

金丝雀鸟鸣运动控制中的整合模型

An integrated model for motor control of song in *Serinus canaria*

Rodrigo Gogui Alonso *, Ana Amador, Gabriel B. Mindlin

**Corresponding author at: Pabellón 1, Ciudad Universitaria,*

1428 Buenos Aires, Argentina.

Physics Department, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, and IFIBA Conicet

Pabellón 1, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires, Argentina

Accepted: 1 December 2016 by Journal of Physiology-Paris

(translated by zang jie)

摘要: 鸟鸣是一种受学习影响的运动行为，受神经核的网络结构控制。该途径是双边连接的，每个大脑半球在解剖学上都难以区分。在这项工作中，我们提出了一个计算模型，该模型的变量是类鸟鸟鸣系统中不同神经核的平均活动。其中两个变量与金丝雀鸟鸣制作过程中的气囊压力和唇状部分的张力有关。我们表明，这些与时间有关的参数能够驱动人造器官模型来合成逼真的金丝雀鸣叫。

1、引言

鸟鸣的产生是一种复杂的行为，当一套高度协调的生理指令驱动高度专业的外围声器官，即 *syrix* 时，就会出现这种情况。特别是要调整 *syrix* 的配置和呼吸活动，以便建立发声所需的适当气流（例如 Mindlin 和 Laje, 2005; Schmidt 和 Wild, 2014; Suthers 和 Zollinger, 2004）。这些生理指令是由神经回路产生的，该回路的特征已得到很好的表征（例如，Nottebohm 等, 1976; Wild, 1997; Wild 等, 2000）。用于诸如金丝雀 (*Serinus Canaria*) 之类的鸣叫鸟类的鸟鸣制作回路包括背核 (DM)，该背核投射到呼吸起搏器回路 (逆向核, RAm 和旁突核, PAm) 和气管小环运动核 (nXII)。这些结构也存在于非蛋氨酸中 (Wild 等, 1997)。可能使有卵的鸟类产生比无卵的更为复杂和丰富的发声的是另外一组神经核。在鸣禽中，DM 通过丘脑中的 *n. uvaefomis* (Uva) 连接至端脑核 HVC (用作专有名称)，后者又连接至 RA。RA 投射到呼吸起搏器和 nXII 上，从而关闭了非卵类鸟类尚未发现的间接途径。图 1 总结了这一描述。所有这些神经核都是产生鸣叫所必需的，因为它们中的任何一个都会极大地影响鸟鸣。值得一提的是，其他神经核也可以包含在此描述中（例如，参见 Ashmore 等人, 2005 年的图 1），但是在这项工作中，我们考虑了具有循环连接性并能够生成适当的最小神经结构。但是，由于在鸟鸣生产过程中测量其活动的难度不同，因此对每个神经核的解剖结构和功能的了解程度也存在很大差异 (Sturdy 等, 2003)。

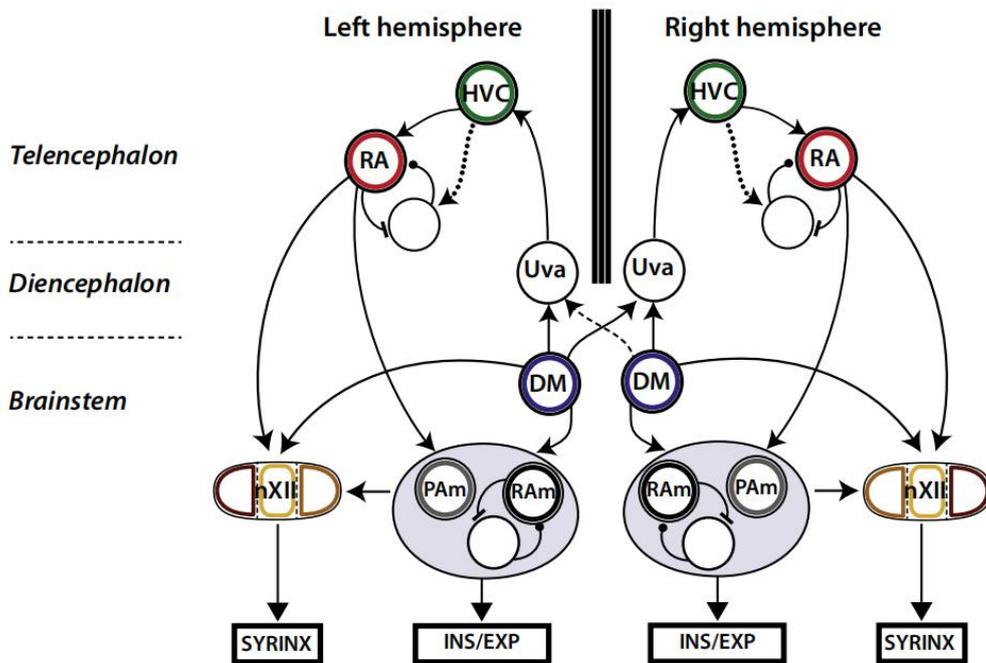


图 1 鸟鸣系统的架构图。圆圈代表参与我们描述的神经核。箭头表示不同核之间的连接。缩写与文本中的缩写相对应。请注意，鸟鸣系统架构的双向和循环特性是本文中模型的主要特征。

鸣禽产生鸣叫所需的生理学说明已被彻底研究(例如 Gardner 等, 2001; Goller 和 Larsen, 1997; Goller 和 Suthers, 1995; Goller 和 Suthers, 1996a, b; Mindlin 和 Laje, 2005; Suthers, 1990)。在发声位置, 足够高的压力脉冲通过唇状部分(类似于禽鸟的声带)可以产生自动维持的振荡, 从而调节气流以产生声音。最近, 有人提出了进一步的证据支持鸟类发声的空气动力学机制, 该机制与产生人类语音的机制相同 (Elemans 等, 2015; Titze, 1988)。呼吸和吸气肌肉高度协调以产生鸟鸣。在金丝雀鸟鸣中, 仅使用四种类型的呼气压力脉冲就可以实现较大的曲目和声音多样性, 这在个体和群体中都是高度保守的 (Alliende 等, 2010)。图 2 显示了利用所有四种压力模式的典型金丝雀鸟鸣的示例。

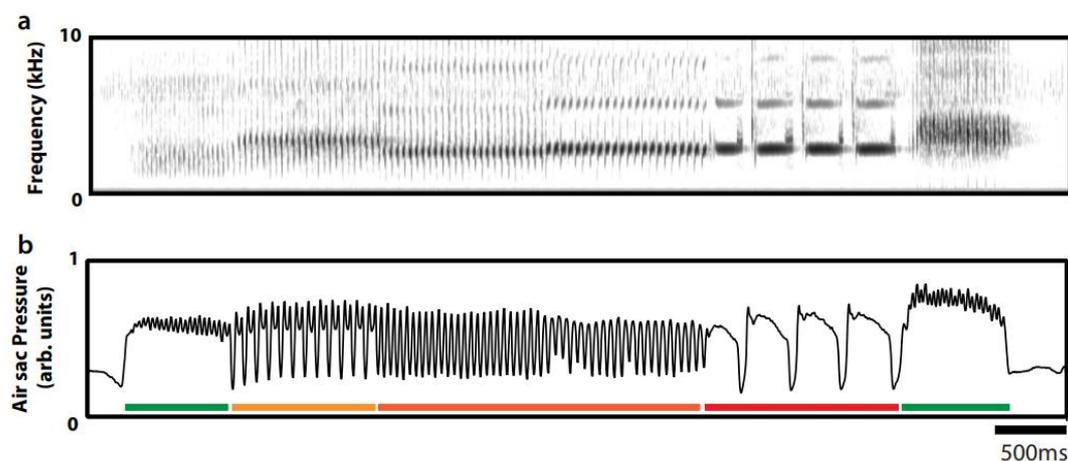


图 2 典型金丝雀鸣叫和气囊压力的实验测量。(a) 一首完整的金丝雀鸟鸣的实验超声图。(b) 鸟鸣期间产生的气囊压力模式。压力模式下方的彩色线表示压力模式的不同类型。我们使用与图 3 相同的颜色编码。

神经通路的复杂程度很容易使任何人都无法尝试对鸟鸣系统的动力学建模。然而, 对于金丝雀, 据报道, 在鸟鸣过程中使用的压力模式可以作为低维非线性动力系统的解法再现 (见图 3) (Alonso 等, 2009; Amador 和 Mindlin, 2009)。2014; Trevisan 等, 2006)。在此图中, 我们显示了气囊压力的实验时间序列及其作为低维非线性系统解的合成代理。该模型被构建为图 3b 所示的神经振荡器。注意, 为了产生不同的图案, 必须如图 3b 的底部面板所示改变参数。像非线性系统中通常的情况一样, 决定解的定性性质的不是参数的唯一选择, 而是保留拓扑特征的参数空间的开放集。有关详细信息, 请参见 Alonso 等。(2015)。

假设发声时的呼气压力脉冲反映了呼吸起搏器 (RAm) 的呼气相关区域的平均活动, 可以提出以下问题: 1、是否可以建立非线性模型与它的解剖结构兼容, 当受时间依赖的功能驱动时, 该解剖结构可以再现观察到的呼吸模式? 2、可以通过上述神经结构生成那些输入函数吗? 这些问题导致了一个计算模型 (Alonso 等人, 2015), 该模型能够重现鸟鸣制作过程中测

得的气囊压力模式（Alliende 等人，2010），并能解释所报告的冷却过程中压力模式的变形（Goldin）。等人，2013 年）。

分布式模型使我们能够在特定的神经核中复制活动，而必须在鸟鸣路径中限制另一个神经核的活动。因此，如果试图在我们的描述中包括 syrinx 运动神经核 nXII 的活性，则会因其与给定的呼吸模式共存这一事实而受到严重限制。每个呼吸模式都是呈现特定活动的整套神经核的结果。此外，一些参与呼吸模式生成的神经核也是 nXII 的输入。然后自然要问这种集成的，高度受限的体系结构是否可以生成适当的 nXII 活动模式以生成单曲。在这项工作中，我们检验了以下假设：仅通过调整 nXII 的输入的相对权重，与压力脉冲相关的分布式活动模式将驱动 nXII 产生适当的解决方案，即声音具有合理的时间调制基本频率。

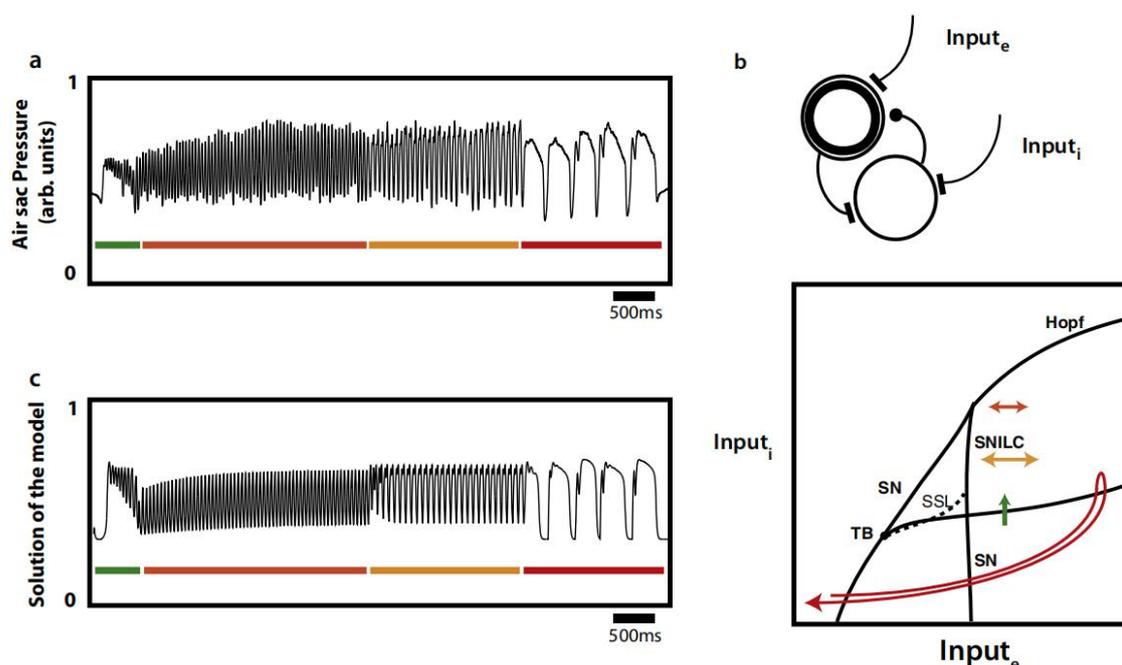


图 3. 金丝雀鸟鸣中使用的呼吸模式的动态起源。(a) 鸟鸣制作过程中气囊压力的实验时间序列。压力模式下方的彩色线表示不同类型的压力模式，如图 2b 所示。(b) (顶部面板) 能够再现不同类型的压力模式的基本动力学模型。它由强制性神经振荡器组成，即一组相互连接的兴奋性和抑制性神经元。(b) (下图) 在上图所示的模型中，根据抑制性和兴奋性输入的分叉图。黑线表示分叉，它用定性的不同解将参数空间的区域分开。(c) (b) 中显示的整合动力系统的解决方案。(b) 中的彩色箭头指示再现 (c) 中相应压力模式类型所需的输入空间的不同浏览方式。箭头的颜色与相应图案下方的颜色匹配。

2、材料和方法

2.1、鸟鸣系统整合模型的概念描述

用于生成金丝雀压力模式的经验模型是以模块化的方式构建的。模型中的第一个模块是呼气相关区域（可能是 RAm）的神经元，具有兴奋性和抑制性种群（见图 3b）。我们要求兴奋性群体的活动与测得的压力模式相符（见图 3a）。为了获得适当的压力模式（图 3c 的底部）所必需的时间强迫的详细信息，可以在 Amador 和 Mindlin（2014）中找到。

这个基本的基序嵌入在圆形模型中的更大的一组神经核中，并且有多个神经核影响其动力学（见图 1）。呼气相关的主题从脑干中的“起始区域”（以下简称 IA；假定为 DM）接收输入。该模型假设 IA 也通过 Uva 投射到端脑。在此说明中，鸟鸣系统的脑神经部分的第一阶段是 HVC，其后是 RA。HVC 的活动被建模为恒定的基础成分，对于不同的音节以及由丘脑的输入引起的爆发，基础成分可能会有所不同。然后，HVC 活动充当 RA 的输入。RA 中兴奋性群体的活动被反馈到呼气相关区域，从而结束了对鸟鸣系统的“圆形”描述。该模型在 Alonso 等人中得到了描述。（2015 年）及其解决方案与金丝雀在鸟鸣制作过程中使用的典型压力模式进行了比较。吸气相关区域（IR）（可能是 Pam）在静音期间处于活动状态，并从 RA 和呼气相关区域接收输入。nXII 核被建模为兴奋性群体，该群体从 RA，呼气相关区域，吸气相关区域和 IA 接收输入。

2.2。鸟鸣系统集成模型的数学实现

我们模型中的变量是一组互连区域中神经元的组平均活动（Hoppensteadt 和 Izhikevich, 1997）。这些变量的动力学由最简单的时间连续神经网络模型之一——加性网络控制：

$$\frac{dx_i}{dt} = -x_i + S\left(\rho_i + \sum_j \alpha_{ij}x_j\right)$$

$$S(x) = \frac{1}{1 + e^{-x}}$$

其中 x_i 描述了第 i 个区域中神经元的平均活动， ρ_i 表示第 i 个区域中的外部输入，系数 α_{ij} 描述了这些区域之间的连通性。

图 4b 说明了我们的神经模型生成合成图 4a 所示声音所需的指令的方式。我们从启动区域的活动脉冲开始我们的描述。

从数学上讲，IA 中的活动由一个平方毫秒的平方函数表示。图 4b 中的蓝色圆圈代表 IA，其活动是到达呼气相关区域的两个输入之一。我们通过相对于起始区域中的爆发延迟激活来表示通过丘脑的通道。绿色圆圈代表 HVC 神经核。

我们没有为 HVC 编写动态系统模型。相反，我们建议其活动由恒定水平的平均活动（假定起源于核内）和来自脑干的输入的突发序列组成。后者在数学上表示为约 20 - 40ms 宽的平方函数，相对于脑干爆发而延迟。对于两类音节（脉冲和 P1 解），如果包括 HVC 活动的其他波动（图 6 和 7 中的绿色虚线），则可以更好地拟合最终压力波动的幅度。这些元素被添加并用作 RA 核的输入。

实际模拟的活动（即，作为动力系统的解决方案进行计算）是 RA (e_{ra} , i_{ra}) 中的兴奋性和抑制性群体，呼气相关区域中的兴奋性和抑制性群体 (e_{er} , i_{er})，吸气相关区域 (e_{ir}) 中的兴奋性种群和 nXII (e_{nXIIvs} ; $e_{nXII dtb}$; $e_{nXII vtb}$) 中的兴奋性种群，nXII 的核中含有支配着 *syrinx* 肌肉的运动神经元。决定其动力学的动力学系统为：

$$\begin{cases} \frac{de_{ra}}{dt} = 20(-e_{ra} + S(\rho_{e,ra} + \alpha_{era,Fd}F_{delayed} + \alpha_{era,era}e_{ra} + \alpha_{era,ira}i_{ra})) \\ \frac{di_{ra}}{dt} = 20(-i_{ra} + S(\rho_{i,ra} + \alpha_{ira,Fd2}F_{delayed2} + \alpha_{ira,era}e_{ra} + \alpha_{ira,ira}i_{ra})) \\ \\ \frac{de_{er}}{dt} = 250(-e_{er} + S(\rho_{e,er} + \alpha_{eer,ra}e_{ra} + \alpha_{eer,F}F + \alpha_{eer,eer}e_{er} + \alpha_{eer,ier}i_{er})) \\ \frac{di_{er}}{dt} = 250(-i_{er} + S(\rho_{i,er} + \alpha_{ier,ra}e_{ra} + \alpha_{ier,eer}e_{er} + \alpha_{ier,ier}i_{er})) \\ \frac{de_{ir}}{dt} = 250(-e_{ir} + S(\rho_{e,ir} + \alpha_{eir,ra}e_{ra} + \alpha_{eir,eer}e_{er})) \\ \\ \frac{de_{nXIIvs}}{dt} = 250(-e_{nXIIvs} + S(\rho_{e,nXII} + \alpha_{nXIIvs,FnXII}F_{nXII} + \alpha_{nXIIvs,era}e_{ra} \\ + \alpha_{nXIIvs,eer}e_{er} + \alpha_{nXIIvs,eir}e_{ir})) \\ \frac{de_{nXII dtb}^{l,r}}{dt} = 250(-e_{nXII dtb}^{l,r} + S(\rho_{e,nXII} + \alpha_{nXII dtb,FnXII}^{l,r}F_{nXII} + \alpha_{nXII dtb,era}^{l,r}e_{ra})) \\ \frac{de_{nXII vtb}}{dt} = 250(-e_{nXII vtb} + S(\rho_{e,nXII} + \alpha_{enXII vtb,eir}e_{ir})) \end{cases}$$

其中 $\alpha_{i,j}$ 代表第 j 个种群对第 i 个动力学的影响。参数 ρ 代表对建模种群的恒定输入： $\rho_{p,r,a}$ 代表从 HVC 到 RA 的第 p 种群的恒定分量输入（ $p = e, i$ ，无论是兴奋性还是抑制性）。Fs 参数代表与 IA 中发起的活动相关的输入。特别地， F 和 F_{nXII} 分别代表从 IA 到呼气相关区域和 nXII 的直接输入，而 $F_{delayed}$ 是 RA 的输入的间接组成部分，它是从 IA 发起后通过 HVC 到达的 RA。在我们的模拟中， $F_{delayed}$ 和 $F_{delayed2}$ 都代表代表 HVC 的区域中的活动爆发。 F 被建模为平方函数。 F_{nXII} 和 $F_{delayed}$ 也是平方函数，但相对于 F 而言是延迟的。我们引入这些延迟是为了反映源自 IA 的活动到达目标核所需的时间。 F_{nXII} 为 10 毫秒， $F_{delayed}$ 为 30 毫秒。请注意， $F_{delayed}$ 必须经过 Uva 和 HVC 才能到达 RA，而 F_{nXII} 激活 IA 和 nXII 在脑干水平上的直接连接（见图 1）。对于所有模拟模式，脉冲幅度均设置为 10（任意单位）。该系统的输出是 nXIIvs 的活动，nXII dtb 的活动，nXII vtb 的活动以及呼气相关区域（ER）的活动。nXIIvs 的活动通过激活控制发声基本频率的内在肌肉来影响禽声器官的配置。nXII dtb 和 nXII vtb 的活性会通过激活控制 *syrinx* 选通的内在肌肉来影响禽声器官的构造，并且呼气相关区域会产生发声所需的呼

气压力脉冲。该途径的解剖结构是对称的，因为鸟类的大脑中存在左右核。对于此处报告的解决方案，除了负责选通的左右 nXII 的活动外，对于所有神经核，左右活动都可以同步或不同步。因此，它们被显式标记为 **right** 或 **left** ($e_{nXII}^{l,r}$)。

2.3 syrinx 的数学模型

syrinx 是一种发声设备，位于气管和支气管之间的连接处。它的配置可以通过代表不同肌肉活动的不同时间依赖量来描述。对一种特定物种 (**brown thrashers**, *Toxostoma rufum*) 的研究表明，腹侧气管支气管肌 (vTB) 控制发声期间振荡的组织的主动分离，而背侧气管支气管肌 (dTB) 控制支气管的主动闭合组织。假定有一对大的肌肉，称为腹侧腹肌 (vS)，通过改变 syrinx 器的配置来控制发声的基本频率，使得当肌肉活动时，唇状组织会被拉伸。

中枢神经系统 (CNS)，特别是 nXIIvs 区域，是造成 syrinx 器结构缓慢变化 (与唇状组织运动相比较慢) 的原因，这会影响到位于 syrinx 内的振荡唇状组织的张力。这个与时间有关的参数可调节快速变量的动力学，这些变量是唇状组织的位置 (微妙的组织实际上会调节气流以产生声音)。可以通过编写牛顿的组织方程来研究这些快速变量的动力学，方程如下：

$$\frac{dx}{dt} = y$$

$$\frac{dy}{dt} = \gamma P(t)y - \gamma x^2 y - \gamma^2 T(t)(x + cx^3) + \gamma^2 G^{l,r}$$

其中 $P(t)$ 代表气囊的压力，负责从气流到唇状组织的能量转移， $T(t)$ 代表唇状组织张力， $G^{l,r}(t)$ 代表门控：力可以通过主动将唇状组织推离发声结构而中断发声的唇状组织位置或唇状组织速度的独立术语。时间相关的参数是神经元模型的输出。通过以下方式：

$$P(t) = e_{er}$$

$$T(t) = e_{nXIIvs}$$

$$G^{l,r}(t) = e_{nXII}^{l,r} - e_{nXIIvtb}$$

syrinx 是双部分结构。左右两侧各个 syrinx 都有一对相对的唇状组织，可以进行运动和独立控制。在金丝雀的情况下，高频发声是在右侧产生的 (基本频率大约高于 3.5kHz)，而低频发声是在左侧产生的 (Suthers 等人, 2004)。上面的等式描述了一侧的唇部动力学。假定两侧的两个唇状组织都将具有相反的同步动态。因此，对于系统的每一侧，仅一个变量用于描述通过系统的那一侧的气流的调制。在我们的模拟中，两个声源原则上都是活动的：syrinx 的哪一侧实际产

生声音取决于门控的值。这样，我们不仅打算检验以下假设： $nXIIvs$ 在所有约束条件下都能生成正确的频率调制，而且， $nXII dtb$ 左右， $nXII vtb$ 在所有约束条件下都能够生成必要的门控活动。这样，我们就能根据方程式中出现的门控模式生成单声道和双声道发声。

3、结果

上一部分中介绍的鸟鸣系统的集成模型成功地生成了时间轨迹，这些时间轨迹与家庭金丝雀（*Serinus canaria*）在鸟鸣播放过程中使用的呼吸模式非常近似。由于它是一个整合模型，导致变量 e_{er} 给出给定解的参数会导致系统中其他神经核的特定时间轨迹。因此，如果在集成模型中包括区域 $nXIIvs$ ，则说明其平均活动的变量的动态将受到严重限制。原因是 $nXIIvs$ 从 RA, ER 和 IR 接收输入，其动态由整合模型确定。此外， $nXIIvs$ 还受到来自 IA（可能是 DM）的脉冲的约束，建模为 IA 开始音节生成后的 10ms 延迟脉冲。

3.1 P0 和 P2 解决方案

我们测试了以下假设：通过调整 $\alpha_{nXIIvs,FnXII}$, $\alpha_{nXIIvs,era}$, $\alpha_{nXII,eer}$ 和 $\alpha_{nXII,ier}$ 的参数，我们可以整合模型，从而使 e_{nXIIvs} 与 e_{er} 一起能够驱动 *syrinx* 器模型来合成音节根据选定的呼吸模式生成。例如，在我们称呼为 P0 解决方案的长呼气脉冲很长的情况下（Alliende 等，2010；Alonso 等，2015），典型的音节是几乎恒定的频率声音，之后是非常短暂的声音其频率被非常快速地调制（见图 4a）。我们针对（Alliende 等人，2015）确定的四个定性不同的压力模式中的每一个，选择鸟鸣生成系统集成模型参数值（如（Alonso 等人，2015）中所必需的）来开始模拟。选择与每个模式相关的代表性音节，然后 $(\alpha_{nXIIvs,FnXII}, \alpha_{nXIIvs,era}, \alpha_{nXII,eer}, \alpha_{nXII,ier})$ 在 $(0, 0, 0, 0)$ 和 $(10, 10, 10, 10)$ 。对于每套 $a_{nXIIvs, j}$ ，我们都集成了鸟鸣系统的模型，并使用了产生的时间跟踪（ $eer, e_{nXIIvs}, e_{nXII dtb}, e_{nXII vtb}$ ）来合成鸟鸣。首先对合成声音和实验记录的声音进行了定性比较：如果两种声音的基本频率的值和时间调制相似，则模拟被认为是成功的。然后，我们使用 Sound Analysis Pro 软件（Tchernichovski 等，2000）进行了定量比较，结果显示在图 4 中。

在图 4a 中，我们显示了一个声音文件的超声图，其中记录了三个音节。音节速率非常低（约 2.85Hz），与我们分类为 P0 溶液的呼吸模式相对应（Alliende 等，2010）。每个音节都以高基频的简短声音开始，然后是低基频的长笛。高音调是在 *syrinx* 的右侧生成的，而其余的声音是在左侧的生成的（Suthers et al., 2004）。

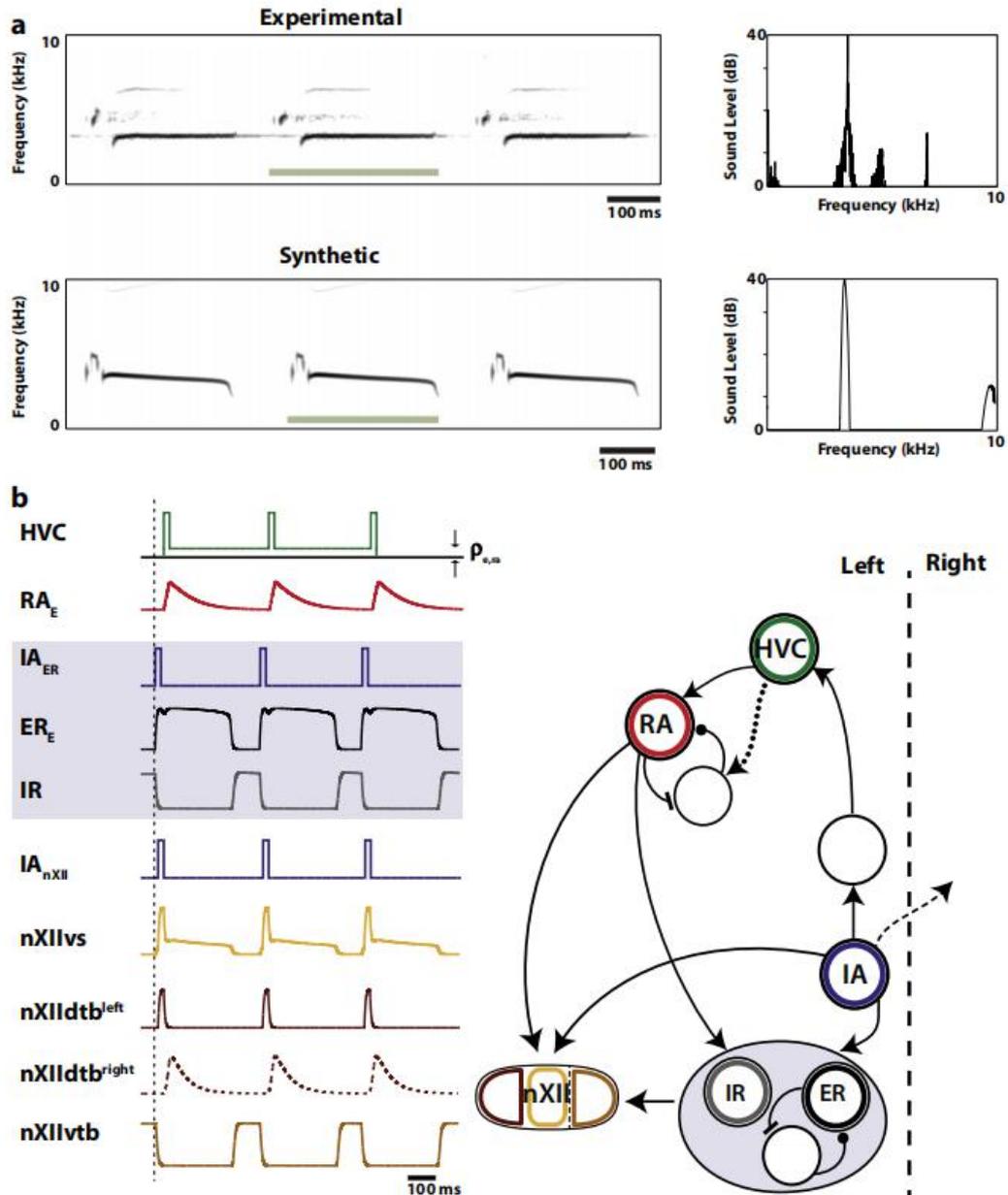


图 4. 用低维模型复制的 P0 金丝雀音节。(a) (左) 以 P0 呼吸模式产生的一组音节的超声图, 以及整合我们的神经生物力学模型 (即驱动生物力学模型的神经模型) 的结果。(右) 以绿线标记的合成和实验音节的频谱特性 (声级与声频) 的表示。Sound Analysis Pro 相似度评分: 96.23% 相似度, 94.13% 准确度, 平均值-对称比较。在 (b) 中, 我们显示了模型所假设的神经体系结构。神经核的颜色对应于其平均活动时间序列的颜色。箭头表示不同核之间的连接。虚线箭头表示对侧连接。在我们的模型中, HVC 由一个常数项 (与基础均匀活动 q_{era} 关联) 以及脑干的输入组成, 如图所示。模拟从起始区域 (IA) 中的方波开始。其余时间轨迹对应于模型的数值模拟。两个半球都参与 P0 解决方案的构建。根据该模型, HVC 中的病变会破坏音节的第二部分 (长笛)。时间跟踪的标签在文本中定义。

在我们的模型中，最终负责呼吸姿势的呼气相关区域的活动模式始于脑干起始区域的脉冲，该脉冲直接投射到呼气相关核。该第一个脉冲负责压力的初始波动（请参见图 4b， ER_E ，黑色轨迹）。起始区域还通过丘脑（Uva）向上伸至末脑。因此，相同的脉冲负责以后在 HVC 和 RA 中的活动。RA 投射到呼吸系统的呼气相关区域。以此方式，呼吸模式包括快速的波动和缓慢的调制，后者是在 IA 中产生的脉冲的脑神经处理的结果。

起始区域中的相同脉冲负责鸟鸣系统其他神经核中的活动模式，例如影响控制 *syrix* 的生物物理参数的活动模式。在此模型中，变量 e_{nXIIvs} 假定在左侧和右侧取相同的值，并且与唇状组织的张力（ $T(t)$ ）相关。 $e_{nXII dtb}^{l,r}$ 和 $e_{nXII dtb}$ 的值对应于负责在 *syrix* 门控的活动模式。在这里，左右 $e_{nXII dtb}$ 模式必须不同才能产生双音节。

我们生成了如下时间轨迹，用于合成图 4a 中显示的声音。活动 e_{nXIIvs} 是一个附加模型的解，该模型由初始区域 IA 的直接输入以及 RA 中神经元的兴奋性种群以及呼气 and 吸气相关区域中的兴奋性神经元的直接驱动（Sturdy 等人，2003 年）。我们的仿真中的时间轨迹显示在图 4b 中。与门控有关的活动模式是通过两种方式生成的：1. 在 $nXII dtb$ 的情况下，启动区域中的初始脉冲激活了种群 $e_{nXII dtb}^l$ 。相同的脉冲通过丘脑在对侧激发活动，在 RA 中进行处理后，驱动右半球的活动模式。这样，右侧就可以自由地发出短暂的高频声音（而左侧则通过吸音膜的闭合而关闭）。同样，在音节的第二部分中，当在右侧（ $e_{nXII dtb}^r$ ）激活长选通模式时，短暂的声音会静音，而左侧则可以自由发声。2. 对于 $nXII vtb$ ，人口 $e_{nXII vtb}$ 从 RA 的兴奋性群体和吸气相关区域（IR）的兴奋性群体接收输入，这导致激活模式与吸气同步。这些激活模式对应于活跃的唇状组织外展。在我们的模型中获得的时间轨迹如图 4b 所示。注意，此详细描述对应于在 IA 中设置脉冲后模型提供的解决方案。

适当的呼吸模式的产生戏剧性地限制了 $nXII$ 群体可以作为解决方案显示的内容。这个由兴奋性神经元组成的核的活动受到所有传入传入的严格限制，我们所能适应的只是这些驱动功能的相对权重。即使有这些限制，在这里我们仍然可以在模型的框架内实现能够调制基频并产生正确选通的模式。生成这些解决方案所需的参数列表如下：

$$(\rho_{i,ra}, \alpha_{ira,Fd2}, \alpha_{ira,era}, \alpha_{ira,ira}) = (-7, 0, 6, 3)$$

$$(\rho_{e,er}, \alpha_{eer,ra}, \alpha_{eer,F}, \alpha_{eer,eer}, \alpha_{eer,ier}) = (-7.45, 10, 1, 10, -1.1)$$

$$(\rho_{i,er}, \alpha_{ier,ra}, \alpha_{ier,eer}, \alpha_{ier,ier}) = (-11.5, 0, 10, 2)$$

$$(\rho_{e,ir}, \alpha_{eir,ra}, \alpha_{eir,eer}) = (0, 10, -10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ vs,FnXII}, \alpha_{nXII\ vs,era}, \alpha_{nXII\ vs,eer}, \alpha_{nXII\ vs,eir}) = (-3, 1, 0.5, 0.5, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ dtb,FnXII}^r, \alpha_{nXII\ dtb,era}^r) = (-3, 0, 10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ dtb,FnXII}^l, \alpha_{nXII\ dtb,era}^l) = (-3, 10, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{enXII\ vtb,eir}) = (-3, 10)$$

非线性系统在参数空间的开放区域内显示定性不同的解。因此，我们的拟合本质上是定性的。我们只报告参数空间的一个开放区域中的一个值，在该区域中我们的模型将显示一个具有我们要复制的特征的解决方案（有关结果的稳健性的讨论，请参见第 3.4 节）。

我们所谓的 P2 解决方案以 5 到 12Hz 的音节速率生成（Alliende 等，2010）。尽管它们的发声并不一定涉及双边模式，但根据我们的模型，压力模式需要从起始区域直接驱动以及由末梢脑进行处理。除音节速率外，P2 解决方案与 P0 解决方案不同，因为它不包含恒定频率的长哨声。图 5 显示了一个 P2 解决方案的例子。但是，该机制与我们在前面小节中描述的非常相似。因此，我们的描述仅限于模型中用于综合解决方案的参数。

$$(\rho_{e,ra}, \alpha_{era,Fd}, \alpha_{era,era}, \alpha_{era,ira}) = (-3.83, 1, 5, -10)$$

$$(\rho_{i,ra}, \alpha_{ira,Fd2}, \alpha_{ira,era}, \alpha_{ira,ira}) = (-7, 0, 10, 8)$$

$$(\rho_{e,er}, \alpha_{eer,ra}, \alpha_{eer,F}, \alpha_{eer,eer}, \alpha_{eer,ier}) = (-7.45, 9, 1, 9.85, -5.25)$$

$$(\rho_{i,er}, \alpha_{ier,ra}, \alpha_{ier,eer}, \alpha_{ier,ier}) = (-11.5, 9.45, 9, 1.6)$$

$$(\rho_{e,ir}, \alpha_{eir,ra}, \alpha_{eir,eer}) = (-2, 10, -10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ vs,FnXII}, \alpha_{nXII\ vs,era}, \alpha_{nXII\ vs,eer}, \alpha_{nXII\ vs,eir}) = (-3, 1, 3, 3, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ dtb,FnXII}^r, \alpha_{nXII\ dtb,era}^r) = (-3, 0, 10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII\ dtb,FnXII}^l, \alpha_{nXII\ dtb,era}^l) = (-3, 10, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{enXII\ vtb,eir}) = (-3, 10)$$

像以前一样，使用 Sound Analysis Pro 对录制的音节与其合成的音节进行定量比较。结果如图 5 所示。

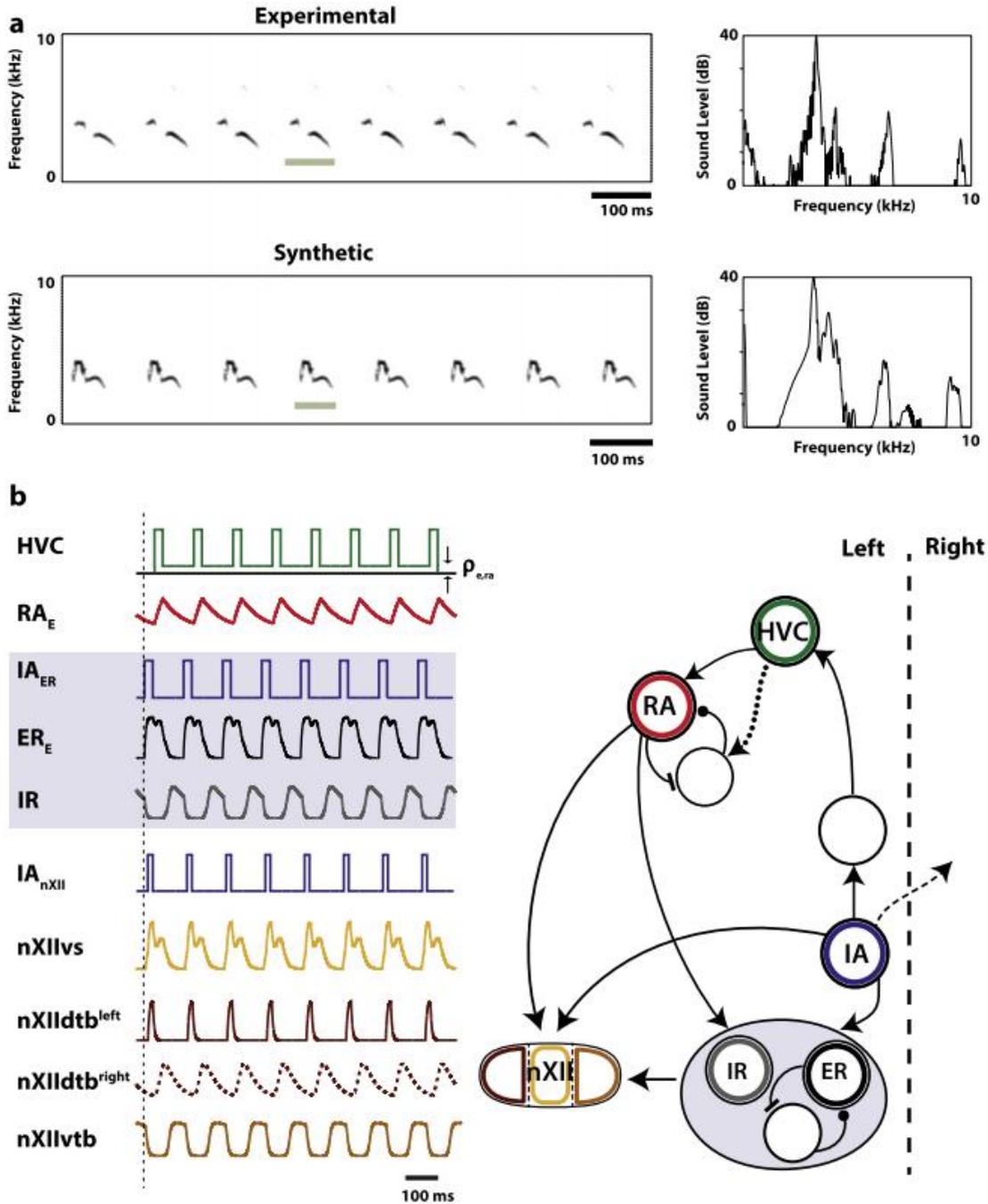


图5 该模型还重现了P2解决方案。(a) (左)如图4所示,以P2呼吸模式产生的一组音节的超声图,以及整合我们的神经生物力学模型的结果。(右)以绿线标记的合成和实验音节的频谱特性(声级与声频)的表示。(Sound Analysis Pro 相似度评分:99.78%相似度,80.02%准确度,平均值-对称比较)。在(b)中,我们显示了模型所假设的神经体系结构。HVC由一个常数项(与基础均匀活动量 q_{era} 相关)加上脑干的输入(如图所示)组成。与P0解决方案一样,两个大脑半球都参与P2解决方案的构建。根据该模型,HVC中的病变会破坏音节的第二部分。

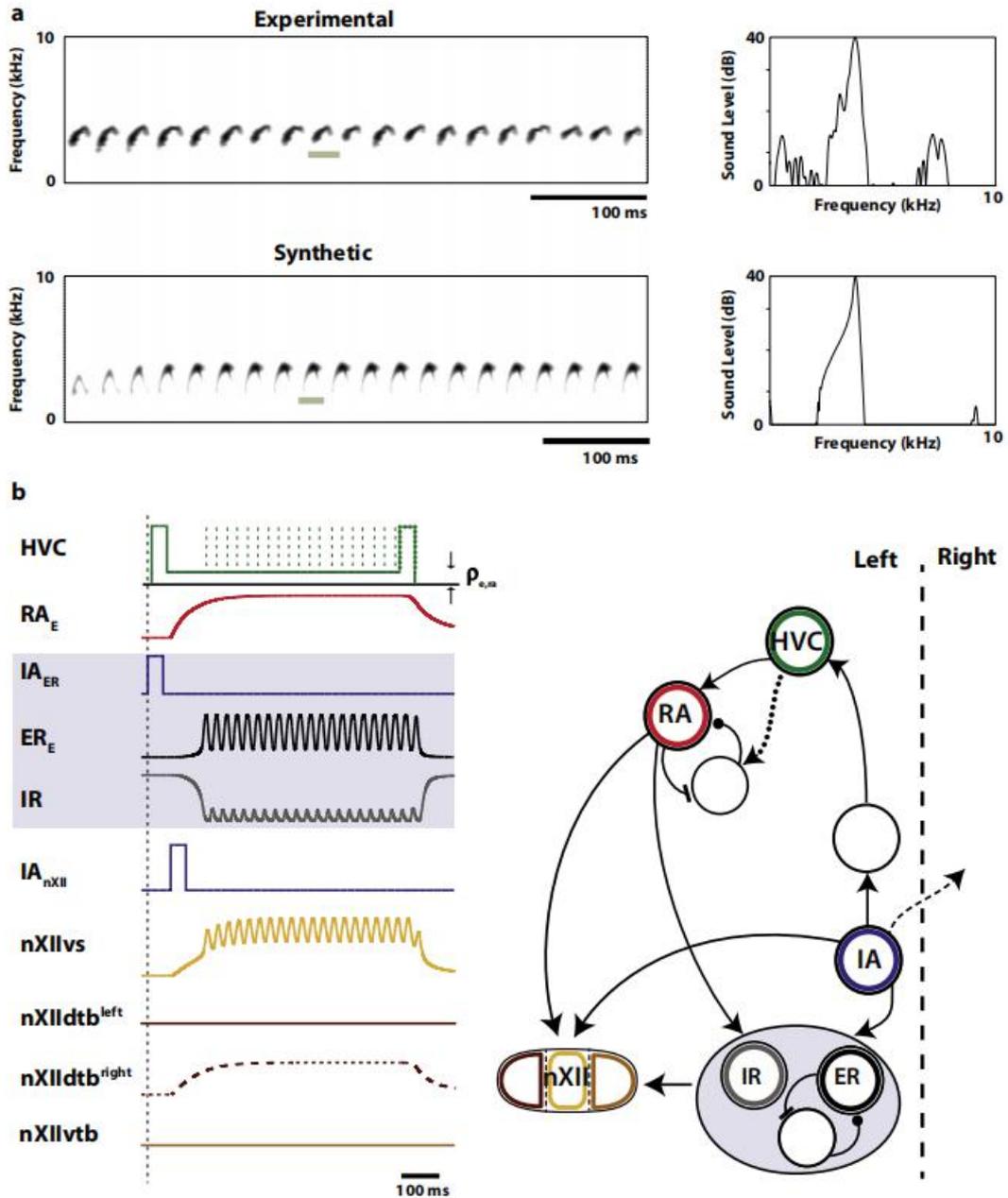


图 6 脉冲模式的仿真。脉冲模式是以高音节速率发声的音节。它们仅在 syrinx 的一侧生成。(a) 具有代表性的示例的 (左) 超声图及其仿真, 以及我们的整合模型。(右) 以绿线标记的合成和实验音节的频谱特性 (声级与声频) 的表示。(Sound Analysis Pro 相似度评分: 99.68% 相似度, 88.66% 准确度, 平均值-对称比较)。(b) 显示了不同核的神经结构和活动。鸟鸣系统的双边结构通过门控参与模拟: 模型复制允许单边发声的门控。在 HVC 中, 仿真所需的常数项 (在方程式中报告为 RA 的常数输入) 由 ρ_{era} 表示, 并且我们显示了可能用虚线出现或不出现的周期性活动。该模型在两种情况下均会重现解决方案。当存在这种周期性活动时, 它使我们能够调整溶液的振幅以及压力和张力之间的相位差。绿色虚线表示抑制性 HVC 活性, 其对应于 RA 抑制性种群的直接激发。

3.2 脉冲和 P1 解决方案

以高于 25Hz 的音节速率产生脉冲式解决方案，而以 13Hz 和 25Hz 之间的音节速率生成 P1 溶液。在这两种情况下，只有一侧通过末梢脑参与处理，并且不需要直接输入。基本上，通过 Uva 到 HVC 的输入会导致 RA 中的激活模式，进而导致呼气相关区域的振荡。如果 HVC 中的内部动力学引起额外的振荡，则在呼气相关区域获得的解是相似的（请参见图 6b，绿色虚线）。

有趣的是，在两种情况下，RA 的活动都涉及高活动的缓慢模式。在我们的模型中，活动为 $enXIIvs$ 的神经元群体从 RA，ER 和 IR 接收输入。可替代地，活动为 el, r 的神经元群体仅从 RA 接收输入。在图 6 中，我们显示了左侧产生的脉冲溶液的示例。假设对称配置，其中 IA 的活动脉冲在两个半球上产生相似的 RA 活动，则高度激活的 RA 种群通过门控 er 的激活将右侧带入沉默。换句话说，在 RA 中使用类似的活动来产生带有 ER 中的振动状态的发声，并且相反地，通过 $nXII dtb$ 进行主动关闭。该模拟中使用的参数为：

$$(\rho_{e,ra}, \alpha_{era,fd}, \alpha_{era,era}, \alpha_{era,ira}) = (-5.25, 5, 10, -10)$$

$$(\rho_{i,ra}, \alpha_{ira,fd2}, \alpha_{ira,era}, \alpha_{ira,ira}) = (-12, 5, 10, 2)$$

$$(\rho_{e,er}, \alpha_{eer,ra}, \alpha_{eer,f}, \alpha_{eer,eer}, \alpha_{eer,ier}) = (-7.5, 6, 0, 10, -6.2)$$

$$(\rho_{i,er}, \alpha_{ier,ra}, \alpha_{ier,eer}, \alpha_{ier,ier}) = (-11.5, 6, 10, 2)$$

$$(\rho_{e,ir}, \alpha_{eir,ra}, \alpha_{eir,eer}) = (0, 0, -10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXIIvs,FnXII}, \alpha_{nXIIvs,era}, \alpha_{nXIIvs,eer}, \alpha_{nXIIvs,eir}) = (-3, 0, 1.5, 1.1, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII dtb,FnXII}^r, \alpha_{nXII dtb,era}^r) = (-3, 0, 1)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII dtb,FnXII}^l, \alpha_{nXII dtb,era}^l) = (-3, 1, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{enXII utb,eir}) = (-3, 10)$$

P1 解决方案是通过类似的机制生成的。用于生成图 7 中显示的示例的参数为：

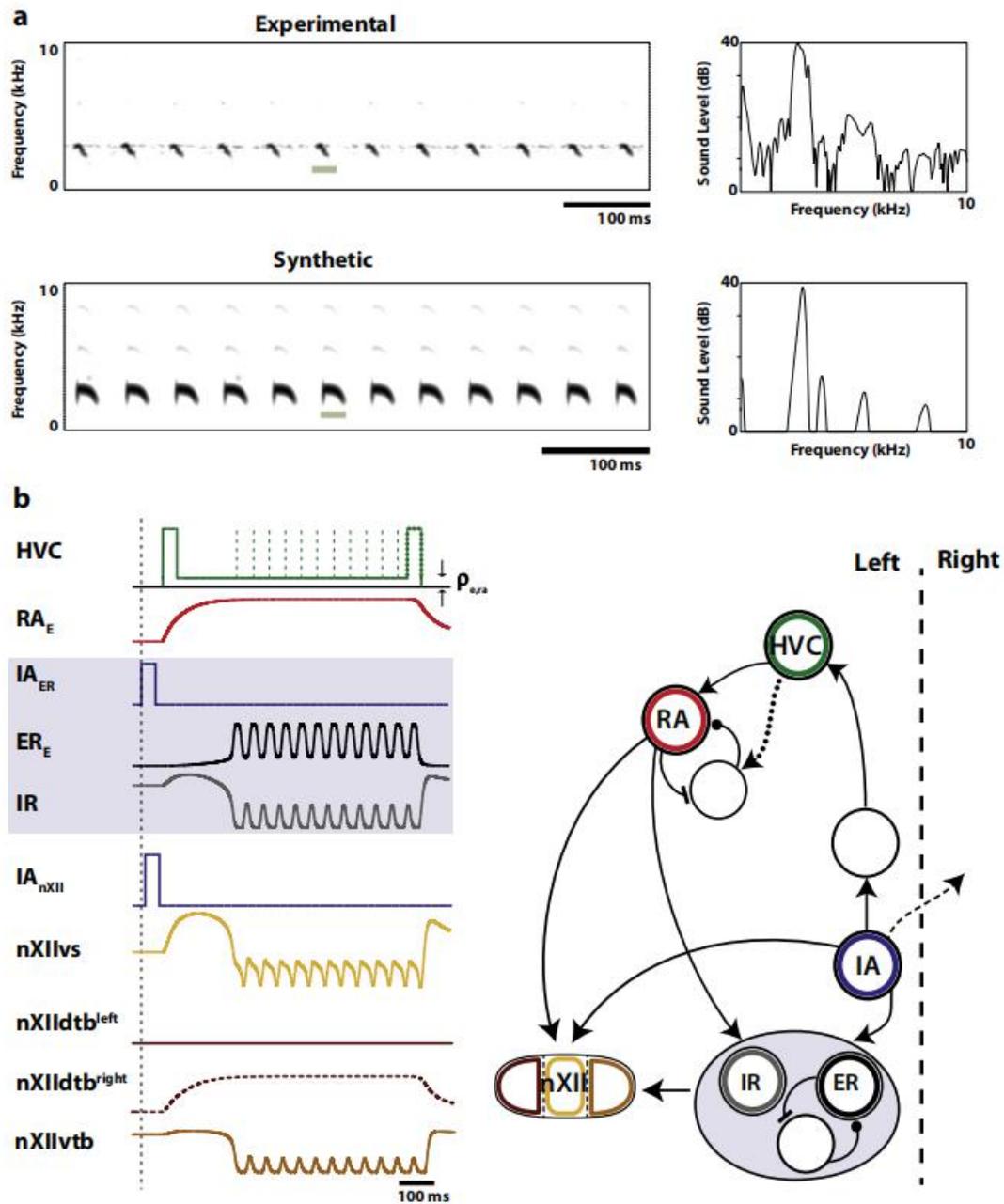


图 7 模拟 P1 解决方案。与脉动模式的情况一样，仅在 syrinx 的一侧生成 P1 音节。(a) 一组典型音节的 (左) 超声图及其模拟。(右) 以绿线标记的合成和实验音节的频谱特性 (声级与声频) 的表示。(Sound Analysis Pro 相似度评分: 95.45% 相似度, 70.96% 准确度, 平均值-对称比较)。(b) 中显示了我们模型的神经结构和活动。与以前的案例一样, HVC 活动被建模为恒定的活动水平 (ρ_{era}), 再加上来自脑干的脉冲到达所引起的爆发, 虚线代表可能存在或可能不存在的其他周期性活动。该模型在两种情况下均再现了压力的周期性波动。绿色虚线表示抑制性 HVC 活性, 其对应于 RA 抑制性种群的直接激发。这是停止 P1 模式所必需的。对于适当的参数, 其他时间序列对应于模型的仿真 (请参见文本)。

$$(\rho_{e,ra}, \alpha_{era,Fd}, \alpha_{era,era}, \alpha_{era,ira}) = (-3.5, 5, 10, -10)$$

$$(\rho_{i,ra}, \alpha_{ira,Fd2}, \alpha_{ira,era}, \alpha_{ira,ira}) = (-12, 5, 10, 2)$$

$$(\rho_{e,er}, \alpha_{eer,ra}, \alpha_{eer,F}, \alpha_{eer,eer}, \alpha_{eer,ier}) = (-7.55, 4.5, 0, 10, -4.5)$$

$$(\rho_{i,er}, \alpha_{ier,ra}, \alpha_{ier,eer}, \alpha_{ier,ier}) = (-11.5, 4.5, 10, 2)$$

$$(\rho_{e,ir}, \alpha_{eir,ra}, \alpha_{eir,eer}) = (0, 1, -10)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXII vs,FnXII}, \alpha_{nXIIvs,era}, \alpha_{nXIIvs,eer}, \alpha_{nXIIvs,eir}) = (-3, 0, 1, 1.7, 6)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXIIldb,FnXII}^r, \alpha_{nXIIldb,era}^r) = (-3, 0, 1)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{nXIIldb,FnXII}^l, \alpha_{nXIIldb,era}^l) = (-3, 1, 0)$$

$$(\rho_{e,nXII}, \alpha_{enXIIvth,eir}) = (-3, 10)$$

在这项工作中，我们显示一个向下扫描的示例，另一个显示向上扫描的示例，以说明这对于此模型不是挑战。

Table 1
Summary of the scaling factors needed for the neural instructions to drive the biophysical model of the syrinx.

	P0	P2	P1	PULSATILE
$P(t)$	$e_{er} * 2$	$e_{er} * 2$	$e_{er} * 2 - 0.85$	$e_{er} - 0.25$
$T^l(t)$	$e_{nXIIvs} * 29$	$e_{nXIIvs} + 1.5$	$e_{nXIIvs} + 1.7 + 1.5$	$e_{nXIIvs} * 30 - 9.7$
$G^l(t)$	$(e_{nXIIldb}^l * 40) - (e_{nXIIvth} * 40)$	$(e_{nXIIldb}^l * 15 - 2) - (e_{nXIIvth} * 25 - 3)$	$(e_{nXIIldb}^l * 1) - (e_{nXIIvth} * 5 - 0.1)$	$e_{nXIIldb}^l * 1$
$T^r(t)$	$e_{nXIIvs} * 28.5$	$e_{nXIIvs} * 3 + 0.7$	$e_{nXIIvs} * 1 + 3$	$e_{nXIIvs} * 30$
$G^r(t)$	$e_{nXIIldb}^r * 20 + 7$	$(e_{nXIIldb}^r * 30 + 2.7) - (e_{nXIIvth} * 5)$	$e_{nXIIldb}^r * 10 + 3$	$e_{nXIIldb}^r * 30$

一旦我们对神经模型的数学实现进行了拟合，就可以使用时间相关参数来填充 *syrinx* 的生物物理模型，以生成合成音节。根据我们模型的性质（其中非线性由 S 型函数提供），解决方案被归一化为单位。因此，必须对神经活动进行缩放，以便将其转化为驱动 *syrinx* 的生理指令。对于上述每个不同类型的音节，在发声间隔期间按比例缩放张力，门控和压力时间轨迹，以生成具有与实验示例类似的频率调制的音节请注意，张力模式在音节的左右两侧之间有所不同，因此可以正确拟合双音节的正确频率调制，所有音节的参数 c 均设置为 9000 表 1 总结了音阶因素：

对于搏动音节和 P1 音节类型，我们使用 Sound Analysis Pro 将原始声音与合成声音进行了比较，结果分别显示在图中。

3.3 双边指示

压力模式生成的基础机制使我们可以将压力模式分为两类。第一组包括 P0 和 P2 解，假设在这些情况下，呼气相关区域既接收来自脑干的直接输入，又接

收到由末梢脑处理的初始激活后的第二输入。另一组包括仅需要上述第二输入的搏动和 P1 解决方案。

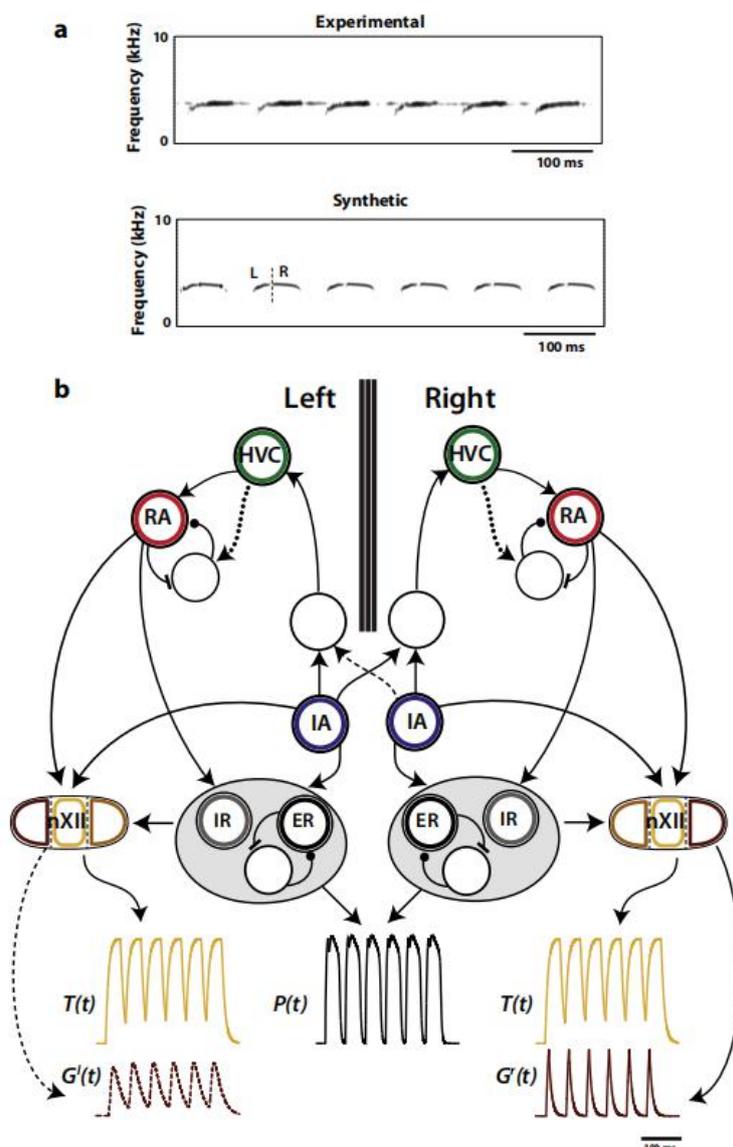


图 8. 鸟鸣系统的双边结构及其功能。P0 和 P2 音节在 syrinx 的两侧生成。我们显示了用于模拟 P2 解决方案的神经系统结构和时间轨迹。记录的音节的声像图及其模拟结果显示在 (a) 中。张力和门控的时间轨迹显示在相应核的下方。注意，在一侧控制张力控制的 nXII 区域与对侧连接时，在一侧产生张力调制的时间轨迹使另一侧静音。

对于第一组的解决方案，合成音节所需的部分运动模式必须经过自下而上的行程，通过丘脑核 Uva 到达远脑。在 syrinx 的两侧依次参与音节的生成的情况下，至少对于生成控制门控的指令而言，非同步的双边活动模式是必要的。实现顺序非对称激活的一种方法是通过允许在 IA 中生成的神经指令的对侧而不是同侧自下而上的行程。IA 控制神经指令的自下而上过程中，负责控制唇张力的活

动模式可能同时也可能不存在对侧和同侧连接。在图 8 中，我们显示了我们的模型如何针对 P2 解决方案生成双边门控模式。

脉冲和 P1 解决方案仅使用一侧。请注意，我们以周期性活动的形式为 HVC 中的内部动力学保留了可能的可能性，这种活动会增强 ER 区域的振荡幅度。在这种情况下，HVC 活动的模式无需在两个半球中同步。但是，对于这些解决方案，模型需要使用自下而上的信号来使对侧静音。由于该信号是同侧和对侧传递的，因此我们预测了两个半球中不同音节类型之间过渡处的活动（见图 6b 和 7b）。

3.4 代表运动模式的解决方案的稳定性

非线性系统的典型特征是对开放参数集存在定性相似的解。这些区域之间的边界是参数空间中称为分叉的曲线。利用这一特性，我们的非线性模型能够优雅地重现金丝雀中的四种典型压力模式，而无需在高维参数空间中找到奇异点，而这在生物学意义上是难以理解的。这是构造原始圆形模型的基石之一（Alonso 等人，2015）。

在这项工作中，我们表明，尽管体系结构和生成压力模式所需的功能要求施加了所有限制，但仍可能获得能够以正确的频率调制来驱动鸟鸣合成的张力模式。我们还探索了这些模式在参数变化下是否具有鲁棒性，并通过数值测试了该假设。在图 9 中，我们显示了随着控制原子 n_{XII} vs 影响的参数的变化，用于生成 P0 音节的张力如何变形。请注意，即使模式发生变化，其定性形状仍会保留。尤其是其主要特征，即短暂的脉冲和随后的较大的平滑衰减脉冲保持不变。

4、讨论

在这项工作中，我们介绍了一种在 *Serinus canaria* 中生产鸟鸣的集成模型。该模型是一个可操作的模型：一组常微分方程，其变量是鸟鸣系统不同区域的活动。其中一些显然与神经核相关（HVC，RA 和 Uva），而其他一些定义的精度较低：“呼气相关区域”（ER）可以解释为 RAm，即呼吸相关区域（IR）。可以解释为 PAm，而脑干（IA）中的“起始区域”可以解释为 DM。在仅使用一组减少的神经核的意义上，该模型也是最小的。在鸟鸣系统中，还有其他参与循环的核，包括 HVC（例如 DMP，MMAN，Nif），但为了获得生成金丝雀鸟鸣所需的最低限度的神经结构，并未考虑这些循环。

我们已经表明，这种集成模型能够产生在加纳海豚的歌声中观察到的呼吸模式和声音。特别是，我们检验了这样一种假设：即使考虑到所有其他区域施加的所有限制，负责控制 *syrinx* 的大脑区域的活动也能够产生实际的指令。我们通过“逼真的指令”来理解时间相关的参数集，这些参数可以驱动禽声器官模型来合成逼真的

鸟鸣。在这里，我们使用了对应于 *Serinus canaria* 鸟鸣的四类气囊压力模式的鸟鸣示例，并在模型中找到了再现它们所需的参数值。然后，我们探索了当鸟鸣系统和 nXII 的不同区域之间的连接权重发生变化时获得的模式，并且对于每组参数，我们合成了声音。这些数值模拟的结果是，我们总是能够找到连接强度，使得最终的合成声音是合适的声音。通过这种方式，我们能够生成针对 *Serinus canaria* 鸟鸣描述的整个声学曲目。

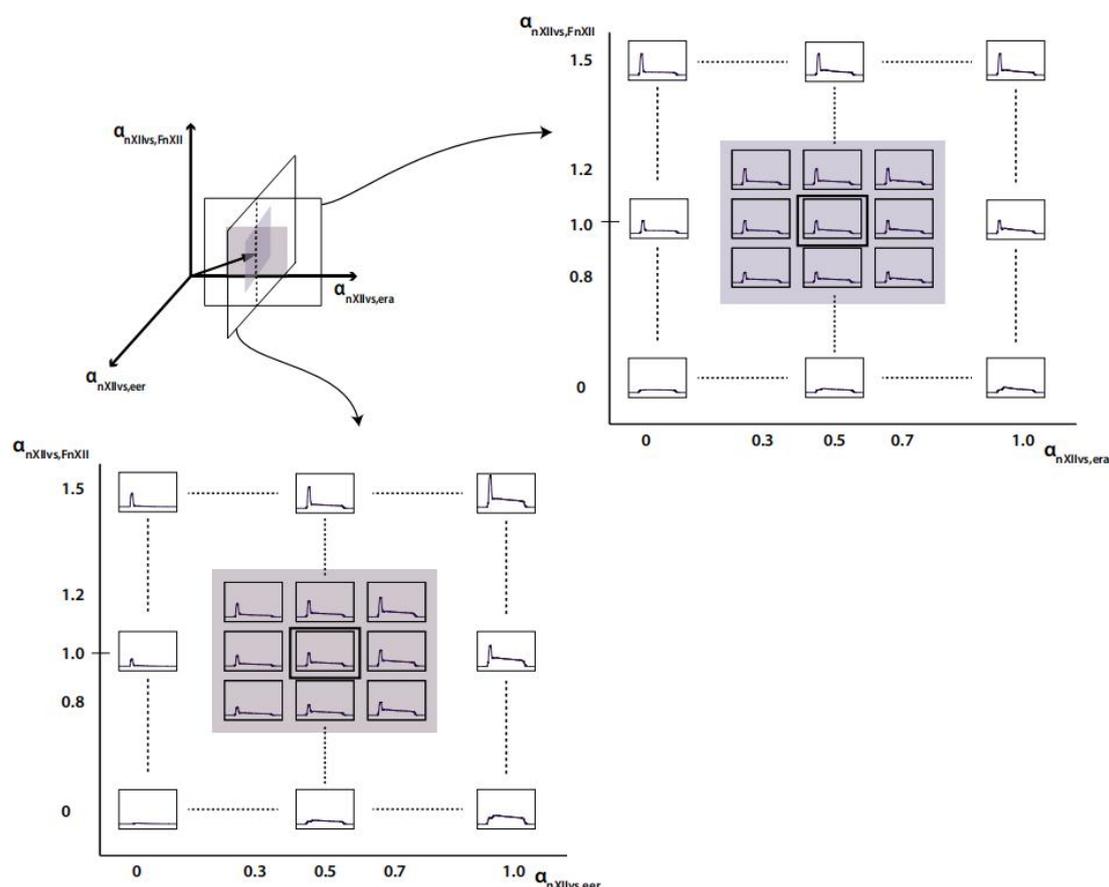


图 9 nXIIvs 解决方案的稳定性。该图说明了代表运动模式的解决方案的鲁棒性。在左上方的面板中，我们显示 3 维参数空间，该空间对应于从 RA ($\alpha_{nXIIvs,era}$)，FnXII ($\alpha_{nXIIvs,FnXII}$) 和 ER ($\alpha_{nXIIvs,eer}$) 到 nXIIvs 的激励群体的输入，用于 P0 音节类型显示在图 4 中。右上方和左下方的面板显示了对参数空间的广泛探索，以 nXIIv 的拟合模式为中心（请参见图 4b）。请注意，使用该模型获得的模式在 $\alpha_{nXIIvs,era}$ 、 $\alpha_{nXIIvs,FnXII}$ 和 $\alpha_{nXIIvs,eer}$ （阴影区域）的拟合值的较大范围内平滑变化。这表明该核输入的微小变化会产生具有相同定性属性的 vs 模式（即在开始时出现尖锐的峰值，然后缓慢衰减调制），而离开此区域将导致定性不同的模式。

这里介绍的模型的一个有趣的方面是，当在 *syrinx* 模型中以 $T(t)$ 注入时，调制发声基频所需的相同时间轨迹能够在以 $G(t)$ 注入时生成适当的门控模式。换句话说，在 T 和 G 处类似的时间轨迹在声学上具有显著不同的影响。有趣的是，结果是连贯的：拟合观察到的频率调制会生成与其生产兼容的门控模式。该

结果特别引人注目，因为甚至不可能实现调制基频的模式。为了生成给定的压力模式，必须限制所有区域的活动，并假定负责唇张力的区域（nXII 的一部分）被动地跟随其驱动力。在此模型中，我们不仅显示可以为给定的压力模式生成适当的张力模式，而且还获得了所需的门控模式。

文献中已经讨论了 HVC 中时间的连续表示的存在。这可能是在鸟鸣制作过程中一系列短暂爆发的顺序结果（Lynch 等，2016；Hahnloser 等，2002）。就平均人口活动而言，这将对应于强迫 RA 活动的连续时间轨迹。在我们的模型中，HVC 活动具有连续的组成部分，不同的音节具有不同的值。这是通过数学上的不同

到达 RA 的常数输入 q 的值，这对于生成不同的音节是必需的。在这方面，此处介绍的模型结合了 HVC 活动的连续组成部分的需求。此外，正如最近的工作（Amador 等，2013）所建议的那样，来自脑干的反馈包含了与鸟鸣相关的异质性成分。换句话说，HVC 中有运动信息，而不仅仅是时间的表示。

此外，该模型需要从大脑到 HVC 的输入，这些输入通过 Uva 到达，并提供一个音节类型的依赖分量。这导致了具体的预测。例如，HVC 活性的峰值接近于 P0 音节的音节起点，或者 HVC 活性的峰值位于脉冲和 P1 溶液之间的过渡处，或接近于 pulsatile 溶液的起点。P1 和搏动性溶液都可以通过 HVC 内部动力学产生的额外周期性活动生成，也可以不使用它。基于此，此处介绍的 HVC 模型包括连续的非特异性活动和在与鸟鸣相关的特定时间出现的活动稀疏峰的组合（Amador 等，2013）。

目前正在讨论的鸟类鸣叫生产的另一个方面是，端脑是否以自上而下的方式起作用。在自上而下的范例中，HVC 控制下游系统的时序。在描述斑马雀科 HVC 冷却效果的工作中提供了支持该观点的证据（Long 和 Fee，2008 年）。由于音节随着 HVC 温度的降低而减小，因此有人认为 HVC 充当了运行时间较慢的时间控制器。最近与金丝雀有关的研究表明，冷却 HVC 时音节最初会伸展，但如果温度降至临界点以下，则会产生“破裂”的影响。参见 Goldin 等。（2013）了解更多详情。某些音节的断开可以通过考虑拉伸以外的其他影响来解释：放慢 HVC 的突触输入。这表明需要一个更加集成的体系结构，以重现鸟鸣的时间特征在大范围内如何受到温度操纵的影响。与该观点一致的是，表明鸟鸣系统其他部分的温度控制会影响雀类中鸟鸣的定时（Hamaguchi 等人，2016），这表明需要使用分布式网络来产生行为。。

该模型的基本思想是，当脑干中的核（呼吸相关和 nXII）接收到两个输入时，会生成一组金丝雀音节（我们称为 P2 和 P0 解）：一个直接来自脑干（IA），第二个源于同一区域，但通过鸟鸣系统以自下而上的方式进行处理，从而在返回

脑干之前丰富了末梢脑中的指令。由于该过程的自下而上部分允许对侧活动，在这种框架下，自然出现了协调良好的双边运动模式。仅通过机制的第二部分生成第二组音节（P1 和脉冲解）。

尽管在这两个核或其他任何前脑鸟鸣控制核之间没有连合关系，但在鸟鸣产生过程中 HVC 内的运动前活动在半球之间是同步的（Schmidt, 2003 年）（图 1）。该观察结果表明，双侧突出的脑干呼吸中心可能为前脑歌系统提供同步输入。Schmidt 及其同事（Ashmore 等人，2008 年）表明，Pam 的激活可以在 HVC 和 RA 中双向驱动神经活动，并且这种损伤被破坏性 Uva 所废除。此外，唱歌过程中传递给 Pam 的微刺激而不是 nXII_{ts} 引起了鸟鸣排序的中断（Ashmore 等，2005）。总而言之，这些结果表明，帕姆可能会通过其上升的丘脑投影来影响鸟鸣模式的产生，因为已经表明，乌娃对于半球协调和鸟鸣产生至关重要（对乌娃的单侧或双侧损害立即且严重损害歌唱）（Coleman and Vu, 2005; Williams and Vicario, 1993）。在这里，我们展示了如何将这些神经机制整合在一起以产生鸟鸣声的功能示例。

我们在此展示的模型旨在产生压力，文献报道了具有测得的气囊压力时间迹线形态的各种模式。由简单的时间轨迹驱动的基本神经结构（兴奋性种群与抑制性种群）可以产生观察信号的多样性。尽管有一个普遍的概念，即只要有足够的自由参数，就可以从动力学系统中获得任何解决方案，但事实并非如此。实际上，动力学系统可以通过其解决方案的拓扑结构来分类（Mindlin 等，1990）。在之前的工作中，我们证明了鸟鸣系统的其余部分可以生成重现压力模式所必需的简单驱动参数（Alonso 等人，2015）。该实验时间迹线具有特定的形状，并且我们建立了模型以使其能够生成它们，并重现在冷却条件下观察到的形态变化（Goldin 等，2013）。

该模型还为神经记录做出了一系列特定的预测。其中之一是 HVC 中存在同步活动。特别是：1、在两个半球中，在脉冲解和 P1 型解之间的过渡处同时存在短暂的同步爆发（除了上述最终的连续分量之外）。2、对于每个 P2 和 P0 类型的音节，在音节发生后的几十毫秒内，同步的短暂突发在两个半球中都存在。3、在脉冲音节开始时，两个半球都存在同步的短暂爆发。4、在发作之前（暂时非常接近吸气活动），至少在每个 P2 型音节之前，在一组脉冲音节之前，以及在每个 P0 型音节之前，Uva 中存在短暂的爆发。如前所述，脉冲音节以及 P1 类型的音节可以通过 HVC 中的周期性活动来增强（这对于在冷却下进行拉伸是必不可少的）。HVC 中的那些振荡不必同时出现在两个半球中，如果同时出现，则不需要同步。该模型的另一个预测结果是一组时间迹线（enXII_{vs}），可以与腹肌（vS）的活动范围相比。将我们的变量 enXII_{vs} 与 vS 活性相关联的基本

原理是，尽管最近有报道说不同的电机模式对实现频率调制具有协同作用

(Alonso 等人, 2014)，但是 vS 与频率控制并存，尤其是在那些物种中 Hopf 分叉中会产生振荡。请注意，HVC 投射神经元中与音节相关的非均质性最初是在青少年中报道的，并且在成年人中仍然很明显 (Okubo 等人, 2015)。此处描述的突发与先前描述连续组件共存。

在这项工作中，我们假设 enXIIv 在两个半球的活动模式相同。然而，涉及双边控制的复杂音节的左右 vS 活动可能有所不同。在这种情况下，就像我们模型中的门控模式一样，该活动是来自 IA 的直接输入导致一侧 enXIIv 的快速调制，以及对侧 enXIIv 的对侧丘脑调制较慢的结果。另一边。这将在 syrinx 的两侧产生顺序模式，并导致不同的 vS 活动。

在这项工作中，我们表明，仅通过调整 nXII 输入的相对权重，与压力脉冲相关的分布式活动模式将驱动 nXII 生成适当的解，以生成金丝雀鸟鸣。有趣的是，门控模式与张力模式密切相关：控制一侧对侧门控肌肉的张力的方法产生了最小的指令，syrinx 合成了适当的乐曲。此外，压力模式和张力模式之间存在密切的关系。换句话说，该模型描绘了一个场景，其中基本相似的指令，驱动压力，张力和门控肌肉驱动生物力学设备来合成逼真的金丝雀鸟鸣。

致谢

感谢 Cecilia T. Herbert 对本手稿和英文编辑的评论。资金来源：这项工作得到了 CONICET, ANCyT, UBA 和 NIH 的支持，通过 R01-DC-012859 和 R01-DC-006876 获得。

参考文献

[1] Allende, J.A. Mendez, J.M. Goller, F., Mindlin, G.B., 2010. Hormonal acceleration of song development illuminates motor control mechanism in canaries. *Dev. Neurobiol.* 70 (14), 943–960.

[2] Alonso, L.M., Allende, J.A. Goller, F., Mindlin, G.B., 2009. Low-dimensional dynamical model for the diversity of pressure patterns used in canary song. *Phys. Rev. E* 79 (4), 41929.

[3] Alonso, R., Goller, F. Mindlin, G.B. 2014. Motor control of sound frequency in birdsong involves the interaction between air sac pressure and labial tension. *Phys. Rev. E* 89 (3), 032706.

[4] Alonso, R.G., Trevisan, M.A., Amador, A., Goller, F., Mindlin, G.B., 2015. A circular model for song motor control in *Serinus canaria*. *Front. Comput. Neurosci.* 9.

[5] Amador, A. et al., 2013. Elemental gesture dynamics are encoded by song premotor cortical neurons. *Nature* 495 (7439), 59–64 <http://www.nature.com/doi/10.1038/nature11967> (accessed June 14, 2016).

- [6] Amador, A., Mindlin, G.B., 2014. Low dimensional dynamics in birdsong production. *Euro. Phys. J. B* 87 (12), 1–8.
- [7] Ashmore, R.C., Renk, J.A., Schmidt, M.F., 2008. Bottom-up activation of the vocal motor forebrain by the respiratory brainstem. *J. Neurosci.* 28 (10), 2613–2623.
- [8] Ashmore, R.C., Wild, J.M., Schmidt, M.F., 2005. Brainstem and forebrain contributions to the generation of learned motor behaviors for song. *J. Neurosci.* 25 (37), 8543–8554.
- [9] Coleman, M.J., Vu, E.T., 2005. Recovery of impaired songs following unilateral but not bilateral lesions of nucleus uvulaeformis of adult zebra finches. *J. Neurobiol.* 63 (1), 70–89.
- [10] Elemans, C., Rasmussen, J.H., Herbst, C.T., During, D.N., Zollinger, S.A., Brumm, H., Srivastava, K., Svane, N., Ding, M., Larsen, O.N., Sober, S.M., Svec, J.G., 2015. Universal mechanisms of sound production and control in birds and mammals. *Nat. Commun.* 6.
- [11] Gardner, T., Cecchi, G., Magnasco, M., Laje, R., Mindlin, G.B., 2001. Simple motor gestures for birdsongs. *Phys. Rev. Lett.* 8720 (20), 208101.
- [12] Goldin, M.A., Alonso, L.M., Alliende, J.A., Goller, F., Mindlin, G.B., 2013. Temperature induced syllable breaking unveils nonlinearly interacting timescales in birdsong motor pathway. *PLoS One* 8 (6), e67814.
- [13] Goller, F., Larsen, O.N., 1997. A new mechanism of sound generation in songbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94 (26), 14787–14791.
- [14] Goller, F., Suthers, R.A., 1995. Implications for lateralization of bird song from unilateral gating of bilateral motor patterns. *Nature* 373 (6509), 63–66.
- [15] Goller, F., Suthers, R.A., 1996a. Role of syringeal muscles in controlling the phonology of bird song. *J. Neurophysiol.* 76 (1), 287–300.
- [16] Goller, F., Suthers, R.A., 1996b. Role of syringeal muscles in gating airflow and sound production in singing brown thrashers. *J. Neurophysiol.* 75 (2), 867–876.
- [17] Hahnloser, R.H.R., Kozhevnikov, A.A., Fee, M.S., 2002. An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird. *Nature* 419 (6902), 65–70.
- [18] Hamaguchi, K., Tanaka, M., Mooney, R., 2016. A distributed recurrent network contributes to temporally precise vocalizations. *Neuron* 91 (3), 680–693.
- [19] Hoppensteadt, F.C., Izhikevich, E.M., 1997. *Weakly Connected Neural Networks*. Springer.

- [20] Lynch, G.F.etal., 2016.Rhythmic continuous-time coding in the songbird analog of vocal motor cortex. *Neuron* 90 (4), 877–892.
- [21] Long, M.A., Fee, M.S., 2008. Using temperature to analyse temporal dynamics in the songbird motor pathway. *Nature* 456, 189–194.
- [22] Mindlin, G.B., Hou, X.-J., Solari, H.n.G., Gilmore, R., Tuffillaro, N., 1990. Classification of strange attractors by integers. *Phys. Rev. Lett.* 64 (20), 2350.
- [23] Mindlin, G.B., Laje, R., 2005.*The Physics of Birdsong*. Springer Verlag, Berlin.
- [24] Nottebohm, F., Stokes, T.M., Leonard, C.M., 1976. Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Compar. Neurol.* 165 (4), 457–486.
- [25] Okubo, T.S., Mackevicius, E.L., Payne, H.L., Lynch, G.F., Fee, M.S., 2015. Growth and splitting of neural sequences in songbird vocal development. *Nature* 528 (7582), 352–357.
- [26] Schmidt, M.F., 2003. Pattern of interhemispheric synchronization in HVC during singing correlates with key transitions in the song pattern. *J. Neurophysiol.* 90 (6), 3931–3949.
- [27] Schmidt, M.F., Wild, J.M., 2014. The respiratory-vocal system of songbirds: anatomy, physiology, and neural control. *Prog. Brain Res.* 212, 297–335.
- [28] Sturdy, C.B., Wild, J.M., Mooney, R., 2003. Respiratory and telencephalic modulation of vocal motor neurons in the zebra finch. *J. Neurosci.* 23 (3), 1072–1086.
- [29] Suthers, R.A., 1990. Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature* 347 (6292), 473–477.
- [30] Suthers, R.A., Vallet, E., Tanvez, A., Kreutzer, M., 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *J. Neurobiol.* 60 (3), 381–393.
- [31] Suthers, R.A., Zollinger, S.A., 2004. Producing song: the vocal apparatus. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1016 (1), 109–129.
- [32] Tchernichovski, O.etal., 2000. A procedure for an automated measurement of song similarity. *Anim. Behav.* 59. Available at: <<http://www.idealibrary.com>>.
- [33] Titze, I.R., 1988. The physics of small-amplitude oscillation of the vocal folds. *J. Acoust. Soc. Am.* 83 (4), 1536–1552.
- [34] Trevisan, M.A., Mindlin, G.B., Goller, F., 2006. Nonlinear model predicts diverse respiratory patterns of birdsong. *Phys. Rev. Lett.* 96 (5), 58103.
- [35] Wild, J.M., 1997. Neural pathways for the control of birdsong production. *J. Neurobiol.* 33, 653–670.

[36] Wild, J.M., Li, D., Eagleton, C., 1997. Projections of the dorsomedial nucleus of the intercollicular complex (DM) in relation to respiratory-vocal nuclei in the brainstem of pigeon (*Columba livia*) and zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *J. Comp. Neurol.* 377, 392–413.

[37] Wild, J.M., Williams, M., Suthers, R., 2000. Neural pathways for bilateral vocal control in songbirds. *J. Comp. Neurol.* 423, 413–426.

[38] Williams, H., Vicario, D.S., 1993. Temporal patterning of song production: participation of nucleus uvaeformis of the thalamus. *J. Neurobiol.* 24 (7), 903–912.