

A MADARAK ÉNEKTANULÁSÁRÓL

Kabai Péter

egyetemi docens,
Szent István Egyetem Állatorvostudományi Kar Ökológia Tanszék
peter.kabai@gmail.com

Pléh Csaba összefoglalója megmutatja, hogyan lehet kevés adatból, nagyon sok ésszel később is érvényes megállapításokat tenni a nyelv biológiai alapjairól. Az én helyzetem könnyebb, arra világítok rá, hogy rengeteg biológiai adat alapján, nagyon kevés ésszel is milyen sokat tudtunk meg a madarak énektanulásáról. Dolgozatomban egy rövid áttekintés után elsősorban a legfrissebb eredményeket kívánom bemutatni. A régebbi eredmények ismertetésekor összefoglaló munkákra hivatkozom, eredeti közleményeket az új fejlemények leírásánál citálok.¹

Fentről le modellek

Az idegtudományi kutatásokat messze megelőzve, az énektanulás terepi és kísérletes vizsgálatából kirajzolódott már az ének elsajátításának elvi modellje, ami később kicsit, egyesek szerint nagyon módosult. Elsősorban Peter Marler megfigyeléseiből tudjuk, hogy az énekesmadár fajok énekében kimutathatók a fajra jellemző (fonológiai és/vagy szintaktikai) univerzálisok, ugyanakkor a különböző populációk éneke különbözhet, és ezek a felismerhető dialektusok egyedszintű tanulással adódnak át. Kontrollált laboratóriumi vizsgálatok bizonyították, hogy a teljes izolá-

cióban nevelt madár is énekel, a dallam néha torzítva, de tartalmazza a fajspecifikus univerzálisokat, ugyanakkor az izolált énekből hiányoznak a különleges díszítések, az egyedi jellemzők. Ha két dallamot hallhat a tanulási fázisban, akkor a fiatal madár a saját fajára jellemzőt választja ki, és tanulja meg. Mindebből Peter Marler arra következtetett, hogy a madár rendelkezik egy nemtanult fajspecifikus mintázattal, templáttal.

Ha a fiatal madár nem hallhatja saját énekét a gyakorlási fázisban, akkor a fajspecifikus mintázat egyáltalán nem vagy nagyon rontott formában jelenik meg. A természetes énektanulás ezek szerint azzal kezdődik, hogy a madár összehasonlítja a hallott dallamokat a veleszületett (igazából „velekelt”-et kéne írni) templáttal, a kiválasztott dallamot megtanulja, és a gyakorlás során a saját énekét a tanult templáttal hasonlítja össze. A gyakorlás a csecsemők gügyögésére funkcionálisan emlékeztető elődallamokkal kezdődik, ezek plasztikusan változnak, míg a saját ének hasonlónak nem válik a tanult dallamhoz, illetve míg az idegrendszeri érés be nem zárja a tanulás időablakát, a szenzitív periódust. Amikor az ének eléri végleges formáját – kikristályosodik – a madárnak többé nem kell saját énekét hallania ahhoz, hogy változatlan formában énekeljen. A tanult templát rögzítése a szenzoros fázis, a gyakorlás közbeni tökéletesítés a szen-

¹ Színes ábrák, letölthető források itt találhatóak: <http://www.behav.org/behav/pages/birdsong.htm>

zomotoros fázis. Úgy tűnt tehát, hogy bár a részletekben különbözhetnek az egyes fajok, az énektanulás folyamatának lényege egy univerzális templatmodellben leírható.

Apró részletek

A korai etológia hadat viselt a behaviorizmus ellen, sok érvük között a két legfontosabb módszertani kritika az volt, hogy a behavioristák semmit sem tudnak az állatokról, mert ötven éven át mindössze öt fajt vizsgáltak, és semmit sem tudnak a természetes viselkedésről, mert állataikat mesterséges környezetben tanulmányozták. Az éneket kutató etológusok azonban ugyanilyen bűnbe estek. Több mint négyezer énekesmadár fajt ismerünk, ezek közül gyakorlati szempontok miatt mindössze öt-tíz fajt vizsgáltak, legintenzívebben egyedenegyet, a zebra-pintyét, és ezt a fajt sem természetes körülmények között, hanem laboratóriumban.

Laboratóriumban a dallamokat magnetonról halló fiatal madár valóban a saját fajra jellemző éneket választja, azonban ha az idegen fajú tutor élő madár, akivel a fiatal szociális kapcsolatban áll, akkor az idegen faj énekét tanulja meg. Mondhatni, a madarak is nehezebben győzik le a kognitív disszonanciát távoktatásban, mint személyes példák alapján. A szociális tanulás nem csak az idegen dallam elfogadásában plasztikus, hanem abban is, hogy később zárul le a szenzitív periódus.

A könnyen tartható és ezért sokat vizsgált zebra-pinty az összehasonlító kutatások alapján nem tekinthető átlagos énekesnek. A zebra-pintynél a tutor dallamának megtanulása (szenzoros fázis) és a gyakorlás (szenzorimotoros fázis) átfedő, sok fajnál azonban teljesen elkülönül (például háziveréb). A zebra-pinty életében csak egyszer tanul, sok faj azonban minden évben új dallamokat sajátít

el (például: kanári, örvös légykapó). A zebra-pinty egyetlen és egyszerű dalt tanul, sok faj több és komplex dallamot sajátít el, akár olyan hangmintázatot is, ami a természetben nem fordul elő (például a lantfarkú madár utánozza az autóriasztó, a láncfűrész vagy a fényképezőgép hangját).

A természetes körülmények között végzett vizsgálatok során az is kiderült, hogy sok fajnál a sokféle megtanult ének közül a hímek idősebb korban szelektálnak, bizonyos dallamokat bár megtanultak, később nem adnak elő. Ez a jelenség összefügghet azzal, hogy az ének kiválasztása a kontextustól függ. Ha a szomszéd a territórium határán énekel, a hím fokozhatja a konfliktust, ha ugyanazzal a dallammal vagy a szomszéd számára ismeretlen énekkel válaszol, de kifejezheti békés szándékát, ha a szomszéd repertoárjából választ dallamot, mintegy jelezve, hogy ismeri a kedves szomszédot. A madarak énektanulása és az ének használata tehát jóval plasztikusabb, mint azt régebben feltételezték, de tegyük hozzá, még a viselkedés szintjén sem teljes a kép, mert a vizsgálatok zömét a fejlett országok kevésbé fejlett madarain végzik. A trópusi fajok között sok van, amelyekben a tojók is énekelnek, vannak, amelyek egész éven át tanulnak, és számos más jellemzőben különbözhetnek a mi madarainktól.

A hangszer

Sejthető volt, hogy az énektanulás idegi mediációja nem lehet egyszerű, mert a hallott mintázat szenzoros reprezentációja nem topografikus, és az éneklés motoros parancsmintázata sem az. Feltételezhető, hogy a szenzoros és motoros kód nagyon absztrakt és egymással nagyon szoros kapcsolatban, talán átfedésben dolgozik, amit emlősöknél csak nemrég sikerült kimutatni (Mátyás et al., 2010).

A kutatók szerencséjére maga a hangképző szerv viszonylag egyszerű. Az énekesmadarak a szirinxben, tehát a két főhörgő találkozásánál egy kétoldali páros szervvel adnak hangot. A hangot a szirinxbe betüremkedő két-két nyelvecske rezgése kelti. A hang alap tulajdonságait, amint ezt számítógépes modellel igazolni lehetett, lényegében két tényező határozza meg: a nyelvecskék feszessége és a respirációs nyomás. A mozgató izmok ún. szupergyors rostok, melyek 250 Hz frekvenciás összehúzódnási ritmusa nagyon gyors váltásokat tesz lehetővé. Az énekesmadarak légszövének szerkezete eltérő lehet az ivarok között, és ezt a célszerszámot a hímek képesek a hang alapfrekvenciájára hangolni (Riede et al., 2010). További modulációt tesz lehetővé a nyitott csőr szögének változtatása. Nem várt, de utólag kézenfekvő megoldás, hogy a madarak a két hangképző szervüket egymástól függetlenül is tudják működtetni, aminek köszönhetően duettet énekelhetnek saját magukkal, és nagyrészt ez a magyarázat a madárdal nem lineáris trükkjeire (frekvenciaugrás, szubharmonikusok, bifonáció, determinisztikus káosz) is.

Éneklő pályák az agyban

A feladat most már csak annyi, hogy megért-sük, miként lesz a hallott énekből memória-

nyom és ebből éneket produkáló motoros parancsmintázat! A fülből érkező információ alacsony szintű processzálást követően a talamikus ovoidalis magon (Ov)² keresztül jut a nagygygi hallóterületekre. Az utóbbi években több, független bizonyíték alapján tudjuk, hogy a korábbi elképzelésekkel szemben az énekhang feldolgozásában az elsődleges hallóterületen (L-mezők) kívül az NCM- és CMM-magnak is fontos szerepe van (áttekinti Bolhuis et al. 2010). Kapcsolatrendszerük és funkciójuk alapján ezt a két magot sokan a Wernicke-terület analógiának tekintik.³ Az ének egyes hangjai tonotopikus mintázatot generálnak az NCM-ben. A mintázat egyik különlegessége az, hogy az NCM mesterséges monotonikus hangra nem reagál, másrészt a komplex énekhang által generált mintázat nem vezethető vissza a részek mintázatára. Zebra-pintyek felnőtt korukban is preferálják a tutor (természetes körülmények között az apa) énekét, a preferencia azonban megszűnik az NCM ledálásával. Ez és más adatok arra utalnak, hogy az NCM lehet az elsődleges tárhelye a megtanulandó éneknek. A hallott ének következő állomása a HVC⁴-mag. A HVC léziója néma éneklést okoz, a hím megfelelő helyzetben, megfelelő pózban, megfelelő mozgásmintázattal nem hallat hangot. Az énektanulást megelőzően a HVC

² Az énektanulás idegi hátterének részletes ismertetése meghaladja a dolgozat kereteit. Csak a fontosabb területeket említem, és ezeknek is csak a rövidítését. A madarak agyterületeit és a közöttük lévő ismert kapcsolatok böngészését Schrott Anikó és Kabai Péter (2008) adatbázisa könnyíti meg: <http://www.behav.org/abcd/>

³ A madáragy-anatómusok között nincs teljes konszenzus abban, hogy az egyes magok miként feleltethetők meg az emlős agykéreg területeinek, az sem világos, hogy a megfelelés evolúciós értelemben analógiának vagy homológiának tekinthető-e (ABNC, 2005).

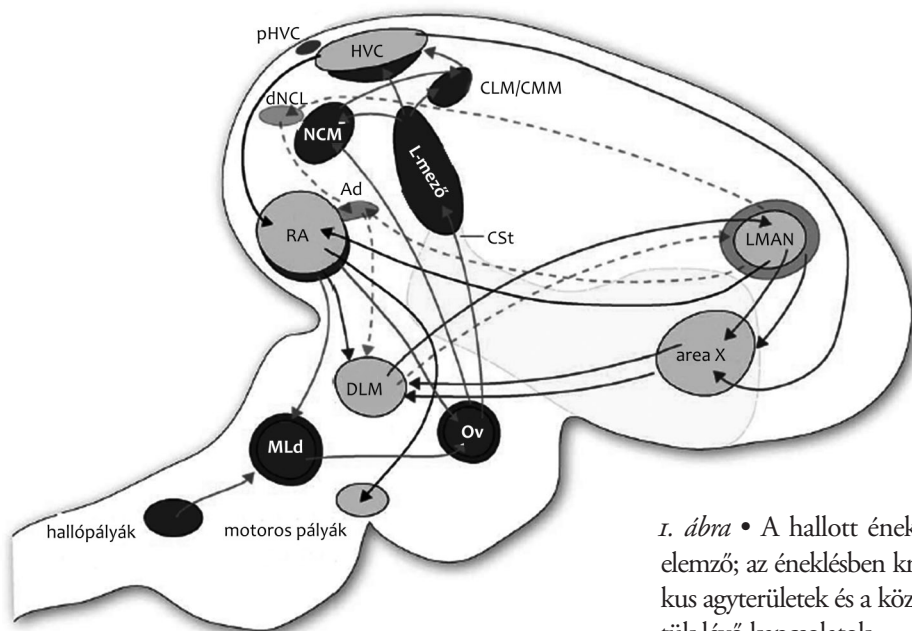
⁴ A HVC jelenleg a „magas vokális központ” (High Vocal Center) rövidítése. Az anatómiában szokatlan elnevezésnek szokatlan története van. A HVC-magot Fernando Nottebohm írta le a hiperstriátum részeként (*hyperstriatum ventrale caudale*). Később kiderült, hogy a mag valójában a neostriátumban van, de a rövidítés – akkor még kis c-vel (HVC) annyira elterjedt, hogy nem változtatták meg, inkább a rövidítésnek adtak új nevet. Pár éve egy konzorcium (ABNC 2005) a madár telencephalon területeinek zömét átnevezte, az új terminológiában *neostriatum* sincs, helyette *nidopalliumot* mondunk.

térfogata jelentősen megnövekszik, mert a területre új neuronok vándorolnak. Fernando Nottebohm ezen felfedezése nagyon jelentős volt, mert elsőként bizonyította, hogy funkcionális kapcsolatot teremtő új neuronok születnek felnőtt gerinces agyában. Neurogenézist azóta emberben is kimutattak, például a bonyolult téri tájékozódásra kényszerülő londoni taxisofőrök hippokampuszában. A HVC többek között az RA-magot idegzi be. A HVC RA-ba projektáló neuronjai éneklés közben tüzelnek, egy-egy neuron a motívum egyetlen szótagja éneklésének egyetlen pillanatában. A pillanat szó szerint értendő, mert az ismétlések során ugyanaz a neuron 10 milliszekundumos pontossággal tüzel ugyanazon a ponton. A HVC helyi hűtésekor az időbeli mintázat nem változik, csak lassul. Ez arra utalt, hogy az alapritmust a HVC nem kívülről kapja, hanem maga generálja, amire most már közvetlen bizonyíték is van: a motoros parancsmintázatot a HVC saját neuronjainak

kapcsolatrendszere biztosítja egyfajta dominó-elv alapján (Long et al., 2010).

Úgy tűnik tehát, hogy a HVC a saját ének motoros parancsmintázata tárolja, azaz a megtanult tutor templát és a saját ének motoros mintázata térben valamennyire elkülönül, legalábbis felnőtt madárban. A HVC által beidegzett RA-terület egyes neuronjai éneklés közben többször tüzelnek. Nem eldöntött, hogy felnőtt madárban pontosan mit és miként kódol az RA-terület, mivel azonban ez a mag a vokalizációt közvetlenül biztosító motoros magokat idegzi be (nem szerepel az 1. ábrán), és ez az utolsó állomás, ahol az ének teljes parancsmintázatának össze kell állnia, valószínűsíthető, hogy nem az egyes idegsejtek, hanem sok idegsejt tüzelési mintázata reprezentálja a motoros parancsmintázatot.

Mivel a felnőtt madár a HVC- vagy RA-területek lézióját követően nem énekel, a HVC–RA-pályát hagyományosan „motoros” pályának tartották. Újabb keletű közvetlen



1. ábra • A hallott éneket elemző; az éneklésben kritikus agyterületek és a közöttük lévő kapcsolatok

bizonyítékok azonban arra hívják fel a figyelmet, hogy a motoros pálya területei érzékenyek a saját dallam érzékelésére, tehát a motoros és szenzoros funkció együtt van jelen.

Éneket tanuló pályák az agyban

A HVC szükséges a tanult ének produkciójához, de nem elégséges a tanuláshoz. A tanulásban egy másik rendszer, az előagyi anterior pálya vagy másik nevén a szenzomotoros pálya magjai kritikusak. A HVC a striatalis X-területet (Area X) idegzi be, az X-terület a talamikus DLM-maghoz küld axonokat, a DLM az LMAN-magba, az LMAN-mag pedig egyrészt az X-területbe projektál, bezárva ezzel a kört, másrészt az RA-magba, visszakapcsolva az anterior pályát a motoros pályához (1. ábra). Az anterior előagyi pálya mind kapcsolatrendszerében, mind a részletekben, például a neurotranszmitter receptorok eloszlásában analóg – talán homológ – a motoros és beszédtanulásában fontos emlős kéreg – bazális ganglionok – talamusz – kéreg pályarendszerrel. A madárban azonban ez a rendszer egyszerűbb – mondjuk inkább, letisztultabb –, mert mintegy célszerszámként alapvetően egy funkciót szolgál, és ezért könnyebben tanulmányozható.

Fiatal madár az anterior pálya sérülése után nem tanul, ám a felnőtt madár változatlanul énekel tovább, ez a rendszer tehát elsősorban nem a produkcióhoz, hanem a tanuláshoz szükséges. Az X-területre projektáló LMAN-mag léziója után a fiatal madár tovább énekel, de nem tanul, az ének túl korán kristályosodik. Érdekes módon az X-terület léziójának hatása ellentétes, az ének nem kristályosodik, és a madár öreg fejjel is mintegy gyakorolja a dallamot. A klasszikus léziós kísérletek eredményeit más, finomabb vizsgálatok (pl. korai gének expressziója) is megerősí-

tették. Feltételezhető, hogy az anterior előagyi pálya a bazális ganglion rendszerhez hasonlóan az előrejelzési hibát (*prediction error*) méri, és ha a saját ének a tanult templáttól különbözik, megnöveli a premotoros mag plaszticitását, a madár módosít a hibás dallamon. Több adat utal arra, hogy a javítás nem egyszerű próba-szerencse alapon, hanem irányítottan történik, bár még nincsen konszenzus abban, hogy a folyamat modellje alapvetően szelekcionista vagy inkább instrukciós. Az sem egyértelmű, hogy a hibajavítás kizárólag az anterior pályán zajlik-e, mert a saját ének hallása nem aktiválja ezt a rendszert, a vizsgálatokba ezért újabban más területeket, elsősorban a bazális ganglionokat is bevonják.

Az utóbbi néhány év eredményei tovább finomították a képet. Hagyományosan a két pályarendszert az énektanulás fázisainak megfelelően a produkcióhoz (motoros pálya), illetve a tanuláshoz (szenzomotoros pálya) társították, azonban kiderült, hogy az érzékelés és a motoros funkció nem válik szét élesen. Az előagyi anterior pálya sérülése esetén a fiatal madár nem produkál elődallamokat, és a gügyögés elmaradásának oka alapvetően a motoros deficit.

Génekről a kultúráig

Ebben a szakaszban néhány érdekes, új eredményről számolok be, amelyek új utat nyithatnak a madárénektanulás megértésében, és ötleteket nyújthatnak a beszéddel foglalkozó kutatók számára.

Venetianer Pál részletesen ismerteti egy gén, a FoxP-2-gén mutációjának érdekes következményeit az emberi beszédre, az egerrek vokalizációjára. A FoxP-2-gén számos szervben expresszálódik, kiesése drasztikus következményekkel jár, a mutáció homozigóta formában letális. Mindez azt valószínűsíti,

hogyan a FoxP-2 nem specifikus beszédgén, de többek között a beszédhez szükséges hálózat megfelelő kialakulásához és működéséhez is szükséges. Hasonló szerepe lehet a madarak énektanulásában. A FoxP-2 mRNS-szint csökkentése az X-területen rontja az énektanulást, a manipulált fiatal zebra-pintyek pontatlanul másolják a tutor dallamát (Haesler et al., 2007). Az X-területre a ventrikuláris zónából vándorolnak be az újonnan keletkezett neuronok. Ha ebben a zónában csendesítik le a FoxP-2-gén működését, a neurogenesis nem szenved mennyiségi zavart, de a létrejövő idegsejteken kevesebb lesz a dendrittüské, az új neuronok mintegy butábbak a kontrollállatokhoz képest (Schulz et al., 2010).

A gének expressziós mintázata az éneklő madár különböző agyterületein ma jól vizsgálható. A génextpressziós elemzések arra utaltak, hogy az énekléskor, illetve a hallott dallam észlelésekor aktiválódó gének száma eléri a százat. A vizsgálatoknak új lendületet ad, hogy publikálták az első énekesmadár genomot (Warren et al., 2010), amelyet a házityúk és az ember genomjával összevetve eddig ismeretlen génekre is ráirányul a figyelem. Az előzetes eredmények alapján úgy tűnik, hogy az énekkel kapcsolatos gének száma eléri a 800-at, és ezek között szabályozó RNS-molekulákat kódoló gének is vannak. Érdekes, hogy a szabályozó RNS-ek egy része mikro RNS, melyek egy bizonyos traszkripció faktor fehérje megfelelő helyeire képesek kötődni, zebra-pintyben éppúgy, mint emberben. Remény van arra, hogy a következő évtizedben a zebra-pinty éneklésének molekuláris vizsgálata elvezet a beszéd molekuláris szabályozásának feltáráshoz.

A látott mozgásmintázat utánzásában fontos szerepe van a tükröneuron-rendszernek. A tükröneuronok akkor tüzelnek, ha egy

látott mozgást utánozunk, tehát ezek kapcsolják össze a vizuális és motoros információt, megkönnyítve az utánzós tanulást. Szerepük nagyon fontos az empátiában is, például autista gyerekek tükröneuron-rendszerének aktivitása az átlagosnál alacsonyabb. A hallott ingerek összevetése a motoros mintázattal a nem topografikus leképezés miatt bonyolult. Ezt a folyamatot segíti a madarak énektanulásában és énekfelismerésében aktív tükröneuron-rendszer, amelyet a HVC X-területre projektáló neuronjai között fedeztek fel (Prather et al., 2008). A felfedezés jelentősége túlmutat az énektanulás körén, feltételezhető, hogy a beszédmegértésben, gyakorlásban is hasonló rendszer működik, így most már emberben is célzottan kereshető; ezen túl, a tudományos előrehaladást gyorsítja, hogy a tükröneuron-rendszer kis testű, könnyen manipulálható állatban vizsgálható.

A hagyományos elképzelés szerint a fiatal madár tanul, és amit tud, auditoros visszacsatolás nélkül is, változatlan formában adja elő. Egy olyan modell, amelyben fiatal korban lezárul a viselkedés és az idegrendszer plaszticitása, nem túl érdekes az ember számára. A madárkutatók szerencséjére, ma már tudjuk, hogy a madarak alkalmazkodóképessége felnőtt korban is megmarad. Erre példa a vizsgálat, amely során az ének megváltoztatására készítették felnőtt madarakat (Sober – Brainard, 2009). Japán sirálykák énekét mikrofonon keresztül egy áramkörrel manipulálták, és a madár a saját énekét egy fülhallgatón keresztül hallotta vissza. A manipuláció lényege az volt, hogy az ének négy szótagjának domináns frekvenciáját megemelték, tehát a madár a saját énekét a vártnál magasabb frekvenciában hallotta. Ennek kiigazítására a sirálykák két héten át minden nap egyre mélyebb hangon énekeltek.

A felnőtt ének plaszticitását a fiatalokhoz hasonlóan az anterior előági pálya biztosítja, szükség esetén mintegy felszabadítva a premotoros RA-magot a HVC szigorú kontrollja alól. Érdekes, hogy a fiatal zebra-pintyekben az RA-mag alvás közben is aktív, és az ének-alkodásnak megfelelő mintázatot mutat. Az alvás előtti mintázathoz képest az RA-neuronok nagyjából fele némileg eltérő mintázatban tüzel közvetlenül alvás után (Rauske et al., 2010), ami más vizsgálatokkal együtt arra utal, hogy az alvás közben lezajló folyamat aktív része a tanulásnak. A tutor énekhez való hasonlatosságban mérve a fiatal zebra-pintyek alvás után azonban hibásabban énekelnek, mint előző este, tehát az alvás nem mélyíti el a memórianyomokat. Az alvás utáni rontás mégis fontos a végső dallam kialakulásában, mert azok a pintyek produkálták végül a legjobb másolatot, akik a legrosszabbul énekeltek reggelente (Derégnaucourt et al., 2005)! A pintyek saját éneküket a tanult templáttal hasonlítják össze gyakorlás közben, és memorizálják saját motoros mintázatukat. A tanulási folyamatnak egyaránt része a merev memórianyomok képzése és rugalmas megváltoztatása. Úgy tűnik, az álom nem a memórianyomok rögzítésében segít, hanem épp ellenkezőleg, az RA-neuronok felszabadításával, mintegy kreatívvá teszi a rendszert. Reggel a fiatal madár többféle megálmodott változatot próbál ki, kiválasztja a legjobb utánzatot, s rögzíti a motoros parancsmintázatot.

Említettem, hogy az izolációban felnevelt zebra-pintyek is énekelnek, a dallam tükrözi a fajra jellemző szerkezetet, de torz formában és az egyedi variációk nélkül. Mi történik, ha szegényes és torz izolált éneket játszunk le mintaként a fiatal hímek első generációjának? Tovább rontják-e az ének minőségét, és a hiba mértéke generációról generációra növekszik?

Érdekes módon ennek az ellenkezője történik, az izolált éneket megtanuló fiatalok dallama jobb, mint a templát, és az ének generációról generációra egyre jobban hasonlít a vad típusra (Fehér et al., 2009). A genetikailag kódolt fajspecifikus alapmintázatot a fiatalok két szempontból módosították, egyrészt az abnormálisan hosszú szótagokat lerövidítették, másrészt új, egyedi motívumokat is beleszőttek az eredeti szegényes énekbe. Ezzel egyedi, de a természetes populációkra jobban emlékeztető új kultúra jött létre, amelyet sokan az emberi kultúra, nyelv jól vizsgálható modelljének tartanak. A párhuzam azonban nem annyira a nyelv, mint a beszédprodukciónak evolúciójával vonható meg, mert gyakorlatilag semmit sem tudunk arról, van-e a kogníciónak szerepe a zebra-pintyek énektanulásában.

A gondolkodó madár

Tyúkeszűnek (*birdbrain*) nevezni bárkit, semmilyen nyelven nem számít bókknak még ma sem, pedig már tudjuk, hogy egyes madárfajok tudatosan készítenek eszközöket, van számosságfogalmuk, epizodikus memóriát képeznek, rendelkeznek elméleti elmélettel (*theory of mind*), és képesek mentális időutazásra, azaz tudatosan felkészülnek arra, hogy a következő nap hol és mit fognak csinálni. Az apró énekesmadarak is okosak, a mi laboratóriumunkban a zebra-pintyek gyorsan megtanulják, hogy egy libikókára ugorva társukat fel tudják emelni a másként nem elérhető finom falatokhoz.

Mivel gondolkodnak a madarak? A hagyományos képzet szerint az emlősökre olyan madáragy, amelyre kérget húzott az evolúció, tehát az emlősök agya több és minőségileg jobb a madarakénál. Mivel a neokortex nélkülözhetetlen a tanuláshoz és gondolkodáshoz, a kérget nélkülöző agy csak egyszerű

reflextevékenységeket képes szabályozni. Ez az elképzelés ma már nem tartható, mert sok, független bizonyíték alapján tudjuk: a striátumnak vélt régiók jelentős része valójában pallidum, és megfelel az emlősök neokortexének (ABNC, 2005). Az emlőség tehát nem minőségében, hanem szerkezetében más.

Mivel a madarak kognitív képességei vetekednek az emlősökével, meglepő, hogy az énekesmadarak vokalizációjában a kogníció meggyőző lenyomatát még nem sikerült kimutatni. Az énekesmadarak dalai elsősorban az egyed minőségét hirdetik, és szexuális szelekció alatt állnak. Beteg madár gyengén énekel, táplálékhiányban fölnevelt madarak HVC- és RA-magja kicsi, énekiük rossz utánzat, s ezeket a hímeiket a tojók gyengébb minőségűnek értékelik (Nowicki et al., 2002). Sok énekesmadár a körülményeknek megfelelően változtatja vokalizációját. Zajos városokban a feketerigók hangosabban énekelnek vidéki társaiknál, és daluk komplexitása is fokozódik, ha sok a vetélytárs a környéken. A plaszticitás tehát részben válasz lehet a fizikai környezet korlátaira, de elsősorban az egyed belső állapotát tükrözi, a madáréneket nem tekinthető szemantikus jelzésnek. Ez azért lehet meglepő, mert néhány madár vész- vagy csődítő kiáltásának van jelentéstartalma. A házikakas másként kiált, ha földi vagy légi ragadozót észlel. A feketefejú cinege a különböző ragadozók láttán ugyanazt a csődítő kiáltást hallatja, de a kiáltás végén elhangzó „dí” szótag száma arányos a ragadozó méretével. Az énekek szemben tehát a kiáltásnak sok esetben van jelentése, de hogy a nem tanult kiáltást a madarak öröklött reflexek vagy tapasztalataik alapján módosítják, nem tudjuk. A tapasztalat szerepére utal, hogy egy másik faj, a kanadai csuszka is megfelelő módon reagál, „érti” a feketefejú cinege kiáltásá-

nak jelentését. Jelenleg annyit mondhatunk, hogy a madarak énektanulásában nem, de a vokalizáció alkalmazásában kimutathatóak a kogníció jelei. Nem tudható, hogy a gazdag repertoárral rendelkező trópusi fajok alapsabb vizsgálata változtatna-e ezen a képen.

Az énekesmadarakon kívül a kolibrók és a papagájok is tanulják a vokalizációt. A papagájok, legalábbis egy afrikai szürkepapagáj, a nemrég elhunyt Alex képes volt összekötni a vokalizációt magas szintű kognitív folyamatokkal. Alex angol nyelven kimondta tárgyak nevét, színét, anyagát, megszámolta a tárgyakat hatig, értette és használta a kisebb-nagyobb, azonos-különböző stb. relációt, és képes volt ezeket egymásba ágyazva használni. Meg tudta például mondani, hogy hány piros kocka van egy tálcán, amelyre különböző színű kockákat és golyókat helyeztek. Meg tudta mondani, hogy mi a különbség két tárgy között, például a színük vagy az anyaguk más. Alex valószínűleg gyakorolta az emberi gondolkodás legnagyobb vívmányait, a hazudozást és a semmi fogalmát. A tálcán lévő két piros, három kék és négy zöld kocka alapján válaszolnia kellett arra a kérdésre: *milyen szín három?* A papagáj nem akart dolgozni, helyette csikizést kért, és a kérdésre többször azzal válaszolt, hogy öt. Végül Irene Pepperberg azt mondta: *Na jól van, milyen szín öt?*, mire Alex azt mondta: *Semmi*.

Alex adekvát módon használta az igéket és főneveket, „beszéde” azonban nélkülözte az emberi nyelv sajátosságait. Mindez arra utal, hogy a madarak éneke jó modell az emberi beszéd, de nem az emberi nyelv biológiájának megértéséhez. Ám ahogy a közelmúlt, a közeljövő is tartogat meglepetéseket.

Kulcsszavak: *madáréneket, tanulás, madarak, nyelv, kogníció*

IRODALOM

- ABNC – Avian Brain Nomenclature Consortium (2005): Avian Brains and a New Understanding of Vertebrate Brain Evolution. *Nature Reviews Neuroscience*. 6, 151–159. • <http://avianbrain.org/papers/avianbrainnomenclature.pdf>
- Bolhuis, Johan J. – Okanoya, K. – Scharff, C. (2010): Twitter Evolution: Converging Mechanisms in Birdsong and Human Speech. *Nature Reviews Neuroscience*. 11, 747–759. • <http://www.biologie.fu-berlin.de/verhaltensbiologie/publikationen/bolhuis-okanoya-scharff-TwitterEvol-2010.pdf>
- Derégnaucourt, Sébastien – Mitra, P. P. – Fehér O. – Pytte, C. – Tchernichovski, O. (2005): How Sleep Affects the Developmental Learning of Bird Song. *Nature*. 433, 710–716. DOI: 10.1038/nature03275
- Fehér Olga – Wang, H. – Saar, S. – Mitra, P. – Tchernichovski, O. (2009): De Novo Establishment of Wild-Type Song Culture in the Zebra Finch. *Nature*. 459, 564–568.
- Haesler, Sebastian – Rochefort, C. – Georgi, B. – Licznarski, P. – Osten, P. – Scharff, C. (2007): Incomplete and Inaccurate Vocal Imitation After Knockdown of Foxp2 in Songbird Basal Ganglia Nucleus Area X. *Plos Biology*, 5, E321 • <http://www.biologie.fu-berlin.de/verhaltensbiologie/publikationen/haesler-rochefo-cs-plos-12-07.pdf>
- Long, Michael A. - Jin, D. Z. – Fee, M. S. (2010): Support for a Synaptic Chain Model of Neuronal Sequence Generation. *Nature*. 468, 394–399. • <http://phys.psu.edu/~djin/PDFs/LongJinFeeNature2010.pdf>
- Mátyás Ferenc – Sreenivasan, V. – Marbach F. – Wacongne, C. – Barsy B. – Mateo, C. – Aronoff, R. – Petersen, C. C. H. (2010): Motor Control by Sensory Cortex. *Science*. 26, 1240–1243. • <http://www.sciencemag.org/content/330/6008/1240.full>
- Mooney, Richard (2009): Neurobiology of Song Learning. *Current Opinion in Neurobiology*. 19, 654–660.
- Nowicki, Stephen – Searcy, W. A. – Peters, S. (2002): Quality of Song Learning Affects Female Response to Male Bird Song. *Proceedings of the Royal Society London B*. 269, 1949–1954. • <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/269/1503/1949.full.pdf>
- Pepperberg, I. (2002): Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots (*Psittacus Erithacus*). *Current Directions in Psychological Science*. 11, 83–87. • <http://www.linguistics.pomona.edu/lcs11fall04/readings/pepperberg.pdf>
- Prather Jonathan F. – Peters S. – Nowicki S. – Mooney R. (2008): Precise Auditory-Vocal Mirroring in Neurons for Learned Vocal Communication. *Nature*. 451, 305–10. doi:10.1038/nature06492
- Rauske, Peter L. – Chi, Z. Y. – Dave, A. S. – Margoliash, D. (2010): Neuronal Stability and Drift Across Periods of Sleep: Premotor Activity Patterns in a Vocal Control Nucleus of Adult Zebra Finches. *The Journal of Neuroscience*. 30, 2783–2794. • <http://www.jneurosci.org/content/30/7/2783.full>
- Riede, Tobias – Fisher, J.H. – Goller, F. (2010): Sexual Dimorphism of the Zebra Finch Syrinx Indicates Adaptation for High Fundamental Frequencies in Males. *Plos ONE*. 5, 6, E11368 • <http://www.plosone.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0011368>
- Schrott Anikó – Kabai Péter (2008): ABCD: a Functional Database for the Avian Brain. *Journal of Neuroscience Methods*. 167, 393–395.
- Schulz, Steffen – Haesler, S. – Scharff, C. – Rochefort, S. (2010): Knock-Down of Foxp2 Alters Spine Density in Area X of the Zebra Finch. *Genes Brain and Behaviour*, 9, 732–740. DOI: 10.1111/j.1601-183X.2010.00607.x
- Sober, Samuel J. – Brainard, Michael S. (2009): Adult Birdsong Is Actively Maintained by Error Correction. *Nature Neuroscience*. 12, 927–931. • <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2701972/>
- Warren, W. C. et al. (2010): The Genome of a Songbird. *Nature*. 464, 757–762. • <http://www.nature.com/nature/journal/v464/n7289/full/nature08819.html>

A NYELVI ZAVAROK VIZSGÁLATÁNAK SZEREPE A NYELVI KÉPESSÉG KUTATÁSÁBAN

Kas Bence

tudományos segédmunkatárs,
MTA Nyelvtudományi Intézet,
ELTE GYK Fonetikai és Logopédiai Tanszék
benkas@nytud.hu

1. A nyelvi képesség veleszületettségének problémája

Az emberi nyelvi képesség kutatásában központi kérdés a veleszületettség problémája. Széles körben elfogadott az a nézet, mely szerint az ember kell, hogy rendelkezzen valamiféle specifikus képességgel, amely lehetővé teszi számára a nyelv elsajátítását, hiszen ez a képesség még a hozzánk genetikailag legközelebb álló állatfajok számára is elérhetetlen. A fő probléma a veleszületett képesség nyelvspecifikussága, vagyis az, hogy létezik-e genetikai értelemben specifikus nyelvi szerveződés az emberben. Ahogy Pléh Csaba tanulmánya megmutatta, e probléma hagyományosan a kognitív pszichológia és nyelvészet egyik klasszikus kérdése, amelyre többféle válaszkíséret, elméleti modell született. Manapság két megközelítés van versenyben, melyek a humán nyelvi képesség biológiai alapjait eltérően közelítik meg. A Noam Chomsky (1968/2003) munkáiban gyökerező *nativista* megközelítés szerint a nyelvelsajátítást egy genetikailag kódolt nyelvi modul teszi lehetővé azáltal, hogy a világ minden nyelvében közös tulajdonságokat, illetve azok általános elveit és

paramétereit (például szófajok, szórendi típusok) egy ún. univerzális nyelvtan formájában tartalmazza. Ennek az erős, gének által szabályozott képességnek a birtokában a fejlődő gyerek a környezet beszédmintája alapján hamar „beállítja” a számára eleve adott nyelvi paramétereket, ami megmagyarázza az anyanyelv-elsajátítás látszólag igen gyors és zökkenőmentes lefolyását. A másik megközelítés ezzel szemben a kevésbé erős és specifikus genetikai meghatározottságot és a nyelvtanulás tapasztalatalapú és konstruktív voltát hangsúlyozza. A többek közt Michael Tomasello (Lukács, 2004) által képviselt *konstruktivizmus* szerint nem szükséges nyelvspecifikus genetikai módosulást feltételezni az embernél, hiszen az emberre jellemző, kiemelkedő szintű általános szociális és kognitív képességek képesek önmagukban megmagyarázni a nyelvtanulást. Ilyen képességek többek között a szándék tulajdonítás, az észlelési és fogalmi kategóriák kialakítása, a sorozatok (pl. hangok, szavak) közti analógiákra való érzékenység.

2. A nyelvfejlődési zavarok

A két fenti megközelítés közti versengés többféle kutatási irány eredményeiből merít érve-