

脊椎动物发声器及其控制中枢

王学斌 阎凡信 刘明河

(山东临沂师专生物系 临沂 276005)

关键词 脊椎动物 发声器 发声控制中枢 比较 进化

发声是动物社群行为中重要的信息通讯方式。利用发声,动物可完成求偶、占区、防御、摄食、种间识别等多种生命活动^[1]。因此,发声行为在动物(尤其是脊椎动物)的生存竞争中具有重要的生物学意义。脊椎动物发声行为比无脊椎动物发达得多,形成了专门的特化器官——发声器。每种动物发声器周围都配布一定肌肉群,受中枢神经系统控制。但是以往有关脊椎动物各类群发声器的结构及相应控制中枢,一直未得到充分的重视和研究,各类群相应结构间的比较更少见到。近10多年来,国内外学者在这一领域进行了较为详细的研究,取得了许多重大进展,本文拟将这些研究报道进行简要总结,以期对脊椎动物各类群发声器及其神经调控的有关问题作一初步的阐释。

1 发声器的结构

鱼类没有喉,大部分鱼类不能发声。能够

发声的鱼类主要依靠的是鳔(或称音鳔)或与鳔有关。如鲦鱼和石鲈,咽齿间的摩擦引起发声,鳔起共鸣作用^[2]。这是鱼类的发声机制之一。另一种主要机制是依靠鳔肌的收缩来完成发声。这些鱼类鳔的内壁和外壁上附有肌肉,其中内肌紧贴于鳔的侧壁,而外肌的一端附着于鳔的外壁,另一端止于头骨。这些内肌和外肌收缩可引起鳔的振动而发声,发声频率取决于内肌的收缩速度^[3]。发声肌含有许多特殊的肌原纤维,与其快速收缩有关。这些肌肉具有种间、性别和超微结构的差异。例如,在水师鱼(*Porichthys notatus*),雄性有两种性成熟个体,其中Ⅱ型个体体型较小,形态特征类似雌性,不能发声;Ⅰ型个体体型较大,能发出长时程的叫声,其内鳔肌肌原纤维的Z线远宽于Ⅱ型及雌性个体的Z线,这种宽展的Z线可能是其特征

第一作者介绍:王学斌,男,33岁,讲师,硕士;

收稿日期:1998-05-26,修回日期:1998-06-30

性叫声的结构基础^[4]。

与鱼类相比,脊椎动物其它几大类群(四足动物)的发声器均已复杂化,而且成为呼吸系统的一个结构成分,其发声过程与呼吸气体的运动密切相关。两栖类、爬行类及哺乳类的发声由喉部特化的声带及相应的骨骼肌来完成;鸟类喉部无声带(似为次生性丧失),但在气管与支气管交叉处发展出特有的鸣管,其中的鸣膜与声带同功,鸣肌则与声带肌有相同的作用^[5]。喉的普遍存在及其在发声中都有一定作用的事实表明,四足动物各类群具有共同的祖先。但各类群喉以及鸟类的鸣管在结构上都有很大差异,这是其发声能力及效果大相径庭的重要原因。

两栖类中的许多种类如蟾蜍,声带是膜状的,它与相关的软骨分别决定着声音的基本频率和调幅,而喉肌影响声音的起始和终结,对频率几乎没有影响。在某些种类的雄性个体,除声带外,还有鸣囊对发声起协助和共鸣作用,产生集中而宏亮的叫声;有些水生蛙类则没有声带,代之以适应于“内部爆破”机制的软骨,从而形成发散的叫声^[6]。

爬行类中能够发声的种类不多,见于报道的如蛤蚧(*Gekko gekko*)。蛤蚧的喉部有由结缔组织构成的粗大而宽厚的声带及丰富的喉肌。在正常呼吸时,扩张肌和外缩肌交替收缩而使喉门开闭;发声时外缩肌强烈收缩,扩张肌受抑制而舒张,杓状软骨伸张,呼气气流冲击声带而发声。故蛤蚧喉肌的功能状态直接影响声音的产生及其强度^[7]。由此可见,蛤蚧的发声过程已与哺乳类有很多相似之处。

鸟类的鸣管是独立发展的发声器官,除用以产生振动的鸣膜和半月膜外,还配布有鸣肌。鸣肌的数目是决定鸣叫能力强弱的重要原因。非鸣禽只有1~3对鸣管外肌,且两侧同名肌只能同时收缩,故只能产生单调的叫声;雀形目(鸣禽)及鸚鵡等则具多对(有的可达十对左右)鸣管内肌和鸣管外肌,而且每侧鸣肌皆可独立收缩,故能发出丰富多变的鸣唱^[3]。

哺乳类的喉及其内的声带已相对完善,出

现了特有的会厌软骨,声带前方还多出一对假声带(室襞),具有喉室,而且喉肌成群配布于声带周围,收缩自如,对气流的进出能够精确控制;口腔内的舌、齿、颊等结构以及通向鼻腔的鼻旁窦等都对发声有极大的辅助作用,故声音多变,信息量大,在人类更形成了语言,使个体及群体间的信息交流日趋完备^[9]。

2 发声器肌肉的起源

过去,人们一直认为,喉肌和咽肌,都起源于鳃弓,由侧板中胚层(主要产生平滑肌)延伸而形成^[9]。近来的资料表明,喉肌和咽肌均具有不同的起源。在鸟类,所有的中轴肌、附肢肌、鳃肌和眼外肌都来自中轴中胚层体节,其中包括受迷走神经支配的喉肌^[10]。其他类群也有相似的报告,故许多作者提出,四足动物喉和鸣管的发声肌具有相似的来源,即都起源于头节^[11],属中轴中胚层体节。鱼类内鳃肌的起源已经明确,也分化自头节^[9];外鳃肌的起源研究尚少,从已有的报道看,似也源自头节^[10]。

上述资料表明,鱼类的鳃和四足类的喉及鸣管虽是不同进化路线中的发声器官,但其肌肉却有相同的来源。

3 发声器的神经支配

鱼类音鳃的内鳃肌受延髓与脊髓交界处的一个运动核团支配,这个核团发出的神经相当于四足动物的舌下神经^[9];外鳃肌的神经支配近来研究较少,早期的资料报道其受脊髓上端躯干运动核发出的神经支配^[10]。

两栖类的发声器肌肉主要受迷走神经支配,如蛙类的喉肌受舌咽——迷走运动复合核区的支配^[12]。

爬行类(蛤蚧)的发声器受舌咽、迷走及副神经混合干的支配,此混合干神经发自延髓疑核、迷走神经运动核及舌咽神经运动核等^[7]。

鸟类和哺乳类的发声器则皆由舌下神经支配。鸟类的舌下神经由延髓疑核、舌下神经运动核等发出,其中舌下神经运动核的气管鸣管亚核发出专门的纤维支配鸣管^[13];哺乳类的舌

下神经由疑核、舌下神经核及面神经核发出的纤维共同组成^[14]。

由此可知,脊椎动物各大类群发声控制的低位中枢都位于延髓,支配发声器的神经都是脑干最下端的脑神经,个别种类脊髓上端发出的脊神经也参与发声控制。

4 发声的中枢控制通路

延髓的发声运动核接受上位信息的途径有三:(1)由延髓网状结构发出纤维,这是所有脊椎动物共同的传入途径。在鱼类和两栖类,延髓网状结构是发声运动核的主要传入源^[15]。在鸟类,网状结构向鸣肌运动核发出稀疏投射纤维^[13]。在哺乳类,网状结构主要投射到疑核^[16];(2)在四足动物,中脑可直接投射至发声运动核;如爬行类的大鲵^[17]、鸟类的非鸣禽^[18]等,中脑是发声控制的基本调节中枢;(3)鸟类的鸣禽及哺乳类,端脑均可直接投射至发声控制的运动核团。如鸣禽端脑的下行纤维终止于气管鸣管亚核,并有分支到达疑核,前者支配鸣肌,后者支配喉肌,二者共同决定发声的最终形式^[18]。灵长类端脑皮层发出的下行纤维直接止于舌下神经运动核和疑核,支配舌和喉肌,舌和喉肌相互协作完成发声运动^[14]。

5 发声器及其支配中枢的功能比较

从以上资料可以看出,脊椎动物各类群发声系统的组成适应于各自的进化程度,表现出相似性及差异性,代表着运动系统部分进化方式、脊椎动物的发声行为都是横纹肌收缩的结果,其发声器及其中枢控制通路有一些相似的特征。比如:发声器的肌肉接受延髓运动神经核的支配;发声肌都源于体节中胚层;发声运动核接受网状结构的传入,疑核及其同源结构在脊椎动物(尤其是四足动物)发声控制中都具有重要作用;具有性别差异的发声运动核及发声器肌肉都能富集雄激素,这对发声控制中枢及其相关的发声行为的影响是很有意义的^[11]。这些相似性表明,发声运动的发育及进化过程受共同的理化因素或发育因素影响。

但是,除了相似性,发声器及其控制中枢间的差异也是显著的。鱼类的发声器还没有特化,音鳔周围仅有一套特殊的肌肉群用于发声,发声质量及蕴含的信息量不高;四足动物参与发声的结构及控制中枢则复杂得多。由于四足动物的发声器位于呼吸系统内,因而与呼吸运动密切相关;在两栖类中的主要发声类群(无尾类中的蛙),呼吸是吞咽式的,呼吸过程需要十多组肌肉的伸缩活动才能完成,声带、声囊及相配套的肌肉协作发出多种鸣声。延髓背盖区可能是鸣叫控制的整合位点^[5],端脑在两栖类的发声中似无主要作用;其他四足动物使用吸入式呼吸,不同种类有不同数目的肌肉群参与。相应地,在中枢神经系统有多个不同核团参与呼吸与发声的协调,爬行类有关端脑高级中枢在呼吸及发声协调中的作用报道尚少见,从现有资料分析,中脑起关键作用,端脑似无主要作用^[7,2]。鸟类中的非鸣禽,中脑直接控制发声运动核,是发声的主要支配中枢,端脑在发声控制中没有重要作用^[16];鸣禽是鸟类中较为进步的类群,除中脑外,端脑在发声控制起着更为关键的作用。鸣禽端脑内至少有两个核团直接控制发声通路,包括上纹状体腹侧尾部的HVC和古纹状体粗核RA,另有几个核团与发声学习有关。其中的古纹状体粗核下行投射至脑干的多个核团,如疑核、后疑核、鸣管运动核等,而这些核团可分别参与喉及鸣管等的运动^[19-20]。表明,鸣禽鸟类的端脑在发声运动与呼吸协调过程中起决定性作用^[18];在哺乳类,中脑导水管周围灰质可参与中枢整合作用^[11],大脑皮质直接控制发声运动核,人类的大脑还分化出特殊的语言中枢,因此,哺乳类的端脑(大脑皮层)在发声控制中占主导地位,脊椎动物各类群发声器结构及其控制中枢的进化程度具有差异。随着动物类群的进步,参与发声的结构逐渐增多并完善化,发声控制的整合中枢位置逐渐上移,由延髓而中脑而端脑,最后集中于大脑皮层。发声器结构及中枢控制的复杂化和完善化表明,发声行为在动物进化进程中的作用逐渐加强。

另外,在发声行为的支配上,鱼类和两栖类均无单侧优势现象,双侧发声器结构及其中枢通路都是完全对等的;而爬行类已出现了外周支配的单侧优势(蛤蚧),但尚没有中枢支配的单侧优势^[7];鸟类和哺乳类则都呈现明显的外周和中枢单侧优势(如金丝雀具有左侧优势,大多数人类具有左侧优势)^[13]。单侧优势的出现,表明神经系统左右两侧功能现出了分化,是进化的一种表现。

综上所述,脊椎动物各类群发声器及其控制中枢既有相似之点,也有差异之处。整个进化途径与各类群其他特征的进化程度相一致,明显表现出由简单到复杂,由低级到高级的发展过程。

参 考 文 献

- Marler, P., S. Peters. Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, 1977, 198:519~527
- 李永材,黄溢明. 比较生理学. 北京:高等教育出版社, 1984. 385
- Skogund, C.R. Functional analysis of swim-bladder muscles engaged in sound production of the toadfish. *J. Biochem. biophys.*, 1961, 10:187~200
- Bass, A., M. Marchaterre. A sexually dimorphic (acoustic) motor system in a teleost fish: Peripheral and central elements. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 1987, 13:399
- Gaunt, A.S. An hypothesis concerning the relationship of syrinx structure to vocal abilities. *Auk*, 1983, 100:853~862
- Yager, D. A novel mechanism for underwater sound production in *Xenopus borealis*. *Am. Zool.*, 1982, 22:887
- 蓝书成,李东风,杨立川. 蛤蚧发声器结构及语图的初步分析. 动物学杂志, 1991, 26(6):33~34
- Vicario, D.S. Contributions of syrinx muscles to respiration and vocalization in the zebra finch. *J. Neurobiol.*, 1991, 22(1):63~73
- Bass, A.H. Sonic motor pathways in teleost fishes: A comparative HRP study. *Brain Behav. Evol.*, 1985, 27:115~131
- Noden, D.M. The embryonic origins of avian cephalic and cervical muscles and associated connective tissue. *Am. J. Anat.*, 1983, 168:257~276
- Bass, A. Evolution of vertebrate motor systems for acoustic and electric communication: Peripheral and central elements. *Brain Behav. Evol.*, 1989, 33:237~247
- Schmidt, R.S. Action of intrinsic laryngeal muscles during release calling in leopard frog. *J. Exp. Zool.*, 1972, 181:233~244
- 李东风,蓝书成. 鸟类鸣叫学习机理研究回顾. 生理科学进展, 1991, 22(4):324~328
- Tanaka, T. Afferent projections in the hypoglossal nerve to the facial neurons of the cat. *Brain Res.*, 1975, 99:140~144
- Wetzel, D.M., U.L. Haerter, D.B. Kelly. A proposed neural pathway for vocalization in south American clawed frogs. *Xenopus Laevis*. *J. Comp. Physiol.*, 1986, 157:749~761
- Travers, J.B., R. Norgren. Afferent projections to the oral motor nuclei in the rat. *J. Comp. Neurol.*, 1983, 220:280~298
- 蓝书成,刘振寰,张桂琴. 刺激大鲵(*Megalobatrachus davidianus*)中脑引起发声反应的研究. 动物学报, 1982, 28(1):15~22
- Wild, J.M. The auditory-vocal-respiratory axis in birds. *Brain Behav. Evol.*, 1994, 44:192~209
- Vates, G.E., D.S. Vicario, F. Nottebohm. Reafferent thalamo-cortical loops in the song system of oscine songbirds. *J. Comp. Neurol.*, 1997, 380:275~290
- 王学斌,张立富,李东风. 鸟类呼吸与发声的神经调控. 动物学杂志, 1998, 33(2):16~19