

蛙类的发声结构与中枢控制

李东风 蓝书成
(东北师范大学生物学系, 长春 130024)

近年来, 动物发声与发声机制的研究引起人们的注意。在两栖动物中, 对于蛙鸣的产生和控制机理, 一直是动物学家颇感兴趣的课题。国内外很多学者在这方面进行了大量的研究工作, 对蛙鸣的奥秘正在逐步揭开。本文概括介绍这一领域的研究进展。

(一) 蛙类的发声器结构及其神经支配

蛙类隶属两栖纲无尾目, 是水生鱼类向陆生爬行类演变的中间过渡动物类型。伴随着进化过程, 蛙体出现了适应陆生的呼吸器官——肺和咽喉结构。喉的出现使动物发声方式发生了质的飞跃, 以两栖类为界标, 在此之前为非喉发声, 自两栖类始为有喉发声。

蛙类的喉由一对杓状软骨和一块环状软骨及其环绕于周围的四对喉肌(扩张肌、后缩肌、外缩肌、前缩肌)组成^[1](见图1)。在杓状软骨前后缘结合处附着纤维结缔组织的膜状结构, 称声带。两条长而富弹性的声带间隙, 称声门。扩张肌收缩可使声门开放, 后缩肌收缩使声带绷紧, 而外缩肌和前缩肌的协同收缩使声门关闭。一般雄蛙的声带较雌蛙宽厚发达, 并且除声带以外, 在口咽腔两侧或底部还具有—对声囊开口。声囊在发声中起共鸣腔作用, 因此雄蛙叫声宏亮。

与发声有关四对喉肌分别受迷走神经的两个分支——短喉神经支(Short laryngeal nerve)和长喉神经支(Long laryngeal nerve)

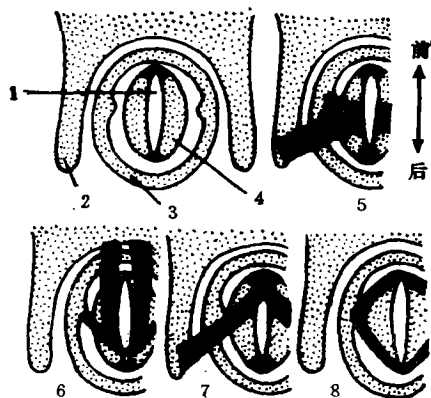


图1 蛙类的喉软骨及喉肌附着方式示意图
1. 声门; 2. 舌软骨; 3. 环状软骨; 4. 杓状软骨;
5. 扩张肌; 6. 前缩肌; 7. 外缩肌; 8. 后缩肌

支配。其中短喉神经支配扩张肌, 而其它三对喉肌受长喉神经支配^[1]。在体和离体实验中分别刺激短、长喉神经支, 观察喉肌的收缩情况进一步证实了喉肌神经支配的特点。

(二) 蛙类发声的中枢控制 对蛙类鸣叫的中枢控制研究, 早在本世纪初就有人用电流刺激蛙中脑引起鸣叫, 并证明中脑内存在司鸣叫的中枢^[2]。直到晚近, 美国 Loyola 大学的斯梅德(Schmidt)教授领导下的研究小组经过系统地研究, 提出蛙鸣中枢控制的模型之后才基本确定了控制蛙鸣的各级脑中枢^[6, 8]。该模型认为, 蛙脑干前端的视前核前部(anterior part of the preoptic nucleus, APON)是蛙类求偶鸣叫的高级启动中枢。由 APON 发出纤

维投射到脑干中部的前三叉神经核 (pretrigeminal nucleus, Pre-V), 然后再投射至脑干后部的舌咽迷走神经运动核 (nIX-X), 继而经短喉神经支和长喉神经支控制各对喉肌收缩与声门的启闭。在这一发声控制系统中, 还应包括与呼吸有关的神经元群, 使得发声运动得以协调进行(图 2)。值得指出的是, 这些核团间既

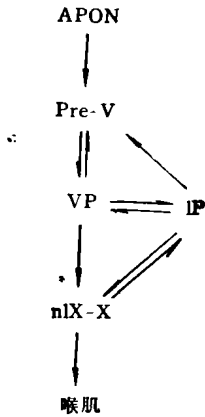


图 2 蛙鸣中枢控制模型(仅示一侧脑通路)
 APON: 视前核前部;
 Pre-V: 前三叉神经核(向双侧 VP 投射);
 VP: 发声相启动神经元(向双侧 nIX-X 投射);
 IP: 吸气相启动神经元(两侧间存在往返联系);
 nIX-X: 舌咽迷走运动核。

有直接的顺序联系纤维, 同时各核团间还具有反馈联系及与对侧核团的相互投射。我们实验室近年的工作及国外其它实验室的工作都对这一模型提供了广泛的证据支持^[9]。

蛙鸣作为生物信息的一种传播媒介, 是对周围环境变化的反应方式。它不仅受鸣叫控制系统的支配, 而且在整体内, 还受其它相关中枢及体液因素的制约。其中听觉和激素与发声具有密切的联系。近年来报道证明, 听觉刺激可诱发 APON, Pre-V 等鸣叫控制核团的神经元放电频率增加, 其中 Pre-V 可能是对听信号整合的中枢, 因 Pre-V 中的大部分神经元对听觉刺激都具有“V”形调谐曲线, 最佳兴奋频率 (BEF) 范围是 200—1400Hz。较短的潜伏期 (10—50ms) 提示, Pre-V 可能直接接受来自上橄榄核的传入投射^[3]。此外在声音的种间识别方面, 有人提出, 蛙在噪声环境中识别

同种声音是通过听觉系统“滤波器”的筛选与调制实现的^[4]。

蛙鸣的季节性变化明显。凯利 (Kelley) 等人将 ³H 标记的性激素从背淋巴囊注入蛙体, 经放射自显影处理后, 发现与发声有关的各核团内均有明显的 ³H 性激素积累, 说明这些核团存在性激素受体。激素可能对发声核团的发育发挥影响作用, 并可提高发声核团对听信号反应的敏感性^[5,6]。

以上简要介绍了近年来国内外在蛙类发声结构与中枢控制方面的研究进展。至于蛙鸣的生物学意义, 一般认为与求偶有关。但随着现代声音频谱技术的发展, 发现蛙鸣分四种类型: (1) 求偶鸣叫; (2) 遇险警叫; (3) 低声咕叫; (4) 狂鸣^[4]。这些不同类型的鸣叫在不同环境中表达不同的生物学信息, 如求偶、避险、寻食、种间识别、回声定位等。

蛙类所处的特殊进化地位决定了对蛙鸣机理的研究将从比较进化的角度为动物及人类语言机理提供借鉴, 并将为动物声学、分类学及行为学的研究奠定坚实基础。

参 考 文 献

- [1] 黄祝坚等 1982 蛙声谱分析 生物科学动态 2: 9—11.
- [2] 蓝书成等 1989 刺激蛙脑中脑引起发声反应的研究 东北师范大学学报 2: 81—87.
- [3] Aitken P. G. et al. 1984 Auditory input to a vocal nucleus in the frog *Rana pipiens*: hormonal and seasonal effects. *Exp. Brain Res.* 57: 33—39.
- [4] Feng A. S. 1978 Sound localization in anurans II. Binaural interaction in superior olivary nucleus of the green tree frog *Hyla clineris*. *J. Neurophysiol.* 41: 43—54.
- [5] Kelley D. B. 1980 Auditory and vocal nucleus in the frog brain concentrate sex hormones. *Science.* 207: 553—555.
- [6] Schmidt R. S. 1976 Neural correlates of frog calling: isolated brainstem. *J. Comp. Physiol.* 108: 99—113.
- [7] Schmidt R. S. 1972 Action of intrinsic laryngeal muscles during release calling in leopard frog. *J. Exp. Zool.* 181: 233—244.
- [8] Schmidt R. S. 1984 Neural correlates of frog calling: preoptic area trigger of mating calling. *J. Comp. Physiol. A.* 154: 847—853.
- [9] Wetzel D. M. et al. 1985 A proposed neural pathway for vocalization in south african clawed frogs, *Xenopus laevis*. *J. Comp. Physiol. A.* 157: 749—761