Neurobiologia zmysłów sów: integracja sensoryczna i plastyczność mózgu w kontekście książki Ghosts of the Night Chrisa Sperringa

AUTOR

Fundacja Dobre Państwo

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Artykuł analizuje sowy jako modelowe organizmy dla neuroetologii, badając, w jaki sposób przekształcają one bodźce fizyczne w biologiczne reprezentacje przestrzeni. Autor skupia się na integracji sygnałów akustycznych i optycznych, które umożliwiają precyzyjne polowanie w warunkach słabego oświetlenia. Omówiono rolę płomykówki (Tyto alba) w badaniach nad kodowaniem informacji neuronalnej oraz koncepcję biologicznego kompromisu między czułością sensoryczną a rozdzielczością obrazu. Tekst wyjaśnia różnice między widzeniem skotopowym a fotopowym, podkreślając dominację pręcików u gatunków nocnych. Całość ukazuje układ nerwowy sów nie jako bierny odbiorca danych, lecz jako złożony system obliczeniowy, który na podstawie ograniczonych sygnałów wnioskuje o właściwościach środowiska w celu przetrwania.

The article analyzes owls as model organisms for neuroethology, examining how they transform physical stimuli into biological representations of space. The author focuses on the integration of acoustic and optical signals that enable precise hunting in low-light conditions. The role of the barn owl (Tyto alba) in research on neural information encoding is discussed, as well as the concept of a biological trade-off between sensory sensitivity and image resolution. The text explains the differences between scotopic and photopic vision, emphasizing the dominance of rods in nocturnal species. Overall, it presents the nervous system of owls not as a passive receiver of data, but as a complex computational system that infers environmental properties from limited signals for the purpose of survival.

Artykuł analizuje sowy jako zaawansowany model neuroetologiczny, dowodząc, że ich fenomenalna skuteczność w nocnych łowach nie jest jedynie wynikiem czułych zmysłów, lecz efektem wyrafinowanej integracji sensorycznej. Autor stawia tezę, że zdolność orientacji przestrzennej tych ptaków opiera się na dynamicznym przekształcaniu fizycznych bodźców akustycznych i optycznych w biologiczne reprezentacje świata, które nie są statyczne, lecz podlegają głębokiej plastyczności pod wpływem doświadczenia i aktywności łowieckiej. Tekst prowadzi czytelnika od molekularnych mechanizmów fototransdukcji i precyzyjnego kodowania czasowego dźwięku, przez tworzenie neuronalnych map przestrzeni w śródmózgowiu, aż po wpływ antropogenicznego hałasu na sukces reprodukcyjny populacji. Całość ukazuje sowę nie jako biologiczny automat, lecz jako system aktywnego poznania, w którym granica między fizyką środowiska a architekturą mózgu zaciera się w procesie adaptacyjnego uczenia się i przetrwania.

SŁOWA KLUCZOWE

neurobiologia zmysłów | integracja sensoryczna | plastyczność mózgu | neuroetologia | detekcja koincydencji czasowej | synchronizacja fazowa | fototransdukcja | widzenie skotopowe | mapa przestrzeni słuchowej | teoria detekcji sygnałów | kodowanie czasowe | niejednoznaczność fazowa | koncepcja 3R | reprezentacja neuronalna przestrzeni

Sowa jako model integracji sensorycznej i neuroetologicznej

Widzieć w ciemności, słyszeć przestrzeń – neurobiologia zmysłów, neuronalne mapowanie otoczenia, integracja sensoryczna i plastyczność mózgu

Analiza neurobiologicznych podstaw funkcjonowania sów dotyka kluczowego zagadnienia współczesnych nauk o życiu: pytania o to, w jaki sposób organizm przekształca fizyczne oddziaływania środowiska w informacje umożliwiające rozpoznawanie przestrzeni, przewidywanie zdarzeń i podejmowanie skoordynowanych działań. Zdolność wielu gatunków sów do skutecznego polowania przy bardzo słabym oświetleniu nie wynika wyłącznie z nadzwyczajnej czułości

pojedynczego narządu. Jest ona rezultatem współdziałania mechanizmów optycznych, akustycznych, elektrofizjologicznych i neuronalnych, których integracja pozwala wykryć ofiarę, określić jej położenie, ocenić kierunek ruchu oraz przygotować odpowiedź ruchową.

Właściwości te czynią sowy niezwykle wartościowymi organizmami modelowymi dla neuroetologii – dziedziny badającej neuronalne podstawy naturalnych zachowań zwierząt. Szczególne znaczenie zyskała płomykówka (Tyto alba), której zdolności lokalizowania źródeł dźwięku pozwoliły eksperymentalnie rozpoznać zasady kodowania informacji przestrzennej w układzie nerwowym. Badania prowadzone m.in. przez Masakazu Konishiego, Erica Knudsena i Williama DeBella przyniosły ustalenia wykraczające poza ornitologię, przyczyniając się do rozwoju teorii neuronalnej reprezentacji przestrzeni, integracji wielozmysłowej oraz plastyczności mózgu. Zasadniczym problemem badawczym pozostaje tu rozróżnienie między fizycznym istnieniem bodźca a jego biologiczną reprezentacją. Światło docierające do oka jest promieniowaniem elektromagnetycznym, a dźwięk zmianą ciśnienia ośrodka materialnego; żadne z tych zjawisk nie zawiera samoistnej informacji o znaczeniu biologicznym obiektu, który je wytworzył.

Dopiero układ nerwowy, wykorzystując odziedziczone mechanizmy przetwarzania sygnałów oraz doświadczenie osobnicze, przekształca pobudzenia receptorów w reprezentacje umożliwiające orientację. Z perspektywy teorii informacji można stwierdzić, że organizm nie odbiera gotowego obrazu rzeczywistości, lecz wnioskuje o istotnych właściwościach środowiska na podstawie ograniczonych i zakłóconych danych sensorycznych. Z kolei biologia ewolucyjna wskazuje, że mechanizmy interpretowania sygnałów ukształtowały się w kontekście zadań niezbędnych do przeżycia i reprodukcji. Płomykówka nie musi rekonstruować nocnego krajobrazu z jednakową dokładnością we wszystkich szczegółach; jej aparat poznawczy ma przede wszystkim zwiększać prawdopodobieństwo skutecznego zdobywania pożywienia i unikania zagrożeń.

W klasycznym ujęciu neuroetologii Konishiego kluczowe jest powiązanie trzech poziomów: fizycznych właściwości bodźca, neuronalnego mechanizmu jego kodowania oraz zachowania organizmu. Samo odkrycie neuronów reagujących na kierunek dźwięku nie wyjaśnia ich znaczenia biologicznego, dopóki nie wykaże się, jak ich aktywność uczestniczy w zachowaniu orientacyjnym. Analogicznie, skuteczne przechwycenie ofiary w ciemności nie rozstrzyga automatycznie, czy ptak polegał wyłącznie na słuchu, czy również na wzroku i pamięci przestrzennej.

Metoda neuroetologiczna wymaga zatem łączenia obserwacji zachowania z pomiarami neuronalnymi, manipulacją bodźcami i modelami obliczeniowymi. Badania nad sowami są przykładem nauki, której przedmiotem nie jest izolowany mózg, lecz układ obejmujący organ, ciało i środowisko. Wzrok sów dostarcza szczególnie wyrazistego przykładu biologicznego kompromisu między czułością sensoryczną a rozdzielczością informacji. Fotoreceptory siatkówki przekształcają

energię fotonów w zmiany potencjału błonowego, które oddziałują na kolejne warstwy komórek nerwowych. Wbrew potocznemu wyobrażeniu oka jako aparatu fotograficznego, proces ten nie polega na biernym przesyłaniu obrazu do mózgu. Już na poziomie siatkówki zachodzi złożona obróbka sygnału: modulowanie odpowiedzi receptorów, integracja przestrzenna i adaptacja do oświetlenia. Układ wzrokowy funkcjonuje więc jako wielostopniowy system obliczeniowy, zależny zarówno od anatomii narządu, jak i organizacji sieci neuronalnych.

Dominacja pręcików a zachowanie widzenia barwnego

Kluczowe jest rozróżnienie między widzeniem skotopowym, właściwym dla warunków słabego oświetlenia, a widzeniem fotopowym, które dominuje przy większej dostępności światła. Pręciki siatkówki cechują się wysoką czułością i odbierają bardzo słabe sygnały świetlne, choć ich działanie wiąże się z ograniczeniami w zakresie rozróżniania barw, szybkości reakcji oraz maksymalnej rozdzielczości przestrzennej. Z kolei czopki pozwalają na dokładniejsze przetwarzanie informacji o widmie światła, zwłaszcza w dzień, jednak ich aktywacja wymaga odpowiedniej liczby fotonów. U wielu sów prowadzących nocny tryb życia występuje względną dominację pręcików, co zwiększa efektywność funkcjonowania w środowisku o bardzo niskiej luminancji.

Nie oznacza to jednak jednoznacznego zaniku widzenia barwnego. Organizacja siatkówki obejmuje również czopki, a właściwości wzroku poszczególnych gatunków są zróżnicowane. W tym obszarze współczesna biologia molekularna dostarczyła interesujących ustaleń, komplikujące tradycyjne przeciwstawienie nocnych sów i dziennych ptaków.

Czułość spektralna sów a mechanizm fototransdukcji

W artykule z 2019 roku opublikowanym w czasopiśmie Vision Research (zatytułowanym Owls lack UV-sensitive cone opsin and red oil droplets, but see UV light at night: Retinal transcriptomes and ocular media transmittance), badacze przeanalizowali ekspresję genów opsynowych oraz przepuszczalność ośrodków optycznych oczu sów dla promieniowania. Stwierdzili brak funkcjonalnej opsyny SWS1, która u wielu ptaków dziennych odpowiada za widzenie w zakresie ultrafioletowym lub fioletowym, a także brak enzymu odpowiedzialnego za wytwarzanie czerwonego barwnika w niektórych kroplach lipidowych czopków. Jednocześnie wykazali, że ośrodki optyczne sów przepuszczają znaczną ilość promieniowania UV, co może zwiększać czułość układu pręcikowego.

Autorzy wskazali również na prawdopodobieństwo występowania widzenia trichromatycznego w warunkach dziennych. Odkrycie to rzuca nowe światło na ewolucję zmysłów: pokazuje, że utrata jednej kategorii receptorów barwnych nie musi oznaczać całkowitej niezdolności do wykorzystywania konkretnego zakresu promieniowania elektromagnetycznego. Funkcjonalne znaczenie światła ultrafioletowego zależy bowiem od właściwości całego układu optycznego, rodzaju fotopigmentów i sposobu neuronalnego przetwarzania sygnału. Organizm może zatem odbierać energię promieniowania z określonej części widma, nawet jeśli nie dysponuje wyspecjalizowanym kanałem informacji barwnej dla tego zakresu.

Różnica między czułością spektralną a rozróżnianiem barw jest tutaj kluczowa. W pierwszym przypadku mowa o zdolności fotoreceptora do reagowania na promieniowanie o określonej długości fali; w drugim – o możliwości porównywania aktywności różnych kategorii receptorów, co pozwala określić właściwości spektralne obiektu niezależnie od intensywności oświetlenia. Ta subtelność wyjaśnia, dlaczego potoczne stwierdzenia o tym, czy dany gatunek „widzi" ultrafiolet, są często nieprecyzyjne, jeśli nie określono, o który mechanizm sensoryczny chodzi. Biochemicznym fundamentem tego procesu jest fototransdukcja, oparta na aktywacji białek z rodziny opsyn. W pręcikach kluczową rolę odgrywa rodopsyna, której chromofor zmienia konfigurację pod wpływem pochłonięcia fotonu.

Uruchamia to kaskadę sygnałową – z aktywacją transducyny i fosfodiesterazy włącznie – która prowadzi do spadku stężenia cyklicznego guanozynomonofosforanu w komórce. W rezultacie zamykają się zależne od niego kanały jonowe, a fotoreceptor ulega hiperpolaryzacji. Wbrew intuicyjnemu wyobrażeniu, według którego światło powinno bezpośrednio pobudzać komórkę poprzez depolaryzację, podstawowa odpowiedź pręcika polega właśnie na zmianie ograniczającej uwalnianie neuroprzekaźnika. Dopiero dalsze obwody siatkówki przekształcają ten sygnał w uporządkowane informacje przesyłane do wyższych pięter układu wzrokowego.

Kompromis między czułością a precyzją w detekcji sygnałów

Zdolność wykrywania pojedynczych lub bardzo niewielkich liczb fotonów jest rezultatem niezwykle wysokiej czułości molekularnej, lecz jednocześnie naraża układ na problem szumu biologicznego, wynikający z przypadkowej aktywności cząsteczek i procesów termicznych. Skuteczność widzenia nocnego wymaga zatem nie tylko wysokiej czułości receptorów, ale i mechanizmów odróżniania rzeczywistych sygnałów od przypadkowych fluktuacji neuronalnych. W języku teorii detekcji sygnałów organizm musi równoważyć prawdopodobieństwo przeoczenia bodźca z ryzykiem

błędnego rozpoznania jego obecności. Zwiększenie czułości poprawia wykrywanie bardzo słabych sygnałów, jednak bez odpowiednich mechanizmów integracji prowadziłoby do wzrostu liczby fałszywych alarmów. Dlatego przetwarzanie wzrokowe obejmuje zarówno sumowanie sygnałów z większych obszarów siatkówki, jak i czasową integrację informacji.

Rozwiązania te poprawiają stosunek sygnału do szumu, lecz mogą ograniczać zdolność rozróżniania drobnych szczegółów lub szybkich zmian. Biologiczna specjalizacja do nocnego widzenia stanowi więc kompromis pomiędzy czułością, rozdzielczością a dynamiką odpowiedzi, którego konfiguracja zależy od charakterystyki środowiska i znaczenia konkretnych zadań behawioralnych. Szczególnie interesujące pozostaje zagadnienie ruchu w warunkach słabego oświetlenia.

Drapieżnik musi nie tylko rozpoznawać obecność obiektu, lecz także przewidywać jego przyszłe położenie. Gryzoń przemieszczający się w roślinności może być widoczny jedynie przez krótkie chwile, a w trakcie ataku jego pozycja może zmieniać się szybciej, niż pozwala na to zwykła reakcja na aktualnie rejestrowany bodziec. Układ nerwowy musi więc wykorzystywać wcześniejszą sekwencję informacji do oszacowania kierunku i prędkości ruchu. Mechanizmy te można analizować w ramach neurobiologii predykcji sensoryczno-ruchowej, jednak nie należy automatycznie przypisywać sowom świadomego obliczania przyszłej trajektorii zdobyczy. Przewidywanie biologiczne może być realizowane przez obwody neuronalne, których działanie polega na dynamicznym dostosowywaniu odpowiedzi motorycznej do zmian sygnałów sensorycznych. Właśnie rozróżnienie pomiędzy obliczeniową funkcją układu nerwowego a świadomym wykonywaniem operacji matematycznych pozwala zachować naukową precyzję opisu zachowania zwierząt. Istotne staje się zatem zrozumienie, dlaczego u wielu sów szczególnie silnie rozwinęła się integracja wzroku i słuchu.

Oba zmysły dostarczają informacji o przestrzeni, lecz różnią się charakterem danych, ograniczeniami i zakresem użyteczności. Wzrok umożliwia uzyskanie bogatych informacji o strukturze przestrzennej, kształcie i ruchu obiektów, jednak jego skuteczność zależy od dostępności światła oraz braku przeszkód w propagacji promieniowania. Słuch pozwala wykryć obecność aktywnego zwierzęcia nawet wtedy, gdy pozostaje ono niewidoczne, choć nie wszystkie ofiary wytwarzają sygnały akustyczne o odpowiednim natężeniu i charakterystyce częstotliwościowej. Informacja słuchowa jest dodatkowo podatna na zakłócenia związane z odbiciami fal, hałasem środowiskowym, tłumieniem przez roślinność czy zmiennością odległości źródła. Integracja obu modalności zwiększa zatem niezawodność orientacji, ponieważ ograniczenia jednego systemu mogą być częściowo kompensowane przez właściwości drugiego. Nie oznacza to jednak, że wzrok i słuch są narzędziami wzajemnie wymiennymi; każdy z nich wykorzystuje inne właściwości fizyczne środowiska i realizuje odmienny rodzaj przekształceń neuronalnych.

Słuch przekształca czas docierania dźwięku w mapę przestrzeni

W przypadku lokalizacji akustycznej zasadniczy problem polega na tym, że narząd słuchu nie posiada bezpośredniego odpowiednika siatkówki, gdzie przestrzenne rozmieszczenie receptorów odpowiadałoby położeniu punktów obrazu optycznego. Ślimak ucha wewnętrznego reprezentuje przede wszystkim właściwości częstotliwościowe dźwięków, a nie ich kierunki w przestrzeni. Jego organizacja tonotopowa umożliwia rozdzielanie sygnałów według składowych częstotliwościowych, jednak położenie źródła musi zostać obliczone pośrednio na podstawie różnic między informacjami docierającymi do obu uszu.

Jest to fundamentalna różnica między układami wzrokowym i słuchowym. Wzrok dysponuje już na poziomie receptorów uporządkowaną reprezentacją przestrzenną obrazu, podczas gdy słuch musi wytworzyć mapę kierunku na podstawie relacji czasowych, amplitudowych i spektralnych. Dlatego neuronalna mapa przestrzeni słuchowej, odkryta u płomykówki, stanowi jedno z klasycznych osiągnięć współczesnej neurobiologii obliczeniowej. Kluczową rolę w badaniach nad tymi podstawami odegrała teoria detekcji koincydencji czasowej, rozwinięta w 1948 roku przez Lloyda A. Jeffressa. Zakłada ona, że układ nerwowy reprezentuje różnice czasu docierania dźwięku do obu uszu za pomocą neuronów reagujących najsilniej wtedy, gdy sygnały z dwóch stron pojawiają się niemal jednocześnie. Ponieważ dźwięk dociera do bliższego ucha wcześniej, odpowiednio zróżnicowane opóźnienia w przewodzeniu sygnałów neuronalnych mogą tę różnicę kompensować. Neuron otrzymujący pobudzenie z obu stron zareaguje najsilniej na konkretną kombinację fizycznej różnicy czasu i opóźnienia przewodzenia. Zespół neuronów o odmiennych właściwościach czasowych tworzy w ten sposób uporządkowaną reprezentację międzyusznych różnic czasowych, a tym samym kierunków nadchodzących dźwięków.

Koncepcja ta, pierwotnie będąca modelem teoretycznym, znalazła potwierdzenie w badaniach neuroanatomicznych i elektrofizjologicznych płomykówek. Dostarczyły one dowodów na istnienie biologicznych mechanizmów zbliżonych do postulowanego przez Jeffressa układu linii opóźniających i detektorów koincydencji. W układzie słuchowym płomykówki istotną rolę odgrywa jądro wielkokomórkowe (nucleus magnocellularis), które precyzyjnie przekazuje informacje o czasowej strukturze sygnałów do obwodów obejmujących między innymi nucleus laminaris. To właśnie w tym ostatnim dochodzi do konwergencji informacji z obu uszu, a neurony wykazują selektywność względem określonych różnic czasowych. Kluczowa jest tu organizacja połączeń aksonalnych, których długość i właściwości przewodzenia tworzą funkcjonalny system opóźnień. W rezultacie różnice czasu docierania bodźców zostają przekształcone w przestrzennie

uporządkowaną aktywność populacji neuronalnych. Mechanizm ten stanowi klasyczny przykład transformacji kodu czasowego w kod oparty na miejscu aktywacji określonych elementów sieci nerwowej. Zostało to szczegółowo opisane m.in. w badaniach Christine Köppl, Catherine Carr i Masakazu Konishiego nad anatomią i fizjologią ptasiego pnia mózgu.

Niezwykła dokładność tego systemu wynika z umiejętności wykorzystywania różnic czasowych wielokrotnie mniejszych niż okresy zdarzeń świadomie rozpoznawanych przez człowieka. Gdy fala akustyczna nadchodzi z lewej strony, pojawia się w lewym uchu przed prawym. Wielkość tej różnicy zależy od położenia źródła, odległości między uszami oraz prędkości dźwięku. W przypadku niewielkiej głowy płomykówki różnice te mieszczą się w przedziale mikrosekundowym.

Precyzyjne kodowanie czasowe i integracja sygnałów akustycznych

Układ nerwowy musi zachowywać informację o bardzo precyzyjnej strukturze czasowej pobudzenia, mimo biologicznych ograniczeń wynikających z czasu trwania potencjałów czynnościowych, zmienności przewodzenia i szumu neuronalnego. Kluczowa jest tu synchronizacja fazowa (phase locking), czyli statystyczna tendencja neuronów do wyładowywania się w określonych fazach okresowego sygnału akustycznego. Nie oznacza ona, że każdy neuron generuje potencjał czynnościowy przy każdym cyklu fali; istotna jest raczej powtarzalna relacja między momentem wyładowania a fazą bodźca, której znaczenie ujawnia się w rozkładzie wielu zdarzeń neuronalnych.

Badania Christine Köppl z 1997 roku (Journal of Neuroscience) wykazały wyjątkowo wysoką precyzję synchronizacji fazowej we włóknach nerwu słuchowego płomykówki oraz w komórkach jądra wielkokomórkowego. Autorka zarejestrowała odpowiedzi pozwalające rozpoznawać synchronizację z sygnałami o częstotliwościach do około 10 kHz, co na tle wielu innych kręgowców stanowi niezwykle szeroki zakres wykorzystania czasowego kodowania sygnałów akustycznych. Wyniki wskazały również, że precyzyjna synchronizacja może występować przy poziomach ciśnienia akustycznego zbyt niskich, by wywołać wyraźny wzrost przeciętnej częstości wyładowań. Oznacza to, że informacja o strukturze czasowej bodźca pozostaje dostępna nawet wtedy, gdy prosty pomiar liczby impulsów nie wskazuje na silną odpowiedź. Badanie wykazało ponadto, że przekazywanie informacji przez kolejne połączenia synaptyczne nie odbywa się bez kosztów informacyjnych, gdyż synchronizacja w jądrze wielkokomórkowym przy części wyższych częstotliwości była mniej precyzyjna niż we włóknach nerwu słuchowego.

W świetle teorii informacji prowadzi to do istotnego rozróżnienia między kodowaniem liczbowym a czasowym. Częstość wyładowań neuronów (firing rate) jest jedną z miar aktywności neuronalnej, lecz nie wyczerpuje informacji zawartej w sekwencji potencjałów czynnościowych. Znaczenie mają bowiem dokładne momenty ich występowania, zależności czasowe między aktywnością różnych neuronów oraz synchronizacja z właściwościami bodźca. Dwa neurony mogą generować podobną liczbę impulsów w danym czasie, a mimo to przekazywać odmienne informacje ze względu na różny rozkład ich występowania. W przypadku lokalizacji dźwięku taka różnica jest kluczowa, ponieważ fizyczna wielkość, którą należy rozpoznać, sama ma charakter czasowy. Układ nerwowy płomyków stanowi więc przykład rozwiązania biologicznego, w którym wysoka dokładność nie wynika wyłącznie z intensywności pobudzenia, lecz z precyzyjnej organizacji jego przebiegu w czasie.

Wykorzystanie informacji czasowej napotyka jednak problem wynikający z okresowej struktury fal dźwiękowych. Jeśli sygnał akustyczny zawiera składową o określonej częstotliwości, podobne relacje fazowe mogą odpowiadać różnym rzeczywistym przesunięciom czasowym, oddzielonym wielokrotnościami okresu fali. Zjawisko to określa się jako niejednoznaczność fazową. Przy analizie pojedynczego tonu układ nerwowy mógłby zatem otrzymać kilka sprzecznych interpretacji położenia źródła.

Naturalne dźwięki emitowane przez poruszające się gryzonie mają jednak zwykle bardziej złożoną strukturę, z wieloma składowymi częstotliwościowymi zmiennymi w czasie. Integracja informacji z różnych pasm pozwala ograniczyć niejednoznaczność, gdyż zgodność wskazówek przestrzennych w szerokim zakresie częstotliwości zwiększa wiarygodność konkretnej lokalizacji. Neuronalne przetwarzanie informacji nie może zatem kończyć się na rozpoznawaniu pojedynczych różnic fazowych; wymaga dodatkowej integracji wyników obliczeń z obwodów wrażliwych na odmienne zakresy częstotliwości. Równolegle z kodowaniem międzyusznych różnic czasowych, układ słuchowy płomykówki przetwarza informacje o różnicach poziomu sygnałów docierających do obu uszu. Jest to szczególnie istotne ze względu na asymetrię zewnętrznych struktur słuchowych, która sprawia, że kierunkowa czułość lewego i prawego ucha zmienia się odmiennie wraz z położeniem źródła dźwięku. Przy określonych częstotliwościach układ wykorzystuje te różnice do rozpoznawania wysokości, czyli elewacji źródła względem głowy. W badaniach płomyków stwierdzono, że wskazówki czasowe są kluczowe dla wyznaczania azymutu, podczas gdy odpowiednio przetworzone różnice poziomu sygnału uczestniczą w określaniu elewacji. Nie należy jednak utożsamiać tego rozróżnienia z absolutnym i niezmiennym przyporządkowaniem każdej wskazówki jednemu wymiarowi przestrzeni.

Rzeczywista informacja akustyczna zależy od częstotliwości, kierunku, położenia głowy oraz właściwości otoczenia, a układ nerwowy stosuje bardziej złożone zależności niż prosta geometryczna triangulacja. Go Ashida w przeglądzie z 2015 roku podkreślał równoległą i hierarchiczną organizację tych dwóch szlaków obliczeniowych, których dane są następnie integrowane w strukturach śródmózgowia. Neuronalna organizacja przetwarzania informacji o natężeniu dźwięku obejmuje między innymi jądro kątowe (nucleus angularis) oraz dalsze ośrodki wstęgi bocznej.

Integracja sygnałów w neuronalnej mapie przestrzeni

W przeciwieństwie do obwodów wyspecjalizowanych w precyzyjnym przekazywaniu informacji czasowej, ten szlak służy przede wszystkim reprezentowaniu poziomu i innych właściwości amplitudowych sygnału. Choć oba systemy nie są całkowicie niezależne pod względem anatomicznym i fizjologicznym, ich specjalizacja pozwala na oddzielne przetwarzanie odmiennych wymiarów informacji akustycznej.

Następnie dane te trafiają do struktur śródmózgowia, gdzie następuje ich integracja. Organizację tę można wyjaśnić zasadą przetwarzania równoległego, charakterystyczną również dla innych układów sensorycznych. Zamiast jednej sekwencji obliczeń, w której wszystkie właściwości bodźca analizowane byłyby kolejno, układ nerwowy przetwarza różne cechy sygnału jednocześnie, by następnie zintegrować wyniki w ośrodkach wyższego rzędu. Takie rozwiązanie zwiększa efektywność i pozwala zachować wyspecjalizowane mechanizmy kodowania poszczególnych parametrów.

Kluczowe dla utworzenia przestrzennej reprezentacji dźwięku jest jądro zewnętrzne wzgórka dolnego (external nucleus of the inferior colliculus – ICX). To tutaj docierają przetworzone informacje o różnicach czasowych i poziomach sygnałów akustycznych, które są integrowane przez neurony wykazujące szczególną selektywność przestrzenną. Komórki te reagują na określone kombinacje wskazówek sensorycznych odpowiadające konkretnym obszarom otoczenia. W rezultacie powstaje uporządkowana topograficznie reprezentacja kierunków, z których dochodzą dźwięki. Neurony posiadają odmienne pola recepcyjne, a ich preferowane kierunki tworzą systematyczny rozkład w obrębie struktury mózgowej. Właśnie badając ICX płomykówki, Knudsen i Konishi wykazali pod koniec lat siedemdziesiątych XX wieku istnienie neuronalnej mapy przestrzeni słuchowej, która stała się jednym z najważniejszych modeli neurobiologii orientacji przestrzennej. Znaczenie tego odkrycia uwidacznia się szczególnie przy zestawieniu tej mapy z systemami innych zmysłów. W układzie wzrokowym retinotopia oznacza zachowanie

przestrzennego porządku punktów obrazu podczas ich reprezentowania przez neurony w kolejnych ośrodkach. Analogiczne zależności topograficzne między powierzchnią ciała a strukturami ośrodkowego układu nerwowego występują w układzie somatosensorycznym.

W przypadku słuchu położenie źródła nie jest bezpośrednio reprezentowane na powierzchni narządu receptorowego, gdyż ślimak koduje przede wszystkim częstotliwości. Powstanie mapy przestrzeni słuchowej wymaga zatem obliczeniowego przekształcenia informacji o relacjach między sygnałami docierającymi do obu uszu. Mapa ICX jest więc strukturą wtórnie konstruowaną na podstawie właściwości bodźców, a nie prostą projekcją przestrzennego uporządkowania receptorów.

Kodowanie populacyjne i integracja wielozmysłowa

Rozróżnienie to pozwala zrozumieć, dlaczego odkrycie map słuchowych miało tak duże znaczenie dla teorii neuronalnego kodowania informacji. Topograficzna reprezentacja przestrzeni nie oznacza jednak, że pojedynczy neuron posiada jednoznacznie przypisaną, niezwykle wąską lokalizację, odpowiadającą jednemu punktowi świata zewnętrznego. Pola recepcyjne neuronów mają określoną szerokość, a ich odpowiedzi zależą od intensywności, częstotliwości, charakterystyki czasowej i warunków prezentacji sygnału. Wiele neuronów może reagować na ten sam bodziec, choć z różną siłą, a jeden neuron może uczestniczyć w reprezentowaniu różnych kierunków z różnym prawdopodobieństwem. Dlatego współczesna neurobiologia rozpatruje zarówno kodowanie miejscowe, związane z topograficznym przyporządkowaniem neuronów do określonych obszarów przestrzeni, jak i kodowanie populacyjne, w którym informacja zawarta jest w rozkładzie aktywności większej grupy komórek. Konishi wskazywał, że oba podejścia nie muszą być wzajemnie wykluczające.

Integracja informacji pochodzących z szeroko dostrojonych neuronów niższego rzędu może prowadzić do wytwarzania bardziej selektywnych odpowiedzi w ośrodkach wyższych; dzięki temu kodowanie populacyjne i miejscowe mogą uczestniczyć w kolejnych etapach tego samego procesu obliczeniowego. Szczególnie interesująca jest rozbieżność między szerokością pól recepcyjnych pojedynczych neuronów a precyzją orientacyjną całego organizmu. W przeglądzie mechanizmów lokalizacji dźwięku opublikowanym w Physiological Reviews wskazano, że przeciętna szerokość dostrojenia przestrzennego niektórych neuronów pokrywy wzrokowej płomykówki może wynosić około dwudziestu stopni, podczas gdy behawioralna dokładność rozróżniania kierunków jest znacznie większa i w odpowiednich warunkach osiąga kilka stopni.

Ta pozorna sprzeczność wynika z faktu, że informacja o położeniu źródła nie musi być odczytywana wyłącznie na podstawie odpowiedzi jednego neuronu. Rozkład aktywności całej populacji, względne zmiany częstości wyładowań i ich statystyczna zmienność mogą umożliwiać dokładniejsze oszacowanie kierunku niż pozwala na to szerokość pola recepcyjnego pojedynczej komórki.

Mechanizm ten stanowi ważny argument przeciwko utożsamianiu jednostkowej właściwości neuronu z granicą sprawności poznawczej całego układu nerwowego. Istnienie uporządkowanych map przestrzeni słuchowej nie oznacza również, że wszystkie szlaki przetwarzania dźwięku w mózgu sowy posługują się identycznym sposobem kodowania. Badania wykazały znaczenie co najmniej dwóch odmiennych dróg przetwarzania informacji słuchowej: układów śródmózgowiowych i przodomózgowiowych. Pierwszy z nich, związany z przekazywaniem informacji przez jądro zewnętrzne wzgórka dolnego do pokrywy wzrokowej, uczestniczy w precyzyjnym lokalizowaniu źródła i przygotowywaniu reakcji orientacyjnych. Drugi obejmuje struktury wzgórzowe i przodomózgowiowe, w tym nucleus ovoidalis, pole L oraz odpowiednie rejony arkopalium. W tych ośrodkach informacje o przestrzeni mogą być reprezentowane w sposób mniej bezpośrednio topograficzny, a właściwości odpowiedzi neuronalnych wskazują na odmienne zadania funkcjonalne. Rozróżnienie to podważa przekonanie, że mapa przestrzeni stanowi jedyny możliwy sposób reprezentowania położenia źródła dźwięku; układ nerwowy może wykorzystywać odmienne kody neuronalne w zależności od rodzaju zachowania i wymaganej dokładności.

Kolejnym etapem przetwarzania informacji jest pokrywa wzrokowa śródmózgowia, czyli tectum opticum (homologiczna względem wzgórka górnego blaszki czworaczej u ssaków). Nazwa tej struktury nie powinna prowadzić do mylnego przekonania, że przetwarza ona wyłącznie bodźce wzrokowe. U płomykówki stanowi ona miejsce integracji informacji z różnych modalności sensorycznych i uczestniczy w organizowaniu zachowań orientacyjnych. Docierają do niej sygnały reprezentujące położenie obiektów w przestrzeni wzrokowej oraz dane z mapy słuchowej, co umożliwia skoordynowanie obu reprezentacji. W warunkach prawidłowego rozwoju neuronalne mapy wzrokowa i słuchowa pozostają względnie zgodne topograficznie – aktywność odnosząca się do określonego kierunku w jednej modalności może współwystępować z aktywnością reprezentującą ten sam kierunek w drugiej. Pozwala to wykorzystać informacje akustyczne do skierowania uwagi i głowy ku obiektowi, który następnie zostaje rozpoznany wzrokowo. Zdolność łączenia tych danych wymaga jednak rozwiązania zasadniczego problemu: mózg musi rozpoznać, czy sygnały z różnych narządów odnoszą się do tego samego obiektu.

Jednoczesność wystąpienia światła i dźwięku nie zawsze oznacza wspólne źródło, podobnie jak bliskość przestrzenna dwóch bodźców nie jest dowodem ich związku przyczynowego. W naturalnym środowisku istnieje wiele niezależnych źródeł, których sygnały mogą nakładać się w

czasie i przestrzeni. Integracja wielozmysłowa wymaga zatem wykorzystania odpowiednio zorganizowanych zależności przestrzennych, czasowych i statystycznych. Z punktu widzenia modeli probabilistycznych można opisywać ją jako proces szacowania prawdopodobieństwa wspólnej przyczyny sygnałów i łączenia ich zgodnie z wiarygodnością dostępnych danych. Nie oznacza to jednak, że mózg sowy jawnie oblicza rachunek prawdopodobieństwa według formalnych reguł statystyki.

Modele bayesowskie i pokrewne koncepcje służą przede wszystkim do matematycznego opisu relacji między niepewnością sygnałów, uprzednimi oczekiwaniami a obserwowanym zachowaniem. Ich biologiczna użyteczność zależy od możliwości wykazania, że przewidywania modelu odpowiadają rzeczywistym właściwościom neuronalnym i behawioralnym.

Doświadczenie kształtuje neuronalne mapy przestrzeni

W badaniach nad płomykówkami szczególnie interesujący jest przypadek niezgodności informacji wzrokowej i słuchowej. Gdy źródło dźwięku zostaje zlokalizowane w określonym kierunku, lecz dane wzrokowe wskazują na inne położenie obiektu, układ nerwowy musi rozstrzygnąć, czy oba sygnały odnoszą się do tego samego zdarzenia i który z nich powinien przeważyć nad zachowaniem. Rozwiązanie nie zawsze sprowadza się do prostego wyboru jednej modalności sensorycznej; może obejmować zmianę wagi sygnałów, korektę orientacji głowy, wykorzystanie dodatkowych obserwacji lub modyfikację utrwalonych zależności między bodźcami. Kluczowa okazuje się tu zdolność uczenia się na podstawie powtarzalnych rozbieżności sensorycznych. Jeśli określony typ informacji akustycznej systematycznie prowadzi do błędnego wskazania położenia obiektu, układ nerwowy może dostosować sposób interpretacji tego sygnału, opierając się na bardziej niezawodnych wskazówkach z innej modalności.

Właśnie ten mechanizm stał się podstawą przełomowych eksperymentów dotyczących neuroplastyczności u ptaków. Klasyczny program badawczy Erica Knudsena i jego współpracowników polegał na modyfikowaniu informacji wzrokowej docierającej do młodych płomykówek za pomocą specjalnych okularów pryzmatycznych. Pryzmaty te przesuwały obraz w płaszczyźnie poziomej – często o około 23 stopnie – przez co rzeczywiste położenie źródła dźwięku przestawało odpowiadać jego pozornemu położeniu wzrokowemu. Zwierzę otrzymywało zatem dwa zestawy informacji odnoszących się do tej samej przestrzeni, lecz pozostających w systematycznej niezgodności.

Badacze mogli następnie obserwować zmiany w zachowaniu orientacyjnym oraz aktywności neuronów reprezentujących położenie źródeł dźwięku. U młodych osobników dochodziło do

stopniowego dostosowywania neuronalnych map przestrzeni słuchowej do zmienionych relacji między sygnałami wzrokowymi a akustycznymi. Proces ten nie ograniczał się jedynie do behawioralnej kompensacji przesunięcia optycznego; obejmował rzeczywiste zmiany w organizacji i właściwościach odpowiedzi neuronalnych, dzięki którym określone różnice międzyuszne zaczynały być kojarzone z nowymi kierunkami przestrzennymi. Wyniki tych eksperymentów dostarczyły silnego argumentu za tezą, że rozwój precyzyjnych reprezentacji sensorycznych nie jest wyłącznie rezultatem genetycznego programu dojrzewania układu nerwowego, lecz zależy również od doświadczenia.

Neuroplastyczność jako trwały zapis doświadczenia i zdolności adaptacyjnych

W tym miejscu należy odróżnić dwa poziomy plastyczności neuronalnej. Pierwszy obejmuje zmiany funkcjonalne, polegające na modyfikacji siły połączeń synaptycznych, progów pobudliwości i właściwości odpowiedzi neuronów na określone bodźce. Drugi dotyczy przemian strukturalnych, takich jak rozwój nowych rozgałęzień aksonalnych, zmiany liczby i rozmieszczenia połączeń synaptycznych oraz utrwalanie odmiennych konfiguracji obwodów neuronalnych.

Oba mechanizmy współuczestniczą w dostosowywaniu reprezentacji sensorycznych, a ich względne znaczenie zależy od wieku organizmu, rodzaju doświadczenia i właściwości danego układu. Badania nad płomykówkami wykazały, że długotrwałe doświadczenie zmienionych relacji wzrokowo-słuchowych może pozostawiać trwałe ślady anatomiczne w obwodach odpowiedzialnych za lokalizowanie źródeł dźwięku. W artykule opublikowanym w 2005 roku w Nature Neuroscience (Anatomical traces of juvenile learning in the auditory system of adult barn owls), Brie Ann Linkenhoker, Christina von der Ohe i Eric Knudsen przedstawili dowody na to, że połączenia neuronalne powstałe pod wpływem nietypowych doświadczeń we wczesnym okresie życia mogą przetrwać nawet po przywróceniu zwykłych warunków sensorycznych. Wynik ten ma znaczenie wykraczające poza szczegółową neurobiologię sów, ponieważ dostarcza materialnych przesłanek dla rozumienia pamięci jako trwałej zmiany organizacji układu nerwowego. Nie oznacza to jednak, że każdy rodzaj pamięci opiera się na identycznym mechanizmie ani że utrwalone połączenia synaptyczne są prostym odpowiednikiem pojedynczych wspomnień.

W przypadku map przestrzeni słuchowej można wykazać związek między doświadczeniem, przebudową określonych obwodów a późniejszą zdolnością do ponownego wykorzystania wyuczonych zależności. Organizm nie musi zatem za każdym razem od początku rekonstruować wszystkich właściwości wcześniej poznanej sytuacji sensorycznej; przebudowane połączenia tworzą

strukturę umożliwiającą szybsze ponowne dostosowanie do warunków, z którymi zwierzę spotkało się w przeszłości.

W tym sensie pamięć nie jest wyłącznie przechowywaniem informacji o zdarzeniach, lecz może polegać na utrwaleniu określonych możliwości działania i interpretowania przyszłych bodźców. Badania płomykówek pomagają wyjaśnić podstawową zasadę neurobiologiczną: doświadczenie zmienia nie tylko aktualny stan aktywności mózgu, ale i jego przyszłą zdolność reagowania na środowisko. Kluczowa jest tutaj koncepcja okresów sensytywnych – etapów rozwoju, w których określone obwody neuronalne wykazują zwiększoną podatność na przekształcenia zależne od doświadczenia. W młodym organizmie intensywnie zachodzą procesy tworzenia, wzmacniania i eliminowania połączeń synaptycznych, a rozwijające się struktury układu nerwowego cechują się znaczną elastycznością funkcjonalną. U płomykówek zdolność do dostosowywania map przestrzeni słuchowej do dużych przesunięć wzrokowych jest zazwyczaj wyraźnie większa u młodych osobników niż u dorosłych, choć nie oznacza to istnienia jednej uniwersalnej granicy wieku, po której plastyczność zostaje całkowicie wyłączona.

Przebieg zmian zależy m.in. od wcześniejszego doświadczenia, warunków utrzymania zwierząt oraz charakterystyki bodźców. W przeglądzie Auditory Processing, Plasticity, and Learning in the Barn Owl podkreślono, że właściwości środowiska hodowlanego mogą znacząco wpływać na zdolność późniejszego ponownego dostosowania układu słuchowego. Osobniki przebywające w dużych wolierach, umożliwiających lot i złożone zachowania przestrzenne, zachowywały zdolności adaptacyjne dłużej niż ptaki utrzymywane w ograniczonym środowisku.

Jeszcze bardziej interesujące wyniki przyniosły doświadczenia z modyfikacją sposobu wprowadzania zaburzeń sensorycznych u dorosłych ptaków. Linkenhoker i Knudsen wykazali w pracy opublikowanej w 2002 roku w Nature, że stopniowe zwiększanie przesunięcia pola widzenia umożliwiało dorosłym płomykówkom rozwijanie zdolności adaptacyjnych, które pozostawały znacznie bardziej ograniczone przy jednorazowym wprowadzeniu dużego zaburzenia. Niewielkie, następujące po sobie zmiany mogły zostać stopniowo skompensowane przez układ nerwowy, podczas gdy gwałtowna zmiana o podobnej łącznej wielkości nie prowadziła do równie skutecznego dostosowania.

Wynik ten wskazuje, że zakres neuroplastyczności zależy nie tylko od wieku i biologicznego potencjału organizmu, ale również od struktury doświadczenia. W szerszej perspektywie stanowi to ważną przesłankę dla teorii uczenia się stopniowego, według której zadania o rosnącym poziomie trudności mogą prowadzić do zmian niedostępnych podczas jednorazowej ekspozycji na duże zakłócenie. Nie należy jednak automatycznie przenosić tego rezultatu na wszystkie formy uczenia się zwierząt i ludzi, gdyż empiryczne potwierdzenie dotyczyło konkretnego układu neuronalnego i

określonej manipulacji sensorycznej. Kolejne badania wykazały, że dla neuroplastyczności kluczowy może być nie tylko charakter bodźców, ale i możliwość wykonywania zachowań o bezpośredniej wartości biologicznej.

W badaniu Hunting Increases Adaptive Auditory Map Plasticity in Adult Barn Owls (Journal of Neuroscience, 2005) porównano dorosłe płomykówki poddane działaniu pryzmatów, które różniły się sposobem pozyskiwania pokarmu. Jedna grupa otrzymywała martwe myszy, podczas gdy druga musiała samodzielnie polować na żywe ofiary. Okres eksperymentu wynosił dziesięć tygodni.

Aktywne polowanie zwiększa plastyczność neuronalną

Badacze stwierdzili, że u ptaków wykonujących rzeczywiste zachowania łowieckie zmiany dostrojenia neuronalnych map przestrzeni słuchowej były przeciętnie około pięciokrotnie większe niż u osobników karmionych bez konieczności polowania. Co więcej, większa plastyczność neuronalna wiązała się z poprawą skuteczności w przechwytywaniu zdobyczy.

Eksperyment ten dowodzi, że znaczenie doświadczenia sensorycznego zależy od jego osadzenia w pełnej sekwencji zachowania. Zwierzę jedynie odbierające bodźce wzrokowe i akustyczne nie znajduje się w tej samej sytuacji neurobiologicznej, co organizm, który musi wykorzystać te informacje do wykonania precyzyjnego ruchu, zdobycia pokarmu i skorygowania działania na podstawie wyniku próby. Aktywne polowanie angażuje układy motoryczne, mechanizmy integracji sensorycznej oraz procesy związane z biologiczną wartością rezultatu. Umożliwia to zatem uczenie się na podstawie konsekwencji działania, co wykracza poza bierną ekspozycję na bodźce. Wynik ten współbrzmi z tradycją badań nad uczeniem sensomotorycznym, w których organizm nie jest traktowany jako bierny odbiornik informacji, lecz jako aktywny uczestnik procesu poznawania środowiska. Nie oznacza to jednak, że badanie pozwoliło jednoznacznie wskazać wszystkie mechanizmy neuronalne odpowiadające za zwiększenie plastyczności. Rozstrzygnięcie roli poszczególnych systemów neuromodulacyjnych, sygnałów błędu, procesów uwagi i mechanizmów nagrody wymaga dalszych analiz. Warto tu przywołać pojęcie aktywnego poznania, rozwijanego w neuronauce i współczesnej filozofii umysłu.

Organizm może wpływać na jakość i charakter odbieranych informacji poprzez odpowiednie sterowanie własnym zachowaniem. Obrócenie głowy zmienia relacje pomiędzy sygnałami docierającymi do obu uszu, przemieszczenie ciała modyfikuje perspektywę wzrokową, a zbliżenie się do źródła dźwięku poprawia stosunek sygnału do szumu.

Poznanie w tym ujęciu nie ogranicza się do przetwarzania danych napływających z otoczenia, lecz obejmuje aktywne kształtowanie warunków, w których dane te są pozyskiwane. Sowy stanowią szczególnie interesujący przypadek tego mechanizmu; ich charakterystyczne ruchy głowy, zatrzymanie przed atakiem czy zmiany trajektorii lotu mogą służyć jednocześnie organizacji zachowania i zwiększaniu dostępności informacji sensorycznej. Nie wszystkie ruchy pełnią jednak identyczną funkcję, a wykazanie ich poznawczej użyteczności wymaga odrębnego zbadania zależności pomiędzy zachowaniem a zmianą jakości sygnałów.

Ważną rolę w tej integracji odgrywają układ przedsionkowy i mechanizmy stabilizacji orientacji przestrzennej. Podczas lotu sowa musi odróżniać zmiany położenia obiektów wynikające z ich rzeczywistego ruchu od tych spowodowanych przemieszczaniem się własnej głowy i tułowia. Narząd przedsionkowy ucha wewnętrznego dostarcza informacji o przyspieszeniach kątowych i liniowych, natomiast sygnały proprioceptywne informują o położeniu poszczególnych elementów ciała. Ich integracja z danymi wzrokowymi i słuchowymi umożliwia korektę reakcji ruchowych oraz utrzymywanie stabilności orientacji. Znaczenie tych mechanizmów jest szczególnie duże u sów, których oczy mają ograniczoną ruchomość w oczodołach, przez co ruchy głowy dominują w kierowaniu pola widzenia. Stabilizacja spojrzenia nie musi jednak oznaczać całkowitego unieruchomienia głowy; może obejmować skoordynowane reakcje kompensacyjne, które ograniczają niepożądane zmiany obrazu podczas przemieszczania się całego organizmu.

Selektywna uwaga i neuronalne kodowanie istotności bodźców

Równie ważne okazuje się poznawcze znaczenie selekcji bodźców. Naturalne środowisko nie dostarcza bowiem jednego, odizolowanego sygnału, który można bez przeszkód przyporządkować do konkretnego źródła. W krajobrazie leśnym lub rolniczym jednocześnie współbrzmią odgłosy wiatru, szum roślinności, dźwięki owadów, ptaków, gryzoni i innych zwierząt.

Zadaniem układu nerwowego nie jest zatem jedynie lokalizowanie źródeł dźwięków, lecz przede wszystkim wyodrębnianie informacji istotnych dla aktualnego zachowania. Problem ten można analizować w ramach teorii selektywnej uwagi i neuronalnego kodowania istotności bodźców, określanej angielskim terminem salience. W ujęciu biologicznym istotność nie musi odpowiadać największemu natężeniu fizycznemu sygnału; może zależeć od jego charakterystyki czasowej, położenia, wcześniejszego doświadczenia oraz znaczenia dla bieżącego działania. Cichy szelest potencjalnej ofiary może mieć dla polującej sowy większą wartość informacyjną niż znacznie głośniejszy, lecz przewidywalny dźwięk otoczenia.

Najnowsze badania wskazują, że mechanizmy takiego wyboru angażują nie tylko zmiany częstości wyładowań neuronów, ale i ich wzajemną synchronizację. Andrea J. Bae, Roland Ferger i José L. Peña w pracy z 2024 roku opublikowanej w Journal of Neuroscience pod tytułem Auditory Competition and Coding of Relative Stimulus Strength across Midbrain Space Maps of Barn Owls analizowali odpowiedzi neuronów w jądrze zewnętrznym wzgórka dolnego i pokrywie wzrokowej płomykówek, którym prezentowano konkurujące sygnały akustyczne. Badacze wykazali, że zwiększenie natężenia bodźca konkurencyjnego prowadziło do osłabienia odpowiedzi neuronów reprezentujących inne obszary przestrzeni. Odkryto również, że w pokrywie wzrokowej względna siła konkurujących sygnałów była reprezentowana przez zmiany synchronizacji potencjałów czynnościowych sąsiednich neuronów. Zjawisko to pozostawało powiązane z oscylacjami lokalnych potencjałów pola w zakresie gamma, co wskazuje na możliwość wykorzystywania czasowej organizacji aktywności populacyjnej jako dodatkowego mechanizmu reprezentowania istotności bodźców.

Wyniki te wymagają interpretacji uwzględniającej zarówno ich znaczenie, jak i ograniczenia metodologiczne. Eksperyment przeprowadzono na niewielkiej liczbie zwierząt, wykorzystując wielokanałowe rejestracje neuronalne oraz kontrolowane warunki prezentacji bodźców. Duża liczba zarejestrowanych jednostek neuronalnych zwiększa szczegółowość analizy fizjologicznej, lecz nie jest tożsama z dużą liczbą niezależnych organizmów. Autorzy badania wskazali, że synchronizacja wyładowań może stanowić dodatkowy sposób kodowania względnej siły konkurujących sygnałów w strukturach śródmózgowia. Nie oznacza to jednak, że wykazano bezpośrednią tożsamość oscylacji gamma ze świadomą uwagą lub że podobny mechanizm działa identycznie u wszystkich kręgowców. Związek między synchronizacją neuronalną a zachowaniem wymaga dalszych eksperymentów, obejmujących pomiary odpowiedzi ruchowych, manipulowanie aktywnością określonych obwodów i analizowanie zachowania w środowiskach o bardziej naturalnej złożoności akustycznej.

Z punktu widzenia neuronauki obliczeniowej istotne pozostaje to, że mapa przestrzeni nie jest jedynie statycznym odwzorowaniem rozmieszczenia źródeł dźwięków. Jej aktywność zależy od wzajemnego oddziaływania konkurujących sygnałów, które mogą wzmacniać lub osłabiać odpowiedzi określonych populacji neuronalnych. Procesy hamowania bocznego, modulacji zależnej od kontekstu i synchronizacji sprawiają, że reprezentacja jednego bodźca uzyskuje przewagę nad innymi.

Mapa przestrzeni staje się zatem elementem systemu uczestniczącego w wyborze kierunku reakcji, a nie wyłącznie biernym narzędziem pomiaru położenia obiektów. Takie rozumienie stanowi ważny pomost pomiędzy neurobiologią percepcji a neurobiologią działania, ponieważ umożliwia

wyjaśnianie, w jaki sposób informacje sensoryczne zostają przekształcone w decyzje ruchowe podejmowane w warunkach ograniczonego czasu i konkurencji bodźców.

Zdolność precyzyjnego przetwarzania informacji akustycznych nie oznacza jednak odporności na zakłócenia antropogeniczne. Hałas drogowy, przemysłowy i infrastrukturalny może podnosić poziom tła akustycznego, ograniczając możliwość wykrywania słabych sygnałów pochodzących od potencjalnych ofiar. Zjawisko to określa się jako maskowanie akustyczne – utrudnienie detekcji jednego sygnału wskutek obecności innego. Jego skuteczność zależy między innymi od zakresu częstotliwości, natężenia, struktury czasowej i podobieństwa maskującego bodźca do sygnału biologicznie istotnego. Nie każdy rodzaj hałasu musi zatem wpływać na sowy w jednakowym stopniu. Dźwięki o odmiennych częstotliwościach mogą zakłócać różne fragmenty przetwarzania sensorycznego, a sygnały okresowe i przewidywalne mogą być traktowane inaczej niż nagłe, nieregularne zdarzenia akustyczne. Dodatkowo obecność hałasu może zmieniać zachowanie ofiar, co prowadzi do pośrednich konsekwencji ekologicznych niezależnych od samego maskowania słuchowego u drapieżnika.

Istotnych danych dostarczyło badanie z 2016 roku opublikowane w Biological Conservation pod tytułem Anthropogenic noise impairs owl hunting behavior. Naukowcy przeprowadzili eksperymenty z udziałem 31 dziko żyjących, czasowo schwytanych włochatek amerykańskich (Aegolius acadicus), którym umożliwiano polowanie w kontrolowanych warunkach akustycznych odpowiadających różnym poziomom hałasu generowanego przez instalacje sprężania gazu ziemnego. Zakres analizowanych poziomów hałasu wynosił około 46-73 dBA.

Wpływ hałasu i środowiska na efektywność łowiecką

Badacze wykazali zależność między wzrostem natężenia hałasu a spadkiem skuteczności wykrywania i przechwytywania ofiar. W zastosowanym modelu statystycznym zwiększenie hałasu o jeden decybel wiązało się z obniżeniem ilorazu szans skutecznego polowania o około osiem procent, w granicach przedziału niepewności wskazanego przez autorów. Należy tu wyraźnie odróżnić tę miarę od bezwzględnego spadku prawdopodobieństwa sukcesu o osiem punktów procentowych, gdyż iloraz szans i prawdopodobieństwo nie są wielkościami tożsamymi.

Wyniki eksperymentu wskazują na realne zagrożenie dla efektywności łowieckiej sów, choć ich przeniesienie na inne gatunki, środowiska czy rodzaje hałasu wymaga uwzględnienia różnic ekologicznych oraz ograniczeń warunków badawczych. Z perspektywy ekologii behawioralnej kluczowe znaczenie ma fakt, że nawet stosunkowo niewielkie pogorszenie detekcji zdobyczy może nieść długofalowe konsekwencje. Drapieżnik musi pozyskać odpowiednią ilość energii w

określonym czasie; jego sukces zależy od relacji między kosztem poszukiwań, prawdopodobieństwem wykrycia ofiary, skutecznością ataku a wartością energetyczną pokarmu. Jeśli hałas utrudnia lokalizację gryzoni, ptak może być zmuszony do wydłużenia czasu polowania lub zwiększenia intensywności przemieszczania się. Takie reakcje mogą częściowo kompensować zakłócenia sensoryczne, lecz jednocześnie podnoszą koszty metaboliczne i zwiększają ekspozycję na zagrożenia. W okresie rozrodu skutki te stają się jeszcze bardziej złożone – dorosłe osobniki muszą zaspokajać nie tylko własne potrzeby, ale i dostarczać pokarm potomstwu. Spadek skuteczności łowieckiej oddziałuje więc pośrednio na kondycję piskląt, tempo ich rozwoju i szanse na przeżycie. Mechanizm ten pokazuje, jak wpływ środowiskowy, pozornie ograniczony do jednego zmysłu, rzutuje na poziom całej populacji.

Warto w tym miejscu przywołać obserwacje terenowe zawarte w książce Chrisa Sperringa „Ghosts of the Night". Opisy polowań płomykówek w krajobrazie Somerset Levels podkreślają ścisły związek między strukturą roślinności, aktywnością drobnych ssaków a możliwością efektywnego wykorzystania słuchu. Norniki poruszające się w gęstych trawach mogą pozostawać niewidoczne dla oka, jednocześnie emitując sygnały akustyczne, które pozwala lokalizować wyspecjalizowanemu drapieżnikowi. Skuteczność tej relacji zależy jednak od całego układu środowiskowego.

Nadmierna wilgotność, zamarzanie gruntu, zmiana struktury roślinności czy załamanie liczebności gryzoni mogą ograniczać dostępność zdobyczy niezależnie od sprawności aparatu sensorycznego sowy. Nawet wyjątkowo rozwinięte zdolności neuronalne nie zapewniają więc pełnej niezależności od warunków ekologicznych. Biologiczna skuteczność zmysłu jest funkcją zarówno jego własnych właściwości, jak i fizycznych cech otoczenia oraz zachowania organizmów będących źródłem informacji. Prowadzi to do koncepcji ekologii sensorycznej, badającej sposoby, w jakie organizmy pozyskują i wykorzystują informacje w konkretnych warunkach środowiskowych. Zmysły nie ewoluują w izolacji od właściwości bodźców kluczowych dla przeżycia. Środowiska wodne, leśne, stepowe czy pustynne różnią się warunkami propagacji światła, dźwięku i sygnałów chemicznych; dostępność informacji zmienia się także wraz z porą doby, temperaturą, wilgotnością i strukturą przestrzenną siedliska.

W tym ujęciu nie istnieje jedno uniwersalne kryterium doskonałości sensorycznej, które pozwalałoby uszeregować organizmy według maksymalnej sprawności poznawczej. Wysoka czułość na konkretny zakres częstotliwości może być korzystna dla jednego gatunku, podczas gdy inny zyska więcej dzięki rozpoznawaniu zmian natury świetlnej lub ruchu obiektów. Anatomia i neurofizjologia sów stanowią zatem przykład adaptacyjnego powiązania możliwości organizmu z informacyjną strukturą jego środowiska. W perspektywie ewolucyjnej kluczowe są sprzężenia zwrotne między sprawnością sensoryczną drapieżnika a zachowaniem ofiar. Drobne ssaki

podlegają doborowi naturalnemu sprzyjającemu ograniczaniu wykrywalności, wykorzystywaniu osłony roślinnej, zmianom aktywności dobowej czy rozpoznawaniu sygnałów obecności wroga. Z kolei sowy zyskują dzięki rozwiązaniom pozwalającym wychwytywać coraz słabsze lub bardziej niejednoznaczne sygnały.

Wzajemne oddziaływania te można rozpatrywać w świetle teorii koewolucji antagonistycznej, choć wykazanie rzeczywistego procesu koewolucyjnego wymaga dowodów, że zmiany dziedziczne po jednej stronie relacji wpływają na selekcję po drugiej. Sama obserwacja skutecznego drapieżnictwa nie wystarcza do potwierdzenia tego zjawiska; niezbędne byłyby badania zmienności genetycznej, mechanizmów zachowania, relacji populacyjnych oraz sukcesu reprodukcyjnego. Pojęcie ekologicznego wyścigu zbrojeń może zatem służyć jako użyteczna metafora, o ile pozostaje podporządkowane precyzyjnemu wyjaśnieniu biologicznemu.

Regeneracyjne zdolności ptasiego układu słuchowego

Neurobiologia sów dostarcza również interesujących danych na temat zdolności regeneracyjnych ptasiego układu słuchowego. U wielu ssaków uszkodzenie komórek rzęsatych narządu Cortiego skutkuje trwałym ubytkiem słuchu, gdyż możliwości odtworzenia tych wyspecjalizowanych receptorów są bardzo ograniczone. W przypadku ptaków badania wykazały natomiast zdolność do regeneracji komórek rzęsatych w nabłonku słuchowym po określonych typach uszkodzeń. Jennifer Stone i Douglas Cotanche w przeglądzie z 2007 roku opisali mechanizmy, dzięki którym komórki podporowe mogą uczestniczyć w tworzeniu nowych komórek sensorycznych – m.in. poprzez ponowne wejście w cykl komórkowy i różnicowanie potomnych komórek. Zjawisko to stanowi istotny model badawczy dla biologii regeneracyjnej oraz poszukiwań metod leczenia uszkodzeń słuchu u ssaków. Nie oznacza to jednak, że sowy są odporne na długotrwałe działanie intensywnego hałasu lub że ich potencjał regeneracyjny gwarantuje pełny powrót do sprawności po każdym urazie. Biologiczna możliwość odtworzenia konkretnych receptorów nie jest bowiem tożsama z przywróceniem prawidłowej organizacji całego układu neuronalnego.

Słuch jako narzędzie komunikacji i granice poznania subiektywnego

Rola słuchu w komunikacji społecznej sów jest zagadnieniem równie istotnym. Choć większość badań eksperymentalnych nad płomykówką skupia się na lokalizacji źródeł dźwięku podczas polowania, ten sam aparat sensoryczny służy do rozpoznawania nawoływań osobników własnego

gatunku, sygnałów terytorialnych, zachowań godowych oraz komunikacji między rodzicami a potomstwem. Informacja akustyczna posiada więc co najmniej dwa zasadnicze wymiary: przestrzenny, dotyczący położenia źródła, oraz komunikacyjny, odnoszący się do biologicznego znaczenia sygnału. Rozpoznanie partnera, konkurenta lub pisklęcia wymaga bowiem analizy właściwości częstotliwościowych, czasowych i amplitudowych wokalizacji, a nie jedynie ustalenia kierunku ich pochodzenia.

Układ słuchowy pełni zatem funkcje wykraczające poza zdobywanie pożywienia, uczestnicząc w organizacji struktury społecznej i reprodukcyjnej gatunku. Szczegółowa analiza tych zależności znajdzie odzwierciedlenie w późniejszym omówieniu biologii rozrodu, opieki rodzicielskiej i terytorializmu. Należy jednak wyraźnie oddzielić rozpoznawanie biologicznego znaczenia sygnału od przypisywania zwierzęciu ludzkich kategorii semantycznych.

Nawoływanie terytorialne może wywołać określoną reakcję konkurenta, a głos pisklęcia zwiększyć prawdopodobieństwo dostarczenia pokarmu przez rodzica, lecz nie oznacza to automatycznie, że komunikacja ta posiada składnię, semantykę i pragmatykę odpowiadające właściwościom ludzkiego języka. Współczesna bioakustyka i etologia komunikacji wykorzystują analizę sygnałów oraz eksperymenty z ich odtwarzaniem, aby ustalać związki między charakterystyką wokalizacji a zachowaniem odbiorców. Coraz większą uwagę poświęca się przy tym indywidualnemu zróżnicowaniu sygnałów, możliwości rozpoznawania konkretnych osobników i zależnościom między komunikacją a doświadczeniem społecznym. Sowy stanowią wartościowy materiał badawczy właśnie dlatego, że znaczna część ich aktywności odbywa się w warunkach ograniczonej widoczności, gdzie komunikacja akustyczna odgrywa kluczową rolę. Złożoność neuronalnego przetwarzania informacji prowadzi również do pytania o granice poznawcze badań nad zwierzęcym doświadczeniem. Nauki przyrodnicze potrafią identyfikować aktywność struktur mózgowych, rekonstruować mechanizmy kodowania bodźców i wykazywać związki przyczynowe między aktywnością neuronalną a zachowaniem.

Znacznie trudniejsze pozostaje jednak ustalenie subiektywnego charakteru doświadczenia innego organizmu. W filozofii umysłu problem ten sformułował szczególnie wyraziście Thomas Nagel w rozważaniach dotyczących możliwości poznania doświadczenia nietoperza. Jego podstawowa intuicja polega na wskazaniu różnicy pomiędzy obiektywną wiedzą o fizjologii i zachowaniu organizmu a dostępem do tego, jak określone doświadczenie przedstawia się samemu podmiotowi. W odniesieniu do sów podobny problem dotyczy sposobu przeżywania informacji słuchowej, jej relacji z percepcją wzrokową oraz ewentualnego znaczenia świadomości w organizowaniu zachowań łowieckich. Neurobiologiczne mapy przestrzeni nie są dosłownymi obrazami rzeczywistości w sensie ludzkiego doświadczenia wzrokowego, a skuteczność lokalizacji dźwięku nie

dowodzi istnienia określonego rodzaju świadomej reprezentacji przestrzeni. Jednocześnie brak możliwości bezpośredniego odtworzenia doświadczenia zwierzęcia nie stanowi dowodu jego nieistnienia.

Zagadnienie to należy rozpatrywać w szerszej perspektywie współczesnych badań nad świadomością zwierząt, opierających się na danych o złożoności zachowania, zdolnościach uczenia się, organizacji układu nerwowego i reakcjach na bodźce biologicznie istotne. Metodologicznie konieczne jest odróżnienie świadomości fenomenalnej, rozumianej jako subiektywny charakter doświadczenia, od różnych form przetwarzania informacji, uwagi i kontroli zachowania. Zdolność do wytwarzania map przestrzeni sensorycznej może bowiem funkcjonować niezależnie od świadomego odczytywania ich treści w rozumieniu ludzkiej introspekcji.

Sowy stanowią interesujący przypadek organizmów o wysokim poziomie specjalizacji neuronalnej, a jednocześnie odległych od człowieka pod względem historii ewolucyjnej i organizacji mózgu. Nie należy więc bezkrytycznie przenosić na ptaki modeli świadomości opracowanych głównie na podstawie badań ssaków naczelnych. Porównawcza neuronauka wymaga rozpoznawania zarówno homologii struktur, jak i możliwych podobieństw funkcjonalnych powstających niezależnie w toku ewolucji. Osobnego omówienia wymaga aksjologiczne znaczenie eksperymentów, które umożliwiły rozwój wiedzy o układzie nerwowym sów. Badania wykorzystujące manipulacje wzrokowe, rejestracje elektrofizjologiczne i eksperymentalne zmiany warunków sensorycznych dostarczyły przełomowych ustaleń dotyczących plastyczności mózgu, ale jednocześnie wiązały się z ingerencją w funkcjonowanie żywych organizmów.

Od neurobiologii do etyki i fizyki lotu

Współczesna etyka badań na zwierzętach wymaga uwzględnienia zasad zastępowania eksperymentów metodami alternatywnymi, ograniczania liczby wykorzystywanych osobników oraz doskonalenia procedur w celu minimalizowania cierpienia i zaburzeń dobrostanu. Zasady te, znane jako koncepcja 3R (Replacement, Reduction, Refinement), nie są jedynie administracyjnymi wymogami, lecz wynikają z uznania moralnego znaczenia interesów organizmów zdolnych do odczuwania negatywnych stanów. Ich stosowanie powinno obejmować ocenę rzeczywistej wartości poznawczej eksperymentu, dostępności metod nieinwazyjnych, jakości warunków utrzymania zwierząt oraz proporcjonalności przewidywanych korzyści naukowych względem obciążeń badanych organizmów. W świetle dorobku neurobiologii zmysłów szczególnie istotne staje się rozpoznanie relacji między wiedzą naukową a odpowiedzialnością za środowisko. Jeśli wiadomo, że określone gatunki wykorzystują bardzo słabe sygnały akustyczne do lokalizowania zdobyczy, a

intensywny hałas ogranicza skuteczność ich polowań, wiedza ta stanowi podstawę do oceny konsekwencji planowania infrastruktury i zarządzania siedliskami.

Nie wynika z niej automatycznie jedyny dopuszczalny wariant decyzji gospodarczej, gdyż proces podejmowania rozstrzygnięć wymaga uwzględnienia także innych wartości i interesów społecznych. Pozwala ona jednak precyzyjniej ustalać biologiczne koszty określonych działań, identyfikować zagrożone populacje i projektować rozwiązania ograniczające negatywne oddziaływanie. Neurobiologia nie pozostaje zatem nauką oderwaną od praktyki ochrony przyrody; dostarcza podstaw do rozpoznawania mechanizmów, dzięki którym działalność człowieka może zmieniać informacyjną strukturę środowiska, a przez to oddziaływać na sukces ekologiczny organizmów.

Zasadniczy wniosek z przedstawionej analizy dotyczy rozumienia mózgu sowy jako dynamicznego układu przetwarzającego informacje, którego organizacja jest zarazem biologicznie wyspecjalizowana i częściowo podatna na zmiany zależne od doświadczenia. Wyspecjalizowane narządy słuchu umożliwiają uzyskiwanie precyzyjnych danych dotyczących czasowych i amplitudowych właściwości fal akustycznych. Kolejne obwody neuronalne przekształcają te dane w reprezentacje kierunku, integrują informacje z różnych pasm częstotliwościowych i łączą je z sygnałami wzrokowymi. Pokrywa wzrokowa uczestniczy w organizowaniu wspólnej przestrzeni sensorycznej, a mechanizmy selekcji bodźców sprzyjają reakcjom na informacje najbardziej istotne dla aktualnego zachowania.

Układ ten nie jest całkowicie niezmienny – doświadczenie wzrokowo-słuchowe, aktywność łowiecka i warunki rozwoju mogą prowadzić do modyfikacji właściwości neuronalnych oraz trwałych zmian w organizacji połączeń synaptycznych. Neurobiologiczna historia sów ukazuje zatem szczególną relację między ewolucją a uczeniem się. Dobór naturalny ukształtował organizację układu nerwowego umożliwiającą przetwarzanie określonych kategorii informacji, lecz nie musiał precyzyjnie określać wszystkich szczegółów jego funkcjonowania w każdym przyszłym środowisku. Część tych detali powstaje podczas rozwoju osobniczego, gdy mózg dostosowuje się do rzeczywistych relacji pomiędzy bodźcami, ciałem i otoczeniem. Możliwość takiego dostosowania ma swoje ograniczenia biologiczne, ale jednocześnie zwiększa zdolność organizmu do funkcjonowania w zmiennych warunkach.

Sowa nie jest więc jedynie automatem realizującym zapisany genetycznie program polowania, lecz organizmem, którego zachowanie powstaje dzięki współdziałaniu dziedzicznej organizacji neuronalnej, procesów dojrzewania i doświadczenia. Rozpoznanie tych zależności pozwala nadać bardziej precyzyjne znaczenie tradycyjnej metaforze sowy jako istoty zdolnej dostrzegać to, co pozostaje ukryte. Jej wyjątkowość nie wynika z nadprzyrodzonego wglądu, lecz ze zdolności do przekształcania słabych, rozproszonych i częściowo niejednoznacznych sygnałów środowiskowych

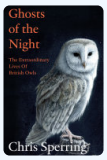
w informacje umożliwiające działanie. Wiedza naukowa zastępuje dawną metafizyczną interpretację wyjaśnieniem mechanistycznym, ale nie pozbawia badanego zjawiska poznawczej doniosłości.

Przeciwnie – ujawnia, że procesy zachodzące w niewielkim mózgu nocnego ptaka obejmują złożone obliczenia czasowe, przestrzenne i probabilistyczne, które przez długi czas pozostawały niedostępne ludzkiej obserwacji. To, co w tradycjach kulturowych uznawano za znak tajemniczej mądrości, okazuje się rezultatem współdziałania fizyki, biologii i historii ewolucyjnej. Pełne rozpoznanie sprawności sensorycznej sów wymaga jednak uwzględnienia jeszcze jednego elementu: relacji między odbieraniem dźwięku a hałasem wytwarzanym przez własny ruch. Drapieżnik wykorzystujący subtelne sygnały akustyczne musi funkcjonować w warunkach, w których praca skrzydeł, tarcie piór i przepływ powietrza mogą zakłócać odbiór informacji. W tym miejscu neurobiologia słuchu bezpośrednio łączy się z aerodynamiką, mechaniką płynów, akustyką i fizyką materiałów biologicznych.

Ewolucyjne przystosowania ograniczające hałas lotu okazują się więc nie tylko rozwiązaniami zwiększającymi szansę na niezauważone zbliżenie się do ofiary, lecz elementami szerszego systemu ochrony jakości informacji sensorycznej. Zrozumienie tej zależności wymaga szczegółowej analizy przepływu powietrza wokół skrzydeł, mikrostruktury piór oraz fizycznych mechanizmów powstawania i tłumienia dźwięków.

> Współczesna nauka zastępuje metafizyczną legendę o 'mądrości sów' precyzyjnym opisem obliczeń probabilistycznych i neuroplastyczności. Pozostaje jednak pytanie, czy pełne zrozumienie mechanizmów kodowania sygnałów w mózgu ptaka pozwoli nam kiedykolwiek dotknąć subiektywnej istoty jego doświadczenia. Być może największą tajemnicą nie jest to, jak sowa widzi w ciemności, lecz jak czuje świat, którego my – mimo całej aparatury pomiarowej – nigdy nie doświadczymy.

Inspiracje

[1] 

"Ghosts of the Night" Chris Sperring

HarperCollins UK | ISBN: 9780008659219

Chris Sperring MBE jest brytyjskim przyrodnikiem, obrońcą dzikiej przyrody i prezenterem, powszechnie uznawanym za czołowy autorytet w dziedzinie brytyjskich sów. Mieszka w Somerset i od 1991 roku pełni funkcję Conservation Officer w Hawk and Owl Trust, poświęcając ponad trzy dekady badaniom, obrączkowaniu i ochronie siedlisk rodzimych gatunków ptaków drapieżnych i sów w południowo-zachodniej Anglii. W uznaniu jego znaczącego wkładu w ochronę dzikiej przyrody i dbałość o środowisko, Sperring został w 2001 roku mianowany członkiem Orderu Imperium Brytyjskiego (MBE) za zasługi dla ochrony przyrody. Oprócz praktycznej pracy na rzecz ochrony przyrody, angażuje publiczność poprzez szeroko zakrojone audycje przyrodnicze, będąc prezenterem w programie Living World w BBC Radio 4 i występując w programach telewizyjnych takich jak Springwatch i Autumnwatch. Jest autorem książki Ghosts of the Night.

Chris Sperring *MBE is a British naturalist, wildlife conservationist, and broadcaster widely recognized as a leading authority on British owls. Based in Somerset, he has served as a Conservation Officer for the Hawk and Owl Trust since 1991, dedicating more than three decades to the study, ringing, and habitat conservation of native raptors and owl species across the South West of England. In recognition of his significant contributions to wildlife protection and environmental stewardship, Sperring was appointed a Member of the Order of the British Empire (MBE) in 2001 for services to nature conservation. Alongside his practical conservation work, he has engaged the public through extensive natural history broadcasting, serving as a presenter for BBC Radio 4's Living World and appearing on television programs such as Springwatch and Autumnwatch. He is the author of Ghosts of the Night.*

Hawk and Owl Trust

Literatura uzupełniająca

Artykuły naukowe

Prace autorów przywoływanych w tekście:

[1] "Building an Expert-Judgment-Based Model of Mangrove Fisheries"

James Hutchison, David P. Philipp, Julie E. Claussen, Octavio Aburto-Oropeza, Mauricio Carrasquilla-Henao, Eric Knudsen

2015 | Griffith Research Online

Źródło

[2] "Field Studies of the Interactions of Wild and Hatchery Pink and Chum Salmon in Prince William Sound and Southeast Alaska"

Eric Knudsen

2015 | 145th Annual Meeting of the American Fisheries Society

Źródło

[3] "The Oilbird: Hearing and Echolocation"

Masakazu Konishi, Eric I. Knudsen

1979 | Science | DOI: 10.1126/science.441731

Źródło

[4] "A place theory of sound localization."

Lloyd A. Jeffress

1948 | Journal of Comparative and Physiological Psychology | DOI: 10.1037/h0061495

Źródło

[5] "Cerebral Mechanisms in Behavior"

C. T. Morgan, Lloyd A. Jeffress

1953 | The American Journal of Psychology | DOI: 10.2307/1417992

Źródło

[6] "Localization of Sound from Single and Paired Sources"

T. T. Sandel, Donald C. Teas, W. E. Feddersen, Lloyd A. Jeffress

1955 | The Journal of the Acoustical Society of America | DOI: 10.1121/1.1908052

Źródło

[7] "The Measurement of Hearing"

Lloyd A. Jeffress, Ira J. Hirsh

1954 | The American Journal of Psychology | DOI: 10.2307/1418515

Źródło

[8] "Phase Locking to High Frequencies in the Auditory Nerve and Cochlear Nucleus Magnocellularis of the Barn Owl,Tyto alba"

Christine Köppl

1997 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.17-09-03312.1997

Źródło

[9] "Frequency Tuning and Spontaneous Activity in the Auditory Nerve and Cochlear Nucleus Magnocellularis of the Barn Owl Tyto alba"

Christine Köppl

1997 | Journal of Neurophysiology | DOI: 10.1152/jn.1997.77.1.364

Źródło

[10] "Maps of interaural time difference in the chicken's brainstem nucleus laminaris"

Christine Köppl, Catherine Elizabeth Carr

2008 | Biological Cybernetics | DOI: 10.1007/s00422-008-0220-6

Źródło

[11] "A neural map of interaural intensity differences in the brain stem of the barn owl"

Geoffrey A. Manley, Christine Köppl, M. Konishi

1988 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.08-08-02665.1988

Źródło

[12] "Low-frequency pathway in the barn owl's auditory brainstem"

Christine Köppl, Catherine E. Carr

1997 | The Journal of Comparative Neurology | DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19970210)378:2<265::aid-cne9>3.3.co;2-5

Źródło

[13] "Schisandrin B, a Lignan from Schisandra chinensis Prevents Cerebral Oxidative Damage and Memory Decline Through Its Antioxidant Property"

Tetsuya Konishi, Vijayasree V., Rajarajan A.

2012 | When Things Go Wrong - Diseases and Disorders of the Human Brain | DOI: 10.5772/34332

Źródło

[14] "Sound localization: Jeffress and beyond"

Go Ashida, Catherine Elizabeth Carr

2011 | Current Opinion in Neurobiology | DOI: 10.1016/j.conb.2011.05.008

Źródło

[15] "A comparative study of seven human cochlear filter models"

Amin Saremi, Rainer Beutelmann, Mathias Dietz, Go Ashida, Jutta Kretzberg

2016 | The Journal of the Acoustical Society of America | DOI: 10.1121/1.4960486

Źródło

[16] "Computation of Interaural Time Difference in the Owl's Coincidence Detector Neurons"

Kazuo Funabiki, Go Ashida, Masakazu Konishi

2011 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.2127-11.2011

Źródło

[17] "Passive Soma Facilitates Submillisecond Coincidence Detection in the Owl's Auditory System"

Go Ashida, Kousuke Abe, Kazuo Funabiki, Masakazu Konishi

2006 | Journal of Neurophysiology | DOI: 10.1152/jn.00399.2006

Źródło

[18] "Incremental training increases the plasticity of the auditory space map in adult barn owls"

Brie A. Linkenhoker, Eric I. Knudsen

2002 | Nature | DOI: 10.1038/nature01002

Źródło

[19] "Anatomical traces of juvenile learning in the auditory system of adult barn owls"

Brie A. Linkenhoker, Christina G. von der Ohe, Eric I. Knudsen

2004 | Nature Neuroscience | DOI: 10.1038/nn1367

Źródło

[20] "Mossy fibres from the nucleus of the basal optic root project to the vestibular and cerebellar nuclei in pigeons"

DOUGLAS R.W. WYLIE, Brie A. Linkenhoker

1996 | Neuroscience Letters | DOI: 10.1016/s0304-3940(96)13176-1

Źródło

[21] "Ubiquitous and Temperature-Dependent Neural Plasticity in Hibernators"

Christina G. von der Ohe, Corinna Darian-Smith, Craig Curtis Garner, Horace Craig Heller

2006 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.2874-06.2006

Źródło

[22] "Glutamate spillover in C. elegans triggers repetitive behavior through presynaptic activation of MGL-2/mGluR5"

Menachem Katz, Francis Corson, Wolfgang W. Keil, Anupriya Singhal, Andrea J. Bae

2019 | Nature Communications | DOI: 10.1038/s41467-019-09581-4

Źródło

[23] "Glia actively sculpt sensory neurons by controlled phagocytosis to tune animal behavior"

Stephan A. Raiders, Erik Calvin Black, Andrea J. Bae, Stephen MacFarlane, Mason Klein

2021 | eLife | DOI: 10.7554/elife.63532

Źródło

[24] "Barn owls specialized sound-driven behavior: Lessons in optimal processing and coding by the auditory system"

Andrea J. Bae, José Luis Peña

2024 | Hearing Research | DOI: 10.1016/j.heares.2024.108952

Źródło

[25] "Auditory Competition and Coding of Relative Stimulus Strength across Midbrain Space Maps of Barn Owls"

Andrea J. Bae, Roland Ferger, José Luis Peña

2024 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.2081-23.2024

Źródło

[26] "Adaptation in the auditory midbrain of the barn owl (Tyto alba) induced by tonal double stimulation"

Martin Singheiser, Roland Ferger, Mark von Campenhausen, Hermann Wagner

2012 | European Journal of Neuroscience | DOI: 10.1111/j.1460-9568.2011.07967.x

Źródło

[27] "Combination of Interaural Level and Time Difference in Azimuthal Sound Localization in Owls"

Lutz Kettler, Hannah Griebel, Roland Ferger, Hermann Wagner

2017 | eNeuro | DOI: 10.1523/eneuro.0238-17.2017

Źródło

[28] "Barn Owl's Auditory Space Map Activity Matching Conditions for a Population Vector Readout to Drive Adaptive Sound-Localizing Behavior"

Roland Ferger, Keanu Shadron, Brian J. Fischer, José L. Peña

2021 | Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.1061-21.2021

Źródło

[29] "Response adaptation in the barn owl's auditory space map"

Roland Ferger, Kerstin Pawlowsky, Martin Singheiser, Hermann Wagner

2017 | Journal of Neurophysiology | DOI: 10.1152/jn.00769.2017

Źródło

[30] "Holocene paleoenvironments from the Tafí Valley (northwest Argentina) through morpho-sedimentary and geoarchaeological record analyses"

José Luis Peña Monné, María Marta Sampietro-Vattuone

2018 | BOLETÍN GEOLÓGICO Y MINERO | DOI: 10.21701/bolgeomin.129.4.005

Źródło

[31] "Auditory Competition and Stimulus Selection across Spatial Locations from Midbrain to Forebrain in Barn Owls"

Andrea J. Bae, Brian J. Fischer, José L. Peña

2024 | The Journal of Neuroscience | DOI: 10.1523/jneurosci.1298-24.2024

Źródło

[32] "Regeneration of Sensory Hair Cells After Acoustic Trauma"

Jeffrey T. Corwin, Douglas Allen Cotanche

1988 | Science | DOI: 10.1126/science.3381100

Źródło

[33] "Regeneration of hair cell stereociliary bundles in the chick cochlea following severe acoustic trauma"

Douglas Allen Cotanche

1987 | Hearing Research | DOI: 10.1016/0378-5955(87)90135-3

Źródło

[34] "Hair cell regeneration in the avian auditory epithelium"

Jennifer Susan Stone, Douglas Allen Cotanche

2007 | The International Journal of Developmental Biology | DOI: 10.1387/ijdb.072408js

Źródło

[35] **"Direct transdifferentiation gives rise to the earliest new hair cells in regenerating avian auditory epithelium"**

David W. Roberson, Julie A. Alosi, Douglas Allen Cotanche

2004 | Journal of Neuroscience Research | DOI: 10.1002/jnr.20271

Źródło

Treść tworzy Fundacja Dobre Państwo.
Redaguje i publikuje APA ONE, autorski system redakcyjny Fundacji oparty na AI.
APA ONE Publishing System
Fundacja Dobre Państwo © 2026
Article ID: e1119dad-e37a-42fa-9c7c-bc3250d8c237