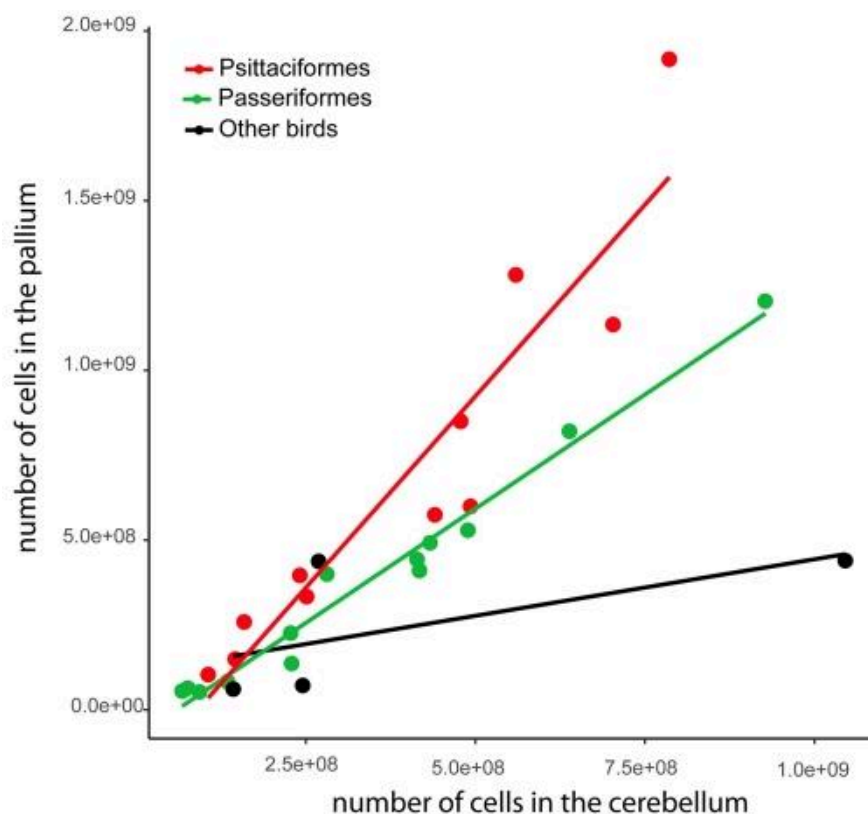
Παρά τις ομοιότητες που παρουσιάζουν τα νευρικά κυκλώματα των διαφορετικών ειδών ωδικών πτηνών, οι λεπτές διαφορές στους νευρικούς τους μηχανισμούς οδηγούν σε αποκλίνουσες συμπεριφορές τραγουδιού. Οι παπαγάλοι (εικόνα b εξωφύλλου), όπως και τα υπόλοιπα ωδικά πτηνά, έχουν και αυτοί πυρηνικό σύστημα τραγουδιών, αλλά με διαφορετική διακριτή **χονδροειδή δομή**. Μερικές μελέτες έχουν επισημάνει διαφορές στη συνδεσιμότητα, τη θέση και το σχήμα του εγκεφάλου στα συστήματα φωνητικής μάθησης των παπαγάλων σε σχέση με τα ωδικά πτηνά και τα κολίβρια (hummingbirds, *Apodiformes*).



Εικόνα 4: Απεικόνιση της οργάνωσης των εγκεφαλικών πυρήνων που υποστηρίζουν την ακουστική επεξεργασία και τη φωνητική μάθηση στους παπαγάλους. Οι υποδοχείς του θαλάμου του pallium (μπλε), συνιστούν τα πρωτογενή και δευτερογενή ακουστικά κέντρα. Αυτές προβάλλουν προς εξειδικευμένα παλλιακά κυκλώματα (κίτρινο-πράσινο), τα οποία λειτουργούν ως ενδιάμεσοι σταθμοί αισθησιοκινητικής ολοκλήρωσης. Η κύρια ζώνη παραγωγής φωνής, που περιλαμβάνει τους πυρήνες MO και NAO (κόκκινο), αντιπροσωπεύει το σύστημα κελύφους των παπαγάλων, το οποίο είναι μοναδικό σε σχέση με άλλα πτηνά και επιτρέπει την μίμηση ήχων. Συνολικά, η εικόνα παρουσιάζει το ιδιαίτερα ανεπτυγμένο παλλιακό δίκτυο των παπαγάλων που υποστηρίζει την υψηλού επιπέδου φωνητική μάθηση και γνωστική πολυπλοκότητα. (7)

Από τα παραπάνω προκύπτει το εξής εύλογο ερώτημα: σε αυτό το διαφοροποιημένο σύστημα των παπαγάλων υπάρχουν παρόμοιοι λειτουργικοί νευρικοί μηχανισμοί τραγουδιού με αυτούς των ωδικών πτηνών; Η απάντηση απορρέει από πολύχρονες ανατομικές και συμπεριφορικές έρευνες που υλοποιήθηκαν στα budgerigar (*Melopsittacus undulatus*, εικόνα c εξωφύλλου), οι οποίες μάλιστα αποτέλεσαν το υπόβαθρο για την εξέλιξη των σύγχρονων νευροεπιστημών και πολλών αναλυτικών μεθόδων.

Από τα ευρήματα των ερευνών διαπιστώθηκε ότι στα budgerigar, δεν υπάρχουν διαφορές στην παρουσία δομών του συστήματος τραγουδιού σε σχέση με άλλα πτηνά που μαθαίνουν φωνητικά. Αντιθέτως, ο εγκέφαλος των παπαγάλων περιέχει ένα σύστημα τραγουδιού που συνυπάρχει ταυτόχρονα με ένα επιπλέον. Το «πυρηνικό» σύστημα τραγουδιού των παπαγάλων είναι παρόμοιο με τα συστήματα τραγουδιού των ωδικών πτηνών και των κολιβρίων, ενώ το «κελυφικό» σύστημα τραγουδιού είναι μοναδικό στους παπαγάλους. Περαιτέρω συμπεράσματα από έρευνες είναι ότι τα προφίλ γονιδιακής έκφρασης των budgerigar αποκάλυψαν περιοχές πυρήνα και κελύφους, εντός των φλοιωδών πυρήνων τραγουδιού, ενώ τα ωδικά πτηνά και τα κολιμπρί δεν έχουν αντίστοιχους πυρήνες τραγουδιού με κέλυφος. Πολλαπλά γονίδια παρουσιάζουν εξειδίκευση στην περιοχή του κελύφους και του πυρήνα στα budgerigar, και οι περιοχές αυτές έχουν διαφορετική συνδεσιμότητα μεταξύ τους. Τα χαρακτηριστικά αυτά των παπαγάλων θεωρούνται υπεύθυνα για την ξεχωριστή μιμητική ικανότητα των συγκεκριμένων πτηνών. Ενδιαφέρον είναι το γεγονός ότι όλα τα ζώα με φωνητική μάθηση δεν παρουσιάζουν φωνητική μίμηση, η οποία ορίζεται ως η ικανότητα μίμησης φωνητικών εκφράσεων άλλων ειδών. Τα είδη που μιμούνται εύκολα άλλα είδη περιλαμβάνουν τους παπαγάλους, τα ωδικά πτηνά και ορισμένα θηλαστικά, μεταξύ αυτών και ο άνθρωπος. Ορισμένα είδη πτηνών που μαθαίνουν φωνητικά έχουν την αξιοσημείωτη ικανότητα να μιμούνται στοιχειώδη ανθρώπινη ομιλία, αλλά κανένα από αυτά δεν έχει αναφερθεί ότι έχει την ικανότητα να μιμείται τους ήχους της ανθρώπινης ομιλίας τόσο καλά όσο οι παπαγάλοι.



Εικόνα 5: Διάγραμμα διασποράς του αριθμού των κυττάρων στην παρεγκεφαλίδα των Psittaciformes (κόκκινο), Passeriformes (πράσινο) και άλλων πτηνών (μαύρο), σε σχέση με τον αριθμό των νευρώνων τους στο pallium του εγκεφάλου. Η κατανομή των τιμών αποκαλύπτει ότι τα Psittaciformes (κόκκινα σημεία) εμφανίζουν τη μεγαλύτερη απόκλιση προς τα πάνω, υποδηλώνοντας ότι για δεδομένο μέγεθος παρεγκεφαλίδας διαθέτουν σημαντικά υψηλότερη πυκνότητα και συνολικό αριθμό νευρώνων στο πάλλιο σε σύγκριση με τους Passeriformes και άλλα πτηνά. Ακόμη και η πιο απότομη κλίση της κόκκινης γραμμής επιβεβαιώνει αυτή την υπεροχή. Αντιθέτως, τα άλλα πτηνά παρουσιάζουν χαμηλότερη αναλογία νευρώνων, αντανakλώντας πιο βασική νευρωνική δομή. Τα Passeriformes βρίσκονται περίπου ενδιάμεσα στα δύο από άποψη νευρωνικής αρχιτεκτονικής. (8)

Τα σύνθετα χαρακτηριστικά των φωνητικών εκφράσεων των budgerigar μπορεί να είναι ευέλικτα με τις σύγχρονες μεθόδους μηχανικής μάθησης

Το είδος αυτό εκδηλώνει σύνθετες φωνητικές και συμπεριφορικές δραστηριότητες. Παράγει δύο κύριους τύπους φωνητικών εκφράσεων που έχει μάθει: 1) σύντομες κλήσεις επαφής, οι οποίες χρησιμοποιούνται για τον συντονισμό του σμήνους, και 2) ένα μακράς διαρκείας κελήδισμα, το τραγούδι Warble. Αυτός ο τύπος, μπορεί να διαρκέσει συνεχόμενα για δεκάδες λεπτά και η ακουστική του δομή είναι ιδιαίτερα περίπλοκη, καθώς δεν είναι ξεκάθαρη ή σταθερή και δεν περιλαμβάνει επαναλαμβανόμενα μοτίβα. Ωστόσο, όσο αδόμητο και να ακούγεται το τραγούδι αυτό στο ανθρώπινο αυτί, τα πτηνά αναγνωρίζουν και συγκλίνουν μεταξύ τους τα ακουστικά μοτίβα. Επιπλέον, το τραγούδι Warble συνοδεύεται από διάφορες συμπεριφορές προσελκύσεως, όπως κινήσεις του σώματος, του κεφαλιού και νύξεις, συμβάλλοντας με αυτόν τον τρόπο στη σύναψη ζευγαριών και στην προώθηση της αναπαραγωγικής διαδικασίας. Τα νεαρά αρσενικά μαθαίνουν να τραγουδούν μιμούμενα έναν ενήλικα αρσενικό δάσκαλο, συνήθως τον πατέρα τους. Η έκθεση στο τραγούδι, καθώς και η φωνητική εξάσκηση, συνήθως λαμβάνουν χώρα κατά τη διάρκεια μιας κρίσιμης περιόδου που συμπίπτει περίπου με την εφηβεία, η οποία χαρακτηρίζεται από την αύξηση ορμονών, την ανάπτυξη διμορφικού φτερώματος και συγκεκριμένων συμπεριφορικών χαρακτηριστικών. Όταν τα αρσενικά πουλιά ενηλικιωθούν αρχίζουν να μιμούνται ενεργά τις φωνές των θηλυκών, τα οποία κελαηδούν με λιγότερη συχνότητα.

Τα zebra finch είναι πολύ κοινωνικά, ζουν σε ποικίλα ενδιαίτηματα και συνθήκες, σχηματίζοντας μεγάλα σμήνη. Τα εν λόγω πτηνά χαρακτηρίζονται από έντονο διμορφισμό, τόσο στην εμφάνιση όσο και στη συμπεριφορά.

Όσον αφορά τα εξωτερικά χαρακτηριστικά, τα αρσενικά έχουν πιο έντονα χρώματα, όπως γκρι φτέρωμα με λευκή κοιλιά, ροδακινί μάγουλα, κόκκινο ράμφος και μαύρες παράλληλες ρίγες που εκτείνονται οριζόντια στο στήθος και τον λαιμό (εικόνα a εξωφύλλου, αριστερό

πτηνό). Βάσει της τελευταίας ιδιότητας, δίνεται και το όνομα στο είδος (zebra). Αντίθετα, τα θηλυκά έχουν πιο απαλά, υπόξανθα ή καφετί φτερά και πορτοκαλί ράμφος (εικόνα α εξωφύλλου, δεξί πτηνό). Επιπλέον, τα νεαρά zebra finch έχουν μαύρο ράμφος που αλλάζει χρώμα με την ωρίμανση.

Το σύστημα τραγουδιού των zebra finch είναι επίσης ιδιαίτερα διμορφικό. Μόνο τα αρσενικά τραγουδούν με συνοχή, συνεπώς οι περιοχές του εγκεφάλου και οι μύες που ελέγχουν το τραγούδι είναι πολύ μεγαλύτεροι στα αρσενικά από ό,τι στα θηλυκά. Ο εγκέφαλος των αρσενικών περιέχει εμφανείς πυρήνες, ενώ των θηλυκών μικρούς ή ανύπαρκτους. Ωστόσο, σε αντίθεση με άλλα ζωικά μοντέλα, η αρρενοποίηση της δομής και της λειτουργίας του συστήματος τραγουδιού πιθανότατα δεν προκαλείται από την τεστοστερόνη που εκκρίνεται από τους όρχεις.

Το τραγούδι Warble έχει διαφορετικές γνωστές λειτουργίες ανάμεσα στα δύο φύλα. Στα θηλυκά συμβάλλει στην ανάπτυξη των ωοθηκών και στην ωοτοκία. Στα αρσενικά ενισχύει την ανάπτυξη των γονάδων και την αύξηση της αναπαραγωγικής διάθεσης. Μάλιστα, η ντοπαμίνη ως νευροδιαβιβαστής εμπλέκεται στη ρύθμιση της λίμπιντο και πιθανόν έχει έμμεσο ρόλο στην ανάπτυξη των γονάδων στα αρσενικά πτηνά, μέσω της επίδρασης της στη συμπεριφορά και τη νευροενδοκρινική ρύθμιση που επηρεάζει ορμόνες, όπως η τεστοστερόνη.

Το τραγούδι Warble δεν επηρεάζει μόνο τις σωματικές λειτουργίες των πτηνών, αλλά και τη προσέγγιση στη κοινωνικοποίηση. Ανάλογα το φύλο του ακροατή-πουλιού, το κελάηδισμα αυτό έχει και διαφορετική μορφή. Τα φωνητικά καλέσματα που απευθύνονται σε θηλυκά τείνουν να είναι λιγότερο μεταβλητά ως προς τη σειρά των στοιχείων που τα απαρτίζουν. Πιο συγκεκριμένα, τείνουν να έχουν μακρά αρμονικά στοιχεία καλέσματος, τα οποία ακολουθούνται από σύντομες εκφωνήσεις και “κλικ”. Αυτά με τη σειρά τους ακολουθούνται από θορυβώδη καλέσματα. Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι το κοινό στο οποίο απευθύνεται ένα κελάηδισμα επηρεάζει την παραγωγή του, παρουσιάζοντας λιγότερες διακυμάνσεις στα τραγούδια που απευθύνονται σε θηλυκά σε σύγκριση με τα αντίστοιχα που απευθύνονται σε αρσενικά. Η διαφορά αυτή αποδίδεται στο ότι τα θηλυκά, κατά κάποιο τρόπο, ασκούν επιρροή στην οργάνωση του κελαηδίσματος, ίσως μέσω μιας προτίμησης για ζευγάρωμα. Αναφορικά με το τραγούδι που απευθύνεται σε αρσενικά, δεν είναι σαφές εάν η δομή του κελαηδίσματος είναι λιγότερο συνεπής, επειδή είναι λιγότερο σημαντικό για την επικοινωνία μεταξύ αρσενικών, ή επειδή τα μεταβλητά κελαηδίσματα είναι στην πραγματικότητα πιο αποδοτικά για τους αρσενικούς δέκτες. Είναι, όμως, γνωστό ότι η νευρική δραστηριότητα και η έκφραση άμεσων πρώιμων γονιδίων (IEGs) στο LMAN και στην περιοχή X είναι υψηλότερες στα αρσενικά πουλιά που τραγουδούν μόνα τους από ό,τι στα αρσενικά που τραγουδούν στα θηλυκά. Ταυτόχρονα, τα επίπεδα DA στην περιοχή X αυξάνονται όταν τραγουδούν σε θηλυκά σε σχέση με όταν τραγουδούν μόνα τους, και όταν μειώνονται, αλλοιώνεται η έκφραση των IEGs στο σύστημα του τραγουδιού.

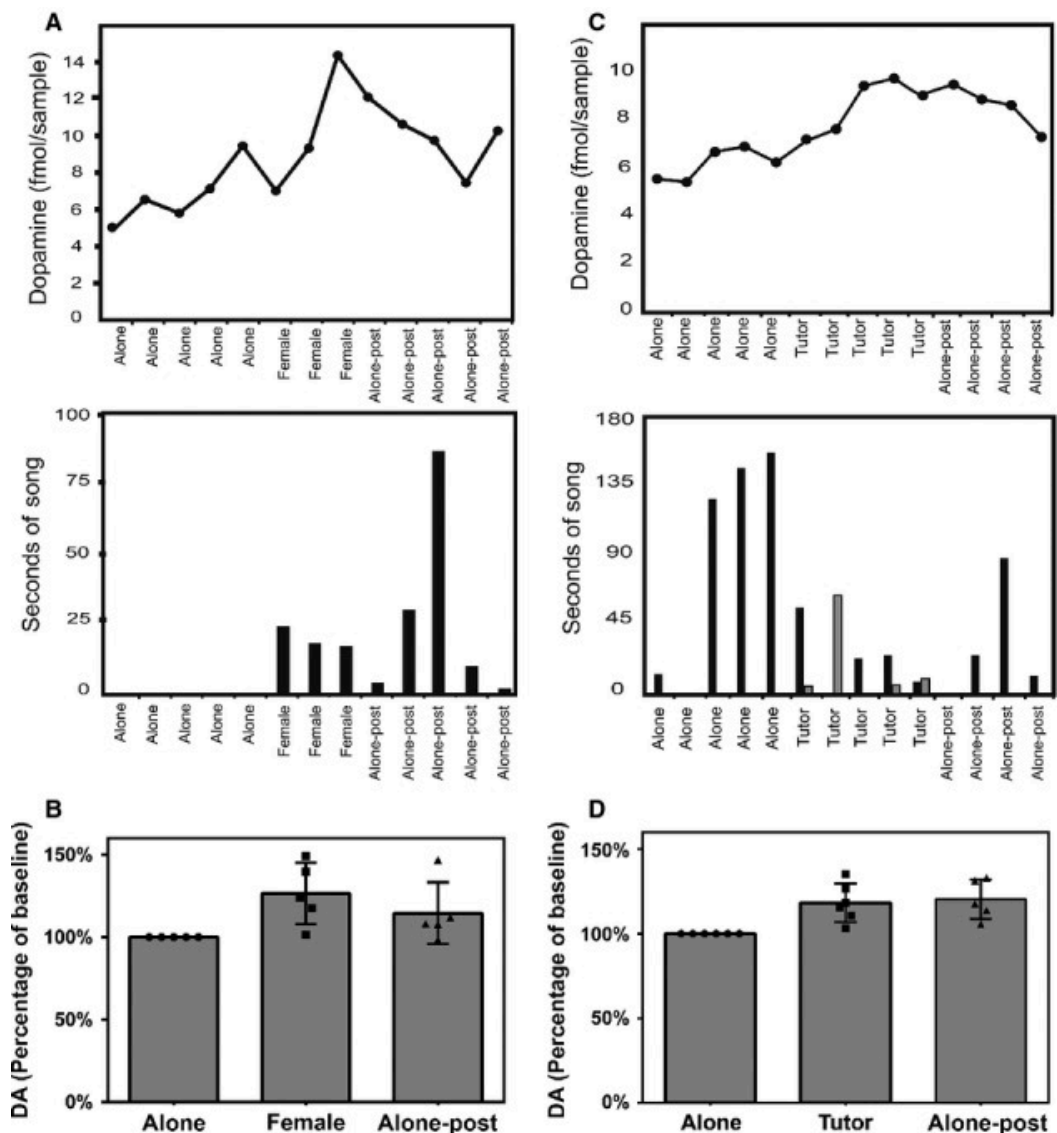
Στα κατοικίδια πουλιά, τα οποία είναι δεμένα με τους ιδιοκτήτες τους και έχουν εκπαιδευτεί κατάλληλα ώστε να μιμούνται την ανθρώπινη ομιλία, διακρίνονται χιλιάδες λέξεις.

Χάρη στην ανθρώπινη παρατήρηση, το κελάηδισμα αυτού του είδους κατηγοριοποιήθηκε βάσει τριών χαρακτηριστικών: 1) στοιχειώδεις συλλαβές συνδυάζονται για να σχηματίζουν πιο σύνθετες, 2) το κελάηδισμα παρουσιάζει ευέλικτη και σύνθετη σύνταξη, και 3) οι κραυγές συναγερμού μπορούν να ενσωματωθούν ανεμπόδιστα στο κελάηδισμα.

Η ακουστική ανάλυση σε συνδυασμό με τη μηχανική μάθηση προσφέρει νέες ευκαιρίες για τη καλύτερη κατανόηση των φωνητικών εκφράσεων στα budgerigar. Μια μέθοδος αφορά τη προσέγγιση του μεταβλητού αυτοκωδικοποιητή με μηχανές υποστήριξης διανυσμάτων, οι οποίες εξειδικεύονται σε εργασίες ταξινόμησης για την οπτικοποίηση και την ανάλυση των κλήσεων επαφής. Η σύγκλιση των κλήσεων είναι εύκολο να ποσοτικοποιηθεί, επειδή τα καλέσματα, όπως και οι συλλαβές των ωδικών πτηνών, είναι σχετικά στερεότυπες και περιορίζονται από σιωπηλά κενά. Ως απόρροια, τα πουλιά διατηρούν την ακουστική τους μοναδικότητα σταθερή στον χρόνο.

Πειραματικές μέθοδοι στο zebra finch που αφορούν τα επίπεδα της ντοπαμίνης

Ερευνητικά στοιχεία υποδηλώνουν ότι η DA εμπλέκεται στην αλλαγή της νευρικής δραστηριότητας και της γονιδιακής έκφρασης του zebra finch, κατά τη μετάβαση από το μοναχικό τραγούδι στο τραγούδι ως μέρος του ερωτοτροπίου. Μετά από μικροδιάλυση λήφθηκαν δείγματα από το εξωκυτταρικό περιβάλλον της περιοχής X σε ξύπνια, ενήλικα και νεαρά αρσενικά zebra finch και το διάλυμα αναλύθηκε με υγρή χρωματογραφία υψηλής απόδοσης σε συνδυασμό με ηλεκτροχημική ανίχνευση. Τα εξωκυτταρικά επίπεδα DA στην περιοχή X αυξήθηκαν σημαντικά τόσο κατά την παρουσίαση των θηλυκών στα ενήλικα αρσενικά όσο και κατά την παρουσίαση των “δασκάλων” στα νεαρά αρσενικά. Τα επίπεδα DA δεν συσχετιζόνταν με το χρόνο που αφιερωνόταν στο τραγούδι. Επίσης, **πραγματοποιήθηκαν μέθοδοι επανενεργοποίησης της περιοχής X με φαρμακολογικούς παράγοντες που δρουν άμεσα στα συστήματα DA, και διαπιστώθηκε ότι αυτοί οι παράγοντες αύξησαν σημαντικά τα επίπεδα DA στην περιοχή X.** Αυτά τα ευρήματα υποδηλώνουν ότι οι αλλαγές στα πειράμα εξωκυτταρικά επίπεδα DA μπορούν να διεγερθούν με παρόμοιο τρόπο από πολύ διαφορετικά κοινωνικά πλαίσια (ερωτοτροπία και αλληλεπίδραση με δάσκαλο) και να επηρεαστούν έντονα από ντοπαμινεργικά φάρμακα. Τα ευρήματα που αναφέρονται στο παραπάνω πείραμα υποδηλώνουν ότι οι αλλαγές στα επίπεδα DA στην περιοχή X μπορούν να προκύψουν από στοιχεία συμπεριφοράς που σχετίζονται με την παραγωγή φωνής. Ακόμη και νεαρά άτομα που δεν τραγουδούσαν παρουσία των δασκάλων τους, αλλά των οποίων τα επίπεδα συμπεριφορικής διέγερσης άλλαξαν σημαντικά όταν εμφανίστηκε ο δάσκαλος, είχαν αυξημένα επίπεδα DA. Αυτές οι αυξήσεις διήρκεσαν περισσότερο από ό,τι στα ενήλικα άτομα σε απόκριση στα θηλυκά.



Εικόνα 6: Η κοινωνική αλληλεπίδραση συνδέεται με την αύξηση των εξωκυτταρικών επιπέδων ντοπαμίνης. (Α) Αντιπροσωπευτική χρονική πορεία πειράματος (άνω πίνακας) για ένα ενήλικο αρσενικό zebra finch που απεικονίζει τα εξωκυτταρικά επίπεδα DA (στον άξονα y) σε διαστήματα 15 λεπτών κατά τη διάρκεια ενός πειράματος, με ιστόγραμμα (κάτω πίνακας) που απεικονίζει την ποσότητα του τραγουδιού (σε δευτερόλεπτα, στον άξονα y) που παράγεται κατά τη διάρκεια των ίδιων χρονικών διαστημάτων. Διαφορετικές πειραματικές συνθήκες [βασική κατάσταση («μόνος»), κοινωνική διέγερση («θηλυκό») και μετά τη διέγερση («μόνος-μετά»)] υποδεικνύονται στον άξονα x. (Β) Ιστόγραμμα που απεικονίζει την αλλαγή στα επίπεδα εξωκυτταρικής DA σε ενήλικα αρσενικά zebra finch στην περιοχή X κατά τη διάρκεια

της συμπεριφοράς ερωτοτροπίας. Τα μέσα επίπεδα DA της ομάδας ($n = 5$) εκφράζονται ως κανονικοποιημένες τιμές στον άξονα y , και οι πειραματικές συνθήκες (όπως περιγράφονται στο Α) αναφέρονται στον άξονα x . Οι μεμονωμένες τιμές των πέντε σημείων δεδομένων που συνθέτουν τους μέσους όρους της ομάδας απεικονίζονται εντός των ράβδων για κάθε συνθήκη. Οι ράβδοι σφάλματος υποδεικνύουν το SEM (στατιστική μέθοδος). (C) Αντιπροσωπευτική χρονική πορεία πειράματος για ένα νεαρό αρσενικό zebra finch, που απεικονίζει τα επίπεδα εξωκυτταρικής ντοπαμίνης σε διαστήματα 10 λεπτών καθ' όλη τη διάρκεια ενός πειράματος, με ιστόγραμμα που απεικονίζει τη διάρκεια του τραγουδιού (σε δευτερόλεπτα) τόσο του νεαρού (μαύρες ράβδοι) όσο και του ενήλικου δασκάλου (γκρι ράβδοι) zebra finch. Οι διαφορετικές πειραματικές συνθήκες [βασική κατάσταση («μόνος»), κοινωνική διέγερση («δάσκαλος») και μετά τη διέγερση («μόνος-μετά»)] υποδεικνύονται στον άξονα x . Λόγω της διάρκειας του πειράματος, απεικονίζεται κάθε δεύτερο διάστημα. (Δ) Ιστόγραμμα που απεικονίζει την αλλαγή στα επίπεδα εξωκυτταρικής DA σε νεαρά αρσενικά zebra finch στην περιοχή X κατά τη διάρκεια της παρατήρησης του δασκάλου. Τα μέσα επίπεδα DA της ομάδας ($n = 6$) εκφράζονται ως κανονικοποιημένες τιμές στον άξονα y , και οι πειραματικές συνθήκες υποδεικνύονται στον άξονα x . Οι μεμονωμένες τιμές των έξι σημείων δεδομένων που συνθέτουν τους μέσους όρους της ομάδας απεικονίζονται εντός των ράβδων για κάθε συνθήκη. Οι ράβδοι σφάλματος υποδεικνύουν το SEM. (9)

Μοναδικά χαρακτηριστικά των νευρικών κυκλωμάτων και των φωνητικών οργάνων των παπαγάλων

Τα ωδικά πτηνά και οι παπαγάλοι έχουν εμφανείς διαφορές στα όργανα παραγωγής της φωνής.

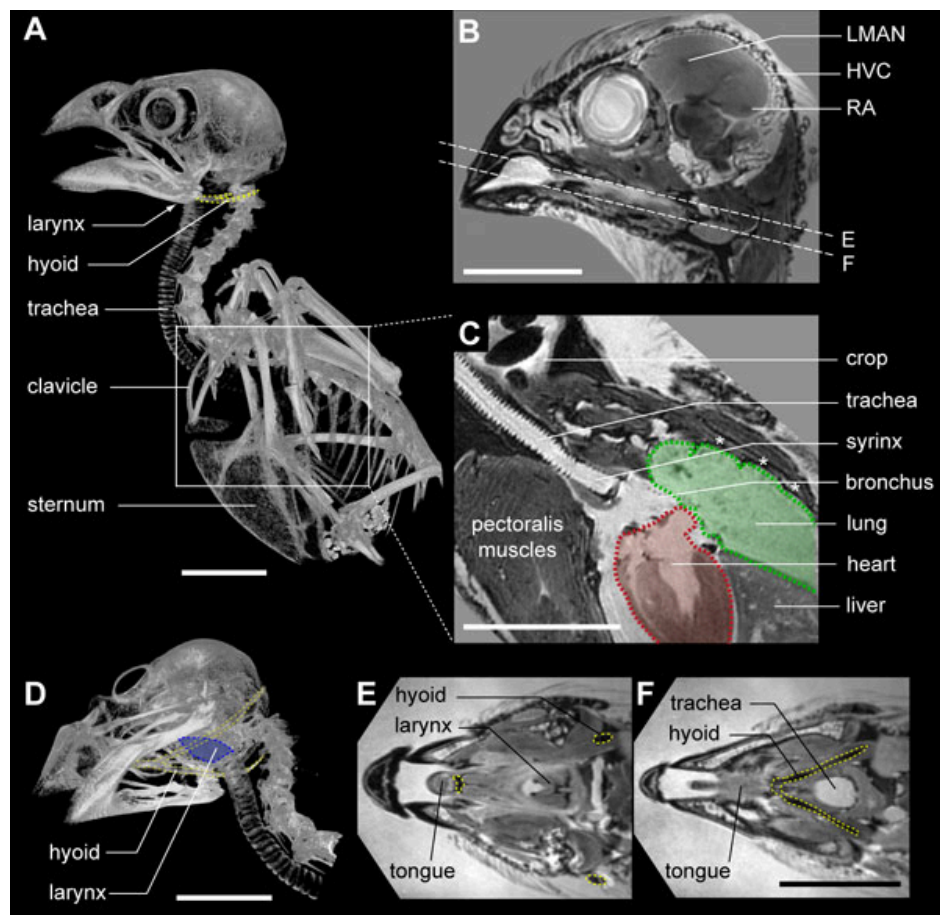
Η συρίγγα είναι ένα εξειδικευμένο όργανο που βρίσκεται στη βάση της τραχείας, εκεί που αυτή διακλαδίζεται στους πνεύμονες. Αποτελείται από μυϊκές και χόνδρινες δομές και είναι μοναδική στα πτηνά. Στα ωδικά πουλιά, το όργανο αυτό περιέχει δύο τυμπανόμορφες μεμβράνες σε κάθε βρόγχο, επιτρέποντας τη παραγωγή μελωδικών ήχων. Κάθε μισό της συρίγγας δέχεται νεύρωση μόνο από τον ομόπλευρο υπογλωσσικό πυρήνα, ο οποίος με τη σειρά του νευρώνεται από τον RA της μεριάς του. Με τη κατασκευή αυτή, τα ωδικά πτηνά είναι ικανά να ελέγχουν ανεξάρτητα τα δύο ημισφαίρια της συρίγγας κατά το κελάηδισμα. Αντιθέτως, στους παπαγάλους οι τυμπανικές μεμβράνες του ενιαίου κεντρικού συρίγγιου βρίσκονται στη βάση της τραχείας και έτσι υπόκεινται στην ίδια ροή αέρα. Επιπλέον, έχουν τη δυνατότητα να χρησιμοποιούν τη γλώσσα τους για τη δημιουργία ήχων. Ακόμη, ο κεντρικός

πυρήνας του arcopallium (AAC) νευρώνει και ελέγχει τον υπογλωσσικό πυρήνα και τους συριγγιακούς μύες αμφίπλευρα, γεγονός που υποδεικνύει ότι η μονομερής βλάβη του AAC δεν επηρεάζει τη παραγωγή κλήσεων επαφής.

Ο υπογλωσσικός πυρήνας είναι υπεύθυνος για τον έλεγχο των μυών της γλώσσας.

Αποτελείται συνήθως από ένα ζεύγος πυρήνων, ένας σε κάθε ημισφαίριο του εγκεφάλου. Στα ωδικά πτηνά, διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην παραγωγή κελαηδίσματος.

Ο κεντρικός πυρήνας του arcopallium (AAC) είναι η ανάλογη δομή του RA των ωδικών πτηνών στους παπαγάλους. Περιέχει διαφορετικούς τύπους νευρώνων, που συνδέονται με την εκτέλεση πολύπλοκων κινητικών προτύπων της φωνής. Λειτουργεί ως κύριος κινητικός πυρήνας που στέλνει σήματα στη συρίγγα, ενθαρρύνοντας τη μοναδική ικανότητα των παπαγάλων να μιμούνται ήχους και να παράγουν ποικιλία φωνητικών σημάτων.

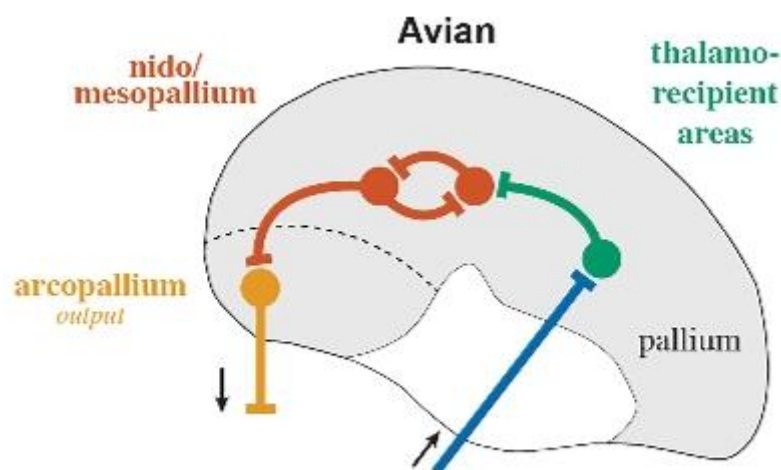


Εικόνα 7: Θέση των συστατικών του συστήματος τραγουδιού στο αρσενικό zebra finch. (A) Αναπαράσταση όγκου με βάση μCT του σκελετού του zebra finch. Το τμήμα που εμφανίζεται στο πλαίσιο εμφανίζεται μεγεθυμένο στο C. (B) Εικονική οβελιαία τομή μέσω ενός συνόλου δεδομένων 3D υψηλού πεδίου MRI του κεφαλιού του αρσενικού zebra finch. Είναι ορατοί τρεις πυρήνες του συστήματος τραγουδιού: ο HVC (που χρησιμοποιείται ως κύριο όνομα) και ο ισχυρός πυρήνας του arcopallium (RA), που ανήκουν και οι δύο στην κατερχόμενη κινητική οδό, και το πλευρικό τμήμα του μεγαλοκυτταρικού πυρήνα του πρόσθιου nidopallium (LMAN), που ανήκει στην πρόσθια οδό του μετωπιαίου εγκεφάλου. Οι διακεκομμένες γραμμές υποδεικνύουν τις εικονικές τομές που φαίνονται στα E και F. (C) Εικονική οβελιαία τομή μέσω ενός

συνόλου δεδομένων 3D MRI που δείχνει ότι η συρίγγα βρίσκεται στη διακλάδωση της τραχείας στους αμφίπλευρους πρωτογενείς βρόγχους, κοντά στην καρδιά (κόκκινο σκιασμένο περίγραμμα) και στους πνεύμονες (πράσινο σκιασμένο περίγραμμα). Σημειώνονται σκούροι σπόροι στο στομάχι. Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν τους μεσοπλεύριους μυς. (D) Απεικόνιση όγκου με βάση μCT που δείχνει το υοειδές (σχήμα που μοιάζει με ύψιλον) οστό (κίτρινο) και τον λάρυγγα (μπλε), τα οποία είναι διαμορφωτές του ανώτερου φωνητικού σωλήνα σημαντικοί για το φιλτράρισμα των ηχητικών ιδιοτήτων. (E,F) Εικονικές εγκάρσιες τομές μέσω ενός συνόλου δεδομένων 3D MRI του κεφαλιού, όπως υποδεικνύεται στο (B), που δείχνουν τη γλώσσα, τον λάρυγγα, την τραχεία (μπλε) και το υοειδές οστό (κίτρινη διακεκομμένη γραμμή). Κλίμακα: 10 mm. (10)

Οι μηχανισμοί παραγωγής φωνής στους παπαγάλους είναι σε μεγάλο βαθμό άγνωστοι

Μία σημαντική ανοιχτή ερώτηση στην επιστημονική κοινότητα της συμπεριφορικής οικολογίας είναι το αν τα ωδικά πουλιά και οι παπαγάλοι έχουν τις ίδιες αρχές και κανόνες στο τραγούδι. Υπάρχει μία διακριτή ομοιότητα στο τραγούδι και των δύο: η έξοδος του συστήματος τραγουδιού (AAC), που είναι ένας πυρήνας του arcopallium με άμεσες απολήξεις στους κινητικούς νευρώνες του εγκεφαλικού στελέχους. Βλάβες στο AAC καθιστούν την παραγωγή γνωστών καλεσμάτων και κεληδησμάτων ανέφικτη. Πέραν αυτής της ομοιότητας, τα δύο αυτά είδη φαίνεται να παρουσιάζουν αρκετές διαφορές όπως εξηγείται παρακάτω.

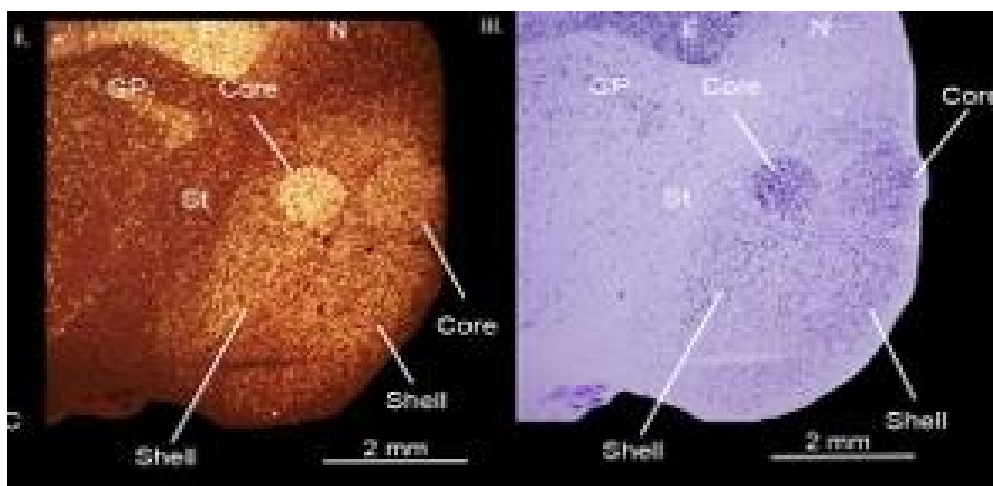


Εικόνα 8: Σχηματική οριζόντια τομή του εγκεφάλου των πτηνών, όπου απεικονίζονται οι βασικές αισθησιοκινητικές εισροές πληροφορίας. Οι υποδοχείς του θαλάμου (πράσινο) λαμβάνουν πρωτογενή αισθητήρια σήματα εισόδου και τροφοδοτούν ζώνες του nidorpallium και του mesopallium (πορτοκαλί). Οι

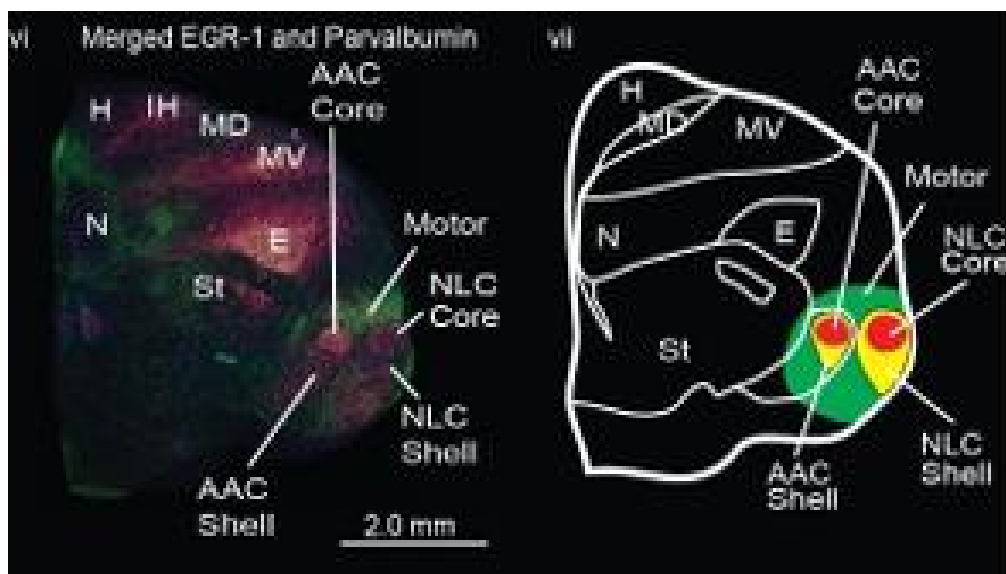
επεξεργασμένες πληροφορίες μεταφέρονται στο arcopallium, που είναι η κύρια περιοχή εξόδου, και προβάλλει καθοδικά σε κινητικούς πυρήνες (μπλε). (6)

Από τη μία πλευρά, τα ωδικά πτηνά λαμβάνουν σήματα εισόδου στο RA μόνο από έναν μετωπιαίο πυρήνα εξόδου (LMAN) και το RA δεν απορρέει πίσω στο LMAN, αλλά μόνο αδρά στο HVC και στον θάλαμο (εικόνα 8). Η έννοια του κελύφους, που θα αναλυθεί παρακάτω, υπάρχει για κάποια κύρια σώματα πυρήνων στα ωδικά πτηνά, χωρίς να είναι άμεσα συνδεδεμένο με αυτά.

Από την άλλη πλευρά, το τραγούδι των παπαγάλων παρουσιάζει μεγαλύτερη συνεκτικότητα σε σχέση με αυτό των ωδικών πτηνών. Το γεγονός αυτό οφείλεται στο ότι ο κεντρικός πυρήνας του πρόσθιου arcopallium (AAC) στους παπαγάλους λαμβάνει σήματα εισόδου από δύο μετωπιαίους πυρήνες που γειτνιάζουν και συνδέονται στενά μεταξύ τους. Αυτοί οι δύο μετωπιαίοι πυρήνες ονομάζονται οβάλ πυρήνας του mesopallium (medial oval nucleus, MO) και οβάλ πυρήνας του πρόσθιου nidopallium (nidopallium anterior oval nucleus, NAO), (εικόνα 11,12). Πρόκειται για νευρωνικές δομές στον εγκέφαλο των πτηνών που σχετίζονται με τον έλεγχο και την εκτέλεση πολύπλοκων συμπεριφορών. Ο οβάλ πυρήνας του mesopallium (MO) είναι μια ειδική νευρωνική δομή με χαρακτηριστικό οβάλ σχήμα που συμμετέχει σε λειτουργίες σχετικές με τον έλεγχο της κινητικής συμπεριφοράς και πιθανόν των φωνητικών λειτουργιών. Το πρόσθιο nidopallium (NAO) περιλαμβάνει νευρώνες που συμμετέχουν στην ανώτερη νευρωνική ιεραρχία για την επεξεργασία πληροφορίας και την παραγωγή σύνθετων συμπεριφορών, όπως είναι το τραγούδι στα ωδικά πτηνά και η μίμηση στα budgerigar. Αυτές οι δύο δομές συνεργάζονται στενά στο νευρωνικό δίκτυο, που ελέγχει την παραγωγή και τη μάθηση του τραγουδιού στα πτηνά, με μεγάλη συνδεσιμότητα μεταξύ τους. Το σύστημα τραγουδιού του παπαγάλου έχει επίσης σημαντικά μεγαλύτερη επαναληψιμότητα σε μακροπρόθεσμο επίπεδο, κάτι που αποδίδεται στην επαναλαμβανόμενη συνδεσιμότητα του AAC με τον πρόσθιο εγκέφαλο και τις εισόδους του θαλάμου. Τέλος, κάθε ένα κύριο σώμα από τους πυρήνες του πρόσθιου εγκεφάλου του παπαγάλου περιβάλλεται από ιστούς κελύφους, οι οποίοι έχουν διαφορετική συνδεσιμότητα και μοριακούς δείκτες. Το πλέγμα ιστών κελύφους σχηματίζει ένα παράλληλο αλλά αλληλένδετο σύστημα, του οποίου οι λειτουργίες παραμένουν άγνωστες μέχρι σήμερα. Είναι όμως γνωστό ότι οι περιοχές των πυρήνων με κέλυφος αποτελούν ένα μοναδικό και χαρακτηριστικό στοιχείο των παπαγάλων, που επηρεάζει άμεσα τον τρόπο κελαηδίσματος τους και τα καθιστά μοναδικά ανάμεσα στην οικογένεια των πτηνών.



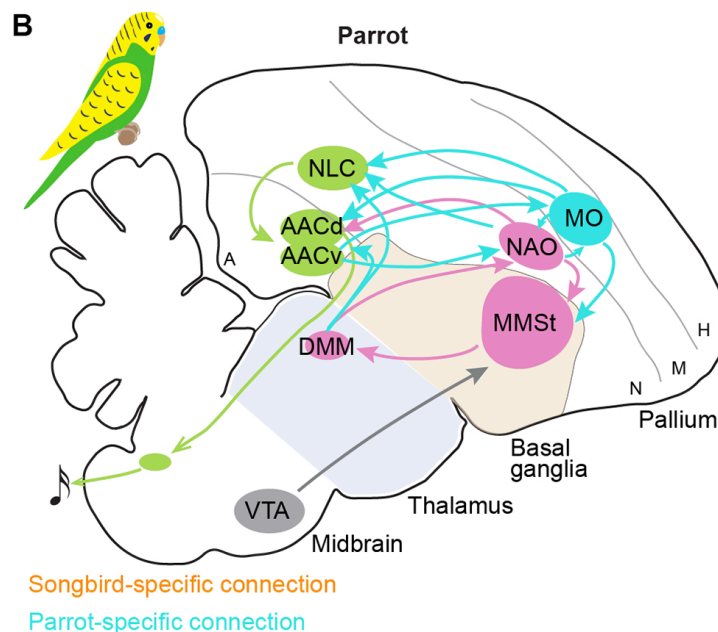
Εικόνα 9: Στις δύο εικόνες φαίνεται η διακριτή ανατομική οργάνωση του AAC των παπαγάλων. Στα αριστερά διακρίνεται το AAC core (κύριο σώμα πυρήνα) ως σαφώς οριοθετημένη, πυκνότερη κυτταρική δομή εντός του πρόσθιου τμήματος του συμπλέγματος, ενώ το AAC shell (κέλυφος) σχηματίζει την περιφερειακή ζώνη που περιβάλλει το core κατά τρόπο συνεχές και τοπογραφικά συνεπές. Η δεξιά εικόνα επιβεβαιώνει την ίδια διάταξη, με το core να παραμένει ως ευδιάκριτος κεντρικός πυρήνας και το shell να εκτείνεται περιμετρικά ακολουθώντας τα ανατομικά όρια του AAC. (7)



Εικόνα 10: Στα αριστερά απεικονίζεται σε μικροσκόπιο η διακριτή εσωτερική οργάνωση του AAC των παπαγάλων, όπου το AAC core (κύριο σώμα πυρήνων) φαίνεται ως συμπαγής και στρογγυλή κατασκευή, σε αντίθεση με το AAC shell (κέλυφος), το οποίο διαμορφώνει μια περιφερειακή ζώνη χαμηλότερης έντασης γύρω από το core. Στα δεξιά αναπαρίστανται σχηματικά οι ίδιες υποπεριοχές, αναδεικνύοντας την αυστηρή ανατομική οριοθέτηση μεταξύ core και shell και τη χαρακτηριστική τους διάταξη εντός του AAC. (7)

Όταν αναφέρεται ότι το σύστημα τραγουδιού των παπαγάλων έχει μεγαλύτερη συνδεσιμότητα, εννοείται πως οι νευρωνικές δομές και τα κυκλώματα που εμπλέκονται στην παραγωγή και τον έλεγχο του τραγουδιού είναι πιο πυκνά συνδεδεμένα μεταξύ τους σε σχέση με άλλα πτηνά. Αυτή η αυξημένη συνδεσιμότητα επιτρέπει πιο ακριβή, σύνθετη και ευέλικτη φωνητική μάθηση και παραγωγή ήχων, που είναι χαρακτηριστική για τους παπαγάλους. Ο εγκέφαλος των παπαγάλων περιλαμβάνει εκτεταμένες νευρωνικές συνδέσεις ανάμεσα σε περιοχές όπως το arcopallium και τη συρίγγα, ενισχύοντας έτσι την ικανότητα τους να μιμούνται και να παράγουν πλούσιους φωνητικούς ήχους.

Για την περαιτέρω διερεύνηση του ζητήματος, οι επιστήμονες διεξήγαγαν ένα πείραμα καλέσματος-απάντησης όπου παρατηρήθηκε η διατήρηση ή μη, γνωστών ακουστικών δομών με μείωση της φωνητικής ποικιλομορφίας. Μάλιστα, απομονώθηκε το μονοπάτι PFP με την απενεργοποίηση των πυρήνων εξόδου AFP. Τα αποτελέσματα ήταν διαφορετικά ανάμεσα στα δύο είδη. Στα ωδικά πτηνά η ακουστική δομή γνωστών καλεσμάτων παρέμεινε λειτουργική, ενώ στους παπαγάλους καταστράφηκε. Τα ευρήματα αυτά υποδεικνύουν ότι στους παπαγάλους το απομονωμένο PFP δεν είναι επαρκές για την παραγωγή γνωστών φωνητικών ήχων, ακόμη και των σχετικά στερεότυπων καλεσμάτων. Επομένως, το γνωστό μοντέλο προώθησης της φωνητικής παραγωγής των ωδικών πτηνών, με μια αλυσίδα HVC που απολήγει στους προκινητικούς νευρώνες RA και καθοδηγεί τις ήδη γνωστές φωνητικές εκφράσεις, ενδέχεται να μην γενικεύεται στους παπαγάλους. Ο ρόλος του AFP και του PFP στο κελήδισμα των παπαγάλων παραμένει άγνωστος, αλλά αυτά τα πρώιμα αποτελέσματα υποδηλώνουν ότι το AFP των παπαγάλων μπορεί να έχει νευρικά σήματα σημαντικά για τη δημιουργία της χρονικής δομής του τραγουδιού. Απαιτείται περαιτέρω έρευνα με άλλες μεθόδους για τη εκπόνηση γνώσεων και συμπερασμάτων.



Εικόνα 11: Τα κυκλώματα εκμάθησης φωνής στα παπαγάλια έχουν επίσης τις οπίσθιες (πράσινες) και πρόσθιες (ροζ) οδούς. Τα σχήματα κυανού χρώματος υποδεικνύουν τους πυρήνες φωνής και τις συνδέσεις που είναι ειδικές για τους παπαγάλους. Οι δομές κελύφους που περιβάλλουν τους πυρήνες φωνής δεν απεικονίζονται. Συντομογραφίες: AAC ο κεντρικός πυρήνας του πρόσθιου arcopallium, NLC ο κεντρικός πυρήνας του πλευρικού nidopallium, MO ο ωοειδής πυρήνας του πρόσθιου mesopallium, NAO ο ωοειδής πυρήνας του πρόσθιου nidopallium, MMSt ο μεγαλοκυτταρικός πυρήνας του μεσαίου ραβδωτού σώματος, DMM ο μεγαλοκυτταρικός πυρήνας του ραχιαίου θαλάμου. (5)



Εικόνα 12: Απεικόνιση των βασικών πυρήνων του κυκλώματος ακρόασης και φωνητικής παραγωγής. Το HVC φαίνεται ως μια επιφανειακή, συμπαγής δομή στο ραχιαίο τμήμα του ημισφαιρίου. Το LMAN διακρίνεται πιο κεντρικά ως σαφής, οριοθετημένος, στρογγυλός πυρήνας, ενώ το MO εντοπίζεται πρόσθια, δεξιά και ραχιαία ως διακριτή υποπεριοχή του συστήματος. Η Area X εμφανίζεται ως σφαιρική, έντονα οριοθετημένη δομή στο κέντρο και δεξιά του ραβδωτού πυρήνα, υποδηλώνοντας τη χαρακτηριστική της θέση στο βασικό σύστημα. Η συνολική απεικόνιση αναδεικνύει τη χωρική οργάνωση του κυκλώματος που εμπλέκεται τόσο στην ακουστική επεξεργασία όσο και στον έλεγχο της φωνοποίησης. (11)

Επέκταση των νευροβιολογικών μελετών σε περισσότερα είδη που μαθαίνουν να εκφράζονται φωνητικά

Η εξελικτική διαφοροποίηση ανάμεσα στα ωδικά πτηνά και στους παπαγάλους, ή οι διαφορετικές απαιτήσεις της κλειστής και της ανοιχτής φωνητικής εκμάθησης μπορούν να αιτιολογήσουν την διαφορά ανάμεσα στις λειτουργίες AFP και PFP των zebra finch και των budgerigar παπαγάλων. Για να διαφοροποιηθούν αυτές οι δύο πιθανότητες απαιτείται περαιτέρω μελέτη λειτουργικών μονοπατιών σε περισσότερα είδη, κυρίως στα σπουργίτια και στα αηδόνια. Αυτά τα είδη ωδικών πτηνών έχουν σύνθετα τραγούδια και νευροπλαστικότητα εκπαίδευσης ενηλίκων. Είναι όμως εξελικτικά συγγενέστερα με τα zebra finch, και για αυτό

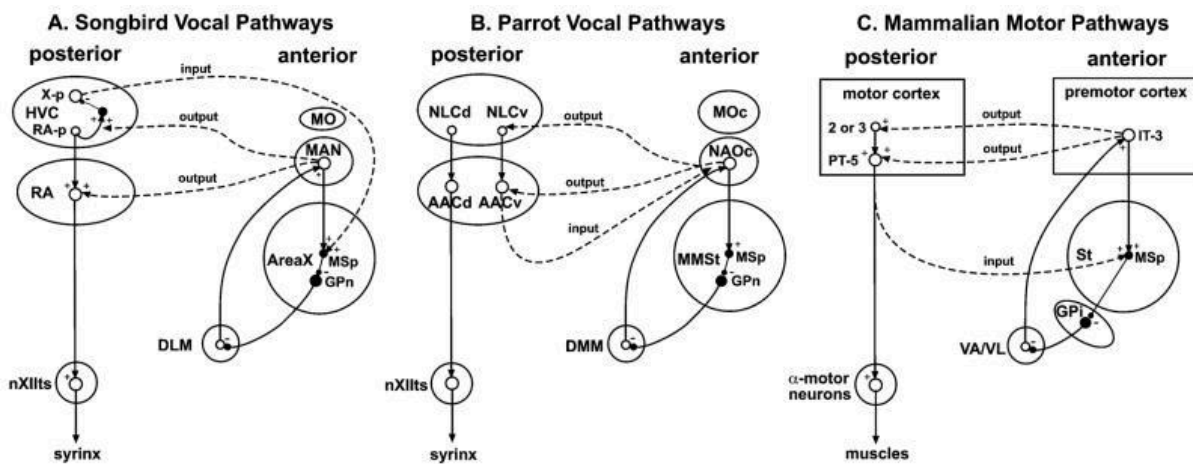
αποτελούν τα κατεξοχήν προς σύγκριση ενδιαφέροντα δείγματα. Εν κατακλείδι, αξιοσημείωτο αποτελεί το γεγονός ότι οι περισσότερες έρευνες των νευρικών μηχανισμών του τραγουδιού των πουλιών, μέχρι σήμερα, έχουν διεξαχθεί σε αρσενικά πουλιά, παρόλο που το φαινόμενο του θηλυκού “τραγουδιού” είναι ευρύ στη φυλογένεση των πτηνών. Η μελέτη του θηλυκού “τραγουδιού” είναι πολλά υποσχόμενη και θα ρίξει φως σε ανεπékτατα σημεία των νευροβιολογικών επιστημών.

Ο εγκέφαλος που τραγουδά: πώς τα πτηνά εξηγούν την ανθρώπινη ομιλία

Η ανθρώπινη γλώσσα θεωρείται από καιρό μοναδική για την δυνατότητα παραγωγής ενός άπειρου φάσματος εκφράσεων, μέσω της ανασύνθεσης ενός πεπερασμένου συνόλου λεξιλογίου. Το αν τα ζώα διαθέτουν αυτή τη γλωσσική ικανότητα εξακολουθεί να αποτελεί αντικείμενο έντονης συζήτησης μεταξύ των γνωστικών ψυχολόγων και των γλωσσολόγων. Τα ωδικά πουλιά και οι άνθρωποι μοιράζονται μια συνοχή κυκλωμάτων φλοιωδών και βασικών γαγγλίων για την απόκτηση και παραγωγή των φωνητικών εκφράσεων που μαθαίνουν. Ωστόσο, λόγω της πυρηνικής οργάνωσης του πρόσθιου εγκεφάλου των πτηνών, οι περιοχές που ελέγχουν το κελάηδισμα τους είναι διακριτές. Έτσι, καθίσταται δυνατή η μελέτη της συνδεσιμότητας, και η χαρτογράφηση θέσεων, μεμονωμένων νευρώνων προβολής και ενδονευρώνων εντός του συστήματος κελαιδίσματος. Οι μεμονωμένοι νευρώνες προβολής είναι κύτταρα που στέλνουν πληροφορίες σε μεγάλες αποστάσεις σε διαφορετικές περιοχές, και οι ενδονευρώνες κύτταρα που ρυθμίζουν τοπικά τη δραστηριότητα μέσα στην ίδια περιοχή.

Παρά την απόκλιση ~600 εκατομμυρίων ετών, τα πουλιά και οι άνθρωποι παρουσιάζουν συγκλίνουσες νευρογενετικές λύσεις για την ακουστικοφωνητική μάθηση, υποστηρίζοντας τη χρήση των ωδικών πτηνών ως μοντέλο για την έρευνα της ανθρώπινης ομιλίας. Οι πυρήνες του εγκεφάλου των πτηνών (HVC, LMAN, Area X) αντιστοιχούν λειτουργικά σε περιοχές των θηλαστικών (περιοχή Wernicke, περιοχή Broca, βασικά γάγγλια). Πιο συγκεκριμένα, και τα δύο είδη αποκτούν σύνθετες φωνητικές εκφράσεις μέσω της μίμησης ενός “δασκάλου”, απαιτούν ακουστική ανατροφοδότηση και παρουσιάζουν μια εξέλιξη από μεταβλητές πρώιμες φωνητικές εκφράσεις σε σταθερές ενήλικες μορφές. Έχουν ένα πρώιμο αναπτυξιακό στάδιο κατά το οποίο η ακουστικοφωνητική μάθηση είναι άριστη. Τα ανθρώπινα βρέφη περνούν από ένα στάδιο “φλυαρίας”, όπως και τα νεαρά πουλιά παράγουν ένα «υποτραγουδί» που αργότερα γίνεται το «κρυσταλλωμένο» τραγούδι ενηλίκων. Αυτά τα ευρήματα υποδηλώνουν ότι η μελέτη των κυκλωμάτων των ωδικών πτηνών μπορεί να ρίξει φως στους μηχανισμούς της απόκτησης αλλά και της διατήρησης της ομιλίας στον άνθρωπο. Μάλιστα δυνατή είναι και η μελέτη των διαταραχών της ανθρώπινης ομιλίας (π.χ. δυσλεξία, αυτισμός).

Τα τραγούδια των περισσότερων ωδικών πτηνών είναι στερεότυπα και προβλέψιμα. Αντιθέτως, το μήκος και η πολυπλοκότητα του κελαηδίσματος του παπαγάλου προσφέρει ένα ικανοποιητικό σύστημα για τη συγκριτική μελέτη πολλών πτυχών της ανθρώπινης ομιλίας, όπως οι διαφορές που παρατηρούνται στους ανθρώπους όταν ακούν μια ομιλία στη μητρική τους γλώσσα σε σύγκριση με μια ομιλία σε ξένη γλώσσα. Οι παπαγάλοι έχουν μια πολύ μεγάλη και περίπλοκη φωνητική κλίμακα, η οποία χαρακτηρίζεται από ακραίες διακυμάνσεις, τόσο στη δομή των συλλαβών, όσο και στη συνολική δομή και διάρκεια του κελαηδίσματος. Αυτά τα χαρακτηριστικά τείνουν να καθιστούν τις φωνητικές εκφράσεις των παπαγάλων ακατάλληλες για μελέτη. Ταυτόχρονα όμως, προσφέρουν και αρκετές πληροφορίες για νέες πιθανές ομοιότητες του τρόπου επικοινωνίας των ανθρώπων και των πτηνών.



Εικόνα 13: Συγκριτική ανάλυση των νευρωνικών κυκλωμάτων που εμπλέκονται: (Α) στη φωνητική παραγωγή των ωδικών πτηνών (songbirds), (Β) στη φωνητική παραγωγή των παπαγάλων (parrots), (C) στους κινητικούς φλοιώδεις βρόχους των θηλαστικών (mammals). Τα ωδικά πτηνά και οι παπαγάλοι διαθέτουν εξειδικευμένες φωνητικές οδούς, με διακριτούς πυρήνες που επιτελούν λειτουργίες ανάλογες με εκείνες των φλοιωδών-βασικογαγγλιακών κυκλωμάτων των θηλαστικών. Τα θηλαστικά δεν διαθέτουν φωνητική εξειδίκευση ανάλογη των πτηνών, όμως το διάγραμμα τονίζει την ομοιότητα στη μαθησιακή λούπα φλοιού → βασικά γάγγλια → θάλαμος → φλοιός. Οι παπαγάλοι εμφανίζουν πιο σύνθετη και διευρυμένη δομή, με διπλές ή παράλληλες διαδρομές (core και shell) που θυμίζουν την πολυπλοκότητα των θηλαστικών.

Συμπέρασμα

Η μεγάλη ποικιλία των συμπεριφορών εκμάθησης φωνητικών δεξιοτήτων στα πουλιά παρέχει ένα ιδανικό σύστημα για την αξιοποίηση της “δύναμης” των συγκριτικών προσεγγίσεων. Σε αυτή την ανασκόπηση, προτείνεται η εξής ερώτηση-κλειδί για αυτό το ερευνητικό πεδίο: πώς οι νευρικοί μηχανισμοί που ανακαλύφθηκαν στα πρότυπα είδη ωδικών πουλιών μπορούν να επεκταθούν σε ανοιχτού τύπου φωνητικές δεξιότητες; Για την απάντηση αυτού του ερωτήματος απαιτείται η επέκταση του συστήματος μελέτης συμπεριλαμβάνοντας μεγαλύτερη ποικιλία ειδών, και έπειτα η διεξοδική μελέτη των ομοιοτήτων και των διαφορών στην συμπεριφορική οικολογία και τα νευρωνικά κυκλώματα. Πιστεύεται πως αυτή η προσέγγιση θα οδηγήσει σε καρποφόρες ανακαλύψεις νέων μηχανισμών κυκλωμάτων και μία πιο ολοκληρωμένη κατανόηση της φωνητικής εκμάθησης των πτηνών.

Βιβλιογραφία

1. Zhao Z, Goldberg JH. Comparative approaches to the neurobiology of avian vocal learning. *Curr Opin Neurobiol.* 2025 Jun;92:102993. doi: 10.1016/j.conb.2025.102993. Epub 2025 Mar 4. PMID: 40043548; PMCID: PMC12162229.
2. <https://www.serenityusa.com/blog/the-zebra-finch/>
Εικόνα α εξωφύλλου
3. File:Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*)-6.jpg - Wikimedia Commons
Εικόνα β εξωφύλλου
4. BEAUTY OF WILDLIFE: Some Real and Unique Parrots Like Macaw, Red Tailed Macaw, Red Tailed Black Macaw, Spix Macaw, Lorikeet Parrots, Love Birds And Gray Parrots And Also Some Rare Cage Parrots Of The World
Εικόνα γ εξωφύλλου
5. Zhao Z, Teoh HK, Carpenter J, Nemon F, Kardon B, Cohen I, Goldberg JH. Anterior forebrain pathway in parrots is necessary for producing learned vocalizations with individual signatures. *Curr Biol.* 2023 Dec 18;33(24):5415-5426.e4. doi: 10.1016/j.cub.2023.11.014. Epub 2023 Dec 8. PMID: 38070505; PMCID: PMC10799565.

6. Lovell PV, Wirthlin M, Kaser T, Buckner AA, Carleton JB, Snider BR, McHugh AK, Tolpygo A, Mitra PP, Mello CV. ZEBRA: Zebra finch Expression Brain Atlas-A resource for comparative molecular neuroanatomy and brain evolution studies. *J Comp Neurol*. 2020 Aug;528(12):2099-2131. doi: 10.1002/cne.24879. Epub 2020 Feb 19. PMID: 32037563; PMCID: PMC8219259.
7. Chakraborty M, Walloe S, Nedergaard S, Fridel EE, Dabelsteen T, Pakkenberg B, Bertelsen MF, Dorrestein GM, Brauth SE, Durand SE, Jarvis ED. Core and Shell Song Systems Unique to the Parrot Brain. *PLoS One*. 2015 Jun 24;10(6):e0118496. doi: 10.1371/journal.pone.0118496. PMID: 26107173; PMCID: PMC4479475.
8. Gutiérrez-Ibáñez C, Iwaniuk AN, Wylie DR. Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit. *Sci Rep*. 2018 Jul 2;8(1):9960. doi: 10.1038/s41598-018-28301-4. PMID: 29967361; PMCID: PMC6028647.
9. Ihle EC, van der Hart M, Jongsma M, Tecott LH, Doupe AJ. Dopamine physiology in the basal ganglia of male zebra finches during social stimulation. *Eur J Neurosci*. 2015 Jun;41(12):1506-14. doi: 10.1111/ejn.12887. Epub 2015 Apr 15. PMID: 25872575; PMCID: PMC4542065.
10. Düring DN, Ziegler A, Thompson CK, Ziegler A, Faber C, Müller J, Scharff C, Elemans CP. The songbird syrinx morphome: a three-dimensional, high-resolution, interactive morphological map of the zebra finch vocal organ. *BMC Biol*. 2013 Jan 8;11:1. doi: 10.1186/1741-7007-11-1. PMID: 23294804; PMCID: PMC3539882.
11. Jarvis ED. Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Ann N Y Acad Sci*. 2004 Jun;1016:749-77. doi: 10.1196/annals.1298.038. PMID: 15313804; PMCID: PMC2485240.
12. Tu HW, Dooling RJ. Perception of warble song in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): evidence for special processing. *Anim Cogn*. 2012 Nov;15(6):1151-9. doi: 10.1007/s10071-012-0539-1. Epub 2012 Aug 14. PMID: 22890832; PMCID: PMC3474876.
13. Dugué GP, Akemann W, Knöpfel T. A comprehensive concept of optogenetics. *Prog Brain Res*. 2012;196:1-28. doi: 10.1016/B978-0-444-59426-6.00001-X. PMID: 22341318.

14. Tobin C, Medina-García A, Kohn GM, Wright TF. Does audience affect the structure of warble song in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*)? *Behav Processes*. 2019 Jun;163:81-90. doi: 10.1016/j.beproc.2017.10.007. Epub 2017 Oct 18. PMID: 29054444; PMCID: PMC5906206.
15. Mello CV. The zebra finch, *Taeniopygia guttata*: an avian model for investigating the neurobiological basis of vocal learning. *Cold Spring Harb Protoc*. 2014 Oct 23;2014(12):1237-42. doi: 10.1101/pdb.emo084574. PMID: 25342070; PMCID: PMC4571486.
16. Kagawa H, Suzuki K, Takahasi M, Okanoya K. Domestication changes innate constraints for birdsong learning. *Behav Processes*. 2014 Jul;106:91-7. doi: 10.1016/j.beproc.2014.04.011. Epub 2014 Apr 30. PMID: 24793499.
17. Estermann MA, Major AT, Smith CA. Genetic Regulation of Avian Testis Development. *Genes (Basel)*. 2021 Sep 21;12(9):1459. doi: 10.3390/genes12091459. PMID: 34573441; PMCID: PMC8470383.
18. Wade J, Arnold AP. Sexual differentiation of the zebra finch song system. *Ann N Y Acad Sci*. 2004 Jun;1016:540-59. doi: 10.1196/annals.1298.015. PMID: 15313794.
19. Mello CV, Kaser T, Buckner AA, Wirthlin M, Lovell PV. Molecular architecture of the zebra finch arcopallium. *J Comp Neurol*. 2019 Oct 15;527(15):2512-2556. doi: 10.1002/cne.24688. Epub 2019 May 2. PMID: 30919954; PMCID: PMC6879308.
20. Prather JF, Okanoya K, Bolhuis JJ. Brains for birds and babies: Neural parallels between birdsong and speech acquisition. *Neurosci Biobehav Rev*. 2017 Oct;81(Pt B):225-237. doi: 10.1016/j.neubiorev.2016.12.035. Epub 2017 Jan 10. PMID: 28087242.