

鸟类的性激素与鸣叫

凌长英 蓝书成

(东北师范大学生物系)

发声和鸣叫是动物界普遍存在的一种传递信息的反应形式,它支配着动物个体间,种群间丰富多彩的机能活动。由于种群进化水平的不同,动物发声与鸣叫的行为机能也存有较大差异。有的动物甚为发达,有的则停留在较低级水平上。鸟类在发声与鸣叫行为上占有明显优势,但不同种类间存有差异,这与生活环境及其遗传因素密切相关。鸟类鸣叫的一个显著特点是同种雌雄个体间有明显差异且鸣叫能力具有季节性波动,这种波动与其血液中雄激素水平的变化密切相关。

根据鸟类鸣叫的特点可分为两种类型:(1)发声、(2)鸣叫。发声是鸟类普遍存在的一种行为,其特点是形式、内容单调,具有遗传性。鸣叫则通常是鸣禽中雄性个体所特有的行为,其声频变化范围大,声句结构复杂,声调悦耳动听。具有招引异性、刺激异性以促进交配、繁殖及自身领地防御等重要作用。鸣叫能力受后天影响,需要学习及自身、同种类的听觉反馈。

鸟类发声器官的结构、支配发声的神经通路及其调节机制,雌雄个体间基本相似。而导致不同性别鸣叫和鸣叫能力显著差异的重要因素则是体内性激素的释放和循环水平。

一、激素与鸣叫学习

鸟类中鸣禽类具有较高水平的鸣叫或鸣叫能力,其鸣叫有一个复杂的学习过程。从幼稚开始学习,其学习过程有明显的临界期限。根据鸣叫学习的差异,又可将鸣禽分为两类:即一类是与性成熟前和性成熟为界限的临界期类(critical period),另一类为无休止的开放型类(open-ended)。大多类鸣禽属于临界期类,例

如,苍头燕雀 Chaffinch (*fringilla coelebs*)、斑雀 Zebra finch (*Poephila guttata*),白冠燕 White-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*),长嘴鹪鹩 Long-billed marsh wren (*Cisothorus palustris*)等。这种类型的雄性个体的鸣叫学习以性成熟,作为临界期的界限。在临界期前,孵出的幼鸟向其亲辈学习各种鸣叫。鸣叫特点是由只能发出间断、单调的鸣声逐渐过渡为模仿同种雄性个体的鸣叫。在此期间内,其鸣叫的内容是多变性的。其次是性成熟期后,随临界期的终止,鸣叫学习亦随之终止。但此期始终保持对鸣叫学习的记忆。此期鸣叫的类型,内容均与同种间雄性个体间的鸣叫相似;这种鸣叫趋于稳定,其内容、程序终生不变。这一特点从听觉反馈的实验中可以得到进一步证实。如果出生后的幼鸟与亲鸟或同类群其他鸟隔离开,不使其听到鸣叫,丧失听觉信息的输入。雄鸟性成熟后也仅能发出类似初生幼鸟的单调的、不稳定声音。充分说明正常的鸣叫学习是需要听觉模式及反馈。如果性成熟后的雄鸟丧失听力后,其鸣叫能力、内容(音节的数量、歌型排列程序)则基本上不受影响。实验证明,在临界期前,雄性个体学习的各种鸣叫,都是通过听觉反馈使鸣叫与听觉模式相匹配,逐渐使鸣叫趋于稳定。临界期结束后,学习鸣叫的能力丧失,已稳定的鸣叫内容不再更改。在正常情况下,性成熟与临界期的终止是一致的。雄性苍头燕雀出生十个月后可达到临界期,开始产生正常的稳定性鸣叫。在临界期前给动物注射生理剂量的睾丸酮,可使临界期提前。反之,六月龄的苍头燕雀切除睾丸后,其鸣叫则停留在学习易变阶段,直至第二年繁殖季节给予睾丸酮

后,方进入临界期。说明临界期的终止是取决于体内雄激素循环水平。

金丝雀 *Canary (Serinus canarius)* 是一种典型的无休止开放型类鸣禽。其鸣叫学习可分为三个阶段:第一阶段为次生鸣叫期 (sub-song); 第二阶段为可塑性鸣叫期 (plastic song), 又称不完美音期或次歌音期; 第三阶段为稳定性鸣叫期 (stable song), 又称完美音期或歌音期。出生后 5—50 天左右的金丝雀、雄性幼雏开始产生单音、间断、易改变的次生鸣叫; 60 天后到 280 天,开始模仿成鸟鸣啭,形成暂时的易变性鸣叫,此期称为可塑性鸣叫期。大约四个月龄的金丝雀已经具有发出各种鸣声的能力,此后直至性成熟。大约八个月龄,其鸣叫的主要变化是增加更多的音节、音素,并增强鸣啭程序的稳定性。八个月龄之后,金丝雀的鸣叫类型及内容均趋于稳定,稳定后的鸣叫可持续整个繁殖季节,称为稳定性鸣叫。值得注意的是繁殖季节后,夏末秋初,其鸣叫会再次变得不稳定,可塑性鸣叫期复又出现。在此期间,许多原有的音节被修改,一些被废弃,同时又增添了部分新内容。此后,鸣叫又重新进入稳定性鸣叫,年复一年周而复始。经鸣叫的声谱分析证明,在每一个可塑性鸣叫期内都含有两个增添新音节

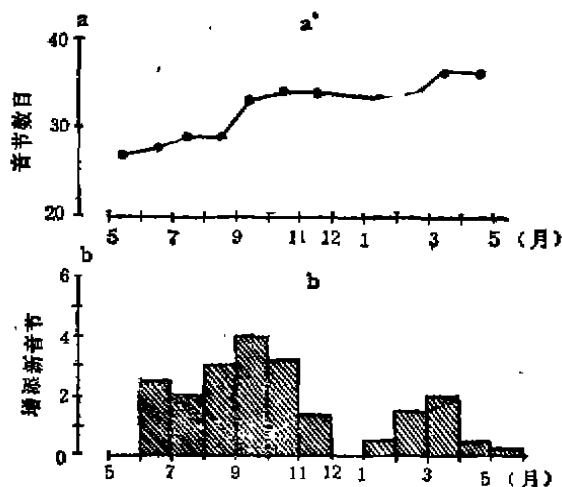


图1 6只雄性金丝雀鸣叫音节与新鸣叫音节形成的月平均数量(摘自 F. Nottebohm, 1987)
a. 鸣叫音节的月平均数量
b. 新鸣叫音节形成的月平均数量

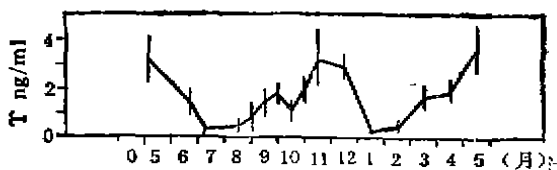


图2 6只金丝雀血清中睾丸酮(T)含量的月平均值(摘自 F. Nottebohm, 1987)

的高峰期,即9月和3月(见图1)。从图1中可以看出雄性金丝雀鸣叫音节与新鸣叫音节形成的月平均数量。而血液内性激素水平,特别是睾丸酮,在8月和2月均降为最低点(见图2)。表明金丝雀的鸣叫学习与血液中睾丸酮含量的变化密切相关。

二、鸣叫的季节性变化

鸟类生殖腺的活动有其明显的季节性变化,体内性激素的循环量随之出现相应波动。鸣禽类的鸣叫也呈现出显著的季节性变化。在繁殖季节,雄性鸟的鸣啭能力可达到最高峰,随着繁殖季节的结束,鸣啭能力减弱直至消失。长嘴鹈鹕初春时孵化出的雄性幼雏在春末夏初时,能初步的模仿亲辈鸣啭,而在春末孵化出的个体直至第二年春季,繁殖季节来临时,才具有模仿亲鸟鸣啭的能力。这种差异显然与季节有关,也是体内性激素的季节性波动所造成。

金丝雀雄性幼雏第一个可塑性鸣叫期的长短,与其孵化日期密切相关。春季孵化的幼雏与夏季的相比,时间明显延长,这点与动物体内性腺——睾丸体积的季节性变化一致。如夏末睾丸体积是春季的1/40,只有在春季繁殖季节,雄性金丝雀才能进入稳定性鸣啭期。此时,其血内睾丸酮等雄激素的循环量同步地保持在较高水平。繁殖季节结束后,性激素睾丸酮水平下降至零,鸣叫随之进入可塑性鸣叫期。

三、激素与脑发声控制核团

鸟类大脑内有两个与发声有关的核团,即上纹状体腹侧尾核 (hyperstriatum ventralis, pars caudalis HVC) 和古纹状体粗核 (the

robust nucleus of the archistriatum RA)。值得注意的是这两个核团的大小具有明显的性别及季节性差异。

(一) 发声控制核团的两性差异 在多种动物中,雌雄个体间都存在着行为差异,特别是在求偶和繁殖方面。越来越多的证据说明,这种行为的性别差异应归功于中枢神经系统的两形性。鸟类、特别是鸣禽类鸟的发声与鸣叫具有明显的两性差异,研究证明与其脑内发声控制核团的体积差异一致。

雄性金丝雀有较强的鸣啭能力,可以发出多种多样、形式复杂和委婉动听的声音。而雌性个体在正常情况下则不具有鸣啭能力,但可以发出多种简单的声音。斑雀与金丝雀相比,鸣啭能力差。雄性斑雀虽能产生鸣啭,但形式简单,其雌性几乎不发出任何鸣声。成年金丝雀和斑雀的大脑发声控制核团(HVc、RA)的体积均出现明显的两性差异(见图3)。这种差异

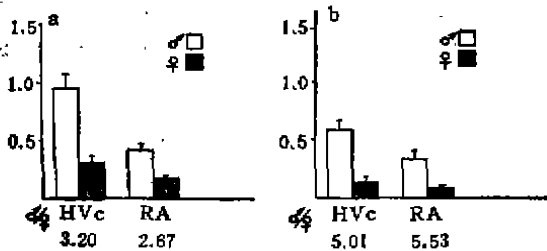


图3 HVc、RA 体积的两性差异
(摘自 F. Nottebohm, 1976)
a. 金丝雀; b. 斑雀

主要取决于雄激素的循环水平。对成年的雌性金丝雀注射生理剂量的睾丸酮后,动物则产生明显的似雄性的鸣叫,尽管鸣叫的复杂程度及种类少于雄性。与此同时,动物的 HVc、RA 核团的体积明显增大,其中以幼年摘除卵巢后的个体尤为明显。与对照组相比,控制发声的最高中枢——HVc 的体积可增大 90%。实验还证明,雄激素可促进 HVc 上方大脑室带区(Ventricular Zone)的细胞增殖,增殖后的部分细胞经过迁移,分化形成 HVc 的一部分。金丝雀的 RA 是作为 HVc 向下位脑干发出指令中继站,其体积的两性差异除了与神经元的数

目有关外,还与神经元所占据空间的大小密切相关。成年金丝雀 RA 的树突总长度雄性比雌性大 13%。其树突树(dendritic tree)类似椭圆形,胞体位于中央,树突树的平均直径 $\delta = 1:1.75$ (见图4)。即雄性 RA 内细胞所占据的空间约为雌性的二倍,因此可以更广泛地以放射性排列方式与周围形成突触联系。给已摘出卵巢的雌性成体注入适量睾丸酮后,RA 的体积可比对照组增大 53%,其中大部分是由于树突顶端分支的生长,而导致树突树的增大。这些新生的分支与周围形成新的联系,则有利于鸣啭学习。

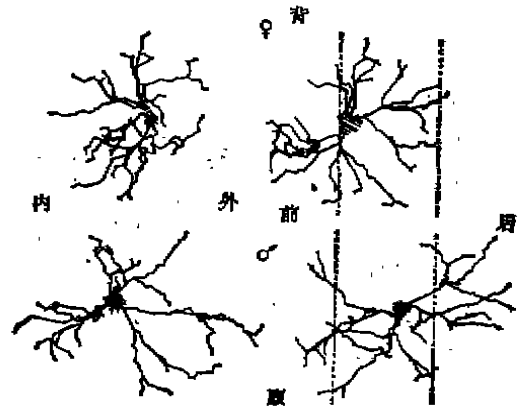


图4 典型的成年金丝雀(♀、♂) RA 细胞
(摘自 F. Nottebohm, 1987)
虚线: 100µm 厚的组织切片边缘

(二) 发声控制核团的季节性变化 鸣禽金丝雀的鸣啭具有明显的季节性差异,与其体内雄激素水平的波动是相关的。此外,金丝雀脑内发声核团的体积也出现相应的变化。HVc 作为最高级的发声中枢,其体积的季节性变化是极为显著的,这种季节性变化与不同的鸣叫阶段有密切关系(见图5)。在鸣叫学习、鸣啭内容调正,增加的次生鸣叫及可塑性鸣叫期内, HVc 体积逐渐增大。直至形成稳定性鸣叫。在稳定性鸣啭初期(春季、繁殖初期) HVc 体积增长到最大值,其中平均有 41000 个神经元。随着稳定性鸣叫期的结束(繁殖季节末), HVc 体积则又逐渐缩小,在可塑性鸣叫初期(夏末)为最小值,神经元平均下降到 25000 个。这时,

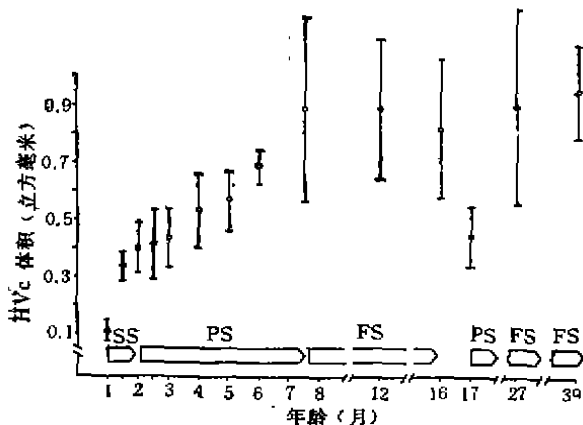


图5 金丝雀的年龄、HVC 体积与鸣叫不同阶段的关系 (摘自 F. Nottebohm, 1986) “○”: 代表不同年龄的 4 只动物; “●”: 分别代表 12、17 月龄的 9、12 只动物; “□”: 代表在第一、二、三个繁殖季节末的 10、9、8 只动物

动物经常保持沉默或偶尔产生极为不稳定的鸣叫。声控核团体积的季节性变化与繁殖期内动物体内血液中雄激素水平高有关。繁殖季节结束后, 血液中雄性激素水平迅速下降。鸣禽类脑发声控制核团的季节性变化有其深远的意义, 为废弃部分旧的鸣叫内容, 启动鸣叫学习, 增添新内容提供了物质基础。

综上所述, 鸟类的鸣叫和鸣叫是一种与求偶、繁殖相关的行为, 与性激素水平的关系极为密切。近年来的研究证明, 在各级发声控制核团内, 即 HVC、RA 及延脑控制鸣肌运动的舌下神经核团内, 均有大量性激素受体存在。血液中的甾类性激素与这些特异性受体分子结合后, 形成复合物进入细胞核, 影响 mRNA 形成

的数量及类型, 使发声控制核团发生变化, 从而影响动物的鸣叫行为。

参 考 文 献

- [1] 蓝书成 1986 鸟类的发声与发声中枢 东北师范大学学报自然科学版 3: 125—136。
- [2] Canady R. A. et al. 1984 Population differences in complexity of a learned skill are correlated with brain space involved. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 6232—6234.
- [3] Goldman S. A. et al 1983 Neural production, migration and differentiation in a vocal control nucleus of adult female canary brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 2390—2394.
- [4] Nottebohm F. et al. 1976 Sexual dimorphism in vocal control areas of the song-bird brain. *Science* 194: 211—213.
- [5] ———— 1980 Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain Res.* 189: 429—436.
- [6] ———— 1981 A brain for all seasons: cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science.* 214: 1368—1370.
- [7] ———— 1984 Birdsong as a model in which to study brain processes related to learning. *The Condor.* 86: 227—236.
- [8] ———— 1986 Neuronal replacement in adulthood. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 457: 143—161.
- [9] ———— et al. 1986 Developmental and seasonal change in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Behavioral and Neural Biology.* 46: 445—471.
- [10] ———— 1987 Seasonal changes in gonadal hormone levels of adult male canaries and their relation to song. *Behavioral and Neural Biology.* 47: 197—211.
- [11] Plasticity in adult avian central nervous system: possible relation between hormones, learning and brain repair. In: *Higher Function of the Nervous System.* Chapter 3. Fernando Nottebohm. 1987.