



Universiteit
Leiden
The Netherlands

The flexible listener: exploring zebra finch sensitivity to spectral and temporal sound features

Ning, Z.

Citation

Ning, Z. (2024, May 2). *The flexible listener: exploring zebra finch sensitivity to spectral and temporal sound features*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/3750255>

Version: Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/3750255>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Nederlandse samenvatting

De flexibele luisteraar: onderzoek naar de gevoeligheid van zebravinken voor spectrale en temporele geluidskenmerken

Nederlandse samenvatting

Vocale communicatie door taal en de perceptie van muziek zijn twee van de meest geavanceerde cognitieve vaardigheden bij mensen, waarbij een universele aanleg voor beide wordt waargenomen. Zowel de muziekvaardigheid als de taalvaardigheid van de mens omvat verschillende perceptuele en cognitieve capaciteiten. Vergelijkend onderzoek naar de auditieve perceptie van taal en muziek omvat het begrijpen van mogelijke gedeelde cognitieve eigenschappen tussen mensen en niet-menselijke dieren, zoals het herkennen van relatieve toonhoogte, het coderen van tooninformatie, het waarnemen van ritmes, metrische codering van ritme en het verwerken van opeenvolgende geluidseenheden.

Onderzoek tussen soorten heeft inzichten opgeleverd in de al lang bestaande vraag of muzikaliteit een inherent onderdeel is van de menselijke natuur of een culturele uitvinding (sommige onderzoekers gaan er bijvoorbeeld van uit dat het puur een culturele uitvinding is die voortbouwt op hersencircuits die om andere redenen zijn geëvolueerd). Hebben mensen unieke hersenkenmerken voor het verwerken van muziek, of is ons muzikale vermogen volledig afhankelijk van hersencircuits die voor andere doeleinden zijn geëvolueerd? Volgens de hypothese van vocaal leren en ritmische synchronisatie kan ons vermogen om nauwkeurig op muziek te bewegen bijvoorbeeld voortkomen uit neurale circuits die verband houden met complex vocaal leren. Papegaaien, zoals de beroemde ‘Snowball’, vertonen net als mensen ritmische synchronisatie, gekoppeld aan veranderingen in de basale ganglia. Sommige onderzoeken trokken echter het veronderstelde verband tussen het vocale leren en de beatperceptie bij vogelsoorten in twijfel, en stelden een graduele schaal voor de beatperceptie voor. Bovendien hebben recente onderzoeken de aannames over de manier waarop zangvogels tonen herkennen in twijfel getrokken. Die wijzen er op dat vogel zich eerder baseren op de spectrale envelop dan op de absolute toonhoogte.

Zangvogels leren, net als mensen, complexe vocalisaties en delen opvallende overeenkomsten met mensen in hun perceptie van verschillende akoestische kenmerken, ondanks dat ze minder verwant zijn aan mensen dan andere zoogdieren, waardoor ze een uitstekend model zijn voor het bestuderen van auditieve perceptie. Zebravinken leveren als modelsoort inzichten in vocaal leren, ritmedetectie en complexe auditieve stimulusverwerking, en dragen daarmee bij aan ons diepere begrip van de biologische grondslagen van menselijke spraakverwerking en muzikaliteit. Zebravinken richten zich meer op lokale kenmerken dan op algemene regelmaat, en vertonen een variërende gevoeligheid voor tempoveranderingen in ritmische stimuli. Bovendien suggereert de ‘local feature bias’ hypothese een voorkeur voor eenvoudigere

stimuli, wat wijst op een verminderde gevoeligheid voor complexere structuren. De soms tegenstrijdige bevindingen op het gebied van de auditieve perceptie van vogels, met name wat betreft de rol van spectrale en temporele kenmerken bij auditieve discriminatie, evenals het onderzoek naar de vraag of vogels bij auditieve discriminatie prioriteit geven aan lokale kenmerken boven globale kenmerken, en de tegenstrijdige bevindingen over de gevoeligheid voor temporele kenmerken en elementreeksen, kunnen verklaard worden door cognitieve flexibiliteit. Zoals in eerdere onderzoeken is waargenomen, vertonen zebravinken deze flexibiliteit door bij het onderscheiden van geluiden gebruik te maken van de toonhoogte of van de spectrale envelop, afhankelijk van de taak die moet worden uitgevoerd. Hoewel verschillende onderzoeken suggereren dat zangvogels, waaronder zebravinken, verschillende spectrale kenmerken kunnen gebruiken voor het identificeren/differentiëren van verschillende stimuli bij verschillende taken, ontbreekt een systematisch onderzoek naar hoe zebravinken deze kenmerken gebruiken om toonreeksen of gemanipuleerde vocalisaties te discrimineren. Vragen over hoe vogels strategieën aanpassen op basis van trainingsstimuli of vooroordelen in de aandacht voor kenmerken zoals spectro-temporele detailstructuur zijn nog onbeantwoord. In grote lijnen is mijn onderzoek gericht op het opvullen van lacunes in het begrijpen van de auditieve cognitie van zangvogels, door inzicht te verschaffen in de flexibiliteit in perceptuele strategieën in verschillende akoestische contexten, en daarnaast te onderzoeken hoe de complexiteit van stimuli de discriminatie van zebravinken beïnvloedt in het samenspel van spectrale en temporele perceptie.

In **hoofdstuk 2** heb ik onderzocht hoe zebravinken onderscheid maken tussen twee liedjes met dezelfde of verschillende duur. De focus lag op het begrijpen van de relatieve bijdrage van spectrale kenmerken en de duur van liedjes aan de herkenning van liedjes. In een operant conditioneringsparadigma dat bekend staat als de Go-left/Go-right-taak, werden vogels getraind met een voedselbeloning om op de ene toets te pikken als reactie op het ene liedje en op een andere toets te pikken als reactie op een ander liedje. Fouten resulteerden in korte perioden van duisternis. Het experiment onderzoekt hoe verschillen in de duur van de zang de discriminatie van zebravinkliedjes beïnvloedt, inclusief aangepaste versies met variaties in spectrale (toonhoogte of frequentiespectrum) en temporele kenmerken (duur/tempo). Ik demonstreer dat zebravinken rekening kunnen houden met zowel spectrale kenmerken als de duur van de zang tijdens discriminatie, en het belang van deze parameters hangt af van het feit of de zang tijdens de trainingsfase verschilt in absolute duur. Met name wanneer de duur van een liedje als extra onderscheidend kenmerk dient, spelen spectrale kenmerken een minder

Nederlandse samenvatting

prominente rol. Mijn bevinding betwist de opvatting dat de aandacht van zebra-vinken voor specifieke akoestische kenmerken vaststaat bij het identificeren of onderscheiden van hun soortgenoten. In plaats daarvan lijkt hun focus te worden beïnvloed door stimuluskenmerken, wat wijst op flexibiliteit in auditieve verwerking.

In **hoofdstuk 3** onderzocht ik de zangvoorkeuren van zowel mannelijke als vrouwelijke zebra-vinken, voortbouwend op de resultaten uit hoofdstuk 2. De centrale vraag was of het lage responspercentage op bepaalde nieuwe stimuli bij discriminatie te wijten was aan het feit dat ze als te verschillend van trainingsliedjes werden ervaren of omdat ze een zeer lage aantrekkelijkheid hadden. Om dit te onderzoeken hebben vogels met een ‘carroussel test’ de mogelijkheid gekregen om op verschillende zitstokjes te gaan zitten, waaraan vier soorten liedjes waren gekoppeld: normale liedjes, liedjes met verlengde duur, gevocodeerde liedjes, en heterospecifieke liedjes. De resultaten van deze voorkeurstest brengen intrigerende patronen aan het licht, waarbij vrouwtjes een voorkeursgradiënt vertonen met een voorkeur voor normale en verlengde duur liedjes boven vocodeerde versies, en een voorkeur voor vocodeerde versies boven heterospecifieke koolmees liedjes. Mannetjes hadden een beperkte differentiatie in hun voorkeuren. Ondanks dat de verandering in de duur van het lied de discriminatie in Hoofdstuk 2 beïnvloedde, had dit geen significante invloed op het liedvoorkeur in Hoofdstuk 3. Hoewel er geen sekseverschil was in het discriminatieonderzoek, vertoonden vrouwen sterkere reacties vergeleken met mannen in het voorkeursonderzoek. Dit geeft aan dat de aandacht van de vogels voor verschillende zangkenmerken zowel taak- als geslachtsafhankelijk is. Daarom is het aanbevolen om verschillende methoden en testbenaderingen te gebruiken voor een uitgebreider begrip.

In **Hoofdstuk 4** heb ik onderzocht of zebra-vinken flexibele aandacht kunnen besteden aan sequentiële en spectro-temporele kenmerken, afhankelijk van de saillante verschillen tussen liedjes tijdens het leren van discriminatie. Met behulp van de Go-left/Go-right-taak heb ik de gevoeligheid van de vogels voor spectro-temporele kenmerken en elementvolgorde voor het onderscheidende van zang vergeleken. Het onderzoek omvatte het trainen van vogels om onderscheid te maken tussen twee reeksen zangelementen van liedjes met identieke of verschillende elementen. Uit testproeven bleek dat vogels die getraind waren op kunstmatige liedjes met identieke elementen zowel de elementvolgorde als spectro-temporele kenmerken leerden, terwijl vogels die getraind waren op stimuli met verschillende elementen voornamelijk spectro-temporele signalen gebruikten om liedjes te onderscheiden. Dit demonstreert de cognitieve flexibiliteit van zebra-vinken, wat hun vermogen aangeeft om zich

te concentreren op de zangkenmerken die de meest opvallende verschillen bieden tussen twee liedjes, zowel spectro-temporeel als sequentieel. Vergelijkbaar met de studie in Hoofdstuk 2, waar vogels aandacht besteden aan de duur van de zang naast spectrale kenmerken wanneer de liedjes in duur verschilden, bevestigen de resultaten van Hoofdstuk 4 opnieuw dat de zangherkenning van zebravinken afhangt van de aard van de kenmerken waarin liedjes van elkaar verschillen.

In **hoofdstuk 5** heb ik de melodieherkenning van deze vogels onderzocht, waarbij ik heb onderzocht of zebravinken prioriteit geven aan toonhoogte of het harmonische spectrum wanneer beide variëren over een reeks tonen, en welke van deze kenmerken voor hen belangrijker zijn. De studie draagt bij aan ons begrip van hoe zangvogels toonhoogte- en formantpatronen herkennen, die essentieel zijn voor de menselijke spraak- en muziekperceptie. Om dit te onderzoeken gebruikte ik stimuli die bestonden uit geluidssequenties bestaande uit vijf kunstmatige elementen, gescheiden door korte pauzes. Deze kunstmatige elementen hadden toonhoogte- en formantcontouren die ofwel in dezelfde richting over een volledige reeks omhoog en omlaag gingen, of in tegengestelde richtingen over een volledige reeks. Het Go-left/Go-right-paradigma werd in dit onderzoek opnieuw gebruikt om de betekenis van deze spectrale kenmerken te onderzoeken bij het herkennen van kunstmatige toonsequenties en hoe hun combinatie het leren en discriminatie beïnvloedde. De resultaten laten zien dat zebravinken variaties in zowel toonhoogte als formant over harmonische elementen kunnen detecteren, wat wijst op de opmerkelijke gevoeligheid van deze vogels voor zowel toonhoogte als formant. Interessant is dat de impact van toonhoogte en formant vrijwel gelijk was in beide trainingsomstandigheden, wat duidt op een beperkte interactie tussen de twee eigenschappen tijdens het leren van discriminatie.

Zebravinken komen naar voren als een uitstekend vogelmodel voor auditief onderzoek, met veel perceptuele flexibiliteit. Mijn onderzoek benadrukt hun vermogen om aandacht te besteden aan verschillende akoestische kenmerken, met een focus op spectrale of temporale aspecten, afhankelijk van de trainingscontext. Dit aanpassingsvermogen komt overeen met breder onderzoek dat de genuanceerde discriminatiemogelijkheden van zebravinken liet zien. De resultaten van mijn studies naar zebravinken onthullen soortspecifieke verschillen in perceptuele strategieën in vergelijking met studies aan spreeuwen. Terwijl zebravinken letten op specifieke spectrale kenmerken, letten spreeuwen meer op de spectrale envelop.

Nederlandse samenvatting

De context waarin zebravinken worden getraind, speelt een cruciale rol bij hun perceptuele flexibiliteit. Dit inzicht benadrukt de noodzaak om trainingsomstandigheden in overweging te nemen bij het interpreteren van auditieve discriminatiecapaciteiten. Bovendien heeft de aard van de stimuli een aanzienlijke invloed op de discriminatie van zangvogels. Mijn onderzoek betrof niet alleen zang, maar ook kunstmatige stimuli, waarbij ik de wisselwerking tussen de aard van de stimuli en perceptuele salientie laat zien.

Hoewel mijn proefschrift waardevolle inzichten biedt in de auditieve perceptie van zangvogels, laat het vragen open. Verder onderzoek naar de wisselwerking tussen verschillende akoestische kenmerken en de impact ervan op de cognitieve flexibiliteit in de auditieve perceptie van vogels is nodig. Toekomstige studies zouden zich verder moeten uitstrekken dan zangvogels (bijvoorbeeld studies over niet-zangvogels) om overeenkomsten of verschillen in cognitieve flexibiliteit tussen soorten te identificeren. Afgezien van het gedragsaspect is het van cruciaal belang om prioriteit te geven aan het begrip van neurale mechanismen achter perceptuele flexibiliteit, samen met vergelijkingen tussen soorten, voor een alomvattend begrip van auditieve cognitie. Gezien de ecologische relevantie zal auditieve discriminatie in natuurlijke habitats helpen de kloof tussen laboratoriumbevindingen en relevantie in het veld te overbruggen, en inzicht bieden in cognitieve vaardigheden van verschillende soorten. Concluderend toont mijn onderzoek de perceptuele flexibiliteit van zebravinken aan, gevormd door factoren als trainingsomstandigheden, de aard van de stimulus en ecologische relevantie, waardoor ons begrip van auditieve perceptie wordt verrijkt en inzicht wordt geboden in cognitieve vaardigheden van verschillende soorten.