

鸟鸣运动路径的模拟：单个神经元启动一系列活动， 产生具有真实光谱特性的鸟类鸣叫

Simulation of the song motor pathway in birds: A single neuron
initiates a chain of events that produces birdsong with realistic
spectra properties

Cristiano Giordani¹, Hector Rivera-Gutierrez², Sun Zhe^{3,4,5},
Ruggero Micheletton^{5*}

¹*Institute de Fisica, Universidad de Antioquia, Calle 70 No. 52-21, Medellin,
Colombia,*

²*Institute de Biologia, Universidad de Antioquia, Calle 70 No. 52-21, Medellin,
Colombia,*

³*Computational Engineering Applications Unit, Head Office for Information Systems
and Cybersecurity, RIKEN, 2-1 Hirosawa, Wako-shi, Saitama, Japan,*

⁴*Riken Brain Science Institute, 2-1 Hirosawa, Wako-shi, Saitama, Japan,*

⁵*Yokohama City University, 22-2 Seto, Kanazawa Ward, Yokohama, Japan*

Accepted: July 6, 2018 by plos one

(translated by zang jie)

摘要：鸟鸣是一种复杂的学习行为，受产生相关声音所必需的不同肌肉的神经肌肉协调作用调节。我们开发了一种异构且随机连接的神经网络，该神经网络代表了从高神经中心（HVC）到驱动产生声音的神经核 RA。我们表明，单个活动神经元足以引发一系列发放事件，从而激发整个网络系统。该网络可以合成逼真的鸟声频谱，并自发产生典型的鸟鸣（鸣叫音节）间歇性声音突发。这项研究证实了对动物和人类的实验，结果表明，单个神经元与负责激活复杂行为和高级感知事件有关。

1、介绍

鸟类使用声音信号进行交流，而鸟鸣则通过影响雌性偏好和领土防御在性选择中起重要作用[1]。这是一种非常复杂的行为，受不同的激素和神经机制调节，它们以复杂和分级的方式相互作用[1-3]。鸟鸣的产生已经研究了很长时间，它作为高级语言系统的小规模模型非常重要。鸟类或人脑的实际连接回路很复杂，很难弄清楚[4]。尽管如此，我们知道鸟脑由神经通路组成，通过发声组织振动产生声音。此外，我们了解到鸟类会调节其声道以过滤并产生不同频率的声音[3]。鉴于声音的产生涉及声道的调节和呼吸模式的协调，以使 syrinx 接收气流以振动并产生一致的声音[6, 7]，鸟鸣需要高度协调的，具有可变性和可识别神经肌肉活动才能产生声音。

鸟鸣的产生主要涉及三种不同的肌肉：上声道，syrinx 和呼吸系统[8]。先前的研究已经确定，至少在学会了鸟鸣的鸟类中，这些肌肉集合对鸟鸣产生的协调性是由一组脑核及其连接途径决定的[3, 8]。负责鸟鸣产生的是一个运动通路，这种神经结构包括 HVC（高声中枢），the robust nucleus of the arcopallium（RA）和气管小动脉运动神经核[3, 8, 9]。人类言语与鸟鸣之间的相似之处[10]，以及这种在鸟类中习得的行为的复杂性，刺激了对负责鸟鸣生产的神经结构和过程的研究。通过使用数学模型，以前的研究试图理解和模拟产生鸟鸣的尖刺神经网络[11,12]。值得注意的是，Jin 在 2007 年提出的模型[13]实现了一个非常详细但理想化的鸟鸣模拟序列生成模型。在该研究中，神经元通过预定的序列静态连接，而神经元理论则基于 Hodgkin-Huxley [14]模型。我们的研究通过应用随机规则来连接具有确定统计量的随机连接以实现随机连接的神经元，从而改进了使用确定性连接的工作[15,16]。在以前的模型中，对于使用的每类神经元，单位都被认为彼此相同。在这里，神经元通过必要的现实异质性得以实现，该异质性实现了生物学上可行的 Izhikevich 模型[17,18]来进行仿真。先前研究的所有这些改进和现代化都产生了有说服力的证据，表明复杂的行为（如鸟类声音的产生（高级动物的语言范例）可以由驱动小的网络工作路径的单个神经元启动，从而支持许多杰出的对人类和动物的实验[19-22]。

2、方法

我们使用一个现实的，生物学上可行的网络模型（Izhikevich 尖峰网络[18]）来重现从 HVC 到 RA 的神经通路，该通路驱动鸟的唇部振荡的肌肉张力[15,16]。将这些神经元连接起来以实现顺序加标（例如参见 Hahnloser, 2002 或 Spiro, 1999）[23, 24]。可能存在无限的方法来实现顺序加长和定型发放，从而产生禽鸣的特征性声学特征。神经元可以以前馈方式线性连接（例如 Abarbanel, 2004）[12]，

或者我们可以实现产生触发序列的其他特殊电路。但是，对于仅通过其拓扑统计才能知道神经元连接的生物系统，刚性和几何顺序的神经元到神经元顺序连接方案是不现实的。此外，神经元的特性必须是异质的（相同类型的神经元实际上彼此不同），并且兴奋性和抑制性神经元的比例在生物学上应该是合理的[18, 26]

在我们的测试中，神经元的连接结构是随机的（因为神经连接是在真实的大脑中），但连接至 RA 的概率依次增加，以实现随机性，但仍保持着增加的流向 RA 细胞的能力。重复进行的每个模拟的结果都是随机的，并在可重复输出的多个测试中取平均值。一个单一神经元的恒定活动似乎是驱动产生合成声音的神经系统的复杂行为的因果实体。对声音的频谱特性进行了研究和分析，但我们也将它们转换为 “.wav” 格式的数字波形。这些合成鸟鸣可以通过通用的数字方式播放可听声音，并且可以与真实的鸟鸣相比。文件在补充材料（S1 音频：

“ tEvol_PLOS.wave”）中给出，我们模拟了模拟 HVC 直至 RA 的神经流，以编程语言 python 实现的对象代表了每个神经元。由 Izhikevich [18]开发的有效类型的二次积分和发放神经元模型，该模型中考虑的两个主要变量是细胞内膜电压 v 和细胞恢复电位 u ，如下所示：

$$\begin{aligned}\frac{dv}{dt} &= k_1 v^2 + k_2 v + k_3 - u + I \\ \frac{du}{dt} &= a(bv - u)\end{aligned}\tag{1}$$

$$\text{if } v \geq 30\text{mV} \quad \text{then} \quad v \leftarrow c, u \leftarrow u + d$$

变量 I ， v 和 u 表示电流，电压和恢复电位。通过拟合真实皮层神经元的动力学获得三个参数 k_1 ， k_2 和 k_3 ，它们分别设置为 0.04、5 和 140。使用这些参数时，选择结果 v 将以 mV 缩放，时间以 mSec 缩放（我们将在结果中使用 mV，mA 和 mSec 单位，但是读者应该意识到，由于 Izhikevich 模型中隐含的变量替代，生物学上的实际值可能会有所不同）[17, 26]。其他四个参数 a ， b ， c 和 d 定义了模型的动力学行为。

通过在参数生成算法中添加随机变量来引入异质性。对于兴奋性神经元 $a = 0.02$ ， $b = 0.2$ ， $c = -50 + 10 * x^2$ 和 $d = 2 - 1 * x^2$ ，对于抑制性神经元 $a = 0.02 + 0.08 * x$ ， $b = 0.25 - 0.05 * x^2$ ， $c = -50$ 并且 $d = 2$ 。在此等式中， x 是一个介于 0 和 1 之间的随机变量（ x^2 仅表示一个不同的随机变量）。通过该方案，将基线值添加到异质性的随机波动分量。初始化程序会产生许多 HVC 神经元和相同数量的 RA，对于这些组中的每组，80% 具有兴奋性，而 20% 具有抑制性。

我们的参数选择基于 Izhikevich (2003)，实现了“振动发放”（CH）类型的神经元[26]。

与相邻神经元的连接由指向神经元标记的整数数组 A 和包含相应连接强度值（从 0 到 1）的浮点数 W 数组定义。

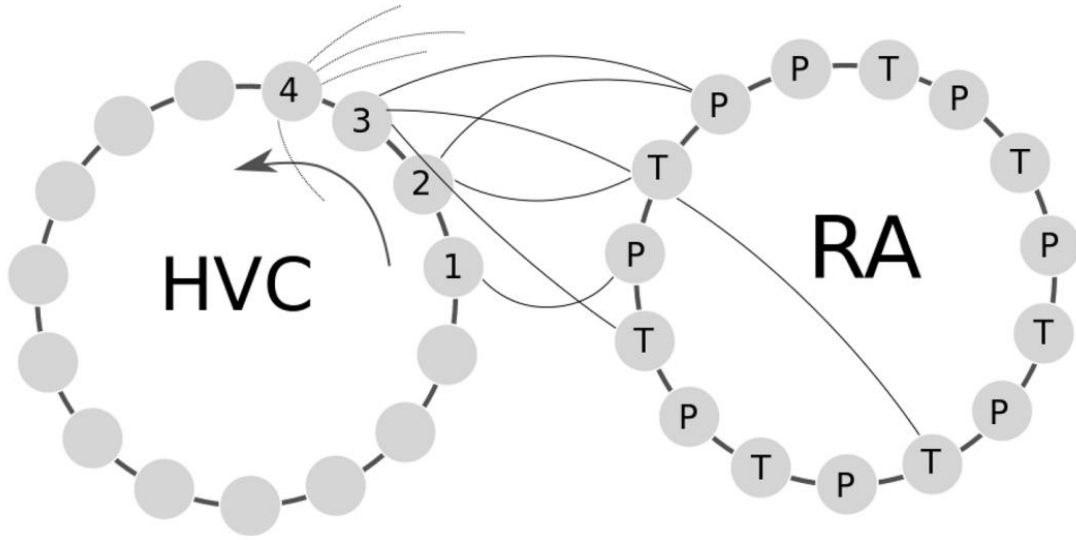


图 1. 所描述的神经网络的图形表示。这两个环是 HVC 和 RA 神经元，它们与一维的简化小世界 (S. W.) 网络结构相连。左环代表连接到其相邻邻居的许多 HVC 神经元。以类似的方式在右侧相邻环中设置 RA 神经元。为了阐明 HVC-RA 随机连接算法，将最初的几个 HVC 神经元示意性编号为“1”，“2”，“3”等，并以右行表示与 RAs 神经元的随机连接。与 RA 的连接数以逆时针方向（箭头）增长，以实现顺序连接。从 HVC 到 RA 的连接是单向的，并由曲线表示（未显示所有连接，为清晰起见，从神经元 4 开始的连接被中断了，连接是随机的，每个神经元都是执行 Izhikevich 神经模型（等式 1）的 python 对象，一半的 RA 神经元连接到驱动支气管压力 (P) 的肌肉，另一半则连接到唇张力 (T)。募集模型用于整合神经元尖峰并激活肌肉（方程式 4 和 5），RA 神经元连接到以张力和支气管压力调节的 syrinx 物理模型（方程式 6）。

属于同一类型（HVC 或 RA）的神经元通过尺寸修改后的小世界结构[27, 28]相互连接。这意味着每个神经元都有两个邻居，一个在左边，另一个在右边。在同一神经元类型组内没有实现任何随机连接，如下所述，通过组之间的异质性和随机连接实现了随机性。HVC 组中的单个神经元（称为初始体，标记为第一）会引发尖峰，并且由于这种连接结构，所有 HVC 神经元都将按照强度增加的随机连接顺序依次尖峰，如下所述。

在 Abarbanel 等人的先前工作中。[12] HVC 神经元都是相同的，并且以确切的顺序连接以驱动 RA 网络。这种类型的神经元序列不是随机的，因此生物学上难以置信[25]。实现随机性的统计连接算法定义了两个神经元 i 和 j 的连接强度为

$$\forall RA_j, \forall HVC_i, \text{ if } \left(\frac{i}{N_p}\right) \geq X \begin{cases} \text{true: } W_{ij} = h_{\min} + X'(h_{\max} - h_{\min}) \\ \text{false: } W_{ij} = 0 \end{cases} \quad (2)$$

其中 i 和 j 是 HVC (i) 和 RA (j) 组的神经元索引。 N_p 是 RA 的总数， X 和 X' 是 0 到 1 之间的随机数。对于 HVC 中的每个神经元，此函数会生成一个介于 0 到 1 之间的统一随机数 X 。如果后者大于 X' ，则神经元连接到相应的 RA_j 。这样，当比率 $p = i/N_p$ 增大时，连接的概率也会增加，并且在 $i = N_p$ 时达到 100%。连接强度 W_{ij} 是从最小值 $h_{\min} = 0.5$ 到 $h_{\max} = 1$ 的随机值。如果没有连接，则 $W_{ij} = 0$ 。

因此，对于网络中的每个神经元，确定输入后将来自连接的突触前神经元的所有贡献相加。参数 W_{ij} 用作电导权重。换句话说，等式 1 中的电流 I 为

$$I_i = \sum_j W_{ij} * v_j \quad (3)$$

在这里， I 和 v 的索引 i 代表当前神经元，而与之相连的神经元的索引 j 代表连接神经元。

构建此神经元体系结构时（请参见图 1 的示意图），单个初始神经元可以启动一系列事件，使 HVC 网络达到峰值并依次诱导数量增加的 RA 神经元达到峰值。这种结构既实现了生物学上合理的随机性/异质性，又实现了在鸟鸣中观察到的强力定型发放[23]。

RA 神经元的一部分与调节 syrinx 张力的肌肉相连，而另一部分与调节支气管压力的肌肉相连[12]。我们随机选择 50% 的 RA 是第一类，其余的是 RA 神经元。通过使用每个类别的计数并为两个类别选择奇数和偶数来完成选择。在任何给定时间，针筒和支气管肌肉设备的张力和压力驱动输入是膜电位的函数，相应于肌肉募集过程。换句话说，肌肉的张力与发动的运动神经元的数量成正比（招募[12]），如果没有发动的神经元，或者总电位低于阈值，则呈指数衰减。这通过以下等式实现：

$$\begin{aligned} \frac{dT}{dt} &= +\text{pos}\{\sum_t(Ra_t/N - Th)\} - T/\tau_t \\ \frac{dP}{dt} &= +\text{pos}\{\sum_p(Ra_p/N - Th)\} - P/\tau_p \end{aligned} \quad (4)$$

其中 pos 是正函数，如果 x 为正，则 $\text{pos}(x) = x$ ，否则为零。 Th 是固定在 -64 mV 的阈值， RA_t 和 RA_p 是两个 RA 种群的膜电位（ t 和 p 是相应的指数， N 是每个种群的神经元总数。两组数据都具有相同的大小，占 RA 神经元总数的一半）。 T_t 和 T_p 值是征募过程的时间常数，对于两个总体 $T_t = T_p = 10$ 毫秒也应该相等。为了校准合适的变量范围，定义了两个缩放函数：

$$\begin{aligned}\alpha(T) &= \alpha_1 T + \alpha_0 \\ \beta(P) &= \beta_1 P + \beta_0\end{aligned}\tag{5}$$

这些与张力和压力（T 和 P）的时间相关值成比例。在我们的情况下， $\alpha_0 = 0.9$ ， $\alpha_1 = 50 * 10^{-3}$ ， $\beta_0 = 15 * 10^{-3}$ ， $\beta_1 = 8.75 * 10^{-3}$ 。这些常数是通过分析 Abarbanel [12]中的方程并适应我们的特定神经网络确定的。描述物理运动的微分方程如下 [12,29]:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y \\ \frac{dy}{dt} &= y - \alpha(T)x - Cx^2y + \beta(P)y\end{aligned}\tag{6}$$

变量 x 代表唇状组织位置（发声部位）与其静止点之间的差，y 代表相应的速度。这些形式主义可能看起来与直觉相反，但是我们使用这些规定来保持以前知名文章的不同表达格式（例如，再次为 Abarbanel 2004）。

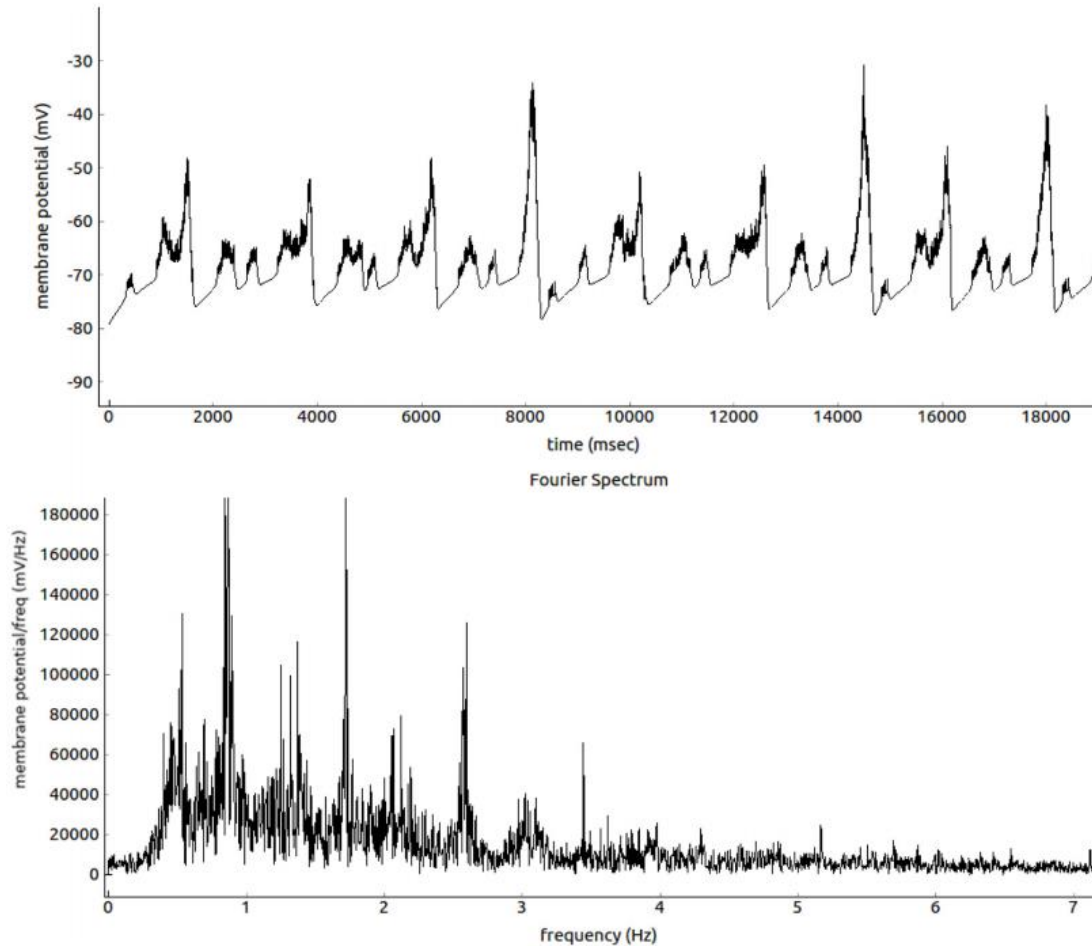


图 2 上图：一组 20 个 HVC 神经元（如图 1 所示）随时间变化的平均膜电位（每个点为 1 毫秒）。下图：相同膜电位的傅立叶变换。强的低频三角波很突出，在 a 波范围内较高频率的峰值也很明显。

在这个方程中，系数 y 表示线性耗散，在这种情况下是可变压力 f_i 。压力变化是由神经募集过程引起的，并且它作用在速度 y 上，从而衰减了振幅。系数 C 相反是该模型的二次非线性因子。以 Gardner 和 Laje [11,29] 之一的工作为准则，并考虑我们不同的缩放变量，将其设置为 $C = 0.4$ 。初步测试（未显示）表明该值使主峰居在 500 Hz 左右。由于所有图之间的均匀性，在此处介绍的所有模拟中，该临界值均保持恒定。

我们将此微分方程与欧拉方法结合在一起。选择这种方法是因为它足够快速和精确。在文献中，以 Izhikevich 进行的神经元模拟与 $dT = 1$ 毫秒的时间步长集成在一起[18]，这里我们使用 $dT = 0.1$ 毫秒来获得更好的稳定性和对噪声的鲁棒性。当活动时，使用 python 控制的图形引擎来更改每个神经元块的颜色和垂直长度，并用于准实时地可视化网络的动态情况，以进行测试，优化和评价（这些可视化的示例显示在辅助材料中。所得膜电位的统计表征如图 2 和 3 所示。

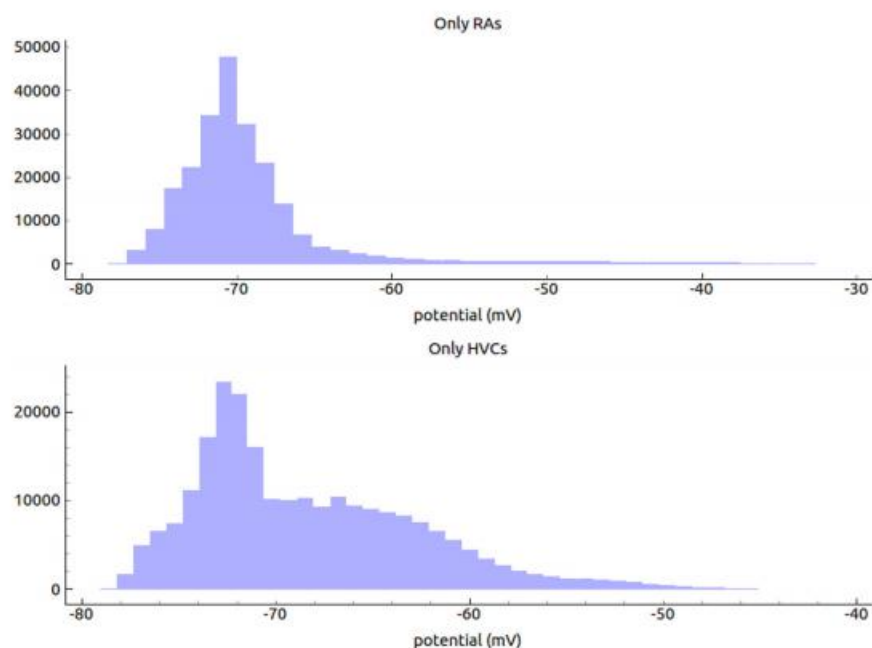


图 3 膜电位的分布。上图：为 20 个 RAs 细胞计算的膜电位分布，与 HVCs 细胞相比，这些细胞的活性更强，分布范围更窄。底部面板：HVC 单元组的分布相同。活动在较广泛的潜在值范围内稀疏。仿真参数如图 5 所示。

3、结果与讨论

鸟类发出的声音种类繁多，通常包括纯音哨声，宽带声音，频率和幅度调制，类似喀哒声和噪音。尽管鸟的声音种类繁多，但鸟鸣被认为是几类音调组成的 [30]。考虑到鸟鸣的产生受呼吸方式的调节 [31]，鸟鸣的持续时间不同，平均时间为 2 秒。另外，音符（鸟鸣的最小语音单位）可以持续 10 到 100 毫秒。尽管

鸟鸣声的基本频率通常在 3 到 5 KHz 之间[30]，但是鸟鸣声可能会产生很大的频率范围。我们合成的声音在音调，持续时间和基本频率上都像鸟鸣。在图 4 中，与从模型中得到的声音之一（图 4b）相比，我们展示了一只普通鸣鸟（大山雀 *Parus major*）的简单两音符鸟鸣。考虑到模型中模拟的神经通路非常简单并由单个激活神经元触发的事实，真实声音与模拟声音之间的相似性令人震惊。

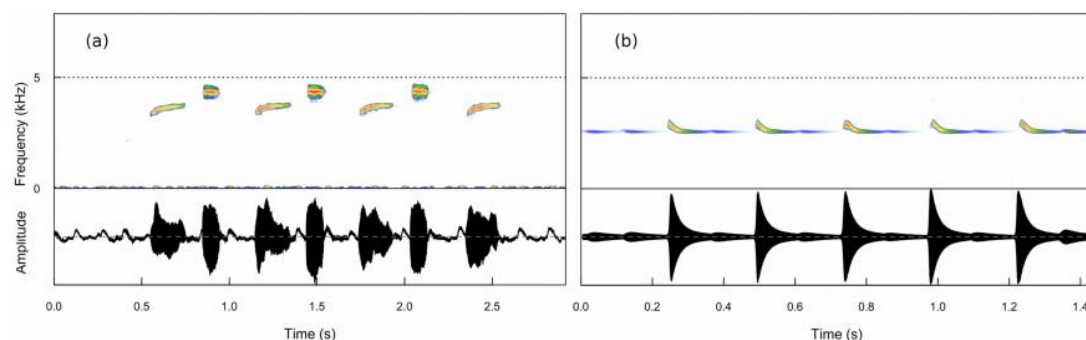


图 4. 面板 (a): 普通鸣禽的两首歌，山雀 *Parus major*。在 (b) 面板中，显示了我们模型产生的声音以进行比较。这里描述的非常简单的神经网络产生的声音在间歇性行为，音调，音节持续时间和基本频率上类似于真实的鸟鸣。支持媒体 S1Audio 中有一个示例波形文件，代表由我们的模型生成的声音：“tEvol_PLOS.wave”。该图中的仿真参数是图 5 的仿真参数，采样率提高了三倍，以便于可视化和比较。

我们的模拟结果与 Henry D. I. Abarbanel 等人获得的结果兼容。[12]实现了鸟类中鸟鸣运动路径的模型。我们显著改善了电压响应和恢复变量，该变量代表了所有向内和向外的电压门控电流之间的差异[18]。

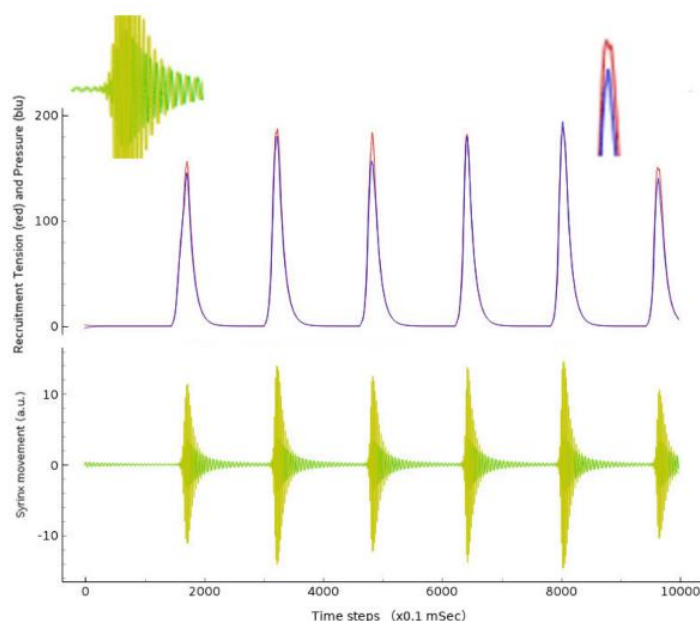


图 5 所描述的尖峰神经网络模型的仿真。振荡的发放会产生压力和张力的尖峰（上面板），从而导致 syrnix（下面板）产生振荡。顶部面板：招聘压力和压力分别以红色和蓝色

显示。底部面板：X 和 Y 轴上的鸟类 syrinx 运动分别以绿色和橙色显示。左上方和右上方的插图分别代表 XY 和压力/张力的第一个脉冲的放大。模拟设置：C=0.4，神经元数量=20，tau=10ms，INLVL=0；I 电流=10mA。横轴表示积分时间步长 dT=0.1ms，因此模拟的总持续时间为一秒。

此外，与上述将神经元的数量固定为 10 个单位的工作不同，我们的模型允许更多的神经元，理论上数量不受限制，并且是通过在 HVC 核和 RA 核之间建立合理的生物随机结构而构造的。对于我们的工作中使用的每个模拟运行，始终以相同的恒定强度来刺激一个 HVC 型神经元（上面称为启动器）（除非研究电流的影响时除外），并且它诱导 HVC 小世界网络变得活跃并驱动如前所述，第二组 RA 神经元。方程（1），（4），（5）和（6）的时间步长为 0.1 ms，总模拟时间为 1 秒。对于整个模拟集，非线性参数 C（等于 0.4）以及两个募集时间常数 Tt 和 Tp 都等于 10 ms（检查 tau 时除外）。参数 t 代表压力和张力变量的衰减率，换句话说，一旦去除刺激，它们衰减的速度。为了测试可重复性和稳定性，在生成神经元参数和连接强度时，每个模拟运行都使用不同的随机种子重复了 3 次。因此，不同的运行之间会略有不同。所有模拟的趋势和行为都相同，显示的图是三个模拟的一个示例，而不是它们的平均值。

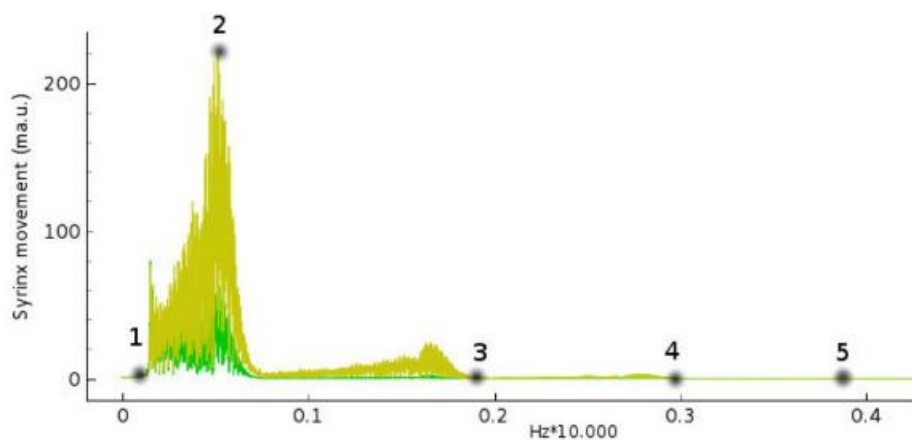


图 6 从图 5 进行傅立叶变换后，在鸟鸣频谱中相关频率的标记位置。编号为 1 的峰值表示声音开始的最小频率（“最小频率”），实际的主频率为 2（“峰值 1”）。声音的峰值，数字 3（“峰值 2”）的频率是声音崩溃的频率，数字 4（“峰值 3”）是第二个高频位置，数字 5（“峰值 4”）是表征高频的位置模型产生的所有声音，如图 7 至 10 所示。分别以绿色和橙色显示了 X 和 Y 轴上的鸟类 syrinx 运动。水平轴刻度为 104Hz，因此 0.05 对应于 500Hz（每个时间步长对应于 dT=0.1ms）。在某些情况下，最高峰 4 和 5 无法辨别，因此在图中将被省略。

仿真结果表明，随着时间的流逝，间歇性的振动爆发会产生类似鸟鸣的音节。在图（5）中，我们可以观察到网络在上部面板中产生的压力和张力波，而在最

低的位置，实际的唇部运动显示出明显的振荡行为。网络会自发繁殖长时间的唇状组织不活动。值得注意的是，一个单一的引发神经元是导致一系列尖峰的原因，这些尖峰最终导致这些振动序列类似于许多鸟类研究[1, 6]中所报道的天然鸟类。

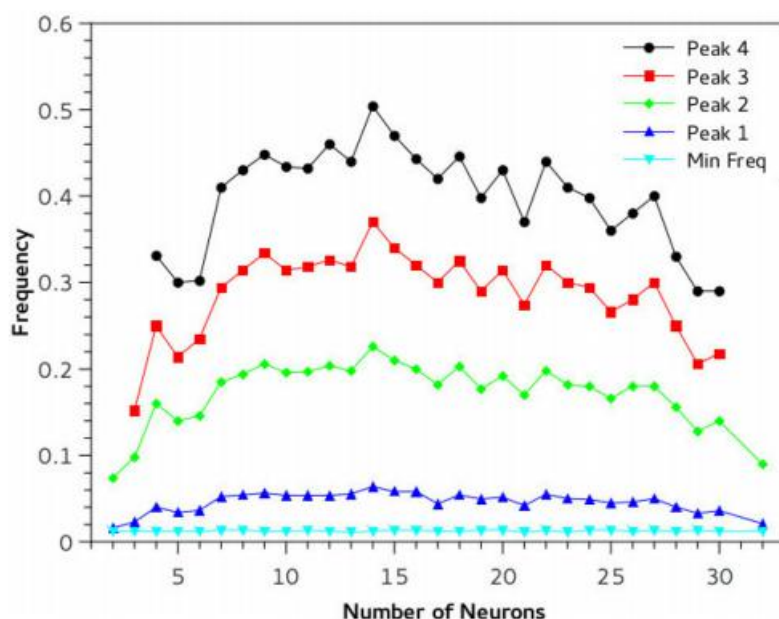


图 7.网络产生的复杂声音的频谱特性随网络大小的变化。有趣的是，鸟鸣的中心频率峰值随网络大小的增加而增加，然后在约 15-20 个神经元处达到平稳状态，其频率是神经元数量较少或较多时的两倍以上。我们假设，这是一个共振现象，可能是真实大脑中具有更高复杂性的自发性自我调节机制的模型。垂直轴为 $\text{Hz} \times 10000$ ，水平轴为网络中神经元的数量。实验设置： $C=0.4$ ， $\tau=10\text{ms}$ ， $\text{INLVL}=0$ ， I 电流= 10mA 。

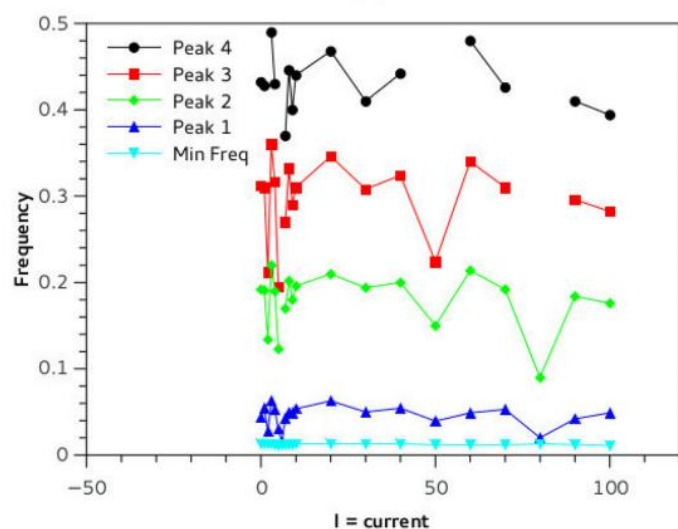


图 8.根据启动网络中尖峰级联的单个神经元的输入电流来研究 syrinx 的振荡频谱。电流水平会影响神经元尖峰频率，在 50 和 80mA 左右可观察到共振现象。我们可以推测，鸟脑

可以通过干预这种电流来调节发射频率，这可以解释鸟鸣频率的变化。实验设置： $C=0.4$ ，神经元数量=20， $\tau=10\text{ms}$ ， $\text{INLVL}=0$ 。

使用从 Izhikevich 模型积分的时间步长直接得出的采样频率 F 在时间上缩放如此获得的波形： $F = 1 / 10^{-3} \text{ dT}$ 其中 dT 是时间步长， 10^{-3} 是时间单位转换以适合 Izhikevich 的时标为一毫秒。在在线资料中，可以下载获得的波形的可播放文件（支持信息 S1 音频：“tEvol_PLOS.wave”，由 `scipy.io.wavfile.write` 库生成，采样率为 F ，按比例缩放）（超过 16 位）。除了声学分析，还对模拟输出进行了频率比较研究，获得了波的傅立叶频谱，并根据相关的网络参数研究了显著的峰值和频率位置（图 6）。神经网络系统是非常非线性的，因此参数的定义对于网络的稳定和可复制性能至关重要。

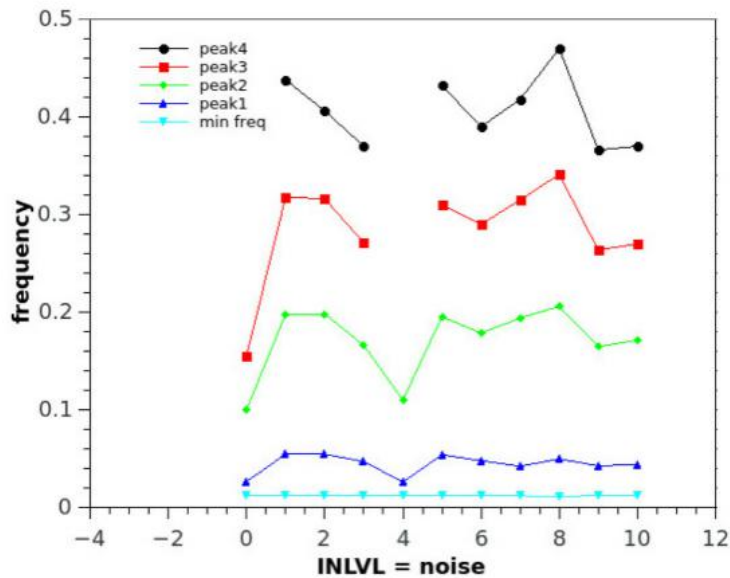


图 9.模型产生的声音频谱是网络中存在的内部噪声的函数。主峰似乎保持在 500-600Hz 的数量级，但是中心值显示出相反的共振趋势（ $\text{INLVL}=4$ 附近的负峰）。如前图所示，噪声以 mV 表示，频率以 104Hz 表示。实验设置： $C=0.4$ ，神经元数量=20， $\tau=10\text{ms}$ ， $I_{\text{current}}=10\text{mA}$ 。

我们进行了一系列模拟，将各种参数保持不变，使 C 恒定为 0.4：我们改变了 HVC 和 RA 类型神经元的数量从 1 到 32（对于每组神经元）（图 7）。产生的声音的主音调由峰值 2 表示，位置随着网络规模的增加而翻倍。 $N=5$ ，峰值 1 频率约为 100 Hz，而对于 $N=15$ ，峰值约为 500 Hz。有趣的是，一旦网络足够大，大约有 20 个神经元，频率就会稳定下来，然后下降，因为有一种机制可以实现系统的最佳网络规模。在 8 到 100 mA 的范围内研究了给予起始神经元的输入刺激的幅度，图 8 为网络受到广义噪声水平的影响，该噪声水平均匀地叠加在整个网络的所有神经元上以进行仿真真实大脑内部产生的噪音（此参数添加到等式 3 的 I 中）。我们在这里称其为 INLVL （内部噪声电平），并在 0 至 10 mA 范

围内对其进行检查。同样在这种情况下，噪声在频谱中产生共振下降，如图 9 所示。式 4 描述了在募集的神经学过程中发生的阈值现象。T 表示从达到的最大招聘价值开始的指数衰减。根据所考虑的不同变量（支气管压力或肌肉张力），衰减速度为 T_t 或 T_p 。在我们的仿真中，它们被选择为相等且范围在几毫秒到 100 毫秒之间（图 10）。

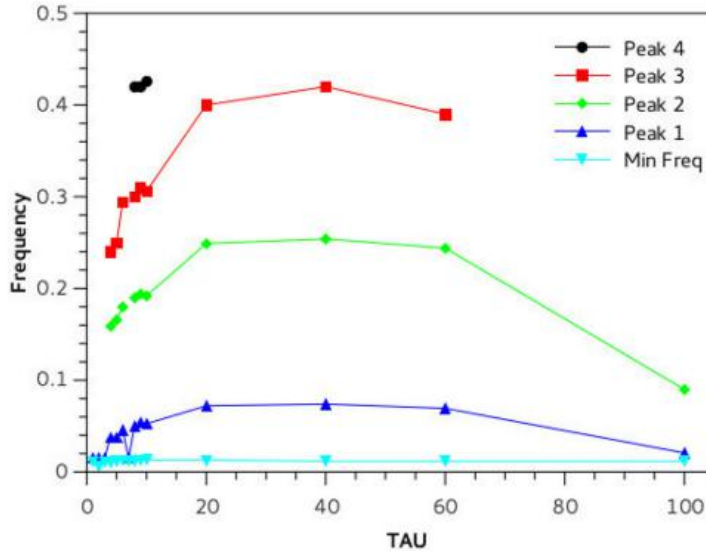


图 10.在这里，我们在 syrinx 和支气管组织的物理模型（等式 4）中操纵描述支气管压力和肌肉张力衰减的物理参数。该模型对 τ 的变化具有鲁棒性，因为在所使用的大多数范围（20 至 60ms）中没有重大变化。这支持了以下观点：唇部反应主要由神经通路驱动，而受 syrinx 系统的物理特性影响较小。实验设置： $C=0.4$ ，神经元数量=20， $INLVL=0$ ；I 电流=10mA，为简单起见， $\tau_p = \tau_t$ 。

4、结论

我们构建了一个具有现实神经模型的随机异构异构尖峰网络，以模拟禽类中 HVC 到 RA 的运动通路。我们的模型由每类几十个互连的神经元组成，是基于有关鸟脑结构的最新文献的最小模型。鉴于对确切的神经元连接的了解有限，因此这种神经途径纯粹是理论上的。而且，与真实的大脑相比，互连的大小和水平是最小的。即使有这些限制，模拟也表明可以建立简单的神经元通路，实现与鸟鸣惊人相似的复杂声音。它表明单个神经元激活可以启动导致鸟鸣生成的事件链。

我们可以证明，声音生成过程中正在使用一个募集系统，并且网络可以产生与鸟鸣相当的合成波形。不仅声音在中心音调和频率分布上相似，而且音节序列是由网络以与自然鸟鸣兼容的定时和节奏自发产生的。我们的声音类似于 Nowicki 所描述的典型的鸟叫声，其中可能包含近乎正弦的纯净声音[32]。而且，鸟鸣声的频率通常在 3 至 5 KHz 之间，但是鸟鸣声可能在 100 Hz 到 10 KHz 以上[32]，并且使用 Izhikevich 神经元模型中的模拟时间，我们的声音会导致原始

声音集中在 500-600 Hz 附近。仅通过重新采样就可以在频率上缩放所获得的波形，并且可以获得与具有较高音调的鸟鸣类似的声音，请参阅补充材料 S1 Audio 以获取我们波形的示例音频文件（“ tEvol_PLOS.wave”）。

根据最近的实验[33]，产生这种复杂行为的加标链由首先加标的单个启动器神经元生成，网络中的所有其他加标都是该单个神经元活动的自发后果。我们的模型和结果与以下想法一致：复杂行为的表达可以通过神经元的统计连接链生成，类似于先前对动物和模型进行的实验。这项研究表明，存在一种简单，自我调节且极其有效的机制，可以像鸟鸣一样产生复杂的活动，并为使用简单的原始尖峰网络工具完成更复杂的动物行为的完整模拟铺平了道路。

配套信息

S1 音频。我们的网络产生的声音的示例。声音在中心音调和频率分布上相似，音节序列是自发产生的，其定时和节奏与真实的鸟鸣音兼容。鸟鸣声的频率通常在 3 至 5 KHz 之间，但鸟鸣声可能在 100 Hz 至 10 KHz 以上。仅通过重新采样就可以对网络产生的波形进行频率缩放，以获得类似于具有较高音调的鸟鸣声的声音。（波）

S1 视频。一段视频，展示了我们如何可视化网络的动态。每个区块代表一个神经元，区块的高度与膜电位成正比，可以看出它随时间变化。未显示神经元之间的连接，但两个环分别代表 HVC 神经元和 RA 神经元。中央块代表了 syrinx 肌肉系统，其伸长与气压成正比。这种可视化系统特别适用于我们的研究初期，如简单的健全性检查，但对于沿神经途径的信息流进行定性洞察也很有用。

致谢

这项工作部分由 e Sabbatical research fund of Yokohama City University (2015-2016) 和 Committee for Research Development from University of Antioquia 通过赠款 n. IN641CE 资助（法案 8700-3278，2013 年 5 月 28 日）。

作者贡献

概念化：Ruggero Micheletto

数据策划：Cristiano Giordani.

形式分析：Ruggero Micheletto

资金收购：Ruggero Micheletto

调查：Hrist Rivera-Gutierrez

项目管理：Ruggero Micheletto。

软体：Sun Zhe, Ruggero Micheletto。

监督: Ruggero Micheletto。

验证: Hrist Rivera-Gutierrez

可视化: Cristiano Giordani, Hector Rivera-Gutierrez, Sun Zhe.

写作-初稿: Ruggero Micheletto.

写作-评论与编辑: Cristiano Giordani, Hector Rivera-Gutierrez, Ruggero Micheletto。

参考文献

- [1] Catchpole CK, Slater PJB. Bird Song Biological Themes and Variations, 2nd Ed. Cambridge, Massachusetts: Cambridge University press; 2008.
- [2] Catchpole CK. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in *Acrocephalus warblers*. *Advances in the Study of Behavior*. 2000; 29:45-97.
[https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60103-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60103-5)
- [3] Brainard MS, Doupe AJ. What songbirds teach us about learning. *Nature*. 2002; 417(6886):351-358. <https://doi.org/10.1038/417351a> PMID: 12015616
- [4] Oh SW, Harris JA, Ng L, Winslow B, Cain N, Mihalas S, et al. A mesoscale connectome of the mouse brain. *Nature*. 2014; 508(7495):207+. <https://doi.org/10.1038/nature13186> PMID: 24695228
- [5] Bradbury JW, Vehrencamp SL. Principles of Animal Communication, 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.; 2011.
- [6] Podos J, Lahti DC, Moseley DL. Vocal Performance and Sensorimotor Learning in Songbirds. In *Advances in the Study of Behavior*, Vol 40. Burlington, IA: Elsevier Academic Press; 2009.
- [7] Wild JM. Neural pathways for the control of birdsong production. *Neurobiology*. 1997; 33(5):653-670.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4695\(19971105\)33:53C653::AID-NEU113E3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4695(19971105)33:53C653::AID-NEU113E3.0.CO;2-A)
- [8] Nottebohm F. The neural basis of birdsong. *Plos Biology*. 2005; 3(5):759-761.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030164>
- [9] Nottebohm F, Arnold AP. Sexual dimorphism in vocal control areas of songbird brain. *Science*. 1976; 194(4261):211-213. <https://doi.org/10.1126/science.959852> PMID: 959852
- [10] Doupe AJ, Kuhl PK. Birdsong and human speech: Common Themes and Mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*. 1999; 22(1):567-631.
- [11] Laje R, Gardner TJ, Mindlin GB. Neuromuscular control of vocalizations in birdsong: a model. *Physical review E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics*. 2002; 65(5 Pt 1):051921. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.65.051921> PMID: 12059607

- [12] Abarbanel HDI, Gibb L, Mindlin GB, Talathi S. Mapping neural architectures onto acoustic features of birdsong. *Neurophysiology*. 2004; 92(1):96-110.
<https://doi.org/10.1152/jn.01146.2003> PMID: 15028750
- [13] Jin DZ, Ramazanoglu FM, Seung HS. Intrinsic bursting enhances the robustness of a neural network model of sequence generation by avian brain area HVC. *Journal of computational neuroscience*. 2007; 23(3):283-299. <https://doi.org/10.1007/s10827-007-0032-z13>.
<https://doi.org/10.1007/s10827-007-0032-z> PMID: 17440800
- [14] Hodgkin AL, Huxley AF. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of physiology*. 1952; 117(4):500-544. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1952.sp004764> PMID: 12991237
- [15] Sporns O, Kotter R. Motifs in brain networks. *PLoS Biol*. 2004; 2(11):e369.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020369> PMID: 15510229
- [16] Sporns O, Chialvo DR, Kaiser M, Hilgetag CC. Organization, development and function of complex brain networks. *Trends in cognitive sciences*. 2004; 8(9):418-425.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.07.008> PMID: 15350243
- [17] Izhikevich EM. Hybrid spiking models. *Philosophical Transactions of the Royal Society A-Mathematical Physical and engineering sciences*. 2010; 368(1930):5061-5070.
<https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0130>
- [18] Izhikevich EM. *Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting*. Cambridge, Massachusetts: MIT press; 2007.
- [19] Quiñones Quiroga R, Reddy L, Kreiman G, Koch C, Fried I. Invariant visual representation by single-neurons in the human brain. *Nature*. 2005; 435:1102-1107.
<https://doi.org/10.1038/nature03687> PMID: 15973409
- [20] Voigt BC, Brecht M, Houweling AR. Behavioral Detectability of Single-Cell Stimulation in the Ventral Posterior Medial Nucleus of the Thalamus. *Journal of Neuroscience*. 2008; 28(47):12362-12367. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3046-08.2008> PMID: 19020029
- [21] Houweling AR, Brecht M. Behavioural report of single neuron stimulation in somatosensory cortex. *Nature*. 2008; 451(7174):65-U8. <https://doi.org/10.1038/nature06447> PMID: 18094684
- [22] Sugase-Miyamoto Y, Matsumoto N, Ohyama K, Kawano K. Face Inversion Decreased Information about Facial Identity and Expression in Face-Responsive Neurons in Macaque Area TE. *Journal of Neuroscience*. 2014; 34(37):12457-12469.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0485-14.2014> PMID: 25209284

- [23] Hahnloser R, Kozhevnikov A, Fee M. An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird (vol 419, pg 65, 2002). *Nature*. 2003; 421(6920):294.
- [24] Spiro J, Dalva M, Mooney R. Long-range inhibition within the zebra finch song nucleus RA can coordinate the firing of multiple projection neurons. *Journal of Neurophysiology*. 1999; 81(6):3007-3020. <https://doi.org/10.1152/jn.1999.8163007> PMID: 10368416
- [25] Jin DZ. Generating variable birdsong syllable sequences with branching chain networks in avian premotor nucleus HVC. *Physical Review E*. 2009; 80(5):051902. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.80.051902>
- [26] Izhikevich E. Simple model of spiking neurons. *IEEE Transactions on Neural Networks*. 2003; 14 (6):1569-1572. <https://doi.org/10.1109/TNN.2003.820440> PMID: 18244602
- [27] Watts DJ, Strogatz SH. Collective dynamics of 'small-world' networks. *nature*. 1998; 393(6684):440- 442. <https://doi.org/10.1038/30918> PMID: 9623998
- [28] Bassett DS, Bullmore E. Small-world brain networks. *The neuroscientist*. 2006; 12(6):512-523. <https://doi.org/10.1177/1073858406293182> PMID: 17079517
- [29] Gardner T, Cecchi G, Magnasco M, Laje R, Mindlin GB. Simple motor gestures for birdsongs. *Phys Rev Lett*. 2001; 87:208101. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.87.208101> PMID: 11690514
- [30] Nowicki S, Marler P. How do birds sing? *Music Perception: an interdisciplinary Journal*. 1988; 5(4):391- 426. <https://doi.org/10.2307/40285408>
- [31] Gaunt AS, Nowicki S. Sound Production in Birds: Acoustics and Physiology Revisited; 1988.
- [32] Nowicki S. Bird Acoustic. In: Crocker MJ, editor. *Encyclopedia of Acoustic*. John Wiley and Sons; 1997. p. 1813-1817.
- [33] Long MA, Jin D 乙 Fee MS. Support for a synaptic chain model of neuronal sequence generation. *Nature*. 2010; 468(7322):394-399. <https://doi.org/10.1038/nature09514> PMID: 20972420