

鸟类呼吸与发声的神经调控*

王学斌 张立富

李东风

(山东临沂师专生物系 临沂 276005) (东北师范大学生命科学学院 长春 130024)

摘要 鸟类的发声产生于呼吸过程的呼气相;呼吸与发声中枢控制通路间具有复杂的纤维联系,构成“发声通讯复合体”;前脑的 RA 是鸣禽协调呼吸与发声的高位中枢;脑干部的 DM、nRAm、PBv1、IOS、RVL 及 nXts 等核团参与呼吸肌及鸣肌活动的调节,使呼吸与发声的配合准确、协调。

关键词 鸟 呼吸 发声 协作 神经调控

和其它高等脊椎动物一样,鸟类的发声结构位于呼吸器官内。但在过去,人们多着重于鸟类发声神经机制的研究而忽视了呼吸与发声的相关性。1986 年以前,尚未见到有关呼吸与发声神经通路联系的报道。近年来,一些作者研究了鸟类呼吸与发声协作的神经结构基础,使这一领域有了长足的进展。

鸟类的发声有鸣唱和鸣叫两种方式,都产生于呼气过程^[1],故其发声器官的活动必须与呼吸器官密切协调,准确配合。因此,发声的神经通路必然与呼吸的神经通路具有某种联系。

1 鸟类的发声控制通路

已知鸣禽鸣唱的神经控制通路包括主干通路和“循环圈”通路两条途径。主干通路包括四级神经核团:位于前脑的高级发声中枢(HVC)、古纹状体粗核(RA)、位于中脑的丘间复合体(ICo)背内侧亚核(DM)和位于延髓的舌下神经核气管鸣管亚核(nXts),其纤维联系为: HVC→RA→DM→nXts→鸣肌^[2]

此通路中,DM 的作用不是主要的,因为电损毁此核几乎不影响鸣唱^[3]。

“循环圈”通路主要存在于前脑,包括旁嗅叶的 X 区,丘脑前部背外侧核内侧部(DLM),新纹状体前部巨细胞核外侧部(IMAN)以及 HVC 和 RA。其纤维联系为: HVC→X 区→DLM→IMAN→RA。

此通路主要参与鸣唱的学习记忆过程,对已经学会的成熟鸣唱影响不大^[4]。

非鸣禽前脑缺乏类似 HVC 及 RA 等核团的结构。有关非鸣禽前脑是否具有发声核团,其与低位中枢的联系如何,尚未见报道。从已有的资料看,脑干及其下的发声通路与鸣禽基本相似,但其中脑的 DM 核在发声控制中起重要作用,因为损毁此核可削弱鸣叫^[5]。

2 发声器及其神经支配

鸟类的发声器官位于胸部深层气管分叉处,称为鸣管,由半月膜、鸣膜及鸣肌组成。呼气时,胸、腹部肌肉压缩气囊,气流自鸣管处通过引起鸣膜振动而发声。此过程中,鸣肌对气流的精确控制是形成鸣声多样性的基础^[1]。

所有鸣肌(包括鸣管内肌和鸣管外肌)均接受 nXts 神经元轴突(组成舌下神经的气管鸣管亚支)的支配。nXts 核可分成不同的亚区,分别支配不同部位的鸣肌,而不同部位的鸣肌对鸣唱或鸣叫具有不同的作用^[1]。如:nXts 尾侧部支配背侧鸣肌,与鸣唱音节的形成有关,和呼吸关系不大^[6];nXts 腹侧部支配腹侧鸣肌,在非发声呼吸的呼气相期间具有强烈活动,可使气管畅通,抑制鸣管,鸣唱活动终止^[1]。

* 国家自然科学基金资助(编号:39270096);
第一作者介绍:王学斌,男,31岁,讲师,硕士;
收稿日期:1996-12-17,修回日期:1997-06-20

3 腹部呼吸肌及其神经支配

过去认为,鸟类的腹肌包括腹横肌、腹外斜肌、腹内斜肌和腹直肌。但1994年,Wild报道,在多种鸟类中并不存在腹直肌^[7]。这些骨骼肌都参与呼吸运动。

支配腹肌的运动神经元位于脊髓下位胸段至上位腰段的灰质前角。支配各不同腹肌的运动神经元结构相似,没有形态学上的显著性差异^[7]。脊髓的这些腹肌运动神经元接受上位中枢nRAm传来的冲动,使腹肌收缩、压缩气囊而呼出气流,产生正常代谢呼吸或发声呼吸中的呼气过程^[7]。

4 呼吸-发声协作的神经结构基础及其调控

到目前,有关鸟类呼吸控制通路的报道很少见,呼吸的神经调控机制亦未弄清。所有呼吸通路的报道都与发声通路密切相关。Wild^[7]提出,鸟脑及脊髓内的一系列呼吸-发声核团相互联络,构成“发声通讯复合体(Complexity of vocal communication)”;发声系统、呼吸系统及听觉系统的中枢联系构成“听觉-发声-呼吸轴(auditory-vocal-respiratory axis)”,鸟类的通讯等行为围绕此轴而发展;发声系统与呼吸系统有许多共同的中枢结构;鸣禽与非鸣禽前脑存在较大差异^[7]。

鸟类的发声既需呼吸冲动,也需正确的鸣管姿势,两者之间必须有和谐的时间调配。鸟类发声过程中,正常形成的呼吸-发声协作是呼气时腹侧鸣肌受抑制。鸟类呼吸有两种不同方式:一种是代谢呼吸(非发声呼吸),呼气时腹侧鸣肌收缩,抑制鸣管,使气流畅通;另一种是发声呼吸,呼气时腹侧鸣肌活动停止而背侧鸣肌活动,振动鸣膜而发声^[8]。发声过程中,腹部呼气肌产生比代谢呼吸时更快更强有力的收缩,从而产生某种鸣叫或鸣唱的特有音素或音节所需的气流脉冲^[7]。因此,鸣唱的每一个音节都是鸣肌与呼吸肌精细协调活动的结果。这意味着,在中枢部位必定存在既能控制鸣肌运

动神经元,又能控制腹肌运动神经元的结构。多种示踪剂的追踪实验表明,呼吸与发声的神经结构间确实存在复杂的纤维联系^[7,9]。简述如下:

鸟类的呼吸-发声核团涉及延髓的nXII ts、nAm(疑核)、nRAm(后疑核)、RVL(喙端延髓腹外侧部)、脑桥的IOS(上橄榄核外侧亚核)、PBvl(壁旁核腹外侧部)和中脑的DM核等。这些核团在同侧及对侧间都存在着错综复杂的纤维联系。其中,nRAm的轴突下行投射至脊髓下位胸段与上位腰段(尤其第18~20节段)的前角运动神经元,后者的轴突则分布至腹部的呼气肌^[7]。电生理实验也表明,nRAm可激活呼气肌运动神经元,引起呼气动作^[10]。另外,nAm发出轴突到达喉,nXII ts发出轴突到达鸣肌,分别参与呼吸及发声过程^[7]。而这几个核团之间存在密集的纤维联系,故有可能在发声与呼气间做出较为准确完善的协调。

在鸣禽,除了上述脑干核团之间的联系外,其呼吸-发声的中枢联系还有一个显著特点:端脑的古纹状体粗核向脑干上述各核团发出密集投射,尤其是具有向nRAm的投射(见图1)^[7]。这表明,传统让认为属于发声控制核团的RA(因向nXII ts发出粗大投射)有可能在呼吸-发声协作的调控过程中发挥重要作用^[10]。神经联系的追踪实验表明,RA的不同区域各有特定的投射路径^[1,7]:

RA腹、中部→nXII ts尾部→背侧鸣肌(参与鸣唱音节的形成)

RA中部赤道带→nXII ts喙部→腹侧鸣肌(参与呼气并终止鸣唱)



RA其它神经元→nRAm及nRAm→喉及呼吸运动中枢(参与呼吸)。

由上简式可知,RA是下位呼吸及发声中

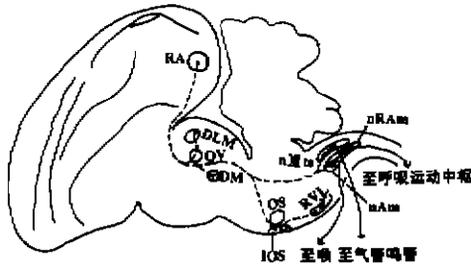


图1 班胸草雀 (*Taenopygia guttata*) 脑矢状切面示 RA 下行投射 (Schematic parasagittal diagram of the brain of a zebra finch (*Taenopygia guttata*) depicting the efferent projections of nucleus RA)

RA: 古纹状体粗核 (Nucleus robustus archistriatalis); DLM: 丘脑前部背外侧核内侧部 (Medial nucleus of the dorsolateral anterior thalamus); OV: 卵圆核 (Nucleus ovoidalis); DM: 丘间复合体背内侧亚核 (Dorsomedial nucleus of the intercollicular complex); OS: 上橄榄核 (Nucleus olivarius superior); IOS: 上橄榄核外侧亚核 (Nucleus infraolivarius superior); RVL: 喙端延髓腹外侧部 (Nucleus of the rostroventrolateral medulla); nAm: 疑核 (Nucleus ambiguus); nXts: 舌下神经核气管鸣管亚核 (Nucleus tracheosyringalis of nucleus nervi hypoglossi); nRAm: 后疑核 (Nucleus retroambiguus)

枢共同的上位控制结构。已知 RA 可自两个主要结构分别接受信息: HVC 和 IMAN (新纹状体前部巨细胞核外侧部)^[2]。HVC 是感觉与运动的高级整合中枢, 可接受听、视及躯体等多种感觉信息^[3], 直接或间接 (经循环圈) 传至 RA。IMAN 与鸣唱学习记忆等过程有关^[4]。另外, 前脑主听区 (L 区) 也可通过间接途径传至 RA^[11]。因此, RA 携带有多方面的信息, 可以经过分析整合而对下位中枢进行精确调控, 使呼吸与发声协调准确地完成。在发声期间, RA 的不同亚区产生不同的活动形式, 完成不同的调控过程: RA 背部利用向 nRAm 的投射, 参与呼吸调整, 并通过向 DM 的投射控制中脑发声系统; RA 中部赤道带与背部协调作用, 激活腹侧鸣肌, 产生正常呼气; RA 腹部则可能产生不同的下行信息, 调节每块背侧鸣肌的活动, 从而产生复杂多变的鸣唱^[1]。

综上所述, 在鸟类呼吸与发声过程中, 上位中枢 RA 不同亚区的活动使各鸣肌产生不同的

活动方式, 同时此中枢也可完成对呼吸肌的调节, 从而精确控制鸣管的活动状态, 产生代谢呼吸或发声呼吸。

呼吸-发声协作及其调控的基本机制虽已得到部分解释, 但还有许多疑问有待解决。比如: 吸气在发声中的意义; 微呼吸 (mini-breath) 与发声的关系及其调节; 迷走神经的作用; 吸气相与呼气相的转换; 缺乏膈肌, 鸟类的吸气肌 (如胸肌和肋肌) 怎样与呼气肌及鸣肌相互协调; 鸣管与呼吸道其他部分如喉、喙等的配合; 呼吸节律和呼吸频率与发声频率及响度的关系等等都有待进一步的研究和解释。

参 考 文 献

- 1 Vicario, D. S. Contributions of Syringeal muscles to respiration and vocalization in the zebra finch. *J. neurobiol.*, 1991, 22(1): 63~73.
- 2 Nottebohm, F., T. M. Stokes, C. M. Leonard. Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.*, 1976, 165: 457~486.
- 3 Vicario, D. S., H. B. Simpson. Midbrain and telencephalic contributions to vocal control in zebra finches. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 1990, 16: 1098.
- 4 Nottebohm, F. Reassessing the mechanism and origins of vocal learning in birds. *Trends in Neurosci.* 1991, 14(5): 206.
- 5 Sellen, H. J. Midbrain vocalization centers in birds. *Trends in Neurosci.*, 1981, 4: 301~303.
- 6 Vicario, D. S., F. Nottebohm. Organization of the zebra finch song control system: I. Representation of syringeal muscles in the hypoglossal nucleus. *J. Comp. Neurol.* 1988, 271: 346~354.
- 7 Wild, J. M. The auditory-vocal-respiratory axis in birds. *Brain Evol.* 1994, 44: 192~209.
- 8 Vicario, D. S. A new brainstem pathway for vocal control in the zebra finch song system. *Neuroreport.* 1993, 4: 983~986.
- 9 Vicario, D. S. Motor mechanisms relevant to auditory-vocal interactions in songbirds. *Brain Behav. Evol.* 1994, 44: 265~278.
- 10 Wild, J. M., J. A. Arends. A respiratory-vocal pathway in the brainstem of pigeon. *Brain Res.* 1987, 407: 191~194.
- 11 Vates, G. E., B. M. Broome, C. V. Mello, et al. Auditory pathways of caudal telencephalon and their relation to the song system of adult male zebra finches (*Taenopygia guttata*). *J. Comp. Neurol.* 1996, 366: 613~642.

NEURAL REGULATIONS OF THE RESPIRATION AND VOCALIZATION IN BIRDS

WANG Xuebin, ZHANG Lifu

(*Department of Biology, Linyi Teachers College Linyi 276005*)

LI Dongfeng

(*College of Life Science, Northeast Normal University Changchun 130024*)

ABSTRACT The vocalizations of birds emerge accompanied by the expiration phase of respiration. The neural pathway of vocalization is relatively complicated compare to that of respiration. The two pathways form a "complexity of vocal communication"; In songbirds, the nucleus RA (Nucleus robustus archistriatalis) of forebrain is located in the upper center controlling both respiration and vocalization; nuclei DM (Dorsomedial nucleus of the intercollicular complex), nRAm (Nucleus retroambigualis), PBvl (Nucleus parabrachialis pars ventrolateralis), IOS (Nucleus infraolivarius superior), RVL (Nucleus of the rostroventrolateral medulla) and nVII of brainstem regulate the activity of the syringeal and expiratory muscles, therefore the respiration and vocalization is well coordinated.

KEYWORDS Birds Respiration Vocalization Coordination Neural control