

激素对鸣禽发声控制神经元性二形的影响

李东凤 蓝书成

(东北师范大学生物系, 长春 130024)

雀形目多为鸣禽, 是鸟类中最善于鸣叫的一类。然而, 鸣禽的鸣叫能力在不同性别之间存在着明显的差异。一般是雄鸟善鸣, 而雌鸟很少鸣叫或几乎不叫, 这种现象称之为性二形 (Sexual dimorphism)。不仅鸣叫能力如此, 其它外观 (如体形、羽毛颜色等) 的两性差异亦属性二形, 晚近的研究证明, 脊椎动物中枢神经系统内的某些结构, 存在着神经元数目的性别差异^[4,9]。性二形现象的结构和生理特征决定了动物与人类行为的两性差异。因此, 近年来引起国内外学者的广泛注意, 成为引人注目的活跃研究领域之一。

成年动物的性二形现象被认为是发育过程中激素水平周期性变化所致。如果在早期发育阶段人为地改变激素水平, 将会导致性征发育异常或出现异性特征, 这在动物去势, 阉割实验中得到证实。鸟类鸣叫能力的性二形显然与激素水平不同及变化有关。近年国内外一些鸟类研究实验室的工作证明, 激素对鸣禽发声控制神经元性二形起决定性作用^[10,11]。激素可通过影响发声控制神经元的数量, 树突长度及突触数目, 从而制约发声控制脑空间 (Brain space) 的大小及鸣叫的性二形。

鸣禽的鸣叫受脑内发声控制神经元的调节。现已证明, 在延髓至前脑, 分别存在控制鸣叫的各级中枢^[10,16]。它们依次为延髓的中间核 (IM, nucleus intermedius); 中脑的丘间核 (ICo, nucleus intercollicularis); 前脑的原纹状体粗核 (RA, nucleus robustus archistriatalis)、上纹状体腹侧尾端 (HVC, hyperstriatum ventralis, pars caudalis) 以及嗅叶的 X 区

(area X)。HVC 为高级发声中枢, 有传出纤维直接投射至 RA 和 X 区。在斑胸草雀 (*poephila guttata*)、金丝雀 (*Serinus canarius*)、红翅黑鹂 (*Agelaius phoeniceus*^[12])、白冠麻雀 (*Zonotrichia leucophrys nuttali*)^[13] 等鸣禽中发现, 这三个神经核团存在明显的性二形。雄鸟的 HVC、RA 和 X 区体积均比雌鸟大数倍^[13]。在斑胸草雀中, X 区只是雄鸟可见, 雌鸟则难以分辨。此外, 在延髓中间核也存在着核团体积的性别差异。正是由于发声控制核团的结构性二形才导致了鸣叫行为的性二形。

(一) 激素对发声控制神经元的早期影响

性二形的个体发育与幼年期激素作用有关。Gurney (1980, 81) 的斑胸草雀实验表明, 对新生的雌雏用雌二醇 (E_2) 处理, 成年后 RA 内神经元占有空间的体积同雄鸟一样大^[13]。因为成年雄鸟神经元树突平均总长度比雌鸟大 13%, 故神经元占有空间体积的两性比例为 1.75:1 (♂/♀)^[14]。而用二氢睾酮 (DHT) 处理, RA 神经元体积不变, 但神经元数量激增。成年雄雀 RA 中神经元数目平均为 16 400 个, 雌雀为 7 000 个, 二者差一倍以上。而经 DHT 处理过的雌雏, 成年时可达 13 200 个, 与雄雀相比, 几乎相等。这有力地说明, 激素的早期作用可促进神经元生长与增殖^[15]。更令人惊奇的是, 雌鸟接受激素处理后, 出现清晰可辨的 X 区。如果成年再继续施用睾酮 (T), 雌鸟可发出类似雄鸟那样的鸣叫^[16]。而对成年的斑胸草雀雌鸟用睾酮或二氢睾酮处理, 并不出现这种现象。这进一步说明, 早期的 E_2 处理对晚期下或 DHT 作用的影响是必要的^[13]。

激素是如何在发育的性别分化过程中对发声控制神经元增殖起作用的呢? Kirn 等^[14]最近对此进行了细致的研究^[14]。他们以 ³H 胸苷作为 DNA 合成标记物, 观察斑胸草雀前脑内三个主要发声控制神经核团的神经元数量变化。对一月龄内不同时期的幼雏给予生理剂量的 ³H 胸苷注射。在 60 日龄时, 取脑作放射自显影处理。结果发现: 1. HVc 中有 2% 的神经元被标记, 雄鸟比雌鸟标记总量多 6 倍, 与日龄关系不大。2. RA 中标记神经元数量与日龄有关, 雄鸟比雌鸟标记总量多 3 倍。3. DL-LPO (Dorsolateral zone in lobus Parolfactorius) 有 4% 的神经元被标记, 与日龄和性别无关(因雌鸟无 X 区, 故以雄鸟 X 区所在地 DL-

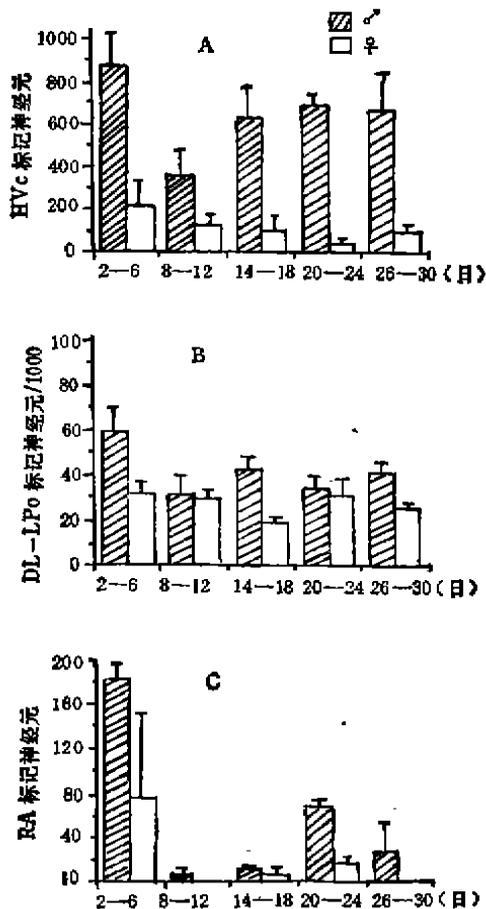


图 1A、B、C 出生 60 日时, HVc、DL-LPO、RA 的 ³H 胸苷标记神经元总数(标记总数 ± SE) A 为 HVc; B 为 DL-LPO; C 为 RA。

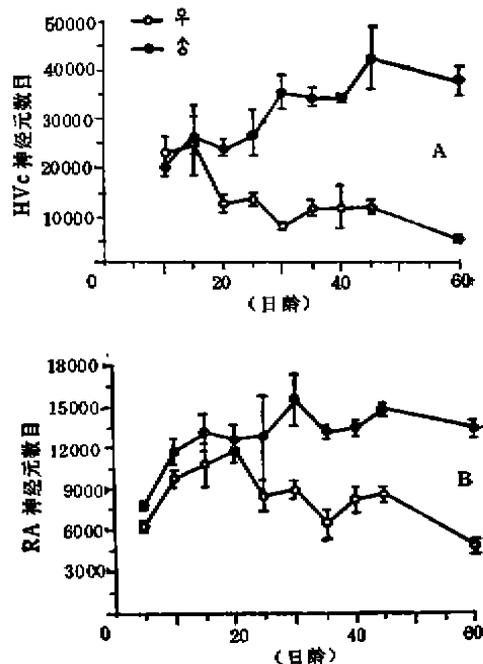


图 2 A、B HVc、RA 内神经元数目发育变化的性别差异(平均值 ± SE); A 为 HVc; B 为 RA, 引自 Kirn 等(1989)。

LPO 区作为雌鸟测定范围)。(见图 1)。

这些结果提示, HVc 与 X 区的神经元再生可能持续终生, 而 RA 神经元增殖则在出生后不久停止。神经元数量统计结果表明, HVc 神经元数量的性别分化始于 15 日龄之后, 而 RA 则始于 20 日龄之后(见图 2)。以固缩细胞(Pyknotic cell) 数作为神经元死亡的数量统计, 发现三个核团内的固缩细胞量, 雌性均比雄性大(见图 3)。这些结果表明, 雌鸟发声控制神经元的死亡率高于雄鸟。

激素对 HVc 的作用可能是直接的^[6]。已经发现, HVc 发育先于 RA 和 X 区。HVc 中的神经元具有对雄激素的敏感性, 为睾酮(T)的主要靶细胞集中区。由于 RA 和 X 区接受 HVc 的传入投射, 所以激素对 RA 和 X 区的作用是通过 HVc 而间接实现的。很多证据支持这种看法。如 HVc 的体积增大是由于神经元数量增多; 而 RA 的体积增大, 主要是其神经元占有空间体积增大, 密度减小所致^[7]。在雌鸟中, HVc 神经元数量减少和固缩细胞量的增

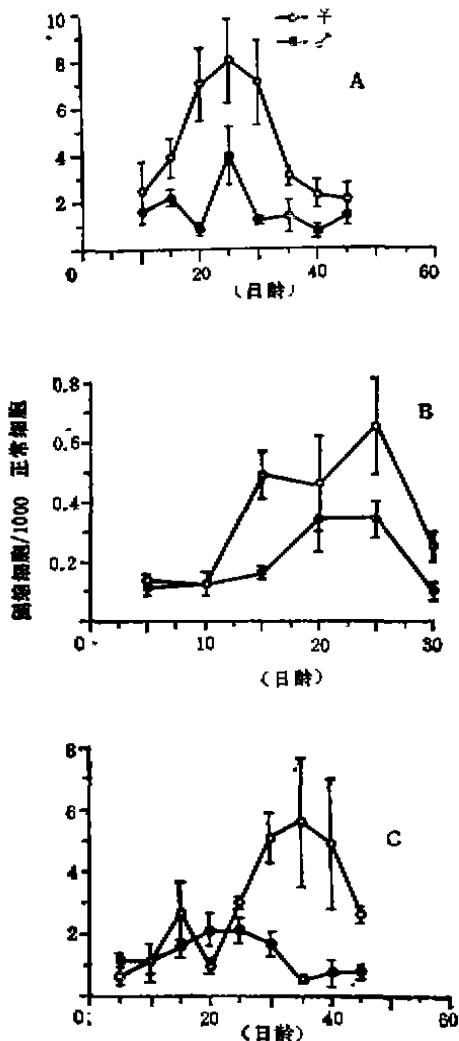


图 3A、B、C HVC、DL-LPo、RA 内固缩细胞与正常神经元的比率 (平均值 \pm SE) A 为 HVC; B 为 DL-LPo 引自 Kirn 等 (1989); C 为 RA。

加均比 RA 提前 5 天左右,这说明 HVC 神经元的死亡诱使 RA 神经元死亡, RA 受 HVC 的影响。Bottjer 最近提出^[9], HVC 神经元具有特殊的睾酮受体,可直接通过基因调节方式,控制某些基因的表达,进而影响 HVC 的发育和分化。

总之,在早期发育过程中,由于激素水平的不同,决定了发声控制核团神经元的死亡数量和时间及性别间差异。由于鸟类的发声学习始于生后的第二个月内,因此,这一时期的发声控制核团的神经元数量性别差异将决定成年后鸣

叫能力的性二形。

(二) 激素对发声控制神经元树突生长的影响

激素不仅影响神经元数量,而且对神经元树突长度和突触再生具有明显的促进作用^[11,12,18]。雄性金丝雀 RA 神经元平均体积为 0.0075mm^3 ,而雌鸟仅为 0.0043mm^3 。这种差异的造成被认为是树突总长度不同所致。雄鸟 RA 神经元树突总长为 $2085\mu\text{m}$,而雌鸟为 $1838\mu\text{m}$,二者相差 12%。DeVoogd 等人对雌金丝雀于出生后 12—16 天内作卵巢切除术,待满 11 月龄时,分别用睾酮(T)、二氢睾酮(DHT)和雌二醇(E)处理,存活四周后取脑,高尔基法染色。结果发现,E 和 DHT、T 均可使树突增长,但 T 的作用为最强。睾酮(T)处理后的 RA 神经元树突长度增加 49%,伴随树突长度的增加,新突触净增 70%^[10]。前文提到,雄鸟发声核团体积比雌鸟大数倍,正是由于雌雄间激素水平的不同,从而导致树突长度,分支数量的不同,使得神经元占有空间差异所致。树突的增长及新突触的增加,导致神经元间的联络范围扩大,使发声控制中枢的整合机能提高,学习与记忆机制加强,使鸣叫行为更加复杂。

(三) 激素对神经元再生的影响

传统的神经学认为,神经元发育在胚胎期和生后发育初期就已完成,成年后,脑内神经元数目固定。然而 60 年代以来,发现哺乳动物成年后,脑内神经元仍可再生。Nottebohm 在鸟类发声控制中枢的研究中获得了成年脑神经元再生的证据^[13,18,19]。连续给成年金丝雀注射 ^3H 胸苷,然后停止注射,等候 30 天后检查 HVC 时发现,接受过注射的每天都有多达 1% 的神经元被 ^3H 标记。而另一组实验发现,注射 ^3H 胸苷后,第二天就检查 HVC,未见标记的神经元,但在 HVC 上方的室层内发现许多标记细胞。这说明,新的 HVC 神经元在进行 ^3H 胸苷处理时就已经产生。它们起源于室层,经胶质细胞迁移至 HVC 内。新生神经元可替换原有陈旧神经元,并加入到原有的神经回路中。睾酮(T)在神经元再生中发挥重要作用。春天繁殖期睾

酮(T)水平比秋季高出数十倍,而且 HVC 神经元数量相差 38%,但第二年繁殖期到来时, HVC 神经元又恢复到第一年繁殖期时的数目^[20]。由此可见,激素水平影响发声控制核团细胞容量的变化。雌鸟肌注睾酮(T)后可诱发类似雄鸟那样的鸣叫,原因就在于此。同理,春季鸟儿比秋季更爱叫^[2,3,15]。

总之,激素通过改变神经元数目、树突长度、突触数量以及神经元占有空间体积,完成发育过程中的性别分化,并对习鸣脑空间的发育起决定性作用。即使在成年动物,鸣叫能力性二形的维持与季节性差异亦受激素的直接或间接影响。

参 考 文 献

- [1] 李东风 1989 鸟类的发声与听觉 生物科学信息 1(4): 11—12。
- [2] 李东风等 1989 鸟类鸣啭能力的性别和季节性差异 野生动物 52(6): 44—46。
- [3] Alvarez-Buylla A. et al. 1988 Migration of young neurons in adult avian brain. *Nature*. 335(22): 353—354。
- [4] Arnold AP et al. 1984 Gonadal steroid induction of structural sex differences in the central nervous system. *Ann. Rev. Neurosci.* 7: 413—442。
- [5] Baker MC et al. 1984 Sexual dimorphism and lack of seasonal changes in vocal control regions of the white-crowned sparrow brain. *Brain Res.* 285: 85—89。
- [6] Boserj SW et al. 1985 Ontogeny of brain nuclei controlling song learning and behavior in zebra finches. *J. Neurosci.* 5: 1556—1562。
- [7] ———— 1986 Changes in neuronal number density and size account for increase in volume of song control nuclei during song development in zebra finches. *Neuroscience Letters*. 67: 263—268。
- [8] ———— 1988 Joint hormonal and sensory stimulation modulation neuronal number in adult canary brains. *J. Neurobiol.* 19(7): 624—635。
- [9] deLacoste-Utamsing, et al. 1982. Sexual dimorphism in the human corpus callosum. *Science*. 216: 1431—1432。
- [10] DeVoogd TJ 1984 The avian song system: relating sex differences in behavior to dimorphism in the central nervous system. *Progress in Brain Research*. 61: 171—184。
- [11] ———— 1981. Sex differences in dendritic morphology of a song control nucleus in the canary—a quantitative golgi study. *J. Comp. Neurol.* 196: 309—316。
- [12] ———— 1981 Gonadal hormones induce dendritic growth in the adult brain. *Science*. 214: 202—204。
- [13] Gurney M. 1981 Hormonal control of cell form and number in the zebra finch song system. *J. Neurosci.* 1: 658—673。
- [14] Kirn JR et al. 1989 Genesis and death of vocal control neurons during sexual differentiation in the zebra finch. *J. Neurosci.* 1: 378—409。
- [15] ———— 1989 Song related brain regions in the redwinged blackbird are affected by sex and season but not repertoire size. *J. Neurobiol.* 20(3): 139—163。
- [16] Konish M et al. 1985. Birdsong: from behavior to neuron. *Ann. Rev. Neurosci.* 8: 125—170。
- [17] Nottebohm, F. 1985. Neuronal replacement in adulthood. *Ann. NY. Acad. Sci.* 457: 143—161。
- [18] ———— 1987 Plasticity in adult avian central nervous system: possible relation between hormones, learning, and brain repair. *Handbook of physiology*, Am. Physiol. Soc. 5: 85—108。
- [19] ———— 1989 From bird song to neurogenesis. *Scientific American*. 260(2): 74—79。
- [20] Pohl-Apel et al 1984 Hormonal determination of song capacity in female of the zebra finch: critical phase of treatment. *Z. Tierpsychol.* 64: 330—336。