

Plasticidad neuronal durante la época de canto en los canarios

MARCO ANTONIO SÁNCHEZ RAMOS*

INTRODUCCIÓN

Una de las características más importantes e interesantes que presenta el Sistema Nervioso es su plasticidad, esto es, su capacidad de modificar la estructura y/o función como una forma de adaptarse ante las condiciones internas o medioambientales (Bach-y-Rita, 1980).

Una parte importante de la investigación que se ha realizado en torno a los mecanismos de plasticidad neuronal ha sido dirigido hacia el problema de cómo los animales adquieren la información y consolidan el aprendizaje. Evidentemente esta es una tarea compleja, ya que el aprendizaje implica una serie de elementos neuronales, y su explicación, en términos de la plasticidad del Sistema Nervioso, puede ser llevada a diversos niveles de organización.

Con respecto a lo anterior, existen estudios que sugieren la ocurrencia de cambios en la expresión de macromoléculas como el ARN mensajero o las proteínas, como resultado del aprendizaje (Hydén y Lange, 1968; Dunn *et al.*, 1974). Asimismo se sabe que durante este fenómeno hay cambios plásticos en neuronas identificadas de moluscos (Alkon, 1984) y mamíferos (Woody, 1982). Por otro lado existen modelos de plasticidad sináptica que tratan de explicar los procesos de habituación (Kandel, 1976), de sensibiliza-



* Departamento de Neurociencias
Instituto de Fisiología Celular, UNAM.



ción (Kandel y Schwartz, 1982) y de potenciación a largo plazo (Lynch y Cotman, 1975) entre otros.

Otro de los niveles de organización estudiados, se refiere a los cambios plásticos en las conexiones neuronales durante la metamorfosis en insectos (Levine, 1984); a la regeneración axonal y la reinervación que suceden posterior a una lesión (Bernstein, 1971), y la recuperación de ciertos procesos cognoscitivos mediante transplantes de tejido cerebral fetal (Dunnett *et al.*, 1982; Bermúdez-Rattoni *et al.*, 1987).

Por último, uno de los modelos en vertebrados más afortunados que se tienen para el estudio de la plasticidad neuronal lo encontramos en la conducta de canto de los canarios. En este trabajo se revisará, en forma general, esta conducta y los mecanismos neurales que la controlan.

LA CONDUCTA DE CANTO EN LOS PÁJAROS

El canto es un signo acústico complejo que se presenta en la época de apareamiento de algunos animales. Darwin notó que los machos de ciertas especies de insectos, anfibios y aves son los que preferentemente presentan esta conducta, por esta razón él propuso que la evolución del canto está sujeta a selección sexual (Searcy y Andersson, 1986).

En los pájaros, cada uno de los elementos que caracterizan al canto, tal como ocurre con las características morfológicas, permite diferenciar a organismos de diferentes especies, lo que es especialmente importante si consideramos a la conducta de canto como un mecanismo de comunicación interespecífica.

Sin embargo, una especie puede presentar diferencias geográficas en su repertorio de canto, conocidas como dialectos (Marler y Tamura, 1962; Baptista, 1975; Mundinger, 1982), y según Payne (1981) estos pueden transmitirse por medio del aprendizaje.

En el caso de los pájaros, la conducta de canto de los machos se ha asociado con la agresión por la defensa del territo-

rio, dirigida hacia otros machos (Wiegfield *et al.*, 1987); o con la atracción sexual hacia las hembras. En este último caso se ha visto que las hembras del gorrión de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*) (Baker *et al.*, 1981) y del tordo de cabeza café *Molotrus ater* (West *et al.*, 1979) inyectadas con estrógenos, una hormona sexual femenina, presentan una conducta precopulatoria ante el canto de los machos de su misma especie.

Fases del canto en los pájaros

Los estudios sobre el desarrollo de la conducta de canto y su plasticidad, se iniciaron en oriente en 1947, con un zoólogo japonés llamado Tamiji Kawamura, quien describió algunas de sus propiedades, como la fase de aprendizaje, la imitación, los dialectos y las diferencias entre especies. Los primeros en estudiar la conducta de canto en condiciones de laboratorio fueron Köehler (1951) en Alemania y William Thorpe (1954) en Inglaterra.

Durante la ontogenia, la conducta de canto pasa por una etapa de plasticidad en donde los organismos jóvenes presentan un canto más variable en cuanto a las sílabas, las estructuras de las sílabas, la secuencia de las frases, la duración y la frecuencia, en comparación al canto más estereotipado de los adultos (Konishi, 1985).

Marler y Sherman (1982) remarcan la importancia de diferenciar entre el desarrollo del canto y su aprendizaje. En el primer caso, se ha podido demostrar que algunos pájaros machos que han sido aislados desde su nacimiento, pueden generar los primeros estadios del canto característico de su especie, a esto se le ha denominado canto instintivo.



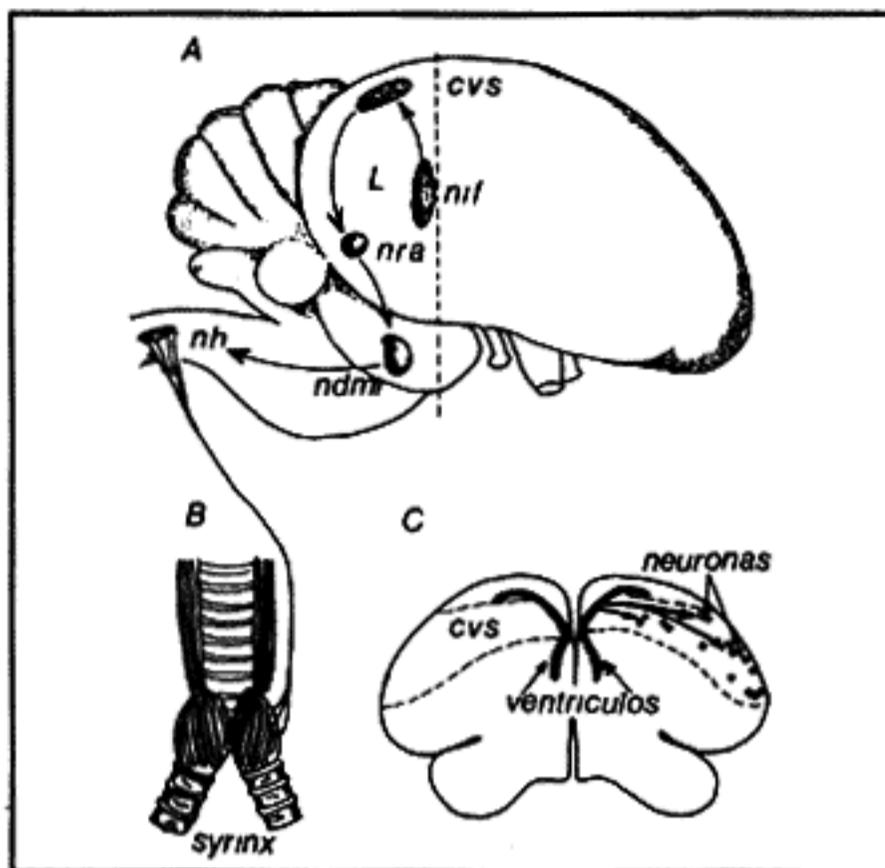


Figura 1. Esquema de los núcleos relacionados con el canto en los canarios. A: nif, Núcleo Interface; cvs, Centro Vocal Superior; nra, Núcleo Robustus Arquiestralis; ndmi, Núcleo Dorsomedialis Intercolicularis; nh, Núcleo Hipogloso. B: Organismo Vocal. C: Corte transversal del cerebro del canario. Migración de las neuronas desde la pared del ventrículo hasta el CVS. Tomado de Nottebohm (1989). Información en el texto.

El canto aprendido pasa por diferentes etapas como la memorización, la imitación, la improvisación e invención. En todas estas fases es fundamental que se presente la retroalimentación auditiva (Marler y Peters, 1981).

PLASTICIDAD NEURONAL DURANTE LA ÉPOCA DE CANTO DE LOS CANARIOS

Los canarios pueden aprender a cantar por improvisación (Mettersel, 1935) o por imitación (Poulsen, 1959; Waser y Merier, 1977). En ambos casos el repertorio de canto es influenciado por retroalimentación auditiva. Durante la época de reproducción, los canarios presentan un canto más complejo que posteriormente decrece cuando termina la época. La habilidad del canario adulto para desarrollar estos cambios en su repertorio, sugiere que las vías neuronales que controlan esta conducta están sujetas a procesos de plasticidad celular.

A diferencia de muchas especies de aves que cantan, el canario modifica su repertorio cada año. En cada época de reproducción los canarios machos incrementan el repertorio de sílabas. Este hecho se ha tomado como un índice de aprendizaje de canto (Nottebohm, 1980). Nottebohm *et al.*, (1986) demostraron que el desarrollo y los cambios estacionales en el canto de los canarios, están acompañados por cambios morfológicos en núcleos cerebrales que participan en su control.

Estructuras cerebrales involucradas en la conducta de canto en los canarios

Los sustratos neuronales de la conducta de canto se localizan en cinco núcleos cerebrales (figura 1 A). Las señales que inician esta conducta se originan en el Núcleo Interface (NIF) y llegan al órgano vocal (Siringe) (figura 1 B) por una vía que conecta a cuatro núcleos. La información del NIF pasa primero

por el Centro Vocal Superior (CVS) posteriormente al Núcleo Robustus Arquiestralis (NRA), éste a su vez se conecta con el Núcleo Dorsomedialis Intercolicularis (NDMI), y por último, la información llega al Núcleo Hipogloso (NH). Por otra parte Kelly y Nottebohm (1979) demostraron que el área auditiva L proyecta hacia el CVS y al NRA.

Los núcleos NIF, CVS y NRA muestran períodos de actividad e inactividad que se correlacionan con los intervalos de sonido y silencio durante el canto. Es importante hacer notar que los dos últimos sólo se presentan en aves que cantan, como la mayoría del Orden Passeriformes; los Galliformes (como el gallo) y Columbiformes (como las palomas) generalmente carecen de estos núcleos (Konishi, 1985).

Al parecer existe una correlación entre el volumen del CVS y del NRA y el repertorio de canto. Esta correlación se ha encontrado en organismos de la misma especie que viven en diferentes localidades y que presentan diferencias en su repertorio de canto.

Efecto de las hormonas esteroides sobre la plasticidad neuronal en la época de canto en los canarios

Las hormonas esteroides influyen en una gran variedad de funciones en el Sistema Nervioso. Los mecanismos moleculares de acción de estas hormonas parecen estar involucradas en el incremento o decremento de la síntesis de proteínas específicas. Por el método de autorradiografía, una técnica para localizar a los receptores específicos de las hormonas, se ha observado que los núcleos que controlan el canto en los canarios adultos, contienen neuronas que captan selectivamente a los andrógenos como la testosterona y la dihidrotestosterona (Arnold *et al.*, 1980), lo que sugiere que existe un sistema receptor para estas hormonas.

Como ya se dijo, el volumen del CVS y del NRA muestra cambios estacionales en los canarios machos adultos. El aumento en el volumen en la primavera coincide con el incremento de los niveles de testosterona; lo contrario ocurre durante el verano (Nottebohm, 1981). Se supone que el crecimiento dendrítico es reversible debido a que las dendritas de los núcleos son cortas cuando la concentración de testosterona en sangre es baja y viceversa (De Voogd y Nottebohm, 1981). Este crecimiento dendrítico, que supone un aumento en



las conexiones entre las células nerviosas, puede ser inducido en las hembras de canarios mediante la administración de andrógenos (Goldman y Nottebohm, 1983). En estas condiciones, la hembra puede llegar a cantar en forma similar al macho.

Esta última evidencia la han tomado algunos investigadores como Konishi (1985) para proponer que el incremento en las sinapsis durante la época de reproducción por la acción de los andrógenos, podría estar relacionada, más que con el aprendizaje, con el incremento de la información neural que llega a la musculatura del órgano vocal. Los estudios de autorradiografía para esteroides muestra una acumulación de testosterona y dihidrotestosterona en las motoneuronas del NH, el cual inerva directamente al órgano vocal. Se ha comprobado también que la castración provoca un decremento en la actividad de la acetilcolina, el neurotransmisor que manejan las motoneuronas, que se puede restaurar por la administración de testosterona.

Contrario a esto Nottebohm ha hipotetizado que la adquisición de una nueva coordinación motora o de una nueva integración auditiva-motora puede ser posible por el crecimiento de nuevos segmentos dendríticos y la consecuente oportunidad de formar nuevas sinapsis, esto es, que el aprendizaje puede estar determinado por el incremento en la comunicación neuronal entre los núcleos que controlan el canto.

Por otra parte Gurney y Konishi (1980) sugieren que la exposición temprana de estrógenos modula la eficacia de un receptor a los andrógenos en el CVS del adulto, y que este efecto es crucial para la diferenciación de la capacidad funcional del sistema de canto. La acumulación celular de H3 estradiol no se observa en el CVS ni en el NRA del macho adulto, lo que sugiere que el periodo sensible para los estrógenos finaliza en la etapa adulta debido a la desaparición del sistema receptor a estrógenos. En contraste, la acumulación celular de andrógenos en esta etapa, supone un sistema receptor para esta hormona en el canario macho.

La identificación de las proteínas que son reguladas por los andrógenos, en los núcleos relacionados con el canto en los canarios, sería de gran ayuda para el conocimiento de los mecanismos moleculares involucrados en este fenómeno de plasticidad neuronal.

NEUROGÉNESIS EN EL CANARIO ADULTO

El incremento en la masa del CVS no solamente se da por un aumento en la ramificación del árbol dendrítico sino también por un incremento en el número de células nerviosas.

Este descubrimiento ha tenido un gran impacto dentro de las neurociencias, debido a que anteriormente se daba por hecho que el número neuronal en el Sistema Nervioso de los vertebrados no aumentaba en la etapa adulta. Sin embargo, en 1983 Goldman y Nottebohm, mediante la técnica de incorporación de timidina tritiada, que es una forma de detectar a las células que están en proceso de división, encontraron que a los 30 días después de la inyección, el 1% de las células del CVS se encuentran marcadas, con lo que se sugiere que debe haber neurogénesis en el canario adulto. Estos autores también reportaron que las nuevas neuronas presentan características electrofisiológicas similares a las células de CVS, y sus contactos sinápticos aparentemente no pueden distinguirse de las originales.

En este mismo trabajo también se reportó que las células



marcadas no provienen del interior del CVS sino que se originan de las paredes del ventrículo, una cavidad intracraneana por donde se conduce el líquido cefalorraquídeo (figura 1 C).

Alvarez-Buylla y Nottebohm (1988) reportaron que estas células recorren en su migración una distancia de 5mm aproximadamente; a una velocidad de 28 μ m por hora entre los días 3 y 6, y de 8 μ m por hora entre los días 6 y 20 de la migración. Tanto la distancia recorrida como la velocidad inicial de las células son grandes si las comparamos con las que se presentan durante el desarrollo ontogénico de los pájaros.

También fue demostrado que las células que migran presentan un proceso de diferenciación gradual conforme avanza la migración, similar al que ocurre en el desarrollo, llegando a ser verdaderas neuronas cuando alcanzan el CVS. En todo este proceso, las nuevas neuronas son acompañadas por las fibras que proyecta la glía radial, un tipo celular especializado que se encuentra en las paredes de los ventrículos. Es muy probable que estas células gliales sirvan como vía por donde nuevas neuronas migran en cada época de reproducción en los canarios.

Aunque aun no queda clara la relación entre la formación de nuevas neuronas en el CVS y la capacidad del canario macho para aprender nuevos cantos en cada época de reproducción, se ha sugerido que el CVS sea importante en el reconocimiento de nuevos sonidos y que la neurogénesis que se da en este núcleo participe activamente en este proceso (Nottebohm, 1988).

El canto de los canarios ha ofrecido una enorme gama de posibilidades de estudio en diferentes niveles de organización, y aun falta mucho por investigar dentro del campo de la etología, de los procesos de aprendizaje, de la neuroendocrinología, de la plasticidad neuronal y, sobre todo, dentro de la línea innovadora de las neurociencias, la neurogénesis. ■



BIBLIOGRAFÍA

- Alkon D. 1984. Changes of membrane currents during learning. *J. Exp. Biol.* 112: 9-112.
- Álvarez-Buylla A. y F. Nottebohm. 1988. Migration of young neurons in adult avian brain. *Nature*. 335: 353-354.
- Arnold A.P. 1980. Effects of androgens on volumes of sexually dimorphic brain in the *Zebra finch*. *Brain Res.* 185: 441-444.
- Bach-y-Rita P. 1980. Brain plasticity as a basis for therapeutic procedures. In: P. Bach-y-Rita (Ed). *Recovery of function: theoretical considerations for brain injury rehabilitation*. Hans Huber Publications.
- Baptista L.F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 105: 1-52.
- Beker M.C., K.J. Spitzer-Nabors y D.C. Bradley. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science* 214: 819-821.
- Bermúdez-Rattoni F., J. Fernández, M.A. Sánchez, R. Aguilar-Roblero y R.R. Drucker-Collín. 1987. Fetal brain transplants induce recuperation of taste aversion learning. *Brain Res.* 416: 147-152.
- Bernstein J.J. y M.E. Bernstein. 1971. Axonal regeneration and formation of synapses proximal to the site of lesion following hemisection of the rat spinal cord. *Exp. Neurol.* 30: 336-351.
- De Voogd T.J. y F. Nottebohm. 1981. Sex differences in dendritic morphology of a song control nucleus in the canary: A quantitative golgi study. *J. Comp. Neurol.* 196: 309-316.
- Dunn A., A. Giuditta, J.E. Wilson y E. Glasman. 1974. The effect of electroshock on brain RNA and protein synthesis and its possible relationship to behavioral effects. En: M. Fink, S. Kety, J. McGaugh y T.A. Williams (Eds). *Psychobiology of convulsive therapy*. New York: Wiley.
- Dunnett S.B., W.C. Low, S.D. Iversen, U. Stenevi, A. Björklund. 1982. Septal transplants restore maze learning in rats with fornix-fimbria lesion. *Brain Res.* 251: 335-348.
- Goldman S.A. y F. Nottebohm. 1983. Neuronal production, migration and differentiation in a vocal control nucleus of adult female canary brain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 80: 2390-2394.

- Gurney M.E. y M. Konishi. 1980. Hormone-induced sexual differentiation of zebra finches. *Science* 208: 1380-1382.
- Hydén H. y P.W. Lange. 1968. Protein synthesis in the hippocampal pyramidal cells of the rat during a behavioral test. *Science* 159: 1370-1373.
- Kagamura T. 1947. Referido en: M. Konishi. 1985.
- Kandel E. 1976. *Cellular basis of behavior: An introduction to behavioral neurobiology*. W.H. Freeman.
- Kandel E.R. y J.H. Schwartz. 1982. Molecular biology of learning: Modulation of transmitter release. *Science* 218: 433-443.
- Kelley D.B. y F. Nottebohm. 1979. Projection of a telencephalic auditory nucleus - field L - in the canary. *J. Comp. Neurol.* 183: 455-470.
- Köhler O. 1951. Referido en: M. Konishi. 1985.
- Konishi M. 1985. Birdsong: From behavior to neuron. *Ann. Rev. Neurosci.* 8: 125-70.
- Levine R.B. 1984. Changes in neural connections during insects metamorphoses. *J. Exp. Biol.* 112: 27-44.
- Lynch G. y C.W. Cotman. 1975. The hippocampus. En: R.L. Isaacson y K.H. Pribram (Eds). Vol 1. Plenum, New York.
- Marler P. y M. Tamura. 1962. Song variation in three population of white-crowned sparrow. *Condor* 64: 368-377.
- Marler P. y S. Peters. 1981. Sparrows learn adult song and more from memory. *Science* 213: 780-782.
- Marler P. y V. Sherman. 1982. Structure in sparrow song without auditory feedback: An emendation of the auditory template hypothesis. *J. Neurosci.* 3: 517-531.
- Metfessel M. 1935. Roller canary song produced without learning from external sources. *Science* 81: 470.
- Mc Casland, J.S. 1983. Neural control of bird song production. *J. Neurosci.* 7(1): 23-39.
- Mundiger P.C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalization of birds. En: D.E. Kroodsma y E.H. Miller (Eds). *Acoustic communication in birds: Production, perception and design features of sounds*. New York/London: Academic.
- Nottebohm F. 1980. Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain Res.* 289: 429-436.
- Nottebohm F., T.M. Stokes, y C.M. Leonard. 1976. Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.* 165: 457-486.
- Nottebohm F., D.B. Kelly y J.A. Paton. 1982. Connection of vocal control nuclei in the canary telencephalon. *J. Comp. Neurol.* 207: 344-357.
- Nottebohm F., M.E. Nottebohm y L. Crane. 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song control nuclei. *Behav. Neural Biol.* 46: 445-471.
- Nottebohm F. 1989. From bird song to neurogenesis. *Sci. Am.* 269 (2): 74-79.
- Payne R.B. 1981. Song learning and social interaction in indigo buntings. *Anim. Behav.* 29: 688-697.
- Poulsen H. 1959. Song learning in the domestic canary. *Z. Tierpsychol.* 16: 173-178.
- Searcy W.A. y M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507-533.
- Thorpe W.H. 1954. The process of song learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature* 1973: 465.
- Waser, M.S. y P. Marier. 1977. Song in canaries. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92: 1-7.
- West M.J., A.P. King, D.H. Eastzer y J.E.R. Staddon. 1979. A bioassay of isolate cowbird song. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 124-133.
- Wiegfield J.C., G.F. Boll, A.M. Dufty, Jr., R.E. Hegner y M. Rame-nofsky. 1987. Testosterone and aggression in birds. *Am. Sci.* 75: 602-608.
- Woody, C.D. 1982. Memory, Learning and higher function: *A cellular view*. New York, Springer-Verlang.

