

UNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DIERGENEESKUNDE

Academiejaar 2015 – 2016

STEMVORMING BIJ VOGELS: MORFOLOGISCHE BASIS VAN DE VOGELZANG

door

Oona JAFARI DEZFOULI

Promotoren: Prof. Dr. Paul Simoens
Ymke Franckaert

Literatuurstudie in het kader
van de Masterproef

© 2016 *Oona Jafari Dezfouli*

Universiteit Gent, haar werknemers of studenten bieden geen enkele garantie met betrekking tot de juistheid of volledigheid van de gegevens vervat in deze masterproef, noch dat de inhoud van deze masterproef geen inbreuk uitmaakt op of aanleiding kan geven tot inbreuken op de rechten van derden. Universiteit Gent, haar werknemers of studenten aanvaarden geen aansprakelijkheid of verantwoordelijkheid voor enig gebruik dat door iemand anders wordt gemaakt van de inhoud van de masterproef, noch voor enig vertrouwen dat wordt gesteld in een advies of informatie vervat in de masterproef.

UNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DIERGENEESKUNDE

Academiejaar 2015 – 2016

STEMVORMING BIJ VOGELS: MORFOLOGISCHE BASIS VAN DE VOGELZANG

door

Oona JAFARI DEZFOULI

Promotoren: Prof. Dr. Paul Simoens
Ymke Franckaert

Literatuurstudie in het kader
van de Masterproef

© 2016 *Oona Jafari Dezfouli*

VOORWOORD



In de eerste plaats zou ik graag mijn promotoren willen bedanken en in het bijzonder Prof. Dr. Paul Simoens. Ondanks zijn drukke agenda stond hij steeds paraat om al mijn vragen te beantwoorden en mijn werk kritisch na te lezen. Tevens wil ik de vakgroep Morfologie bedanken voor het organiseren van verscheidene infosessies en ons op deze manier nuttige informatie te verstrekken over het uitwerken van een literatuurstudie.

Vervolgens wil ik graag mijn ouders bedanken om mij steeds te steunen, om in mij te geloven en om mij aan te moedigen wanneer ik het niet meer zag zitten.

Ook mijn vriend wil ik bedanken. Zonder zijn hulp en steun had ik deze studie nooit zo vlot kunnen realiseren.

Ten slotte wil ik mijn vrienden en medestudenten bedanken voor de morele steun, de empathie en het vermaak gedurende deze studie.



SAMENVATTING	1
INLEIDING.....	2
LITERATUURSTUDIE.....	3
1. Het stemorgaan van vogels: de syrinx	3
1.1. Algemene opbouw	3
1.2. Morfologische diversiteit	5
1.3. Seksueel dimorfisme	6
2. Het regulatiecentrum: de hersenen	7
2.1. Neuroanatomie	7
2.2. Zenuwbanen voor geluidsproductie.....	9
2.3. Soortspecifieke verschillen	11
3. De fysiologie van fonatie bij vogels	14
3.1. Syringeale membranen	14
3.2. Spierweefsel	14
3.3. Ademhaling.....	15
3.4. Lateralisatie	16
3.5. Suprasyringeale structuren.....	17
3.6. Infrasyringeale structuren	22
3.7. Andere	22
DISCUSSIE	23
1. Enkele algemene opmerkingen	23
2. Interpretatie van de gevonden literatuur	23
REFERENTIELIJST	25



Praten is bij de mens één van de belangrijkste communicatiemiddelen. De werking van ons stemorgaan, de larynx, is dan ook zeer goed gekend. Ook vogels kunnen geluiden produceren, meer nog, bepaalde vogels kunnen (complexe) liederen zingen. Het mechanisme dat hierachter schuilt, is verschillend dan dat van de mens. Vocalisatie gebeurt bij vogels via de syrinx. Er zijn drie typen van de syrinx gekend: de tracheale, de bronchiale en de tracheobronchiale. Deze laatste werd het best bestudeerd omdat ze voorkomt bij de grootste en interessantste vogelorde (op vlak van vocalisatie): de Zangvogels (Passeriformes). Heel dit proces wordt aangestuurd door de hersenen. Aangezien er verschillende types van de syrinx bestaan, zijn er ook verschillen waar te nemen ter hoogte van de regulatiecentra. Vermits vogels geen larynx met stembanden hebben, bezitten ze andere geluidsbronnen: de syringeale membranen. Deze staan onder controle van het syringeale spierweefsel. Er bestaan verschillende hypothesen over de manier waarop deze membranen de trillingen tot stand brengen. De actieve ademhaling speelt hierbij met zekerheid een belangrijke rol. Wat alles nog indrukwekkender maakt, is de mogelijkheid tot lateralisatie. Op deze manier kunnen vogels twee klanken al dan niet tegelijk produceren. Net zoals wij via onze lippen, tanden, tong en mond klanken kunnen veranderen, kunnen vogels dit ook via hun suprasyringeale structuren (bijvoorbeeld snavel, tong), hoewel lange tijd het tegengestelde aangenomen werd.

Deze literatuurstudie tracht een overzicht te geven over de morfologische basis van de geluidsproductie bij vogels en in het bijzonder bij zangvogels. Stap voor stap, beginnende bij de anatomie, zullen de belangrijkste structuren besproken worden die vocalisatie beïnvloeden.

SLEUTELWOORDEN: Fonatie - Syrinx – Vocaliseren – Vogels – Vogelzang



Al eeuwen lang is de mens gefascineerd door vogels. Het zijn niet alleen mooie en intelligente dieren die de vliegkunst geperfectioneerd hebben, maar zijn tevens in staat om via prachtige klanken te communiceren. In het verleden hebben veel componisten zoals Mozart en Beethoven zich hierdoor laten inspireren. Ook de dag van vandaag zijn er nog steeds muzikanten die hun lied wijten aan deze dieren, denk maar aan “A European Blackbird” van Paul McCartney.

Om te doorgronden hoe vogels deze geluiden precies produceren, moet men eerst begrijpen wat geluid juist is. Geluid is een oscillatie die ontstaat door het heen en weer bewegen van moleculen in de lucht. Deze oscillatie komt tot stand door het vibreren van een geluidsbron. De trillende moleculen wekken een kettingreactie op die resulteert in een longitudinale drukgolf (Fletcher en Thwaites, 1979). De geluidspereceptie gebeurt doordat het trommelvlies (membrana tympani) de fluctuaties in drukverschil detecteert en ze via de gehoorbeentjes doorstuurt naar het binnenoor. Hier vindt, ter hoogte van de haarcellen gelegen in het orgaan van Corti, de prikkeling van de nervus cochlearis plaats (Kiang et al., 1982; Olson, 1998).

In het verloop van deze literatuurstudie zal duidelijk worden hoe dit toepasbaar is op vogels.

Aangezien de Zangvogels een grote orde vormen, werden zij in de loop der jaren het meest bestudeerd. Vandaar dat de klemtoon van deze literatuurstudie voornamelijk op deze groep van vogels zal liggen. “Maar wat is een zangvogel? Is het gewoon een vogel die zingt?” Op deze vragen kan geen éénduidig antwoord gegeven worden. De Zangvogels behoren tot de orde van de Passeriformes. Ze hebben allemaal éénzelfde voorouder (monofyletisch) en bezitten zodoende de volgende gemeenschappelijke morfologische kenmerken (synapomorfie): syringeale aponeurosis, een aegithognaat gehemelte, anisodactylie van de tenen, een vergrote achterteen met insertie op de metatarsus, bewegelijke tenen, specifieke posities van de diepe plantaire pezen, aanwezigheid van een m. tensor propatagialis brevis en gebundelde spermatozoa met getwiste hoofden en grote acrosomen (Birkhead en Immler, 2007). Verder hebben ze een krop, geen of rudimentair cecum, een verbinding tussen linker- en rechterneusgat, een fusie tussen de craniale thoracale en claviculaire luchtzak en hebben de meeste tien slagpennen (Schodde en Mason, 1999; Miller en Fowler, 2014). Er bestaan nog tal van andere anatomische kenmerken waarmee men een onderscheid probeert te maken tussen zangvogels en niet-zangvogels. Enkele voorbeelden van niet-zangvogels zijn onder andere de Galliformes, Columbiformes en Psittaciformes.

De orde van de Passeriformes kan verder opgedeeld worden in de suborde Passeri, Oscines of (eigenlijke) Zangvogels, de suborde Tyranni, Suboscines of Schreeuwvogels en de suborde Acanthisitti (Hackett et al., 2008; Wirthlin et al., 2014). Deze opsplitsing werd voornamelijk gemaakt op basis van de complexiteit van het zangorgaan. De Oscines bezitten een ingewikkelde musculatuur waarmee ze complex opgebouwde liederen kunnen voorbrengen (Miller en Fowler, 2014). Dit staat in tegenstelling tot de Suboscines die op hun beurt bolvormige gehoorbeentjes zouden bezitten. Verder zouden de Zangvogels leren zingen via het nabootsen van het ouderlied (vocaal leren), terwijl dit niet het geval is voor de Schreeuwvogels (Raikow en Bledsoe, 2000). Deze opdeling is bevestigd op basis van DNA-onderzoek (Hackett et al., 2008).

Over de verdere classificatie van deze twee suborden is er nog steeds geen consensus. Een combinatie van geografische gegevens, de morfologie, het gedrag en DNA-onderzoek zal in de toekomst zorgen voor een meer verfijnde en correcte taxonomie (Payevsky, 2014).



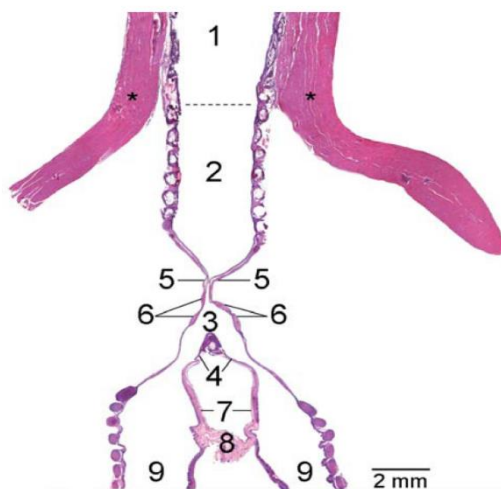
1. HET STEMORGAAN VAN VOGELS: DE SYRINX

Het stemvormend orgaan vormt bij de vogels een onderdeel van de larynx. Deze bestaat uit twee structuren, namelijk de larynx cranialis en de larynx caudalis. De larynx caudalis, beter gekend als de syrinx, is het belangrijkste orgaan dat zorgt voor de productie van vogelzang (Huxley, 1872). De larynx cranialis bevat, in tegenstelling tot deze bij de zoogdieren, geen stembanden. Ze speelt dus geen directe rol in de geluidsproductie, maar is wel belangrijk voor de preventie van aspiratiepneumoniën (Kitchen, 1885; McLelland en Baumel, 1990).

1.1. ALGEMENE OPBOUW

Er bestaan drie typen van de syrinx, namelijk de tracheobronchiale syrinx, de tracheale syrinx en de bronchiale syrinx. De algemene opbouw van dit orgaan zal hier aan de hand van het meest bestudeerde type besproken worden, namelijk de tracheobronchiale syrinx. De andere typen zullen in paragraaf 1.2. verder behandeld worden. Het tracheobronchiale model komt onder andere voor bij vogels van de orde Galliformes (Hoenderachtigen) en de orde Passeriformes. Binnen dit type van syrinx kan er ook nog variatie voorkomen tussen de vogelsoorten (McLelland en Baumel, 1990).

De syrinx bevindt zich aan de ingang van de thorax ter hoogte van de hartbasis en is gelokaliseerd op de overgang van de trachea naar de primaire bronchi. Op dit niveau wordt de syrinx omgeven door de (inter)claviculaire luchtzak (Suthers en Zollinger, 2004; Onuk et al., 2010; During et al., 2013).



Figuur 1. Histologisch beeld van een overlangse doorsnede doorheen de tracheobronchiale syrinx van een hen (Uit Castelyn et al., 2011)

1 = trachea, 2 = tympaanum, 3 = pessulus, 4 = labia media, 5 = membranae tympaaniformes laterales, 6 = labia lateralia, 7 = membranae tympaaniformes mediales, 8 = ligamentum interbronchiale, 9 = primaire bronchen, * = mm. sternotracheales

1.1.1. Het kraakbeen

Het tympaanum (Figuur 1), 'drum', is het craniale gedeelte van de syrinx en bestaat uit een aantal vergrote kraakbeenringen (cartilagine tracheales syringis) die door middel van annulaire ligamenten nauw met elkaar verbonden zijn (Gaunt et al., 1976; Al-Bishtue, 2014). Het aantal kraakbeenringen van deze stevige cilinder kan variëren. Zo heeft een kalkoen twee aaneensluitende kraakbeenringen, een kip vier, een zeemeeuw vijf, een zebra-vink zes en een wilde eend acht (Gaunt et al., 1976; Lockner en Youngren, 1976; McLelland en Baumel, 1990; Gezer Ince et al., 2012; During et al., 2013). Deze kraakbeenringen kunnen ossificiëren, hetgeen onder andere het geval is bij de gedomesticeerde kip (*Gallus domesticus*) (Hogg, 1982).

Het middenste gedeelte van de syrinx bestaat uit enkele afgeplatte intermediaire kraakbeenringen (cartilagine tracheales syringis) die verbonden zijn met de pessulus (Gaunt et al., 1976; Khaksar et al., 2012). Ook deze kraakbeenringen kunnen in aantal variëren naargelang de vogelsoort.

De pessulus (Figuur 1) is een verticaal georiënteerde driehoekige structuur die zich caudaal van de tracheabifurcatie in de mediaanlijn bevindt (Gezer Ince et al., 2012). Bij duiven (*Columba livia*) en struisvogels (*Struthio camelus*) is de pessulus bindweefselig (Yildiz et al., 2003; Yildiz et al., 2005). Bij kippen bestaat de pessulus uit kraakbeen en bij zeemeeuwen is hij verbeend (Gaunt et al., 1976; Gezer Ince et al., 2012).

Het caudale uiteinde van de tracheobronchiale syrinx bestaat uit gepaarde C-vormige bronchiale kraakbeenringen (cartilagine bronchiales syringis) waarop de eigenlijke bronchi aansluiten. Afhankelijk van de vogelsoort kan dit aantal verschillend zijn (Kabak et al., 2007; Onuk et al., 2010; Gezer Ince et al., 2012).

Alle bovenstaande structuren kunnen al dan niet partieel of volledig geossificeerd zijn (Hogg, 1982; Onuk et al., 2010; During, 2013).

1.1.2. De ligamenten

Zoals eerder vermeld, worden de opeenvolgende kraakbeenringen verbonden door de ligamenta annularia. Tussen de primaire bronchen is er tevens een ligament, het ligamentum interbronchiale (Figuur 1), dat deze twee structuren met elkaar verbindt. De ruimte tussen de tracheabifurcatie en dat ligament noemt men het foramen interbronchiale of bronchidesmus en deze is opgevuld met een diverticulum van de claviculaire luchtzak (During et al., 2013; Al-Bishtue, 2014).

1.1.3. De membranen

In de wanden van de tracheobronchiale syrinx zijn er twee paar vibrerende membranen aanwezig, namelijk de membrana tympaniformis lateralis en de membrana tympaniformis medialis (Figuur 1).

De membrana tympaniformis lateralis strekt zich uit in de laterale wand van de syrinx, vanaf de laatste tracheale kraakbeenring van het tympanum tot aan de eerste bronchiale kraakbeenring van de syrinx (McLelland en Baumel, 1990). Bij vele niet -zangvogels wordt deze membraan beschouwd als de geluidsbron, maar dit is niet het geval voor de kip en de struisvogel (Gross, 1964; Yildiz et al., 2003). Bij deze laatste vogelsoort wordt de laterale membrana tympaniformis ondersteund door tracheosyringale kraakbeenringen en is bijgevolg niet beweegbaar (Yildiz et al., 2003).

De membrana tympaniformis medialis begint op het caudale uiteinde van de pessulus en eindigt in het verloop van de primaire bronchen (Cevik-Demirkan et al., 2007). Ze vult de mediale open ruimte gevormd door de C-vormige cartilagine bronchiales syringis (Kabak et al., 2007).

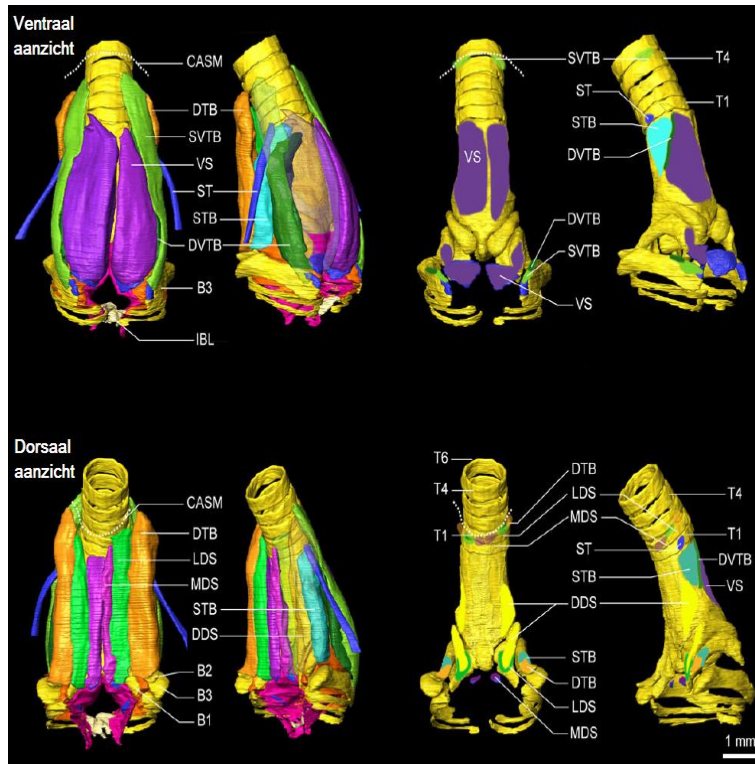
Zangvogels met dit type syrinx, onder andere de witkruingors (*Zonotrichia leucophrys*) en de zebravink (*Taeniopygia guttata*), bezitten twee paar labia aansluitend op deze membranae, met name de labia lateralia en labia medialis. Het laterale labium bevindt zich mediaal van de derde C-vormige bronchiale kraakbeenring. Het mediale labium hecht zich craniaal vast aan de pessulus en loopt caudaal uit in de membrana tympaniformis medialis. Bij deze zangvogels zouden de elastische labia voornamelijk instaan voor de geluidsproductie (Riede en Goller, 2010; During et al., 2013).

1.1.4. De spieren

De spieren van de syrinx kunnen in twee groepen opgedeeld worden, zijnde de extrinsieke of tracheale spieren en de intrinsieke of syringale spieren.

Tot de extrinsieke spieren behoren de m. sternotrachealis, m. tracheolateralis, m. cleidotrachealis en m. cricohyoideus (Yildiz et al., 2005; Onuk et al., 2010). Al deze spieren samen komen alleen voor bij de gans (*Anser anser domesticus*) (Onuk et al., 2010; Casteleyn et al., 2011). De meeste niet zingende vogels, zoals de kip, bezitten daarentegen enkel de m. sternotrachealis en de m. tracheolateralis (McLelland en Baumel, 1990). Dit is ook zo voor de Passeriformes. Bij de struisvogel komt zelfs geen m. tracheolateralis voor (Yildiz et al., 2003).

De intrinsieke spieren zijn spieren waarvan de origo en de insertie op het stemorgaan gelegen zijn. Ze zijn afwezig bij de niet-zangvogels. Hiertoe behoren de m. syringealis ventralis, m. syringealis dorsalis en m. tracheobronchialis ventralis. De m. syringealis dorsalis kan verder onderverdeeld worden in de m. syringealis dorsalis medialis, m. syringealis dorsalis lateralis en m. syringealis dorsalis profundus. De m. tracheobronchialis ventralis kan opgesplitst worden in de m. tracheobronchialis ventralis profundus et superficialis, de m. tracheobronchialis dorsalis en de m. tracheobronchialis brevis (During et al., 2013). Op onderstaande figuur worden de spieren en hun positie weergegeven. De Passeri bezitten al deze spieren, terwijl de Tyranni enkel de mm. syringeales bezitten.



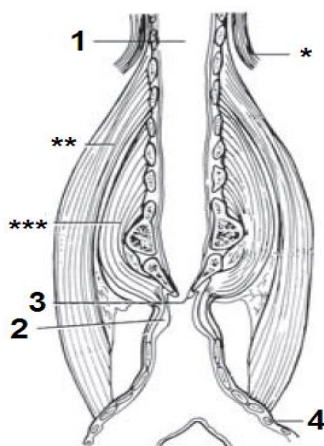
Figuur 2. 3D-weergave van de syringeale spieren en hun aanhechting bij de mannelijke zebra-vink (Naar During et al., 2013).

B1, B2, B3 = cartilago bronchosyringalis; CASM = membrana sacci clavicularis, DDS = m. syringealis dorsalis profundus, DTB = m. tracheobronchialis dorsalis, DVTB = m. tracheobronchialis ventralis profundus, IBL = ligamentum interbronchiale, LDS = m. syringealis lateralis dorsalis, MDS = m. syringealis dorsalis medialis, ST = m. sternotrachealis, STB = m. tracheobronchialis brevis, SVTB = m. tracheobronchialis ventralis superficialis; T1, T4, T6 = cartilago trachealis, VS = m. syringealis ventralis

1.2. MORFOLOGISCHE DIVERSITEIT

De tracheobronchiale syrinx is het meest voorkomende type van syrinx en werd hierboven in paragraaf 1.1. besproken. Naast dit type bestaan er nog de tracheale en de bronchiale syrinx.

De tracheale syrinx (Figuur 3) komt voor bij sommige Zangvogels (Passeriformes) en verder ook bij de Ooievaars (Ciconiiformes) en de Papegaai-achtigen (Psittaciformes) (Gaunt, 1983; Casey en Gaunt, 1985).

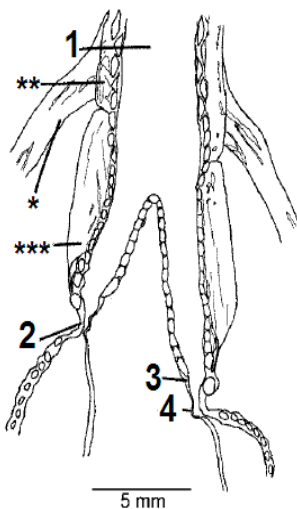


Figuur 3. Overlangse doorsnede doorheen de tracheale syrinx van een papagaai (Naar King, 1989).

1 = trachea, 2 = membrana tympaniformis lateralis, 3 = membrana tympaniformis medialis, 4 = primaire bronchus, * = m. sternotrachealis, ** = m. syringealis superficialis, *** = m. syringealis profundus

In vergelijking met het voorgaande type van syrinx zijn hier enkel de tracheale kraakbeenringen gewijzigd. De membrana tympaniformis lateralis bevindt zich craniaal van de tracheabifurcatie en lateraal in de tracheawand. De membrana tympaniformis medialis is craniomediaal gelokaliseerd in de wanden van de bronchi en is uiterst dun. Bijgevolg draagt ze niet bij aan de productie van geluid. Verder is er geen pessulus aanwezig (Gaunt et al., 1982). De tracheale syrinx van de lachduif (*Streptopelia risoria*) bezit, net als de tracheobronchiale syrinx van de kip, enkel een m. sternotrachealis en een m. tracheolateralis. Dit staat in tegenstelling tot de tracheale syrinx van de valkparkiet (*Nymphicus hollandicus*) (Figuur 3) die naast de extrinsieke m. sternotrachealis en de rudimentaire m. tracheolateralis ook nog enkele intrinsieke spieren bevat, namelijk de m. syringealis superficialis en de m. syringealis profundus (Gaunt et al., 1982; Larsen en Goller, 2002).

De bronchiale syrinx (Figuur 4) komt voor bij sommige Uilen (Strigiformes), de Nachtzwaluwachtigen (Caprimulgiformes), de Koekoeksvogels (Cuculiformes) en de Pinguïns (Sphenisciformes) (Casey en Gaunt, 1985).



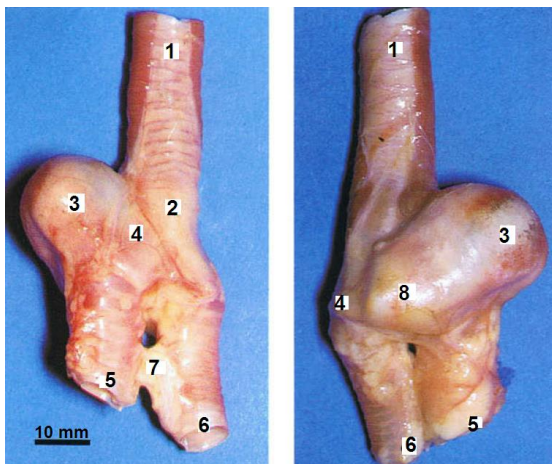
Figuur 4. Overlangse doorsnede doorheen de asymmetrische bronchiale syrinx van de vetvogel (Naar Suthers, 2001).

1 = trachea, 2 = membrana tympaniformis lateralis, 3 = labium mediale, 4 = membrana tympaniformis medialis, * = m. sternotrachealis, ** = m. tracheolateralis, *** = m. syringealis

De vetvogel (*Steatornis caripensis*) behoort tot de orde van nachtzwaluwachtigen en bezit bijgevolg dergelijke syrinx. In dit type zijn enkel de primaire bronchi gemodificeerd. De membranae tympaniformes lateralis et medialis zijn aanwezig, waarbij deze laatste uitloopt in het mediale labium. De extrinsieke m. sternotrachealis is samen met de intrinsieke m. syringealis aanwezig (Suthers, 2001).

1.3. SEKSUEEL DIMORFISME

De syrinx van de mannelijke wilde eend (*Anas platyrhynchos*) heeft een asymmetrisch uitzicht omwille van een zakvormige uitpuiling, de bulla syringealis (Figuur 5).



Figuur 5. Syrinx van een volwassen mannelijke eend. Links: dorsaal aanzicht, rechts: ventraal aanzicht (Naar McLelland en Baumel, 1990).

1 = trachea, 2 = tymanum, 3 = grootste compartiment van de bulla syringealis, 4 = syrinx, 5 = linker primaire bronchus, 6 = rechter primaire bronchus, 7 = ligamentum interbronchiale, 8 = kleiner compartiment van de bulla syringealis

Deze structuur bevindt zich ter hoogte van de linker bronchus en gedeeltelijk ter hoogte van het tympanum (Frank et al., 2006). De bulla syringealis wordt gevormd door de vier laatste tracheobronchale kraakbeenringen en is verbeend. Een septum deelt de bulla in twee delen op, namelijk een groot en een klein compartiment (Frank et al., 2007). De bulla zou dienst doen als een soort klankkast die een effect zou hebben op de resonantie van het geproduceerde geluid (Johnsgard, 1971). De syrinx van de woerd bevat ook een dikkere membrana tympaniformis medialis ten opzichte van de vrouwelijke dieren (Pierko, 2007).

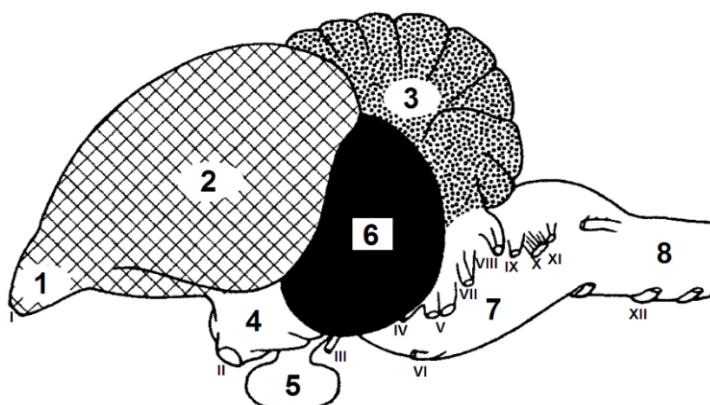
Naast bovenstaande uitgesproken vorm van seksueel dimorfisme, bestaan er ook meer subtiele vormen. Bij de zebra-vink heeft men vastgesteld dat de syrinx van het mannelijk dier in zijn geheel groter uitvalt dan deze van het vrouwelijk dier. Dit komt door een forsere bouw van het syringeaal skelet, die op haar beurt aanleiding geeft tot een zwaardere bespiering. Voor de kalkoen (*Meleagris gallopavo*) en de spreeuw (*Sturnus vulgaris*) blijkt dit ook het geval te zijn (Wade en Buhlman, 2000; Riede et al., 2010; Prince et al., 2011; Khaksar et al., 2012). Deze verschillen worden hoogstwaarschijnlijk beïnvloed door de steroïdhormonen (Veney en Wade, 2004). Vooral de eerste twee bronchiale kraakbeenringen zijn significant groter bij mannelijke zebra-vinken en spreeuwen (Riede et al., 2010; Prince et al., 2011). Daarnaast zijn er ook verschillen waargenomen in de vorm en lengte van de labia. Zo zijn de linker labium laterale en membrana tympaniformis medialis langer bij de vrouwelijke zebra-vinken en hebben de labia medialis een andere vorm (Riede et al., 2010). Het linker labium mediale is bij mannelijke spreeuwen dan weer groter dan bij vrouwelijke. De membrana tympaniformis medialis van deze vogels is eveneens langer bij het vrouwelijk geslacht (Prince et al., 2011). Deze verschillen zouden eveneens verklaard kunnen door de invloed van steroïdhormonen (Takahashi en Noumura, 1987).

2. HET REGULATIECENTRUM: DE HERSENEN

Niet alleen de syrinx, maar ook de hersenen spelen een belangrijke rol in de ontwikkeling van vogelzang. De regulatie van vogelzang vindt namelijk zijn oorsprong ter hoogte van een aantal kernen die de syringeaal musculatuur en de ademhalingsspieren sturen. Ook het leerproces van de zang staat onder de controle van bepaalde hersencentra.

2.1. NEUROANATOMIE

2.1.1. Uitwendige morfologie



Figuur 6. Lateraal aanzicht van de uitwendige bouw van de hersenen van een vogel (Naar Northcutt, 2002).

1 = bulbus olfactorius, 2 = cerebrum, 3 = cerebellum, 4 = thalamus, 5 = hypofyse, 6 = tectum mesencephali, 7 = medulla oblongata, 8 = medulla spinalis; I = n. olfactorius, II = n. opticus, III = n. oculomotorius, IV = n. trochlearis, V = n. trigeminus, VI = n. abducens, VII = n. facialis, VIII = n. vestibulocochlearis, IX = n. glossopharyngeus, X = n. vagus, XI = n. accessorius, XII = n. hypoglossus

De grote hersenen (cerebrum) van vogels behoren tot het telencephalon. Ze bestaan uit twee hersenhemisferen en bezitten geen gyri. De kleine reukhersenen liggen rostraal van het telencephalon en bezitten bilateraal een bulbus olfactorius waaruit de n. olfactorius (I) ontspringt (Walsh en Milner, 2011).

De epifyse (glandula pinealis), hypofyse en thalamus maken samen met de n. opticus (II) deel uit van het diencephalon dat tussen het telencephalon en het mesencephalon gelegen is.

Het mesencephalon, dat gevormd wordt door twee tecta mesencephali (de tecta optica), ligt ventromediaal van de cerebrale hemisferen. Hieruit ontstaan de n. oculomotorius (III) en n. trochlearis (IV) (Walsh en Milner, 2011; Ksepka et al., 2012).

De kleine hersenen (cerebellum) behoren tot het metencephalon. Ze liggen achter de grote hersenen en bovenop het verlengde merg. In tegenstelling tot de grote hersenen, bezitten ze wel plooien, met name de folia, die genummerd worden van I tot X (Iwaniuk, 2007; Walsh en Milner, 2011).

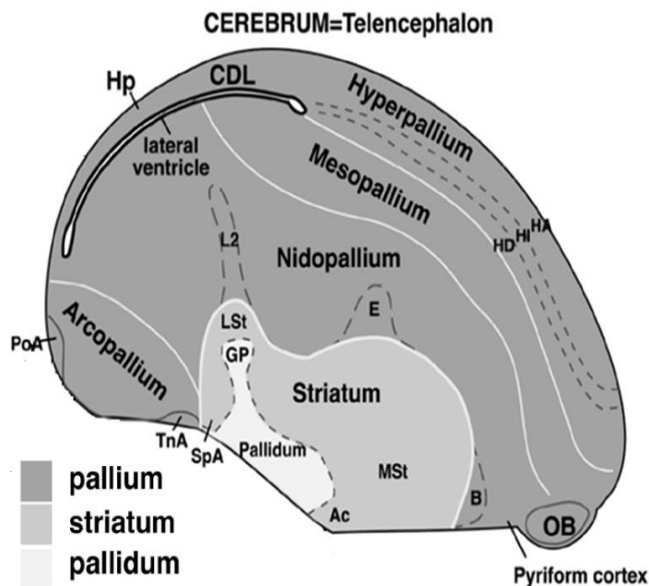
De overige craniale zenuwen (VI tot en met XII) vinden hun oorsprong lateraal en ventraal ter hoogte van het myelencephalon of medulla oblongata, die de verbinding vormt tussen de grote hersenen en het ruggenmerg (de medulla spinalis) (Walsh en Milner, 2011).

De bovenstaande structuren zijn geïllustreerd op Figuur 6.

2.1.2. Inwendige morfologie

In de onderstaande beschrijving van de inwendige structuur van de hersenen van vogels zal de nieuwe nomenclatuur gehanteerd worden die sedert juli 2002 goedgekeurd is door 'the Avian Brain Nomenclature Forum' (Reiner et al., 2004). Tevens zal enkel het telencephalon verder worden uitgewerkt omdat de kernen gelegen ter hoogte van deze structuur een belangrijke rol spelen in de stembvorming bij zangvogels (Casteleyn et al., 2011).

Het dorsale telencephalon (Figuur 7) bestaat grotendeels uit het pallium (mantel) dat op zijn beurt onderverdeeld kan worden in het hyperpallium (hypertrofisch pallium), mesopallium (middelste pallium), nidopallium (gevestigd pallium) en arcopallium (gewelfd pallium) (Jarvis et al., 2005)



Figuur 7. Indeling van het telencephalon van een zangvogel volgens de nieuwe nomenclatuur. Mediaal aanzicht van de linkerhersenhalve (Naar Reiner et al., 2004).

Ac = nucleus accumbens, B = nucleus basorostralis pallii, CDL = area corticoidea dorsolateralis, E = entopallium, GP = globus pallidus, HA = hyperpallium apicale, HD = hyperpallium densocellulare, HI = hyperpallium intercalatum, Hp = hippocampus, L2 = L2-veld, LSt = striatum laterale, MST = striatum mediale, OB = bulbus olfactorius, PoA = nucleus posterior amygdalopallialis, SpA = area subpallialis amygdalae, TnA = nucleus taeniae

Het hyperpallium (H) wordt opgesplitst in een apicaal, dorsaal en intercalair deel, respectievelijk aangeduid als het hyperpallium apicale (HA), densocellulare (HD) en intercalatum (HI). Het mesopallium (M) bevat de nucleus avalanche (Av), het mesopallium ovale (Mo), het mesopallium caudolaterale (CLM) en het mesopallium caudomediale (CMM). Het nidopallium (N) bestaat uit het hoge vocalisatiecentrum, ook wel het 'high vocal center' (HVC) genoemd, de nucleus lateralis magnocellularis nidopallii anterioris (IMAN), de nucleus medialis magnocellularis nidopallii anterioris (mMAN), de nucleus interfascialis nidopallialis (Nlf), het nidopallium caudomediale (NCM), de 'HVC-shelf', de area L pallii (L), het entopallium (E) en de nucleus basorostralis pallii (B of Bas). Het arcopallium (A) is

opgedeeld in de nucleus robustus arcopallialis (RA), de RA-cup en de nucleus ventromedialis arcopallii intermedius (AIVM) (Reiner et al., 2004). De hippocampus, het amygdaloïd complex, de cortex piriformes en de bulbus olfactorius behoren ook tot de palliale regio. Het amygdaloïd complex is verder verdeeld in de nucleus posterior amygdalopallialis (PoA), de nucleus taeniae (TnA) en de area subpallialis amygdalae (SpA) (Jarvis et al., 2005).

Onder het pallium bevindt zich het ventrale telencephalon of subpallium (de basale ganglia) dat verder opgesplitst kan worden in het striatum en het pallidum (Jarvis et al., 2005). Het striatum bevat het mediale striatum (StM) met het gebied X ('Area X') en het laterale striatum (StL) waarvan het caudale deel (StC) auditief gebied is. Het pallidum bestaat uit een globus pallidus (GP) en een ventraal pallidum (PVt) (Reiner et al., 2004; Reiner et al., 2005).

Al deze structuren zijn terug te vinden in Figuur 7 en Figuur 8.

In de bovenstaande beschrijving werden heel wat nucleï opgesomd waarvan er zeven de zangkernen vormen. Deze kunnen opgedeeld worden in drie voor- en vier achteraangelegene nucleï die respectievelijk deel uitmaken van de anterieure en posterieure vocale zenuwbaan (zie 3.2.1. en 3.2.2.). Tot de anterieure kernen behoren de Mo, IMAN en 'Area X'. De HVC, RA, Nif en Av zijn de posterieure kernen (Nottebohm et al., 1976; Jarvis et al., 2002).

De naamgeving van de zangkernen is hier enkel van toepassing op de Passeriformes. Bij de papegaaiachtigen en kolibries krijgen ze een andere naam toegewezen (Jarvis, 2004; Jarvis en Mello, 2000; Jarvis et al., 2000). Hierop zal in paragraaf 2.3. verder worden ingegaan.

Bij de niet-vocaal lerende vogels (zie paragraaf 2.3.1. en 2.3.2.) zijn deze kernen niet terug te vinden (Kroodsma en Konishi, 1991; Jarvis, 2004).

2.2. ZENUWBANEN VOOR GELUIDSPRODUCTIE

Het 'zangsysteem' bestaat uit zeven hersenkernen die via twee zenuwbanen of 'pathways', de anterieure en posterieure, met elkaar verbonden zijn. Dit microcircuit verzorgt niet alleen het aanleren, maar ook het nabootsen van een geluid (Nottebohm et al., 1976; Vates, 1997). Om een lied te kunnen reproduceren, moet de vogel in eerste instantie in staat zijn om het te kunnen waarnemen. Dit gebeurt via de auditieve zenuwbaan (Wilbrecht en Nottebohm, 2003).

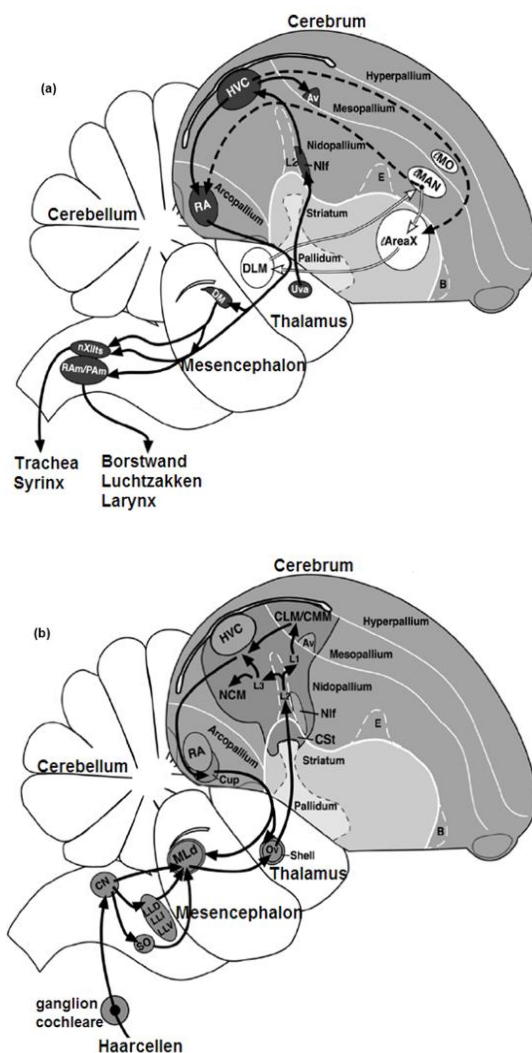
Wat hieronder volgt is voornamelijk gebaseerd op wat al gekend is bij de zangvogels omdat er naar deze vogelorde tot nu toe het meeste onderzoek werd verricht (Jarvis, 2006).

2.2.1. De vocale zenuwbanen

Deze zenuwbanen zijn karakteristiek voor het vocaal leren (Gahr, 2000; Jarvis et al. 2000). De posterieure zenuwbaan bevat vier kernen (zie paragraaf 2.1.2.) die allen gelegen zijn in het achterste deel van het pallium (Figuur 8a). Deze descenderende baan begint ter hoogte van het 'high vocal center' (HVC) in het nidopallium en loopt door naar de nucleus robustus arcopallialis (RA) gelegen in het arcopallium. Hieruit vertrekken zenuwbanen naar de nucleus dorsomedialis (DM) in het mesencephalon en naar de hersenstam. Deze laatste structuur bevat de respiratoire nucleï, namelijk de nucleus retroambiguus (RAm), de nucleus para-ambiguus (PAm) en de nucleus hypoglossus pars tracheosyringialis (nXIIts). Uit deze laatste vertrekken axonen van de nervus hypoglossus die de spieren van de trachea en syrinx innervieren. De respiratoire kernen staan via het ruggenmerg in verbinding met de spieren van de borstwand, de luchtzakken en de larynx (Jarvis, 2004; Wild, 2004). De posterieure zenuwbaan kan dus ook 'de vocale motor pathway' genoemd worden, omdat ze instaat voor de productie van geluid en het regelen van de ademhaling (Jarvis, 2004).

De anterieure of vocale basale ganglia zenuwbaan bestaat uit drie hersenkernen (zie paragraaf 2.1.2.) die rostraal ter hoogte van het cerebrum liggen (Figuur 8a). Ze is vooral van belang voor het leerproces dat de zangproductie vooraf gaat. De lusvormige baan start bij de MAN, gelegen in het pallium, en gaat verder via het gebied X in het striatum naar de nucleus dorsolateralis anterior thalami, pars medialis (DLM) die uiteindelijk terug projecteert naar de MAN. Deze zenuwbaan kan opgeplitst worden in een lateraal (l) en mediaal (m) gedeelte (Luo et al., 2001; Jarvis, 2004).

Beide vermelde zenuwbanen staan niet los van elkaar. De posterieure zenuwbaan zendt zijn ontvangen input naar de anterieure. Dit gebeurt via het hoge vocalisatiecentrum (HVC) die de informatie doorspeelt naar het X-gebied. De anterieure zenuwbaan zendt op haar beurt de verkregen output terug naar de posterieure. Dit verloopt via de projectie van de laterale (IMAN) en de mediale nucleus magnocellularis nidopallii anterioris (mMAN) naar respectievelijk de nucleus robustus arcopallialis (RA) en het 'high vocal center' (Jarvis, 2004).



Figuur 8. (a) De posterieure en anterieure vocale zenuwbanen van een zangvogel. (b) De auditieve zenuwbaan van een zangvogel. De drie pathways worden afgebeeld op een rechter lateraal aanzicht van de hersenen (Naar Jarvis, 2002).

Av = nucleus avalanche, B = nucleus basorostralis, CLM = mesopallium caudolaterale, CMM = mesopallium caudomediale, CN = nucleus cochlearis, Cst = striatum caudale, DLM = nucleus dorsolateralis anterior thalami pars medialis, DM = nucleus dorsomedialis, E = entopallium, HVC = 'high vocal center', L1 = L1-veld, L2 = L2-veld, L3 = L3-veld, lArea X = Area X lateralis, LLD = nucleus dorsalis lemnisci lateralis, LLI = nucleus intermedius lemnisci lateralis, LLV = nucleus ventralis lemnisci lateralis, IMAN = nucleus lateralis magnocellularis nidopallii anterioris, MO = mesopallium ovale laterale, MLd = nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis, NCM = nidopallium caudomediale, Nif = nucleus interfascialis, nXIIIts = nucleus hypoglossus pars tracheosyringialis, Ov = nucleus ovoidalis, PAm = nucleus parambiguus, RA = nucleus robustus arcopallialis, RAm = nucleus retroambiguus, SO = nucleus olivaris superior, Uva = nucleus uvaformis,

(a): Zwarte pijlen = posterieure zenuwbaan, witte pijlen = anterieure zenuwbaan, pijlen in stippellijn = verbinding tussen de posterieure en anterieure zenuwbaan

(b): Zwarte pijlen = auditieve zenuwbaan

2.2.2. De auditieve zenuwbaan

De auditieve zenuwbaan (Figuur 8b) is zowel bij het vocaal als het niet-vocaal leren van belang.

Haar ascenderende baan begint bij de haarcellen in de cochlea die via synapsen met de sensorische nervus cochlearis impulsen doorsturen naar de hersenstam waar de nucleus cochlearis (CN) en de nucleus lemniscus lateralis (LL) gelegen zijn. Deze kernen projecteren daarna verder op de nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis (MLd) en op de nucleus ovoidalis (Ov) van de thalamus. Deze laatste staat in verbinding met de primaire (L2), secundaire (L1 en L3) en tertiaire (NCM, CMM, 'HVC-

shelf', 'RA-cup') auditieve gebieden van het pallium en met een caudaal deel van het striatum laterale (StC) (Vates, 1996; Jarvis, 2004).

De descenderende baan is vrij gelijkaardig aan de vocale zenuwbaan. Ze begint bij de 'HVC-shelf' die projecteert op de 'RA-cup'. Deze projecteert vervolgens op de nucleus ovoidalis (Ov) ter hoogte van de thalamus en de nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis (MLd) van het mesencephalon (Wang et al., 2001; Jarvis, 2006).

2.3. SOORTSPECIFIEKE VERSCHILLEN

2.3.1. Het verschil tussen vocaal en niet-vocaal leren in het algemeen

Een eerste belangrijk onderscheid betreft het verschil tussen het vocaal leren en het auditief (niet-vocaal) leren. Onder vocaal leren verstaat men 'het in staat zijn om waargenomen geluiden door middel van imitatie en improvisatie te verwerven, in plaats van louter instinctmatig geluid voort te brengen' (Konishi, 1965; Wilbrecht en Nottebohm, 2003; Jarvis, 2006). Bij auditief leren leert men enkel associaties maken met geluiden, zonder deze te imiteren. Dit wordt vaak uitgelegd aan de hand van een hond die het woord 'zit' leert. De hond leert dat hij bij dat commando moet gaan zitten, maar kan dit woord zelf niet nabootsen (Jarvis, 2006). Ondanks het duidelijk onderscheid steunt het vocaal leren op het auditief leren onder de vorm van auditieve feedback (Konishi, 1965; Konishi, 2004).

Bijna alle amnioten (reptielen, vogels en zoogdieren) hebben de capaciteit om auditief te leren, maar slechts een aantal zijn daadwerkelijk in staat om dit ook vocaal te verwezenlijken (Pritz, 1974; Lohman en Van Woerden-Verkeley 1978; Kelly en Nottebohm, 1979; Balaban en Ulinski 1980; Winer en Morest, 1983; Karten, 1986; Jarvis, 2004). Onderzoek uit het verleden toont aan dat het voorgaande enkel bij drie groepen van vogels (papegaaien, kolibries en zangvogels) en vier groepen van zoogdieren (mensen, vleermuizen, zeezoogdieren en olifanten) toepasbaar is (Nottebohm 1972; Boughman, 1998; Jürgen, 2001; Jarvis 2004; Poole et al. 2005, Pepperberg, 2010; Reichmuth en Casey, 2014; Janik, 2014).

Uit recent onderzoek blijkt echter dat bepaalde diersoorten verkeerdelijk als niet-vocaal lerend werden beschouwd ten gevolge van een tekort aan bewijzen. Zo zouden bepaalde niet-hominoïde primaten, vogels, muizen en geiten toch over een gelimiteerde vorm van vocaal leren beschikken (Saranathan et al., 2007; Snowdon, 2009; Briefer en McElligott, 2011; Arriaga et al., 2012).

2.3.2. Het verschil tussen vocaal en niet-vocaal lerende vogels

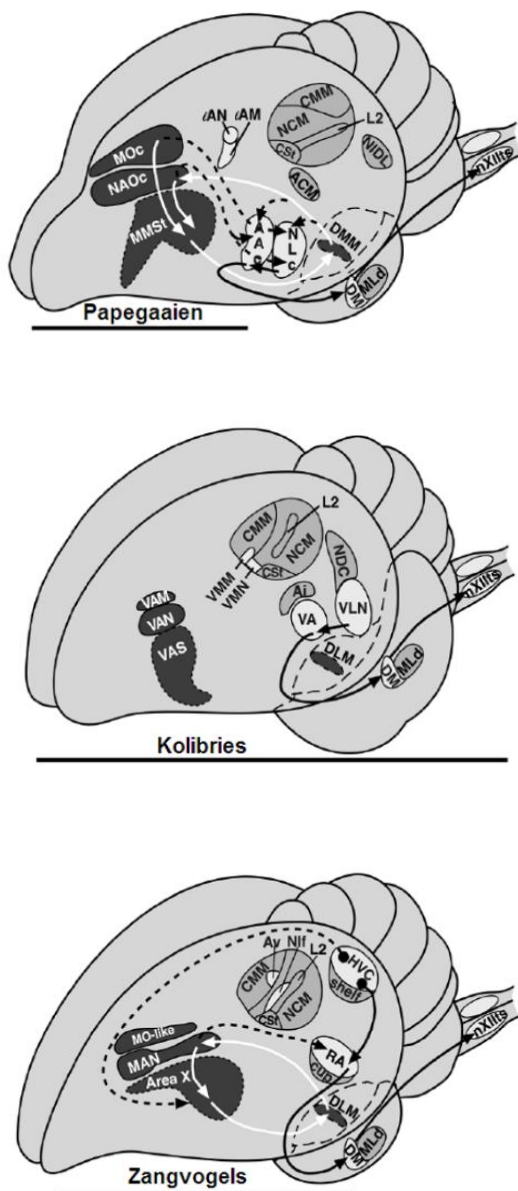
Een goede controle over de ademhaling is bij alle vogels noodzakelijk voor een normale geluidsproductie. Daarom zijn er verbindingen tussen het zangstelsel en het respiratoir stelsel. Bij zangvogels is er een bijkomende verbinding tussen het auditieve stelsel en het zangstelsel omdat ze afhankelijk zijn van auditieve feedback tijdens het vocaal leren. Dit geheel van netwerken wordt ook wel de 'auditieve-vocale-respiratoire as' genoemd (Wild, 1994).

Aan de ene kant zijn er veel gelijkenissen tussen de neurale zenuwbanen van de zangvogels en de niet-zangvogels. Ze bezitten dezelfde hersenkernen in het mesencephalon en de hersenstam. Aan de andere kant zijn er ook wel wat verschillen. Onderzoek bij zebra's toont aan dat de descenderende baan vanuit het telencephalon bij deze twee vogelsoorten significant verschilt. Bij zangvogels begint deze baan, zoals eerder vermeld, ter hoogte van de nucleus robustus arcopallialis (RA), terwijl deze bij de duiven ter hoogte van de nucleus dorsomedialis mesencephali (DM) begint (Wild, 1994; Wild et al., 1997). Dit komt doordat de niet-zangvogels alleen vocale kernen in het mesencephalon bezitten die instaan voor de productie van aangeboren vocalisatie. Ook onderzoek naar de phoebe (*Sayornis phoebe*) bevestigt dat het nidopallium niet de hersenkernen bevat die bij de zangvogels het vocaal leren reguleren (Kroodsma en Konishi, 1991). Bij vogels die niet in staat zijn om vocaal te leren, projecteert het arcopallium dus niet naar de nucleus dorsomedialis mesencephali of nucleus hypoglossus pars tracheosyringialis (Wild et al., 1997; Jarvis, 2007).

Een belangrijke bijkomende opmerking is dat niet alle zangvogels vocaal leren. Zo behoort de zebrevink tot de orde Passeriformes net als de phoebe, maar ze worden in een andere suborde ingedeeld. De zebrevink behoort tot de Oscines (Passeri), terwijl de phoebe tot de Suboscines behoort.

2.3.3. Het verschil tussen zangvogels, kolibries en papegaaien

Onderzoek via genexpressie heeft aangetoond dat de vocaal lerende groepen van vogels zeven gelijkaardige cerebrale hersennuclei bezitten (Jarvis en Mello, 2000; Jarvis et al., 2000; Jarvis et al., 2000). In paragraaf 2.1.2. werd dit ook even aangehaald, waarbij er tevens werd vermeld dat de nomenclatuur van de hersenkernen bij bepaalde orden zoals de Psittaciformes en de Apodiformes (kolibries) verschillend zijn van die van de Passeriformes (Figuur 9). Dit komt doordat er verondersteld wordt dat het vocaal leren bij vogels op drie verschillende manieren en zonder een gemeenschappelijke voorouder geëvolueerd is (Nottebohm, 1972; Brenowitz, 1997; Jarvis, 2007).



Figuur 9. De vocale en auditieve hersengebieden voorgesteld bij verschillende vogels: papegaaien, kolibries en zangvogels. Maatschep ~ 7 mm (Naar Jarvis, 2004).

Papegaaien: AAC = nucleus centralis arcopallii anterioris, ACM = arcopallium caudomediale, CMM = mesopallium caudomediale, CSt = striatum caudale, DM = nucleus dorsomedialis, DMM = nucleus medialis dorsalis, pars magnocellularis; IAM = nucleus lateralis neopallii anterioris, IAN = nucleus intermedius neopallii anterioris, MLd = nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis, MMSt = striatum mediale, nucleus magnocellularis; MOc = nucleus ovalis mesopallii, NAOc = nucleus ovalis nidopallii anterioris, NCM = mesopallium caudomediale, NIDL = nidopallium intermedium dorsolaterale, NLC = nucleus centralis nidopallii lateralis, nXIIts = nucleus hypoglossus pars tracheosyringalis

Kolibries: Ai = arcopallium intermedium, CMM = mesopallium caudomediale, CSt = striatum caudale, DLM = nucleus dorsolateralis anterior thalami pars medialis, DM = nucleus dorsomedialis, L2 = L2-veld, MLd = nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis, NCM = nidopallium caudomediale, NDC = nidopallium dorsocaudale, nXIIts = nucleus hypoglossus pars tracheosyringalis, VA = nucleus vocalis arcopallii, VAM = nucleus vocalis mesopallii anterioris, VAN = nucleus vocalis arcopallii, VAS = nucleus vocalis striati anterioris, VLN = nucleus vocalis mesopallii lateralis, VMM = nucleus vocalis mesopallii medialis, VMN = nucleus vocalis nidopallii medialis

Zangvogels: Area X = gebied X, Av = nucleus avalanche, CMM = mesopallium caudomediale, Cst = striatum caudale, DLM = nucleus dorsolateralis anterior thalami pars medialis, DM = nucleus dorsomedialis, HVC = 'high vocal center', L2 = L2-veld, MAN = nucleus magnocellularis, MLd = nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis, MO = mesopallium ovale laterale, NCM = nidopallium caudomediale, Nif = nucleus interfascialis, nXIIts = nucleus hypoglossus pars tracheosyringalis, RA = nucleus robustus arcopallialis

Witte regio's en zwarte pijlen = posterieure vocale zenuwbaan, donkergrijze regio's en witte pijlen = anterieure vocale zenuwbaan, lichtgrijze regio's = auditieve gebieden, pijlen in stippellijn = verbinding tussen beide zenuwbanen

Zowel bij de zangvogels, de papegaaien als de kolibries vormen de posterieure nuclei een posterieure zenuwbaan die via de nidopalliale nuclei, namelijk het 'high vocal centrum' (HVC), de nucleus centralis nidopallii lateralis (NLC) en de nucleus vocalis mesopallii lateralis (VLN), projecteren op de arcopalliale nuclei, respectievelijk de nucleus robustus arcopallialis (RA), de nucleus centralis arcopallii anterioris (AAC) en de nucleus vocalis arcopallii (VA). Deze zenuwbaan projecteert dan verder op de kern van het mesencephalon (DM) en vervolgens op de nucleus hypoglossus pars tracheosyringialis (nXIIts) (Gahr, 2000; Jarvis en Mello, 2000; Jarvis, 2006). Ondanks hetzelfde aantal vocale kernen is er toch een verschil in de verbinding tussen de anterieure en de posterieure zenuwbaan vastgesteld bij de zangvogels en de papegaaien (Jarvis en Mello, 2000). De posterieure signaaloverdracht begint bij de papegaaien ter hoogte van de ventraal gelegen AAC die vervolgens projecteert op de nucleus ovalis mesopallii (MOc) en de nucleus ovalis nidopallii anterioris (NAOc), het equivalent van de nucleus magnocellularis (MAN). De anterieure zenuwbaan stuurt signalen terug naar de posterieure via de NAOc, de AAC en de NLC. Er is met andere woorden geen rechtstreekse verbinding tussen de posterieure en de anterieure zenuwbaan (Jarvis 2006, 2007). Tot op heden zijn de verbindingen tussen de anterieure nucleus vocalis mesopallii anterioris (VAM), nucleus vocalis arcopallii (VAS), nucleus vocalis striati anterioris (VAS) en de posterieure nucleus vocalis mesopallii lateralis (VLN) en nucleus vocalis arcopallii (VA) bij de kolibries nog niet voldoende bestudeerd. Hierover kunnen dus nog geen uitspraken gedaan worden (Jarvis et al., 2000; Jarvis, 2006). Om die reden is er geen stippelijntje getekend op de desbetreffende Figuur 9.

2.3.4. Het seksueel dimorfisme in de orde der Zangvogels

Naast het seksueel dimorfisme besproken voor de syrinx werden er ook nog morfologische verschillen van de vocale hersencentra opgemerkt. Deze rubriek zal zich beperken tot de bespreking van de zebrovink en de kanarie, die beide behoren tot de Passeriformes, wegens het feit dat ze het meest bestudeerd zijn.

In 1976 publiceerden Nottebohm en Arnold dat er duidelijk significante seksverschillen waren in de zangstelsel-vormende regio's van het telencephalon. Het meest opmerkelijke verschil is dat de HVC en de RA bij de mannelijke zebrovinken en kanaries respectievelijk vijf en drie malen groter zijn dan bij de vrouwelijke vogels. Dit geldt ook voor de 'Area X' van de kanarie, maar bij vrouwelijke zebrovinken is deze zone niet goed te demarqueren op een histologisch beeld. Dit wil niet noodzakelijk zeggen dat het gebied effectief afwezig is. Gahr (2007) heeft kunnen aantonen dat er op de plaats waar de 'Area X' normaliter gelegen is in het striatum, toch nog neuronen aanwezig zijn die verbonden zijn met de HVC zoals bij de mannelijke zebrovinken. Hieruit kan men veronderstellen dat de basis van de vocale zenuwbaan ook bij het niet-zingende geslacht tot ontwikkeling komt, maar dat de kernen in atrofie treden wanneer het dier volwassen wordt (Nixdorf-Bergweiler, 2001). Behalve de grootte zijn ook het aantal neuronen, de lengte van de dendriten, de omvang van het perikaryon en het aantal cellen met androgeenreceptoren in de vocale kernen significant verschillend tussen mannelijke en vrouwelijke zebrovinken (Arnold, 1992).

Het seksueel dimorfisme blijkt meer uitgesproken te zijn bij de zebrovinken dan bij de kanaries. Dit is te verklaren door het feit dat enkel de mannelijke individuen onder de zebrovinken stereotype liederen zingen dit, in tegenstelling tot de kanaries waar zowel de mannelijke als vrouwelijke individuen dit doen. Mannelijke kanaries kunnen echter een complexer lied aan hogere frequenties teweegbrengen (Nottebohm en Arnold, 1976). De vogelsoorten waarbij mannetjes en vrouwtjes evenveel zingen ('dueting') bezitten vocale nuclei die nagenoeg even groot zijn (Brenowitz et al., 1985; MacDougall-Shackleton en Ball, 1999). Men kan dus in het algemeen uit deze gegevens aannemen dat er een correlatie bestaat tussen de grootte van de nuclei en het vocaal gedrag (Ball et al., 1994; Brenowitz, 1997). Dit staat in tegenstelling tot de bevindingen van Gahr et al. (1998) bij de leikleurige fiskaal (*Laniarius funebris*), ook lid van de Passeriformes. Bij deze vogelsoort zingen beide geslachten, is hun zang even complex en ze hebben ze dezelfde capaciteiten om de zang te leren. Ondanks de gelijkenissen zijn er ter hoogte van de vocale kernen toch verschillen tussen de beide geslachten op te merken. Het hoge vocalisatiecentrum (HVC) en de nucleus robustus arcopallialis (RA) zijn tweemaal zo

groot bij de mannetjes en ze bevatten bovendien twee keer zoveel neuronen als die van de vrouwtjes. Deze resultaten spreken de stelling tegen dat de grootte van de vocale hersenkernen gecorreleerd zou zijn met het repertoire aan liederen. Het is wel zo dat er een minimum aan neuronen in het 'high vocal center' (HVC) en de nucleus robustus arcopallialis (RA) aanwezig moet zijn om de productie van vogelzang te kunnen laten doorgaan.

3. DE FYSIOLOGIE VAN FONATIE BIJ VOGELS

De productie van geluid is het resultaat van een nauwe wisselwerking tussen de anatomie, de fysiologie en de wetten van de aërodynamica. Heel dit mechanisme wordt vanuit de hersencentra gestuurd zoals besproken in 3.2.

3.1. SYRINGEALE MEMBRANEN

3.1.1. Het mechanisme van geluidsproductie

Tot nu toe is er nog heel wat discussie over de manier waarop vogels precies deze geluiden produceren. Momenteel zijn er enkele hypothesen gekend die dit trachten een verklaring te geven.

De eerste is de klassieke hypothese. In dit model doen de membranae tympaniformes mediales dienst als de geluidsbron (Goller en Larsen, 2002). Deze vliesjes zijn bij inspiratie plat en ontspannen om de doorstromende lucht niet te belemmeren. Tijdens expiratie en bijgevolg het zingen, puilen de labia lateralia uit in het lumen van de luchtweg ten gevolge van de verhoogde druk in de (inter)claviculaire luchtzak en de aangepaste conformatie van de syringeale spieren. Er ontstaat een vernauwde doorgang. Bij de doorstroming van lucht vibreren de membranae tympaniformes mediales (Fletcher, 1988; Ballintijn en Ten Cate, 1998). Deze hypothese is gebaseerd op de Bernoulli krachten. De interactie van deze krachten met de inertie van lucht ter hoogte van het vocaal apparaat zorgt voor de oscillatie van de syringeale membranen. Hierdoor wordt de kinetische energie van lucht omgezet in akoestische energie (Gardner et al., 2001). In dit model wordt de toonhoogte geregeld door de spanning van de membranen en het volume door de amplitude van de trillingen (Gaunt, 1983).

De tweede hypothese steunt op de principes van de aërodynamica. Via dit fluit-model probeert men de productie van geluiden zonder harmonische boventonen bij de duiven te verklaren (Gaunt et al., 1982; Goller en Larsen, 2002). De luchtstroom zou doorheen één of meerdere openingen geperst worden waardoor er turbulenties ontstaan die functioneren als geluidsbron (Gaunt et al., 1982; Gaunt, 1983). Dit model zou echter niet van toepassing zijn op de rotsduif (*Columba livia*), de Turkse tortel (*Streptopelia decaocto*) en de lachduif (Goller en Larsen, 1997; Ballintijn en Ten Cate, 1998; Elemans et al., 2004; Elemans et al., 2006). Direct endoscopisch onderzoek heeft aangetoond dat de membrana tympaniformis lateralis zowel bij duiven als papegaai-achtigen instaat voor de vocalisatie (Goller en Larsen, 1997; Larsen en Goller, 1999). In tegenstelling tot de zangvogels waar de membrana tympaniformis medialis deze rol zou overnemen (Greenewalt, 1968; Fletcher, 1988; Gaunt, 1988). Desondanks zag men dat labia tijdens de vocalisatie waren geadduceerd in het lumen. Het chirurgisch verwijderen van de membranae tympaniformes mediales bij de rode kardinaal en zebrovink of het vastkleven ervan bij de duif had voorts slechts een minimaal effect op de geluidsproductie. Uit deze observaties werd er besloten dat de membranae tympaniformes mediales niet essentieel zijn voor de vocalisatie bij vogels (Larsen en Goller, 1997; Larsen en Goller, 1999).

3.2. SPIERWEEFSEL

Voor het produceren van geluid zijn er drie factoren van belang, namelijk de snelheid van de luchtstroom, de diameter van het syringeale lumen en de elasticiteit van de membranen ter hoogte van de syrinx. Al deze factoren staan onder controle van het spierweefsel (Gaunt, 1983).

De juiste timing tijdens de respiratiecyclus en de frequentie van het lied worden bij de zangvogels verzorgd door respectievelijk de dorsale en ventrale syringeale spieren in samenwerking met de ademhalingsspieren (Larsen en Goller, 2002; Suthers en Zollinger, 2004). De m. syringealis dorsalis en

de m. tracheobronchialis dorsalis bedienen in elke bronchus een pneumatische klep die gevormd wordt door de labia lateralia en medialis. Tijdens de normale ademhaling en 'minibreaths' (zeer korte ademhalingsbewegingen) zijn deze structuren geabduceerd waardoor ze niet uitpuilen in het lumen. Contractie van deze spieren zorgt voor adductie van de labia waardoor deze uitpuilen (Goller en Suthers, 1995; Goller en Larsen, 1997; Larsen en Goller, 1999). Een nog meer uitgesproken contractie van deze spieren kan ervoor zorgen dat de labia het volledige lumen obstrueren om zo de geluidsproductie te voorkomen of te stoppen. Voor de m. tracheobronchialis ventralis geldt het omgekeerde (Larsen en Goller, 2002). De m. syringealis ventralis staat in voor de regulatie van de spanning in de labia en is als dusdanig betrokken in de regulatie van de geluidsfrequentie (Goller en Suthers, 1995; Goller en Suthers, 1996; Suthers en Zollinger, 2004).

Bij de niet-zangvogels brengen de m. sternotrachealis en de m. tracheolateralis de syrinx in de geluidsproducerende positie (Gaunt et al., 1982; Goller en Larsen, 1997). Daarnaast bezitten deze spieren een antagonistische werking. De m. tracheolateralis adduceert de membrana tympaniformis lateralis op een directe manier, terwijl de m. sternotrachealis dit doet door de syrinx naar caudaal te trekken (Goller en Larsen, 1997).

Naast de gespecialiseerde syringeale spieren spelen ook de ademhalingsspieren een indirecte, doch onmisbare rol bij de geluidsproductie (zie verder). Ook het spierweefsel verbonden met de suprasyringeale structuren heeft een invloed op de vorming van het geluid.

3.3. ADEMHALING

Tijdens de inspiratie ontstaat er een onderdruk in de borstholte waardoor lucht wordt aangezogen. Dit is het gevolg van de contracties van de m. scalenus, de mm. intercostales externi, de mm. levatores costarum en de m. costosternalis. Hierdoor worden de sternaalribben craniolateraal, het sternum cranioventraal en de buikwand lateraal en ventraal verplaatst. Tevens speelt de m. longissimus dorsi een rol omdat deze spier het bekken opheft tijdens de inspiratie (Baumel et al., 1990; Zollinger en Suthers, 2004; Castelyn, 2011). Vogels hebben in tegenstelling tot zoogdieren geen diafragma, maar een post-hepatisch horizontaal septum. Dit septum draagt echter niet bij tot het creëren van de onderdruk. Aangezien de luchtzakken (sacci pneumatici) verbonden zijn met de borstwand, zetten ze mee uit en worden zo met lucht gevuld (Suthers en Zollinger, 2004; Castelyn 2011). De expiratie is een gevolg van het positieve drukverschil dat ontstaat in de luchtzakken ten gevolge van de samentrekking van de mm. obliquus abdominis externus et internus, de m. transversus abdominis, de m. caudofemoralis en de mm. pubocaudales externus et internus. Hierdoor verkleint het thoraxvolume en comprimeren de luchtzakken (Suthers en Zollinger, 2004; Castelyn, 2010). De expiratie is bijgevolg net zoals de inspiratie een actief proces. Dit komt door de lage visco-elasticiteit van het longweefsel, waardoor er weinig compliantie (elastic recoil) mogelijk is van het longparenchym. Zoogdieren hebben wel elastisch longweefsel, vandaar dat hun expiratie passief verloopt (Bouverot, 1978; Suthers en Zollinger, 2004).

Er bestaan verschillende hypothesen over de manier waarop de lucht doorheen het ademhalingapparaat stroomt, maar deze vallen buiten het kader van deze literatuurstudie. Het komt erop neer dat de ingeademde lucht een ander traject volgt dan de uitgeademde lucht (Dotterweich, 1933; Vos, 1934; Hazelhoff, 1951; Shepard et al., 1959; Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971; Castelyn 2011).

Het merendeel van de geluiden wordt tijdens de expiratie geproduceerd. Tijdens deze vocalisatie vinden er ten opzichte van een niet-zingende vogel grote veranderingen plaats in het respiratiepatroon (Suthers et al., 1999). Zo neemt de druk in de luchtzakken toe om een aangepaste luchtstroom doorheen de geluidsproducerende structuren aan te houden. Tevens wordt de ademhalingsfrequentie opgedreven. De inspiratiefase duurt korter en de expiratiefase kan soms verlengen (Suthers, 1997). Ook de amplitude van de spiercontracties zal toenemen (Suthers et al., 1999). Al deze veranderingen zijn afhankelijk van het zangtempo (Suthers, 1997). Vogels die aan een lager tempo zingen zoals de rosse spotlijster (*Toxostoma rufum*) gebruiken minder 'lettergrepen' en vormen dus kortere 'zinnen' (dit zijn

elementen van het lied) tijdens het zingen en hebben aldus meer tijd om tussendoor adem te halen. Vogels die daarentegen aan een hoger tempo zingen, bijvoorbeeld de kanarie, gebruiken veel meer lettergrepen die bijgevolg ook korter zijn. Hoe korter de lettergreep, hoe korter de inspiratieduur. Ze maken tijdens een periode van stilte gebruik van de zeer korte ademhalingsbewegingen, 'minibreaths' genaamd (Calder, 1970; Suthers, 1997).

Vogels die nog meer lettergrepen produceren, 'triller' of 'roller' genoemd, schakelen hiervoor over naar een pulsatiele expiratie. Tijdens één enkele expiratie worden er klanken aan een hoog tempo en met een wisselende frequentie geproduceerd. Het omslagpunt bevindt zich voor de kanaries op 30 lettergrepen, voor de kardinaalvogels op 16 en voor de spotlijsters op 10 lettergrepen per seconde. De expiratoire spieren creëren een constante druk in de syrinx terwijl er simultaan één zijde van de syrinx repetitief open en dicht gaat. De passage van elke luchtstoot doorheen het stemorgaan gaat gepaard met de productie van een lettergreep (Suthers, 1997; Suthers et al., 1999; Casteleyn, 2011). Kwantitatieve studies hebben aangetoond dat het volume ingeademde lucht tijdens elke 'minibreath' gelijk is aan het uitgeademde luchtvolume dat de vogel nodig heeft om een lettergreep te produceren (Hartley en Suthers, 1989). Na elke zin bestaande uit trillers is er een nettoverlies van het respiratoir volume dat pas hersteld wordt op het einde van elke zin (Suthers et al., 1999).

3.4. LATERALISATIE

Dankzij de bilaterale symmetrie van de syrinx zijn zangvogels in staat om beide helften (on)afhankelijk van elkaar te gebruiken. De beide bronchi inclusief de membranen en het spierweefsel zijn morfologisch identiek (Potter et al., 1947; Borror en Reese, 1956; Greenewalt, 1968). Daarenboven wordt iedere zijde van de syrinx apart geïnnerveerd vanuit de ipsilaterale kern van de nervus hypoglossus pars tracheosyringalis (Nottebohm, 1971; Seller, 1979; Wild, 1997). Op deze manier kunnen twee verschillende klanken tegelijk geproduceerd worden. Al deze gegevens vormen samen met het ontstaan van de geluidsspectrografie de basis van 'de tweestemmentheorie' (zie ook paragraaf 3.5.1.) (Potter et al., 1947; Borror en Reese, 1956). Bewijs voor de lateralisatie werd door Nottebohm (1971, 1972) geleverd via een alternerende unilaterale denervatie van de nervus hypoglossus pars tracheosyringalis bij de vink (*Fringilla coelebs*). Sectie van de linkertak resulteerde in het verlies van het merendeel van de 'lettergrepen'. Sectie van de rechtertak daarentegen had slecht weinig effect op de zang (Nottebohm; 1971; Nottebohm; 1972). Tevens werd dit experiment uitgevoerd bij andere zangvogels zoals de witkeelgors (*Zonotrichia albicollis*), de waterslagerkanarie, de witkruingors (*Zonotrichia leucophrys*), de rijstvogel (*Lonchura oryzivora*) en de zebra-vink. Bij al deze zangvogels had de linkerkant van de syrinx de overhand, behalve bij de zebra-vink (Lemon 1973, Nottebohm en Nottebohm, 1976; Seller, 1979; Hartley en Suthers 1990; Williams et al., 1992). Het tegendeel werd echter ook aangetoond door Floody en Arnold (1997). Anderen beweren dat er een complexe bilaterale interactie plaatsvindt tijdens het zingen en amper lateralisatie, tenzij gedurende enkele kreten waarbij de rechterkant overheerst (Goller en Cooper, 2004).

De verschillende soorten zangvogels gebruiken hun syrinx op een andere manier (Suthers, 1997). Zo wisselt de rosse spotlijster (*Toxostoma rufum*) tussen de beide helften af tijdens het zingen, zelfs bij het maken van één 'lettergreep' of voor het creëren van niet-harmoniale klanken (Suthers et al., 1994). Andere vogels zingen grotendeels met slechts één zijde (Wild et al., 2000; Suthers, 2001; Wade et al., 2002). De waterslagerkanarie bijvoorbeeld zingt 90% van zijn lied met de linkerhelft van de syrinx (Nottebohm en Nottebohm, 1976). Bij gedomesticeerde kanaries is deze lateralisatie minder uitgesproken (Suthers et al., 2004). De rechterhelft is tijdens de vocalisatie gesloten en gaat weer open achter elke 'lettergreep' voor de 'minibreaths' (Suthers, 1992; Suthers, 1999; Suthers en Goller, 1997). Op deze manier is de vogel in staat om langere 'zinnen' bestaande uit snel achtereenvolgende 'lettergrepen' te produceren (Suthers en Goller, 1997, Suthers, 1999). Een bijkomend voordeel is dat er een groter frequentiebereik aanwezig is. Dit is te wijten aan de hogere geproduceerde grondtonen ter hoogte van de rechtersyrinxhelft (Suthers, 2001). Dit laatste is zeer uitgesproken bij de rode kardinaal (*Cardinalis cardinalis*) (Suthers, 1997).

De bruinkopkoevogel (*Molothrus ater*) maakt dan weer gebruik van pulsatiele expiratie door de afwisseling tussen linker- en rechterhelft van de syrinx. De rechterhelft staat ook hier in voor de productie van hoge frequenties (Allan en Suthers, 1994; Suthers, 1999).

Dit lateralisatiefenomeen geldt ook voor sommige niet-zangvogels zoals de koningspinguïn (*Aptenodytes patagonicus*) en de keizerspinguïn (*Aptenodytes forsteri*), maar is dan weer niet van toepassing op de lachduif, de oranjevleugelamazone (*Amazona amazonica*) en de grasparkiet (*Melopsittacus undulatus*) (Nottebohm, 1976; Paton et al., 1981; Aubin et al., 2000; Elemans et al., 2008). Dit heeft waarschijnlijk te maken met de innervatie van het syringeale spierweefsel. De nervus hypoglossus pars tracheosyringealis bezit bij deze vogelsoorten gemeenschappelijke aftakkingen die zowel het linker- als het rechterspierweefsel bezenen (Paton et al., 1981).

3.5. SUPRASYRINGEALE STRUCTUREN

Bij de mens is het gehele proces van stemvorming in het verleden al goed bestudeerd. Men weet ondertussen dat de organen die zich boven het stemorgaan, de larynx, bevinden een cruciale rol spelen in de vorming van geluid. De lippen, tanden, tong en mond zijn namelijk verantwoordelijk voor de verdere modificatie van de geluidsgolven (Lieberman, 1977; Stevens, 1994).

3.5.1. De verschillende hypothesen

Tot voor kort ging men ervan uit dat de structuren van het vocaal apparaat (onder andere de snavel, oropharynx, tong, larynx, trachea en oesophagus) met uitzondering van de syrinx, geen meerwaarde boden aan de zangproductie bij vogels (Greenewalt, 1968; Gaunt, 1987; Brackenbury, 1989). Men meende dat de syrinx instond voor zowel de productie als de modulatie van vogelzang. Een eerste argument voor dit fenomeen was dat een enkelvoudige resonantieholtte zoals de trachea niet in staat zou zijn om beide onafhankelijk geproduceerde harmonische klanken op te vangen. Indien dit wel het geval zou zijn, zou men slechts één klank in de plaats van twee klanken horen. Deze assumptie werd gebaseerd op het mechanisme van blaasinstrumenten. De luchtkolom wordt in deze instrumenten tot trillingen gebracht ter hoogte van een klankbuis of resonator. Deze veronderstelling is echter weinig waarschijnlijk (Nowicki en Marler, 1988). Een bijkomend argument was dat de resonantie van de geproduceerde klank ter hoogte van de trachea verschillend was van de eigenlijke resonantie (Greenewalt, 1968). Deze stelling werd gemaakt vanuit het standpunt dat het vocaal apparaat statisch blijft gedurende de vogelzang. Dat is eerder onwaarschijnlijk gezien de vele snavel-, nek- en hoofdbewegingen die tijdens het zingen gemaakt worden (Westneat et al., 1993).

In 1987 kon Nowicki bovenstaande visie weerleggen. Hij liet verschillende zangvogels in een heliumatmosfeer zingen. Helium heeft een lagere dichtheid dan lucht waardoor de heliumatomen sneller oscilleren. Hierdoor neemt de snelheid van het geluid (v) in helium toe. Resonantie is het doen trillen van een andere structuur (i.e. het vocaal apparaat) op hetzelfde ritme als de trillende bron (i.e. de syringeale membranen). De akoestische resonantie wordt bepaald door de eigenschappen van de resonantieholtte (het vocaal apparaat) en de geluidssnelheid. Aangezien de morfologische eigenschappen van de syrinx in helium niet veranderen, blijft de geproduceerde golflengte (λ) constant. Uit onderstaande formule kan men afleiden dat wanneer λ een constante is en v toeneemt ook de geluidsfrequentie (f) zal toenemen (Medlin en Laje, 2005; Wolchover, 2013).

$$f = \frac{v}{\lambda} \leftrightarrow v = f \cdot \lambda$$

Waarin f : frequentie (Hz)
 v : voortplantingssnelheid ($\frac{m}{s}$)
 λ : golflengte (m)

Doordat in helium de resonantiefrequenties van het vocaal apparaat veranderen, ontstaan er meer boventonen met een hogere frequentie die in lucht zouden weggefilterd worden door het vocaal apparaat. Op deze manier verschenen er in de signaalanalyse van Nowicki secundaire harmonische

boventonen bij klanken ('lettergrepen') die in een normale atmosfeer zuiver van vorm waren. Tevens werden er veranderingen van de amplituden en de frequenties opgemerkt. Hiermee werd bewezen dat het vocaal apparaat daadwerkelijk resonantie-eigenschappen bevat en een invloed heeft op de akoestische kenmerken van vogelzang (Nowicki, 1987). Indien er geen invloed was geweest, zouden er geen wijzigingen opgetreden zijn (Nowicki en Marler, 1988). Twintig jaar eerder stelde Hersh een gelijkaardig experiment op (Hersh, 1966). Wegens het gebruik van verouderd apparatuur, waren zijn waarnemingen gelimiteerd en concludeerde hij verkeerdelijk dat er geen veranderingen plaatsvonden in de heliumatmosfeer (Nowicki, 1987).

Vervolgens stelt zich de vraag hoe zangvogels hun vocaal apparaat actief kunnen modificeren om deze resonantie teweeg te brengen. In theorie zijn er verschillende mogelijkheden. Ten eerste zou de trachea verkort of verlengd kunnen worden. Hiervoor zou de m. tracheolateralis instaan (McLelland, 1989). Op deze manier kan de resonantiefrequentie verhoogd of verlaagd worden. Ten tweede zou via het vernauwen van de glottisspleet de frequentie verlaagd kunnen worden. Ten laatste zou de stand van de snavel ook een positieve invloed hebben op de frequenties (Nowicki and Marler, 1988).

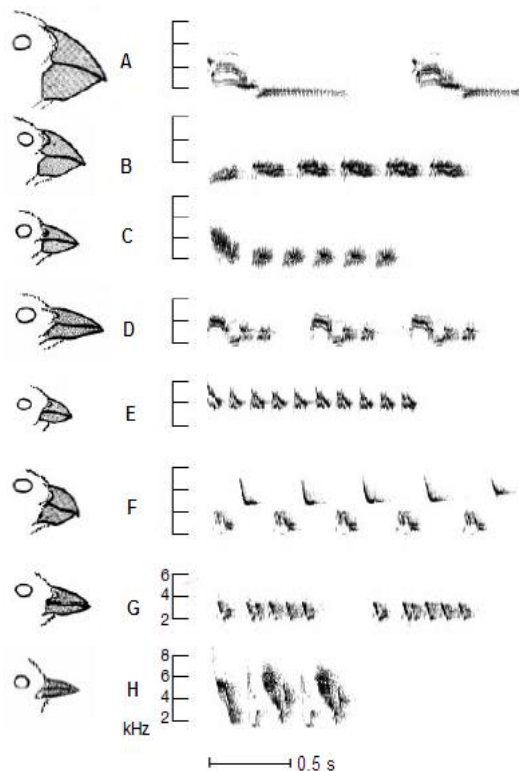
3.5.2. De snavel

De invloed van de snavelpositie werd bevestigd bij de witkeelgors (*Zonotrichia albicollis*), de moerasgors (*Melospiza georgiana*), de zanggors (*Melospiza melodia*) en de Japanse meeuw (*Lonchura domestica*) (Westneat et al., 1993; Podos et al., 1995; Moriyama en Okanoya, 1996). Een ruimere bekstand resulteert in de productie van klanken met een hogere frequentie en een meer gesloten bek zorgt voor lagere frequenties (Hoese et al., 2000). Dit komt doordat het volume van het vocaal apparaat op deze manier wordt gewijzigd (Lieberman, 1977; Fletcher, 1988; Westneat et al., 1993; Suthers, 1999). Deze bevinding werd ook vastgesteld bij de brandgans (*Branta leucopsis*) (Hausberger et al., 1991). Niet alleen de stand, maar ook de morfologie van de snavel beïnvloedt de zang bij zangvogels. Vogels met een grotere bek hebben immers een groter vocaal apparaat en produceren hierdoor lagere geluidsfrequenties. Ook de lichaamsgrootte en de fylogenetische achtergrond van het dier hebben een invloed. Een groter lichaam resulteert in een grotere syrinx met grotere membranen die trager vibreren en zo lagere frequenties produceren (Ryan en Brenowitz, 1985; Podos en Nowicki, 2004). Palacios en Tubaro (2000) slaagden erin om deze beïnvloedende factoren weg te werken en toonden aan dat hoe langer de snavel was, hoe lager de frequenties waren. Deze studie gebeurde op de sabelmuisspecht (*Drymornis bridgesii*) en de wenkbrauwmuisspecht (*Lepidocolaptes angustirostris*) wegens het feit dat deze muisspechten onderling zeer veel verschillen in snavelengte (Palacios en Tubaro, 2000). Laiolo en Rolando bewezen het tegengestelde voor de 'ratelkreten' bij kraaien. Langere snavels zouden hogere frequenties teweeg brengen (Laiolo en Rolando, 2003). Deze geluiden zouden enkel als communicatiemiddel door de vrouwelijke dieren geproduceerd worden over een korte afstand. Het zijn atonale en pulserende alarmkreten die homoloog zouden zijn over de gehele familie van Corvidae (Kraaiachtigen) behorende tot de orde van de Passeriformes (Goodwin, 1986). Vanwege hun atonaliteit zouden deze geluiden niet thuishoren in het resonantiemodel van het vocaal apparaat (Laiolo en Rolando, 2003). Bij andere vogels zou de bek vooral instaan voor de demping van het geluid. Dit is zo voor de roodflanktowie (*Pipilo erythrophthalmus*), waarbij de bekstand geen significant effect heeft op de resonantie bij de lage frequenties, terwijl er wel een milde open stand werd waargenomen bij de hogere frequenties (Nelson et al., 2005).

De lachduif produceert geluiden met een gesloten bek waardoor snavelbewegingen geen rol spelen. Er worden namelijk geen boventonen geproduceerd tijdens het koeren van de duif en de frequenties worden amper gemodificeerd. Resultaten uit luchtstroom- en drukpatronen tijdens het koeren tonen aan dat er geen lucht ontsnapt via de snavel of neusgaten, maar dat ze afbuigt naar de saccus esophagi (zie paragraaf 3.5.7.) (Gaunt et al., 1982; Riede et al., 2004).

Om de invloed van de snavelvorm verder te bestuderen, werd er onderzoek verricht naar de darwinvinken. Deze zijn nog steeds het best gekende voorbeeld van adaptatie ten gevolge van natuurlijke selectie. Hierdoor is er een grote diversiteit ontstaan in de snavelvorm (Grant, 1999; Podos, 2001; Podos et al., 2004). De darwinvinken behoren tot de orde Passeriformes (zangvogels), familie

Thraupidae (tangaren) en onderfamilie Geospizinae (darwinvinken). Deze laatste wordt verder onderverdeeld in vijf geslachten namelijk: *Geospiza* (grondvinken), *Platyspiza* (boomvinken), *Camarhynchus* en *Certhidea* (boszangervinken), *Pinaroloxias* (cocosvinken). Binnen deze geslachten treedt er ook nog variatie op tussen de snavelvormen (Figuur 10). Een grotere bek zou de snelle en brede standveranderingen tijdens het zingen bemoeilijken, terwijl dit bij een kleinere bek vlot zou kunnen gebeuren. Vandaar dat vinken met een grote bek een eenvoudiger lied zingen (Podos et al., 2004; Herrel et al., 2005; Herrel et al., 2009).



Figuur 10. Morfologie van de snavels bij darwinvinken met bijhorend spectrogram. (Naar Podos, 2001).

A = *Geospiza magnirostris* (grote grondvink), B = *Geospiza fortis* (middelste grondvink), C = *Geospiza fuliginosa* (kleine grondvink), D = *Geospiza scandens* (cactusgrondvink), E = *Camarhynchus parvulus*, F = *Camarhynchus psittacula* (kleine boomvink), G = *Camarhynchus pallida* (spechtvink), H = *Camarhynchus olivacea* (boszangervink)

Achter dit fenomeen schuilen drie mogelijke mechanismen die uitgaan van de kracht-snelheidsrelatie. Het eerste mechanisme steunt op de intrinsieke werking van de spiercontractie. Het tweede richt zich op de structuur van het spierweefsel. Het derde mechanisme is gebaseerd op een hefboomsysteem. Vooral de spierstructuur is van belang (Herrel et al., 2009). De darwinvinken met een grote bijtkracht hebben complexere geveerde kaakadductoren (Bowman, 1961). Dit brengt beperkingen met zich mee (Taylor en Vinyard, 2004). Dit is het best aan te tonen bij de grondvinken. Hun snavelmorfologie is aangepast aan hun dieet (Abbott et al., 1977). Grondvinken die harde en/of grote zaden eten, hebben kort geveerde spiervezels om grote krachten uit te oefenen. Lange en parallelle spiervezels daarentegen kunnen snelle snavelcontracties te weeg brengen (Gans en De Vree, 1987). Niet alleen de voeding, maar dus ook de zang wordt door de snavelconformatie bij de darwinvinken bepaald (Bowman, 1963; Podos en Nowicki, 2004). Eenzelfde studie uitgevoerd bij de muisspechten leidde tot gelijkaardige resultaten (Derryberry et al., 2012).

3.5.3. De tong

In regel is de tong bij de meeste vogelsoorten weinig functioneel tijdens de geluidsproductie wegens haar onbeweeglijkheid (Wild, 2004). Een uitzondering zijn de papegaaiaachtigen (Warren et al., 1996; Brittan-Powell et al., 1997). Dankzij hun intrinsiek gespieerde en flexiebele tong zijn ze in staat om de amplituden en frequenties van hun klankrepertoire aan te passen. Dit zou een compensatiemechanisme kunnen zijn voor hun minder complexe tracheale syrinx. Bovendien hebben ze de bijzondere capaciteit om humane spraak te kunnen nabootsen (Beckers et al., 2004). Aangezien de tong via het tongbeen

(hyoïd) verbonden is met de larynx kan men veronderstellen dat ook de larynx beweegt wanneer de tong dit doet, waardoor de resonantie beïnvloed wordt (McLelland en Baumel, 1990; Beckers et al., 2004).

3.5.4. De larynx

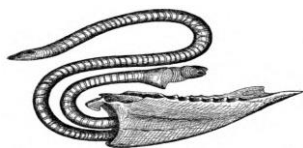
Aangezien de tong bij de meeste vogels niet van belang is voor de geluidsproductie veronderstelde men dat de hiermee verbonden larynx eveneens geen belang had (Kitchen, 1885, Westneat et al., 1993). Desalniettemin ontdekte White (1968) met cineradiografie dat de larynx bij de haan (*Gallus gallus domesticus*) naar beneden beweegt tijdens het kraaien, maar een relatie met de resonantie werd niet gevonden. Jaren later werd er bij de rode kardinaal (*Cardinalis cardinalis*) aangetoond dat het hyoïd samen met de larynx het volume van het vocaal apparaat kan vergroten door de oesophagale opening te moduleren. Dit is vooral van toepassing bij de lage frequenties. Daarentegen collabeert de oesophagus bij hogere frequenties en keert de larynx terug naar haar originele positie. Vandaar dat de bekstand bij deze laatste frequenties van belang is (Riede et al., 2006).

3.5.5. De glottis

Vermits de larynx toch een invloed zou hebben, zou het ook mogelijk kunnen zijn dat de glottis, vroeger aangeduid als de aditus laryngis, ook een functie heeft in de vocalisatie. In theorie zou deze de resonantie van het vocaal apparaat kunnen verlagen door te vernauwen. Dit is aangetoond bij de lachduif (*Streptopelia risoria*) (Riede et al., 2004).

3.5.6. De trachea

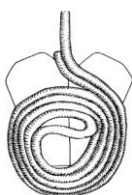
Van het gehele vocaal apparaat kan de trachea bij vele vogels als de meest eenvoudige structuur beschouwd worden. Dit is wellicht niet voor alle vogelsoorten het geval. De best gekende voorbeelden hiervan zijn de eenden, zwanen en ganzen (Anatidae), de kraanvogels (Gruidae) en de paradijsvogels (Paradisaeidae). Alhoewel deze drie groepen tot verschillende orden behoren (respectievelijk Anseriformes, Gruiformes, Passeriformes) bezitten ze allen een verlengde tot lusvormige trachea (Johnsgard, 1971; Clench, 1978; Frith, 1994). Deze worden weergegeven in de figuren 11, 12 en 13. Het is opmerkelijk dat enkel het geslacht *Manucodia* van de familie Paradisaeidae de enige onder de Passeriformes zou zijn met een verlengde trachea. Mits de trompetparadijskraai uit het geslacht *Phonygammus* zo sterk op het voorgaande geslacht lijkt, kan deze ook tot de *Manucodia* beschouwd worden (Fitch, 1999). Naast deze grote groepen zijn er nog negen andere species die een verlengde trachea bezitten (Frith, 1967; Frith, 1982). De geëlongeerde trachea kan op vier verschillende plaatsen opgeborgen worden, namelijk intradermaal, sternaal, intrathoracaal of intraclaviculair (Fitch, 1999).



Figuur 11. Linker lateraal aanzicht van het sternum en de trachea van een volwassen en mannelijke fluitzwaan (*Cygnus columbianus jankowskii*). (Naar Johnsgard, 1961).



Figuur 12. Rechter lateraal aanzicht van het sternum en de trachea van een Chinese kraanvogel (*Grus japonensis*). (Naar Gaunt et al., 1987).



Figuur 13. Craniaal aanzicht van het sternum en de trachea van een trompetparadijskraai (*Phonygammus keraudrenii*). (Naar Clench, 1978).

Figuren 11 en 12 zijn voorbeelden van de sternaal gelokaliseerde trachea's. Op Figuur 13 wordt een subdermale trachea afgebeeld. Net zoals de snavelgrootte, is tevens de trachealengte bij 'normale' vogels gecorreleerd met de lichaamsgrootte. Zo hebben grote vogels in het algemeen een lange trachea (Hinds en Calder, 1971). Bijgevolg kan men veronderstellen dat de akoestiek van de geproduceerde klanken geassocieerd is met de lichaamsgrootte van de vogel (Fitch, 1999).

Door de tracheale elongatie zouden de resonantiefrequenties dichter bij elkaar liggen ten opzichte van vogels met eenzelfde lichaamsgrootte zonder deze elongatie. Hierdoor zouden kleinere vogels geluiden kunnen produceren met de tonaliteit zoals die van een grotere vogel en andere dieren misleiden over hun werkelijk gestalte (Fitch, 1999; Fitch en Hauser, 2003). Deze hypothese is tot nu toe de meest waarschijnlijke verklaring voor de elongatie. De vroegere hypothesen hebben een meer fysiologische benadering en bespreken onder andere de CO₂-uitwisseling, het vermijden van alkalose, de thermoregulatie en de waterretentie (Schmidt-Nielsen, 1972; Archibald 1979; Niemeier, 1979; Prange et al., 1985). Er zijn nog andere hypothesen die zich toespitsen op de akoestische eigenschappen. Men dacht dat de verlengde trachea instond voor het verlagen van de grondtoon (Johnsgard, 1971; Marion, 1977; Clench; 1978). De grondtoon is de laagste frequentie die kan geproduceerd worden en komt overeen met de toonhoogte van een klank. Indien deze hypothese van toepassing was, had er een significante verschuiving van de grondtoon in de hoger vermelde heliumexperimenten moeten plaatsvinden (zie ook paragraaf 3.5.1.). Dit was niet het geval (Nowicki, 1987; Nowicki en Marler, 1988). De grondtoon zou dus eerder door de syrinx geregeld worden dan door de tracheale lengte (Goller en Suthers, 1996). De trachea speelt daarentegen wel een rol als filter die sommige frequenties beklemtoont en andere dempt (Nowicki, 1987; Nowicki en Marler, 1988). Bovendien werd er geen verband gevonden tussen de tracheale lengte en de grondtoon bij vogels met een geëlongeerde trachea (Fitch, 1999). Volgens Fitch (1999) zouden vergrote en verdikte syringeale membranen wel de capaciteit bezitten om de grondtoon te verlagen. Deze morfologische aanpassingen zijn bij enkele vogelsoorten met een verlengde trachea vastgesteld (Delacour en Amadon, 1973; Niemeier, 1979). Verdere aanwijzingen voor deze theorie zijn terug te vinden bij de kraanvogels. Deze vogels bezitten geen seksueel dimorfisme ter hoogte van de trachea, maar wel ter hoogte van de syrinx. De geluiden geproduceerd door een mannelijk dier bezitten duidelijk een lagere grondtoon dan die van een vrouwelijk dier (Johnsgard, 1983).

Verder zouden vogels in staat zijn hun trachealengte actief aan te passen via de m. tracheolateralis. Dit fenomeen zou op zijn beurt weer een invloed hebben op de resonantie van de geproduceerde geluiden (Harris et al. 1968). Thorpe (1959) meende dat dit vooral van toepassing was bij de niet-zangvogels.

Uit een studie van Daley en Goller (2004) bleek dat de veranderingen in trachealengte amper een effect uitoefenden op de geproduceerde zang bij zebra-vinken. Bovendien zou de modulatie van de trachea ook gedreven worden door de drukveranderingen in de luchtzakken (Ohms et al., 2010).

3.5.7. De oesophagus

De saccus esophagi is een proximale uitzakking van de slokdarm ter hoogte van de pars cervicalis esophagi (Zwickel en Bendell, 2004). Deze structuur komt bij verschillende vogelsoorten voor, onder andere bij de prairiehoen (*Tympanuchus cupido*), waaierhoen (*Centrocerus urophasianus*), gestreepte strandloper (*Calidris melanotos*), amazone parasolvogel (*Cephalopterus ornatus*), tortelduif (*Streptopelia decaocto*), etc. (Farner en King, 1972; Riede et al., 2015). Deze uitzakking vult zich tijdens het vocaliseren met lucht en vormt vervolgens een functioneel geheel met de oropharynx (Fletcher et al., 2004; Riede et al., 2004). Ze mag niet verward worden met de krop, ingluvies, die een opslagplaats vormt voor voedsel. De saccus esophagi doet bij de meeste mannelijke vogels dienst als een resonantiekamer voor het versterken van de paringsgeluiden. Daarnaast wordt er met deze opgeblazen structuren gepronkt tijdens het baltsgedrag (Farner en King, 1972; Zwickel en Bendell, 2004).

3.6. INFRASYRINGEALE STRUCTUREN

3.6.1. De bronchen

De vetvogel bezit een bronchiale syrinx en maakt bijgevolg gebruik van bronchiale resonantie. De afstand tussen de hemisyrix en de trachea is in het algemeen meestal groter aan de linker- dan aan de rechterzijde. Daarenboven is er nog individuele variatie in de afstand tussen de hemisyrix en de trachea en tevens in het verschil van de afstand tussen beide zijden (Suthers, 2001). Uit onderzoek is gebleken dat de geluidsfrequentie afhankelijk is van de bronchiale afstand tussen de trachea en hemisyrix. Omdat deze asymmetrie onderhevig is aan individuele variatie kan men stellen dat de vocalisatie van elke vetvogel uniek is (Suthers, 1994). Hierdoor kunnen ze elkaar via ultrasonische clicks in het donker herkennen (Suthers en Hector, 1988).

3.7. ANDERE

Er zijn ook nog andere factoren die een invloed hebben op de vocalisatie bij vogels, bijvoorbeeld de lichaamsgrootte, hoofdbewegingen, dansbewegingen en keeltrillingen (Ryan en Brenowitz, 1985; Westneat, 1993; Wild, 1997; Williams, 2001; Riede et al., 2006). Bepaalde vogels maken zelfs gebruik van niet-vocale akoustische signalen. Dit doen ze onder andere door met hun snavel op boomstronken te pikken, met hun onderkaak te klapperen, met hun poten op de grond te trappelen, met hun staartveren te kloppen of met hun vleugels te slaan. Bij sommige vogels is het verenkleed hier zelfs voor aangepast. Dit is bijvoorbeeld het geval bij de Amerikaanse houtsnip (*Scolopax minor*) en Anna's kolibrie (*Calypte anna*) (Kumar, 2003; Clark en Feo, 2010).

Een uitwerking van al deze factoren valt buiten het kader van deze masterproef.



1. ENKELE ALGEMENE OPMERKINGEN

In de geraadpleegde literatuur is het niet altijd duidelijk wat er met het begrip 'zangvogels' wordt bedoeld. Geen enkel artikel geeft een goede omschrijving van deze term. Vroeger classificeerde men de vogels vooral op basis van morfologische en/of geografische kenmerken. Vernieuwde technieken zoals de eiwitelektroforese van voegeieren, DNA-hybridisatie en -sequencing hebben tot nieuwe inzichten geleid, maar het begrip 'zangvogel' is nog steeds niet éénduidig bepaald.

In de jaren 1960 en 1970 is de aviaire hersennomenclatuur aangepast naar aanleiding van nieuwe technieken zoals histochemie, neurochemie, de Nauta-Gygax en de Fink-Heimer methoden. Daardoor kwam er meer éénduidigheid over de evolutie van de verschillende hersendelen bij vogels (Reiner et al., 2005). Toch is de nieuwe nomenclatuur grammaticaal niet volledig correct en zijn kernen zoals de nucleus avalanche enigszins benoemd.

Veel van de hypothesen die gebaseerd waren op ouder onderzoek, zoals dat van Hersh (1966), werden nadien weerlegd door Nowicki (1987) dankzij de opkomst van vernieuwde apparatuur. Het is dus belangrijk dat er continu nieuw onderzoek gedaan wordt om de bestaande hypothesen te bevestigen of aan te passen.

Daarnaast waren er enkele experimenten, onder anderen door Nelson et al. (2005), die invloeden van bijvoorbeeld de bekstand onderzochten op dode vogels. De resultaten uit deze onderzoeken moeten kritisch geïnterpreteerd worden. Het is uiteraard niet eenvoudig om een zingende vogel te onderzoeken, maar wat *ex vivo* wordt vastgesteld geldt daarom niet noodzakelijk *in vivo*.

Ondanks het feit dat het Latijn een lingua franca is in de biomedische wetenschappen, werd de Latijnse nomenclatuur in bijna geen enkel wetenschappelijk artikel gehanteerd. Anatomische structuren werden uitsluitend met Engelse termen aangeduid.

2. INTERPRETATIE VAN DE GEVONDEN LITERATUUR

Uit de teruggevonden literatuur blijkt dat er drie typen van syrinxen zijn, elk met hun specifieke opbouw. De vogelorden zouden op basis van hun syringeale morfologische diversiteit opgedeeld kunnen worden. Dit is echter niet éénduidig voor de Passeriformes die zowel een tracheobronchiale als tracheale syrinx bevatten. Tevens linkt men de complexiteit van de geluidsproductie met de complexiteit van het stemorgaan. Hiermee tracht men te verklaren waarom bepaalde zangvogels complexe liederen produceren. Aangezien de meeste zangvogels een tracheobronchiale syrinx bezitten, zouden enkel zij hiertoe tot in staat zijn. Deze stelling wordt ontkracht door de bevinding dat Anna's kolibrie (*Calypte anna*) die ondanks haar simpele syrinx toch een complex lied kan produceren (Baptista en Schumann, 1989). Verder is er binnen deze syringeale typen nog veel individuele anatomische en geslachtsgebonden variatie. Dit is logisch te verklaren wegens het feit dat bij de meeste soorten alleen de mannelijke vogels zingen, maar dit is niet zo voor alle vogelsoorten.

Niet alleen het stemorgaan, maar ook het regulatiecentrum, de hersenen, is onderhevig aan variatie. Ook ter hoogte van dit orgaan zijn er soortspecifieke verschillen aanwezig. Hierbij is het belangrijk om een onderscheid te maken tussen vocaal en niet-vocaal lerende dieren. Tot de vocaal lerende vogels behoren de meeste zangvogels, kolibries en de papegaai-achtigen. Aangezien de meeste zangvogels vocaal leren, zijn hun vocale en auditieve zenuwbanen met bijhorende hersenkernen dan ook zeer goed gekend. De hersenkernen bij de kolibries en papegaai-achtigen bezitten een andere nomenclatuur en de zenuwbanen zijn eveneens verschillend. Bij kolibries zijn de zenuwbanen nog niet voldoende bestudeerd en moet er nog verder onderzoek naar gebeuren. Sexueel dimorfisme is ook ter hoogte van de hersenkernen aanwezig. Dit is het best bestudeerd bij de zangvogels en het meest uitgesproken bij de vogels waar enkel de mannetjes zingen. Hieruit concludeert men dat de grootte van de vocale hersenkernen gecorreleerd is met het repertoire aan liederen. Deze stelling wordt in vraag gesteld na het bestuderen van de hersenkernen van vogels waarbij beide geslachten even complexe liederen

zingen. Men kan wel met zekerheid zeggen dat het 'high vocal center' (HVC) en de nucleus robustus arcopallialis (RA) een belangrijke rol spelen in de productie van vogelzang.

Over het exacte mechanisme van de geluidsproductie is er nog steeds veel discussie. Momenteel zijn er twee hypothesen die dit trachten te verklaren. Ook hier is er variatie tussen de vogelsoorten wat logisch is aangezien hun morfologie eveneens verschilt. In het algemeen kan men stellen dat de membranen, het spierweefsel en de ademhaling een zeer belangrijke rol spelen in dit proces.

De lateralisatie ter hoogte van de syrinx is een typisch fenomeen voor de zangvogels, maar komt ook voor bij sommige niet-zangvogels, wat toch opmerkelijk is.

Naast het stemorgaan zelf, spelen de suprasyringeale structuren een zeer belangrijke rol in het modificeren van de geproduceerde geluiden. Ook hier is er zeer veel morfologische variatie tussen orden, families, geslachten en soorten. De meest bestudeerde structuren zijn de snavel en de trachea. Al deze variatie is tot stand gekomen via natuurlijke selectie met een evolutionair voordeel.

Daarnaast zijn er nog andere factoren die een invloed hebben op de vocalisatie bij vogels. Zo bezitten sommige vogels resonantie-eigenschappen ter hoogte van hun bronchen. Ook deze zijn onderhevig aan individuele variatie.

Uit al deze gegevens kan men stellen dat er een enorme diversiteit heerst onder de vogelpopulatie. Niet alleen het verenkleed, maar ook de anatomie, de fysiologie, de vocalisatie en het liedrepertoire verschilt van soort tot soort, van individu tot individu en van sekse tot sekse. Door deze enorme variatie kan men niet zomaar resultaten bekomen bij de ene vogel doortrekken naar andere vogels. Men kan tevens concluderen dat de geluidsproductie bij vogels een complex proces is. Het exacte werkingsmechanisme hierachter ontdekken vraagt veel bijkomend onderzoek met geschikte apparatuur, de juiste proefopstelling en verschillende diersoortspecifieke modellen.



- Abbott I., Abbott L. K., Grant P. R. (1977). Comparative Ecology of Galapagos Ground Finches (*Geospiza* Gould): Evaluation of the Importance of Floristic Diversity and Interspecific Competition. *Ecological Monographs* **47**, 151-184.
- Al-Bishtue A. A. H. (2014). Anatomical Investigation of the Syrinx (Voice Box) of the Adult Male West African Guinea Fowl (*Numida meleagris galeata*) in the AL-Najaf AL-Ashraf Province. *Al-Qadisiya Journal of Veterinary Medicine Science* **13**, 100-105.
- Allan S. E., Suthers, R. A. (1994). Lateralization and Motor Stereotypy of Song Production in the Brown-Headed Cowbird. *Journal of Neurobiology* **25**, 1154 – 1166.
- Arnold A. P. (1992). Developmental Plasticity in Neural Circuits Controlling Birdsong: Sexual Differentiation and the Neural Basis of Learning. *Journal of Neurobiology* **23**, 1506-1528.
- Arriaga G., Zhou E. P., Jarvis E. D. (2012). Of Mice, Birds, and Men: The Mouse Ultrasonic Song Has Some Features Similar to Humans and Song-Learning Birds. *PLoS ONE* **7**; e46610. doi:10.1371/journal.pone.0046610
- Aubin T., Jouventin P., Hildebrand C. (2000). Penguins Use the Two-Voice System to Recognize Each Other. In: *Proceedings of the Royal Society* **267**, 1081-1087.
- Balaban C. D., Ulinski P. S. (1980). Organization of Thalamic Afferents to the Dorsal Ventricular Ridge in Turtles. I. Projections of Thalamic Nuclei. *Journal of Comparative Neurology* **200**, 95-129.
- Ball G. F., Casto J. M., Bernard D. J. (1994). Sex Differences in the Volume of Avian Song Control Nuclei: Comparative Studies and the Issue of Brain Nucleus Delineation. *Psychoneuroendocrinology* **19**, 485-504.
- Ballitijn M. R., Ten Cate C. (1998). Sound Production in the Collared Dove: A Test of the 'Whistle' Hypothesis. *Journal of Experimental Biology* **201**, 1637-1649.
- Baptista L. F., Schumann K. L. (1989). Song Learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology* **84**, 15-26.
- Baumel J. J., Wilson J. A., Bergren D. R. (1990). The Ventilatory Movements of the Avian Pelvis and Tail: Function of the Muscles of the Tail Region of the Pigeon. *Journal of Experimental Biology* **151**, 263-277.
- Beckers G. J. L., Nelson B. S., Suthers R. A. (2004). Vocal Tract Filtering by Lingual Articulation in a Parrot. *Current Biology* **14**, 1592-1597.
- Birkhead T. R., Immler S. (2007). Making Sperm: Design, Quality Control and Sperm Competition. *Society of Reproduction and Fertility Supplements* **65**, 175-181.
- Borror D. J., Reese C. R. (1956). Vocal Gymnastics in Wood Thrush Songs. *Ohio Journal of Science* **56**, 177-182.
- Boughman J. W. (1998). Vocal Learning by Greater Spear-Nosed Bats. *Proceedings of the Royal Society of London* **265**, 227-233.
- Bouvier P. (1978). Control of Breathing in Birds Compared with Mammals. *Physiological Reviews* **58**, 604-655.
- Bowman R. I. (1961). Morphological Differentiation and Adaptation in the Galapagos Finches. *University of California Publications in Zoology* **58**, 1-302.
- Bowman R. I. Evolutionary Patterns in Darwin's Finches. *Occasional Papers California Academy of Sciences* **44**, 107-140.
- Brackenbury J. H. (1989). Functions of the Syrinx and the Control of Sound Production. In: King A. S., McLelland J. (Editors). *Form and Function in Birds*, Academic Press, London, p. 193-220.
- Brenowitz E. A., Arnold A. P., Levin R. N. (1985). Neural Correlates of Female Song in Tropical Duetting Birds. *Brain Research* **343**, 104-112.
- Brenowitz E. A. (1997). Comparative Approaches to the Avian Song System. *Journal of Neurobiology* **33**, 517-531.
- Bretz W. L., Schmidt-Nielsen K. (1971). Bird Respiration: Flow Patterns in the Duck Lung. *Journal of Experimental Biology* **54**, 103-118.
- Briefer E., McElligott A. G. (2011). Mutual Mother-Offspring Vocal Recognition in an Ungulate Hider Species (*Capra hircus*). *Animal Cognition* **14**, 585-598.
- Brittan-Powell E. F., Dooling R. J., Larsen O. H., Heaton J. T. (1997). Mechanisms of Vocal Production in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal Acoustical Society of America* **101**, 578-589.
- Calder W. A. (1970). Respiration During Song in the Canary (*Serinus canaria*). *Comparative Biochemistry and Physiology* **32**, 251-258.
- Casey R. M., Gaunt A. S. (1985). Theoretical Models of the Avian Syrinx. *Journal of Theoretical Biology* **116**, 45-64.
- Casteleyn C., François D., Simoens P., Van den Broeck W. (2010). The Avian Air Sacs: Visualisation in the Chicken by Means of the Corrosion Casting Technique. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* **79**, 429-435.
- Casteleyn C., Michiels A., Simoens P., Van den Broeck W. (2011). Sound Production in Birds. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* **80**, 15-23.
- Casteleyn C., Scheers J., Simoens P., Van den Broeck W. (2011). Respiration in Birds: a Functional and Anatomical approach. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* **80**, 3-14.
- Cevik-Demirkan A., Hazirolu R. M., Kurtul I. (2007). Gross Morphological and Histological Features of Larynx, Trachea and Syrinx in Japanese Quail. *Anatomia, Histologia, Embryologia* **36**, 21-219.
- Clark C. J., Feo T. J. (2010). Why Do Calypte Hummingbirds "Sing" With Both Their Tail and Their Syrinx? An Apparent Example of Sexual Sensory Bias. *The American Naturalist* **175**, 27-37.
- Clench M. H. (1978). Tracheal Elongation in Birds-of-Paradise. *Condor* **80**, 423-430.
- Daley M., Goller F. (2004). Tracheal Length Changes During Zebra Finch Song and Their Possible Role in Upper Vocal Tract Filtering. *Journal of Neurobiology* **59**, 319-330.
- Delacour J., Amadon D. (1973). *Curassows and related birds*. American Museum of Natural History, New York. Geciteerd door Fitch (1999).
- Derryberry E. P., Seddon N., Claramunt S., Tobias J. A., Baker A., Aleixo A., Brumfield R. T. (2012). Correlated Evolution of Beak Morphology and Song in the Neotropical Woodcreeper Radiation. *Evolution* **66**, 2784-2797.
- Dotterweich H. (1933). Ein weiterer Beitrag zur Atmungsphysiologie der Vögel. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **18**, 803-809.

- Doupe A. J., Kuhl P. K. (1999). Birdsong and Human Speech: Common Themes and Mechanisms. *Annual Review of Neuroscience* 22, 567-631.
- During D. N., Ziegler A., Thompson C. K., Ziegler A., Faber C., Müller J., Scharff C., Elemans C. P. H. (2013). The Songbird Syrinx Morpheme: A Three-Dimensional, High-Resolution, Interactive Morphological Map of the Zebra Finch Vocal Organ. *BMC Biology* 11, 1-27.
- Elemans C. P. H., Mead A. F., Rome L. C., Goller F. (2008). Superfast Vocal Muscles Control Song Production in Songbirds. *PLoS ONE* 3, e2571.
- Elemans C. P. H., Spierts I. L. Y., Henderiks M., Müller U. K., van Leeuwen J. L. (2006). Syringeal Muscles Fit the Trill in Ring Doves (*Streptopelia risoria* L.). *Journal of Experimental Biology* 209, 965-977.
- Elemans C. P. H., Spierts I. L. Y., Müller U. K., van Leeuwen J. L., Goller F. (2004). Superfast Muscles Control Dove's Trill. *Nature* 431, 146.
- Elemans C. P. H., Zaccarelli R., Herzel H. (2008). Biomechanics and Control of Vocalization in a Non-Songbird. *Journal of The Royal Society Interface* 5, 691-703.
- Farner D. S., King J. R. (1972). *Avian Biology*, Volume II. Academic Press, London, p.343-430.
- Fitch W. T. (1999). Acoustic Exaggeration Of Size in Birds Via Tracheal Elongation: Comparative and Theoretical Analyses. *Journal of Zoology* 248, 31-48.
- Fitch W.T., Hauser M. D. (2003). Unpacking "Honesty": Vertebrate Vocal Production and the Evolution of Acoustic Signals. In: Simmons A. M., Popper A. N., Fay R. R. (Editors). *Acoustic Communication*, A.M., Springer, New York, p. 65-137.
- Fletcher N. H. (1988). Bird Song: A Quantitative Acoustic Model. *Journal of Theoretical Biology* 135, 455-481.
- Fletcher N. H., Beckers G. J. L., Suthers R. A. (2004). Vocal Tract Filtering and the "Coo" of Doves. *Journal Acoustical Society of America* 116, 3750-3756.
- Fletcher N. H., Thwaites S. (1979). Physical Model for the Analysis of Acoustical Systems in Biology. *Quarterly Reviews of Biophysics* 12, 25-65.
- Floody O. R., Arnold A. P. (1997). Song Lateralization in the Zebra Finch. *Hormones and Behavior* 31, 25-34.
- Frank T., Probst A., König H. E., Walter I. (2007). The Syrinx of the Male Mallard (*Anas platyrhynchos*): Special Anatomical Features. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36, 121-126.
- Frank T., Walter I., Probst A., König H. E. (2006). Histological Aspects of the Syrinx of the Male Mallard (*Anas platyrhynchos*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 35, 396-401.
- Frith C. B. (1994). Adaptive Significance of Tracheal Elongation in Manucodes (Paradidaeidae). *Condor* 96, 552-555.
- Frith H. J. (1967). *Waterfowl in Australia*. East-West Center Press, Honolulu. Cited door Fitch (1999).
- Frith H. J. (1982). *Waterfowl in Australia*. Angus en Robertson Publishers, London. Cited door Fitch (1999).
- Gahr M. (2000). Neural Song Control System of Hummingbirds: Comparison to Swifts, Vocal Learning (Songbirds) and Nonlearning (Suboscines) Passerines, and Vocal Learning (Budgerigars) and nonlearning (Dove, Owl, Gull, Quail, Chicken) Nonpasserines. *Journal of Comparative Neurology* 426, 182-196.
- Gahr M. (2007). Sexual Differentiation of the Bird Vocal Control System of Birds. *Advances in Genetics* 59, 67-105.
- Gahr M., Sonnenschein E., Wickler W. (1998). Sex Difference in the Size of the Neural Song Control Regions in a Duetting Songbird With Similar Song Repertoire Size of Males and Females. *Journal of Neuroscience* 18, 1124-1131.
- Gans C., De Vree F. (1987). Functional Bases of Fiber Length and Angulation in Muscle. *Journal of Morphology* 192, 63-85.
- Gardner T., Cecchi G., Magnasco M., Laje R., Mindlin G. B. (2001). Simple Motor Gestures for Birdsongs. *Physical Review Letter* 87, 208101.
- Gaunt A. S. (1987). Phonation. In: Seller T. J. (Editor). *Bird Respiration*, Volume 1, Academic Press, New York, p. 71-94.
- Gaunt A. S. (1988). Interaction of Syringeal Structure and Airflow in Avian Phonation. In: Ouellet H. (Editor). *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, Volume 1, University of Ottawa Press, Ottawa, p. 915-924.
- Gaunt A. S., (1983). An Hypothesis Concerning the Relationship of Syringeal Structure to Vocal Abilities. *The Auk* 100, 853-862.
- Gaunt A. S., Gaunt S. L. L., Casey R. M. (1982). Syringeal Mechanics Reassessed: Evidence from *Streptopelia*. *The Auk* 99, 474-494.
- Gaunt A. S., Gaunt S. L. L., Hector D. H. (1976). Mechanics of the Syrinx in *GALLUS GALLUS*. I. A Comparison of the Pressure Events in Chickens to Those in Oscines. *Condor* 78, 208-223.
- Gezer Ince N., Pazvant G., Alpak H. (2012). Anatomical Features of the Syrinx in Sea Gulls. *Veterinary Journal of Ankara University* 59, 1-3.
- Goller F., Cooper B. G. (2004). Peripheral Motor Dynamics of Song Production in the Zebra Finch. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 130-152.
- Goller F., Larsen O. N. (1997). A New Mechanism of Sound Generation in Songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 14787-14791.
- Goller F., Larsen O. N. (1997). In Situ Biomechanics of the Syrinx and Sound generation in Pigeons. *Journal of Experimental Biology* 200, 2165-2176.
- Goller F., Larsen O. N. (2002). New Perspectives on Mechanisms of Sound Generation in Songbirds. *Journal of Comparative Physiology* 188, 841-850.
- Goller F., Suthers R. A. (1995). Implications for Lateralization of Bird Song from Unilateral Gating of Bilateral Motor Patterns. *Nature* 373, 63-66.
- Goller F., Suthers R. A. (1996). Role of Syringeal Muscles in Controlling the Phonology of Bird Song. *Journal of Neurophysiology* 76, 287-300.
- Goller F., Suthers R. A. (1996). Role of Syringeal Muscles in Gating Airflow and Sound Production in Singing Brown Thrashers. *Journal of Neurophysiology* 75, 867-876.
- Goodwin D. (1986). *Crows of the World*. St Edmundsbury Press, Bury St Edmunds. Cited door Laiolo en Rolando (2003).

- Grant P. R. (1999). *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton. Geciteerd door Podos en Nowicki (2004).
- Greenewalt C. (1968). *Birdsong: Acoustics and Physiology*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. Geciteerd door Suthers (2001).
- Gross W. B. (1964). Devoicing the Chicken. *Poultry Science* 43, 1143-1144. Geciteerd door Gaunt et al. (1976).
- Hackett S. J., Kimball R. T., Reddy S., Bowie R. C., Braun E. L., Braun M. J., Chojnowski J. L., Cox W. A., Han K. L., Harshman, J., Huddleston C. J., Marks B. D., Miglia K. J., Moore W. S., Sheldon F., Steadman D. W., Witt C. C., Yuri T. (2000). A Phylogenomic Study of bBrds Reveals Their Evolutionary History, *Science* 320, 1763-1768.
- Harris C. L., Gross W. B., Robenson A. (1968). Vocal Acoustics of the Chicken. *Poultry Science* 42, 104-
- Hartley R. S., Suthers R. A. (1990). Lateralization of Syringeal Function During Song Production in the Canary. *Journal of Neurobiology* 21, 1236-1248.
- Hartley R. S., Suthers R. A. (1989). Airflow and Pressure During Canary Song: Evidence for Mini-breaths. *Journal of Comparative Physiology* 165, 15-26.
- Hausberger M. J., Black J. M., Richard J. P. (1991). Bill Opening and Sound Spectrum in Barnacle Goose Loud Calls: Individuals With 'Wide Mouths' Have Higher Pitched Voices. *Animals Behavior* 42, 319-322.
- Hazelhoff B. H. (1951). Structure and Function of the Lung in Birds. *Poultry Science* 30, 3-10.
- Herrel A., Podos J., Huber S. K., Hendry A. P. (2005). Bite Performance and Morphology in a Population of Darwin's Finches: Implications for the Evolution of Beak Shape. *Functional Ecology* 19, 43-48.
- Herrel A., Podos J., Vanhooydonck B., Hendry A. P. (2009). Force-Velocity Trade-off in Darwin's Finch Jaw Function: A Biomechanical Basis for Ecological Speciation? *Functional Ecology* 23, 119-125.
- Hersh G. L. (1966). Thesis, University of California, Berkeley. Geciteerd door Nowicki (1987).
- Hinds D. S., Calder W. A. (1971). Tracheal Dead Space in the Respiration of Birds. *Evolution* 25, 429-440.
- Hoese W. J., Podos J., Boetticher N. C., Nowicki S. (2000). Vocal Tract Function in Birdsong Production: Experimental Manipulation of Beak Movements. *Journal of Experimental Biology* 203, 1845-1855.
- Hogg D. A. (1982). Ossification of the Laryngeal, Tracheal and Syringeal Cartilages in the Domestic Fowl. *Journal of Anatomy* 134, 57-71.
- Huxley T. H. (1871). *A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals*. D. Appleton and Company, New York, 93.
- Individually Distinct Vocalizations. *Journal of Comparative Physiology* 175, 457-466.
- Iwaniuk A. N., Hurd P. L., Wylie D. R. W. (2007). Comparative Morphology of the Avian Cerebellum: II. Size of Folia. *Brain, Behavior and Evolution* 69, 196-219.
- Janik M. (2014). Cetacean Vocal Learning and Communication. *Current Opinion in Neurobiology* 28, 60-65.
- Jarvis E. D., Guturkun O., Bruce L., Csillag A., Karten H., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D. J., Shimizu T., Strieder G., Wild J. M., Ball G. F., Dugas-Ford J., Durand S. E., Hough G. E., Husband S., Kubikova L., Lee D. W., Mello C. V., Powers A., Siang C., Smulders T. V., Wada K., White S. A., Yamamoto K., Yu J., Reiner A., Butler A. B. (2005). Avian Brains and a New Understanding of Vertebrate Brain Evolution. *Nature Reviews Neuroscience* 6, 151-159.
- Jarvis E. D. (2004). Learned Birdsong and the Neurobiology of Human Language. *Annals New York Academy of Sciences* 1016, 749-777.
- Jarvis E. D. (2006). Evolution of Brain Structures for Vocal Learning in Birds: A Synopsis. *Current Zoologica* 52, 85-89.
- Jarvis E. D. (2006). Selection For and Against Vocal Learning in Birds and Mammals. *Ornithological Science* 5, 5-14.
- Jarvis E. D., Mello C. V. (2000). Molecular Mapping of Brain Areas Involved in Parrot Vocal Communication. *Journal of Comparative Neurology* 419, 1-31.
- Jarvis E. D., Ribeiro S., da Silva M. L., Ventura D., Vieliard J., Mello C. V. (2000). Behaviourally Driven Gene Expression Reveals Song Nuclei in Hummingbird Brain. *Nature* 406, 628-632.
- Jarvis E. D. (2007). Neural Systems for Vocal Learning in Birds and Humans: A Synopsis. *Journal of Ornithology* 148, 35-44.
- Jarvis E. D., Smith V. A., Wada K., Rivas M. V., McElroy M., Smulders T. V., Carninci P., Hayashizaki Y., Dietrich F., Wu X., McConnell P., Yu J., Wang P. P., Hartemink A. J., Lin S. (2002). A Framework for Integrating the Songbird Brain. *Journal of Comparative Physiology* 188, 961-980.
- Johnsgard P. A. (1961). Tracheal Anatomy of the Anatidae and its Taxonomic Significance, *Wildfowl Trust Annual Report* 12, 58-69.
- Johnsgard P. A. (1971). Observations on Sound Production in the Anatidae. *Wildfowl* 22, 46-59.
- Johnsgard P. A. (1983). *The Grouse of the World*. University of Nebraska Press, Lincoln. Geciteerd door Fitch (1999).
- Jürgens U. (2002). Neural Pathways Underlying Vocal Control. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 26, 235-258.
- Kabak M., Orhan I. O., Hazirolu R. M. (2007). The Gross Anatomy of Larynx and Syrinx in the Long-Legged Buzzard (*Buteo rufinus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36, 27-32.
- Karten H. J. (1968). The Ascending Auditory Pathway in the Pigeon (*Columba livia*). II. Telencephalic Projections of the Nucleus Ovoidalis Thalami. *Brain Research* 11, 134-153.
- Kelly, D. B., Nottebohm F. (1979). Projections of a Telencephalic Auditory Nucleus Field "L" in the Canary. *Journal of Comparative Neurology* 183, 455-470.
- Khaksar Z., Kookhdan E. T., Parto P. (2012). A Study on Anatomy and Histological Structure of Larynx in Adult Male and Female Turkeys. *World Journal of Zoology* 7, 245-250.
- Kiang N. Y. S., Rho J. M., Northup C. C., Liberman M. C., Ryugo D. K. (1982). Hair-cell innervation by spiral ganglion cells in adult cats. *Science* 217, 175-177.
- King A. S. (1989). Functional Anatomy of the Syrinx. In: King A. S. en McLelland J. (Editors). *Form and Functions in Birds*, Academic Press, London, p. 105-191.
- Kitchen J. M. W. (1885). On the Function of the Inferior Larynx in Birds. *The Auk* 2, 24-31.
- Konishi M. (1965). The Role of Auditory Feedback in the Control of Vocalization in the White-Crowned Sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 22, 770-783.

- Konishi M. (2004). The Role of Auditory Feedback in Birdsong. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 463-475.
- Kroodsma D. E., Konishi M. (1991). A Suboscine Bird (Eastern Phoebe, *Saynoris phoebe*) Develops Normal Song Without Auditory Feedback. *Animal Behaviour* 42, 477-487.
- Ksepka D. T., Balanoff A. M., Walsh S., Revan A., Ho A. (2012). Evolution of the Brain and Sensory Organs in Sphenisciformes: New Data from the Stem Penguin *Paraptenodytes antarcticus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166, 202-219.
- Kumar A. (2003). Acoustic Communication in Birds: Differences in Songs and Calls, Their Production and Biological Significance. *Resonance* 8, 44-55.
- Laiolo P., Rolando A. (2003). The Evolution of Vocalizations in the Genus *Corvus*: Effects of Phylogeny, Morphology, and Habitat. *Evolutionary Ecology* 17, 111-123.
- Larsen O. N., Goller F. (1999). Role of Syringeal Vibrations in Bird Vocalization. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 1609-1615.
- Larsen O. N., Goller F. (2002). Direct Observation of Syringeal Muscle Function in Songbirds and A Parrot. *Journal of Experimental Biology* 205, 25-35.
- Lemon R. E. (1973). Nervous Control of the Syrinx in White-Throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Journal of Zoology* 171, 131-140.
- Lieberman P. (1977). *Speech Physiology and Acoustic Phonetics*. Macmillan, London. Geciteerd door Nowicki en Marler (1988).
- Lockner F. R., Youngren O. M. (1976). Functional Syringeal Anatomy of the Mallard. I. In Situ Electromyograms During ESB Elicited Calling. *The Auk* 93, 324-342.
- Lohman A. H. M., Van Woerden-Verkley I. (1978). Ascending Connections to the Forebrain in the Tegu Lizard. *Journal of Comparative Neuroscience* 4, 683-698.
- MacDougall-Shackleton S. A., Ball G. F. (1999). Comparative Studies of Sex Differences in the Song Control System of Songbirds. *Trends in Neuroscience* 22, 432-436.
- Marion W. R. (1977). Growth and Development of the Plain Chachalaca in South Texas. *Wilson Bull* 89, 47-56.
- McLelland J. (1989). Functional Anatomy of the Lungs and Air Sacs. In: King A. S. en McLelland J. (Editors). *Form and Functions in Birds*, Academic Press, Londen, p. 221-280.
- McLelland J., Baumel J.J. (1990). *A Color Atlas of Avian Anatomy*. Wolfe Publishing Ltd., London, p. 96-104.
- Miller R. E., Fowler M. E. (2014). *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine Volume 8*. Elsevier Health Sciences, China, p.237.
- Mindlin G. B., Laje R. (2005). *The Physics of Birdsong*. Springer, Berlijn, p. 17-37.
- Moriyama K., Okanoya K. (1996). Effect of Beak Movement in Singing Bengalese Finches. Abstracts of the Acoustical Society of America and Acoustical Society of Japan, Third Joint Meeting, 129-130.
- Nelson B. S., Beckers G. J. L., Suthers R. A. (2005). Vocal Tract Filtering and Sound Radiation in a Songbird. *Journal of Experimental Biology* 208, 297-308.
- Niemeier M. M. (1979). Structural and Functional Aspects of Vocal Ontogeny in *Grus canadensis* (Gruidae: Aves). PhD thesis, University of Nebraska. Geciteerd door Fitch (1999).
- Nixdorf-Bergweiler B. (2001). Lateral Magnocellular nucleus of the Anterior Neostriatum (LMAN) in the Zebra Finch: Neuronal Connectivity and the Emergence of Sex Differences in Cell Morphology. *Microscopy Research Techniques* 54, 335-353.
- Northcutt R. G. (2002). Understanding Vertebrate Brain Evolution. *Integrative and Comparative Biology* 42, 743-756.
- Nottebohm F. (1971). Neural Lateralization of Vocal Control in a Passerine Bird. I. Song. *Journal of Experimental Zoology* 177, 229-262.
- Nottebohm F. (1971). Neural Lateralization of Vocal Control in a Passerine Bird. I. Subsong, Calls, and a Theory of Vocal Learning. *Journal of Experimental Zoology* 179, 35-50.
- Nottebohm F. (1972). The Origins of Vocal Learning. *American Naturalist* 106, 116-140.
- Nottebohm F., Arnold A. P. (1976). Sexual Dimorphism in Vocal Control Areas of the Songbird Brain. *Science* 194, 211-213.
- Nottebohm F., Nottebohm M. (1976). Left Hypoglossal Dominance in the Control of Canary and White Crowned Sparrow Song. *Journal of Comparative Physiology* 108, 171-192.
- Nottebohm F., Stokes T. M., Leonard C. M. (1976). Central Control of Song in the Canary, *Serinus canarius*. *Journal of Comparative Neurology* 165, 457-486.
- Nottebohm, F. (1976). Phonation in the Orange-Winged Amazon Parrot, *Amazona amazonica*. *Journal of Comparative Physiology* 108, 157-170.
- Nowicki S. (1987). Vocal Tract Resonances in Oscine Bird Sound Production: Evidence from Birdsongs in a Helium Atmosphere. *Nature* 325, 53-55.
- Nowicki S., Marler P. (1988). How Do Birds Sing? *Music Perception* 5, 391-426.
- Ohms V., Snelderwaard P. C., ten Cate C., Beckers G. J. L. (2010). Vocal Tract Articulation in Zebra Finches. *PLoS One* 5, e11923.
- Olson E. S. (1998). Observing Middle and Inner Ear Mechanics With Novel intracochlear Pressure Sensors. *Journal of the Acoustical Society of America* 103, 3445-3463.
- Onuk B., Hazirolu R. M., Kabak M. (2010). The Gross Anatomy of Larynx, Trachea and Syrinx in Goose (*Anser anser domesticus*). *Journal of the Faculty of Veterinary Medicine, Kafkas University* 16, 443-450.
- Palacios M. G., Tubari P. L. (2000). Does Beak Size Affect Acoustic Frequencies in Woodcreepers? *Condor* 102, 553-560.
- Paton J. A., Manogue K. R., Nottebohm F. (1981). Bilateral Organization of the Vocal Control Pathway in the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Neuroscience* 1, 1279-1288.
- Payevksy V. A. (2014). Phylogeny and Classification of Passerine Birds, Passeriformes. *Biology Bulletin Reviews* 4, 143-156.
- Pepperberg I. M. (2010). Vocal Learning in Grey Parrots: A Brief Review of Perception, Production, and Cross-Species Comparisons. *Brain and Language* 115, 81-91.
- Pierko M. (2007). Morphological Comparison of Upper Respiratory Tract in Mallard *Anas platyrhynchos* and Scaup *Aythya marila*. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* 10, 1-12.
- Podos J. (2001). Correlated Evolution of Morphology and Vocal Signal Structure in Darwin's Finches. *Nature* 409, 185-188.

- Podos J., Nowicki S. (2004). Beaks, Adaptation, and Vocal Evolution in Darwin's Finches. *BioScience* **54**, 501-510.
- Podos J., Sherer J. K., Peters S., Nowicki S. (1995). Ontogeny of Vocal Tract Movements During Song Production in Song Sparrows. *Animal Behaviour* **50**, 1287-1296.
- Podos J., Southall J. A., Rossi-Santos, M. R. (2004). Vocal Mechanics in Darwin's Finches: Correlation of Beak Gape and Song Frequency. *Journal of Experimental Biology* **207**, 607-619.
- Poole J. H., Tyack P. L., Stoeger-Horwath A. S., Wathood S. (2005). Animal Behaviour: Elephants Are Capable of Vocal Learning. *Nature* **434**, 455-456.
- Potter R. K., Kopp G. A., Green H. C. (1947). Visible Speech. Dover Publications Inc., New York. Geciteerd door Nowicki en Marler (1988).
- Prange H. D., Wasser J. S., Gaunt A. S., Gaunt S. L. L. (1985). Respiratory Responses to Acute Heat Stress in Cranes (Gruidae): The Effects of Tracheal Coiling. *Respiratory Physiology* **62**, 95-103. Geciteerd door Fitch (1999).
- Prince B., Riede T., Goller F. (2011). Sexual Dimorphism and Bilateral Asymmetry of Syrinx and Vocal Tract in the European Starling. *Journal of Morphology* **272**, 1527-1536.
- Pritz M. B. (1974). Ascending Connections of the Thalamic Auditory Area in a Crocodile (*Caiman crocodilus*). *Journal of Comparative Neurology* **164**, 323-338.
- Raikow R. J., Bledsoe A. H. (2000). Phylogeny and Evolution of the Passerine Birds. *BioScience* **50**, p 487-499.
- Reichmuth C., Casey C. (2014). Vocal Learning in Seals, Sea Lions, and Walruses. *Current Opinion in Neurobiology* **28**, 66-71.
- Reiner A., Perkel D. J., Bruce L. L., Butler A. B., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Shimizu T., Strieder G., Wild M., F. Ball G. F., Durand S., Guturkun O., Lee D. W., Mello C. V., Powers A., White S. A., Hough G., Kubikova L., Smulders T. V., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E. D. (2004). The Avian Brain Nomenclature Forum: Terminology for a New Century Comparative Neuroanatomy. *Journal of Comparative Neurology* **473**, E1-E6. doi:10.1002/cne.20119.
- Reiner A., Perkel D. J., Bruce L. L., Butler A. B., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Shimizu T., Strieder G., Wild M., F. Ball G. F., Durand S., Guturkun O., Lee D. W., Mello C. V., Powers A., White S. A., Hough G., Kubikova L., Smulders T. V., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E. D. (2004). Revised Nomenclature for Avian Telencephalon and Some Related Brainstem Nuclei. *Journal of Comparative Neurology* **473**, 377-414.
- Reiner A., Perkel D. J., Mello C. V., Jarvis E. D. (2004). Songbirds and the Revised Avian Brain Nomenclature. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**, 77-108.
- Riede T., Beckers G. J. L., Blevins W., Suthers R. A. (2004). Inflation of the Esophagus and Vocal Tract Filtering in Ring Doves. *Journal of Experimental Biology* **207**, 4025-4036.
- Riede T., Fisher J. H., Goller F. (2010). Sexual Dimorphism of the Zebra Finch Syrinx Indicates Adaptation for High Fundamental Frequencies in Males. *PLoS ONE* **5**, e11368. doi:10.1371/journal.pone.0011368
- Riede T., Forstmeier W., Kempnaers B., Goller F. (2015). The Functional Morphology of Male Courtship Displays in the Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*). *The Auk* **132**, 65-77.
- Riede T., Goller F. (2010). Functional Morphology of the Sound-Generating Labia in the Syrinx of Two Songbird Species. *Journal of Anatomy* **216**, 23-36.
- Riede T., Suthers R. A., Fletcher N. H., Blevins W. E. (2006). Songbirds Tune Their Vocal Tract to the Fundamental Frequency of Their Song. *PNAS* **103**, 5543-5548.
- Ryan M. J., Brenowitz E. A. (1995). The Role of Body Size, Phylogeny, and Ambient Noise in the Evolution of Bird Song. *The American Naturalist*, **126**, 87-100.
- Saranathan V., Hamilton D., Powell G. V., Kroodsma D. E., Prum R. O. (2007). Genetic Evidence Supports Song Learning in the Three-Wattled Bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). *Molecular Ecology* **16**, 3689-3702.
- Schmidt-Nielsen K. (1972). How Animals Work. Cambridge University Press, New York. Geciteerd door Fitch (1999).
- Schodde R., Mason I. J. (1999). Directory of Australian Birds: Passerines. CSIRO Publishing, Collingwood. Internetreferentie: <https://books.google.be/books?id=XXbJoaGF36YC&pg=PT34&lpg=PT34&dq=aeqithognathous+palate&source=bl&ots=2CATmBbH9B&sig=K0ApuPOqdpMgy-qjCJZfV8dgtU&hl=nl&sa=X&ved=0ahUKEwJWguv90OrLahUGXBoKHb6ECZ4Q6AEIVzAJ#v=onepage&q=aeqithognathous%20palate&f=false> (geconsulteerd op 28 maart 2016).
- Seller T. J. (1979). Unilateral Nervous Control of the Syrinx in Java Sparrows (*Padda oryzivora*). *Journal of Comparative Physiology* **129**, 281-288.
- Shepard R. H., Sladen B. K., Peterson N., Enns T. (1959). Path Taken by Gases Through the Respiratory System of the Chicken. *Journal of Applied Physiology* **14**, 733-735.
- Snowdon C. T. (2009). Plasticity of Communication in Nonhuman Primates. In: Naguib M. en Janik M. (Editors). *Advances in the Study of Behaviour*, Academic Press, Burlington, p. 239-276.
- Stevens K. N. (1994). Scientific Substrates of Speech Production. In: Minifie F. D. (Editor). *Introduction to Communication Sciences and Disorders*, Singular Publishing Group, San Diego, p. 399-437. Geciteerd door Doupe en Kuhl (1999).
- Suthers R. A., Zollinger S. A. (2004). Producing Song: The Vocal Apparatus. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**, 109-129.
- Suthers R. A. (1994). Variable Asymmetry and Resonance in the Avian Vocal Tract: A Structural Basis for Individually Distinct Vocalization. *Journal of Comparative Physiology* **175**, 457-466.
- Suthers R. A. (1997). Peripheral Control and Lateralization of Birdsong. *Journal of Neurobiology* **33**, 632-652.
- Suthers R. A. (2001). Peripheral Vocal Mechanisms in Birds: Are Songbirds Special? *Netherlands Journal of Zoology* **51**, 217-242.
- Suthers R. A., Goller F., Hartley R. S. (1994). Motor Dynamics of Song Production by Mimic Thrushes. *Journal of Neurobiology* **25**, 917-936.
- Suthers R. A., Goller F., Pytte C. (1999). The Neuromuscular Control of Birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **354**, 927-939.

- Suthers R. A., Vallet E., Tanvez A., Kreutzer M. (2004). Bilateral Song Production in Domestic Canaries. *Journal of Neurobiology* **60**, 381-393.
- Suthers R. A., Hector D. H. (1988). Individual Variation in Vocal Tract Resonance May Assist Oilbirds in Recognizing Echoes of Their Own Sonar Clicks. In: Nachtigall P.E., Moore P. W. B. (Editors). *Animal Sonar: Processes and Performance*, Plenum Press, New York, p. 87-91.
- Suthers R.A. (1992). Lateralization of Sound Production and Motor Action on the Left and Right Sides of the Syrinx During Bird Song. 14th International Congress on Acoustics, 11-5.
- Suthers R.A. (1999). Peripheral Mechanisms for Singing: Motor Strategies for Vocal Diversity. In: Adams N. J., Slotow R. H. (Editors). *Proceedings of 22nd International Ornithological Congress*, Durban, BirdLife South Africa, Johannesburg, p. 491-508.
- Suthers R.A. (1999). The Motor Basis of Vocal Performance in Songbirds. In: M Hauser M. D., Konishi M. (Editors). *The Design of Animal Communication*, MIT Press, Cambridge, p. 37-62.
- Suthers R.A., Goller F. (1997). Motor Correlates of Vocal Diversity in Songbirds. In: Nolan V., Ketterson Jr. E., Thompson C. F. (Editors). *Current Ornithology* **14**, Plenum Press, New York, p. 235-288.
- Taylor A. B., Vinyard C. J. (2004). Comparative Analysis of Masseter Fiber Architecture in Tree-Gouging (*Callithrix jacchus*) and Nongouging (*Sanguinus oedipus*) Callitrichids. *Journal of Morphology* **261**, 276-285.
- Thorpe W. H. (1959). Talking Birds and the Mode of Action of the Vocal Apparatus of Birds. *Proceedings of the Zoological Society of London* **132**, 441-445.
- Vates E. C., Broome B. M., Mello C. V., Nottebohm F. (1996). Auditory Pathways of Caudal Telencephalon and Their Relation to the Song System of Adult Male Zebra Finches (*Taeniopygia gutta*). *Journal of Comparative Neurology* **366**, 613-642.
- Vates E. C., Vicario D. S., Nottebohm F. (1997). Reafferent Thalamo-"Cortical" Loops in the Song System of Oscine Songbirds. *Journal of Comparative Neurology* **380**, 275-29.
- Veney S. L., Wade J. (2004). Steroid Receptors in the Adult Zebra Finch Syrinx: A Sex Difference in Androgen Receptor mRNA, Minimal Expression of Estrogen Receptor α and Aromatase. *General and Comparative Endocrinology* **136**, 192-199.
- Vos H. J. (1934). Über den Weg der Atemluft in der Entenlunge. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **21**, 552-578.
- Wade J., Buhlman L. (2000). Lateralization and Effects of Adult Androgen in a Sexually Dimorphic Neuromuscular System Controlling Song in Zebra Finches. *Journal of Comparative Neurobiology* **426**, 154-164.
- Wade J., Buhlman L., Swender D. (2002). Post-Hatching Hormonal Modulation of a Sexually Dimorphic Neuromuscular System Controlling Song in Zebra Finches. *Brain Research* **929**, 191-201.
- Walsh, S. A., Milner, A. C. (2011). Evolution of the Avian Brain and Senses. In: Dyke G., Kaiser G. (Editors). *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. John Wiley and Sons. Chichester, 282-305.
- Wang J., Sokabe M., Sakaguchi H. (2001). Functional Connections Between the HVC and the Shelf of Zebra Finch Revealed by Real-Time Optical Imaging Technique. *NeuroReport* **12**, 215-221.
- Warren, D. K., Patterson, D. K., Pepperberg, I. M. (1996). Mechanisms of American English Vowel Production in a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *The Auk* **113**, 41-58.
- Westneat M. W., Long J. H., Hoese W., Nowicki S. (1993). Kinematics of Birdsong: Functional Correlation of Cranial Movements and Acoustic Features in Sparrows. *Journal of Experimental Biology* **182**, 147-171.
- White S. S. (1968). Movements of the Larynx During Crowing in the Domestic Cock. *Journal of Anatomy* **103**, 390-392.
- Wilbrecht L., Nottebohm F. (2003). Vocal Learning in Birds and Humans. *Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews* **9**, 135-148.
- Wild J. M. (1994). Visual and Somatosensory Inputs to the Avian Song System Via Nucleus Uvaeformis (Uva) and a Comparison With the Projections of a similar Thalamic Nucleus in a Nonsongbird, *Columba livia*. *Journal of Comparative Neurology* **349**, 512-535.
- Wild J. M. (1997). Neural Pathways for the Control of Birdsong Production. *Journal of Neurobiology* **33**, 653-670.
- Wild J. M. (2004). Functional Neuroanatomy of the Sensorimotor Control of Singing. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**, 438-462.
- 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*). *Journal of Comparative Neurology* **377**, 392-413.
- Wild J. M., Williams M. N., Suthers R. A. (2000). Neural Pathways for Bilateral Vocal Control in Songbirds. *Journal of Comparative Neurology* **423**, 413-426.
- Williams H. (2001). Choreography of Song, Dance and Beak Movements in the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *The Journal of Experimental Biology* **204**, 3497-3506.
- Williams H., Crane L. A., Hale T. K., Esposito M. A., Nottebohm F. (1992). Right-Side Dominance for Song Control in the Zebra Finch. *Journal of Neurobiology* **23**, 1006-1020.
- Winer J. A., Morst D. K. (1983). The Medial Division of the Medial Geniculate Body of the Cat: Implications for Thalamic Organization. *Journal of Neuroscience* **3**, 2629-2651.
- Wirthlin M., Lovell P. V., Jarvis E. D., Mello C. V. (2014). Comparative Genomics Reveals Molecular Features Unique To the Songbird Lineage. *BMC Genomics* **15**: 1028.
- Wolchover N. (2013). Why Does Helium Affect Your Voice. Internetreferentie: <http://www.livescience.com/34163-helium-voice-squeaky.html> (geconsulteerd op 23 april 2016).
- Yildiz H., Bahadır A., Akkoc A. (2003). A Study on the Morphological Structure of Syrinx in Ostriches (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* **32**, 187-191.
- Yildiz H., Yilmaz B., Arican I. (2005). Morphological Structure of the Syrinx in the Bursa Roller Pigeon (*Columba Livia*). *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy* **49**, 323-327.
- Zwicker F. C., Bendell J. F. (2004). Blue Grouse: Their Biology and Natural History. National Research Council of Canada, Ottawa, p. 73-88.

