

鸣禽与人类发声器官及发声行为 神经控制通路的比较

张琨 张宇桃 王松华* 孟玮*

江西科技师范大学有机功能分子研究所 南昌 330013

摘要: 与人类语言学习或形成一样, 鸣禽鸣唱也是一种发声学习行为, 二者具有一定的相似性, 例如发声学习过程均需听觉反馈的参与, 幼年期具有更强的发声学习能力, 可对复杂的声学结构和音节序列进行控制等。尽管鸣禽和人类的发声器官在结构上有很大差异, 但二者发声的物理机制仍表现出很强的相似性。虽然相比于其他哺乳动物, 鸣禽和人类的亲缘关系很远, 但通过对比发声行为产生的基础通路——脑干先天发声控制通路, 以及与发声学习相关的更高神经水平的发声运动和学习通路脑区位置、相互联系、功能及基因表达谱, 提示鸣禽鸣唱和人类语言的神经控制具有一定的进化相似性。这些共同特征使得鸣禽成为了研究发声学习的理想模型。本文对鸣禽与人类的发声器官及发声行为的神经控制通路进行了比较, 并对鸣禽模型在人类失语症治疗研究中潜在的应用前景进行了展望, 以期对研究人类语言学习的神经机制及语言障碍的治疗带来理论参考和借鉴。

关键词: 鸣禽鸣唱; 人类语言; 发声器官; 神经控制通路; 进化相似性

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 01-147-11

Comparison of Vocal Organs and Neural Control Pathways of Vocal Behavior Between Songbirds and Humans

ZHANG Kun ZHANG Yu-Tao WANG Song-Hua* MENG Wei*

Jiangxi Key Laboratory of Organic Chemistry, Jiangxi Science and Technology Normal University, Nanchang 330013, China

Abstract: Like human language learning or formation, songbirds' singing is also a vocal learning behavior. There are clear similarities between them, for example, both of them need auditory feedback to participate in the process of vocal learning, and have stronger vocal learning ability in the juvenile stage and control ability of complex acoustic structures and syllable sequences. Despite the great structural differences between the vocal organs of songbirds and humans, the physical mechanism of their vocalization still shows strong similarity. Although songbirds are distantly related to humans compared to mammals, it is suggested that the

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32160123, 31860605), 江西省自然科学基金重点项目 (No. 20212ACB205002), 江西省自然科学基金面上项目 (No. 20202BABL205022, 20212BAB205003), 江西省研究生创新专项资金资助项目 (No. YC2022-s793);

* 通讯作者, E-mail: wangsonghua18@126.com, meng7883@163.com;

第一作者介绍 张琨, 男, 硕士研究生; 研究方向: 神经生理学; E-mail: 17862236019@163.com。

收稿日期: 2023-05-18, 修回日期: 2023-08-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202423097

neural control of songbird singing and human language also have some evolutionary similarities, by comparing their brain stem innate vocal control pathways, which is the basic pathway for vocal behavior, and the location, interconnection, function and gene expression profile of vocal motor pathways and vocal learning pathways at a higher neural level related to vocal learning. These common features make songbirds an ideal model for studying vocal learning. This review compared the vocal organs and neural control pathways of vocal behavior between songbirds and humans, and forecasted the potential application of songbird models in the treatment of human aphasia, to bring theoretical reference for studying the neural mechanism of human language learning and the treatment of language disorders.

Key words: Songbirds singing; Human language; Vocal organ; Neural control pathway; Evolutionary similarities

鸣禽鸣唱是一种习得行为，主要是为了保卫领地和繁殖求偶（Catchpole 1987，Ríos-Chelén et al. 2007）。幼鸟的鸣曲是通过模仿练习具有复杂声学特征且稳定的亲鸟鸣曲来获得，通常由多个音节构成，并形成固定或可变的音节组合模式（Mooney 2022）。鸣禽幼鸟习鸣与人类幼儿语言学习过程相似，均需要听觉反馈的参与（Prather et al. 2017）。此外，人类和部分鸣禽，例如斑胸草雀（*Taeniopygia guttata*）及孟加拉雀（*Lonchura striata domestica*），具有相似的发声学习关键期，在幼年期具有更强的学习能力，且二者在后期发声学习的能力均可因为学习本身的行为以及性激素等生物因素的影响而下降（Doupe et al. 1999）。人类语言的另一重要特征是具有复杂的语法结构。而某些种类的鸣禽（例如孟加拉雀）可以灵活地、有目的地改变它们鸣曲中的音节顺序，就像人类控制语言中的音节顺序一样（Veit et al. 2021）。由此可见，鸣禽鸣唱与人类语言具有一定相似性。虽然鸣禽和人类的进化来源不同，二者从外周器官到神经系统存在显著的结构差异，例如鸟类大脑皮层是团簇状结构（称之为核团）（Reiner et al. 2004，Dugas-Ford et al. 2012），而哺乳动物大脑皮层是层状结构（Franchini 2021），但对比发声器官、发声学习相关脑区的位置和功能及基因表达谱，提示鸣禽鸣唱和人类语言的神经控制也具有一定的进化相似性（Jarvis 2019）。因此，

鸣禽成为了研究发声学习的理想模型，并可为研究人类语言学习的神经机制及语言障碍的治疗带来理论参考和借鉴。

1 鸣禽和人类发声器官的比较

鸣禽的声音是由鸟类独特的发声器官——鸣管（syrinx）产生，其物理机制与人类喉部发声器官具有很强的相似性。然而，鸣禽和人类发声器官在形态功能上的差异使其在运动控制模式上又有不同（Riede et al. 2010）。

鸟类的鸣管（非喉部）是一个机械肌肉瓣膜，位于胸腔深处、气管和主支气管的交界处，同时也是呼吸系统的一部分，在鸣禽中表现出高度的特异化（图 1a）。非鸣禽的鸣管形态差异较大，而鸣禽的鸣管形态较为保守（Brittan-Powell et al. 1997，Düring et al. 2013）。Düring 等（2013）以斑胸草雀为模型对鸣禽发声器官的分析结果表明，与鸭子、鸽子等非鸣禽的鸣管只有两对外部肌肉相比，斑胸草雀的鸣管有两对外部肌肉和四对内部肌肉提供机械控制。鸣禽鸣管的软骨结构也有不同于非鸣禽的地方，比如鸣管的内侧腹侧软骨（medial ventral cartilage，在非鸣禽中鲜见类似结构报道）可通过控制张力对声音参数进行较大程度的独立控制，极大地丰富了鸣禽鸣曲的音节种类（Düring et al. 2013）。此外，与人类的喉部（图 1b）不同，鸣禽鸣管的两侧各有一个声源。每个声源由一对外侧唇和内侧唇组成，位于鼓室（一个

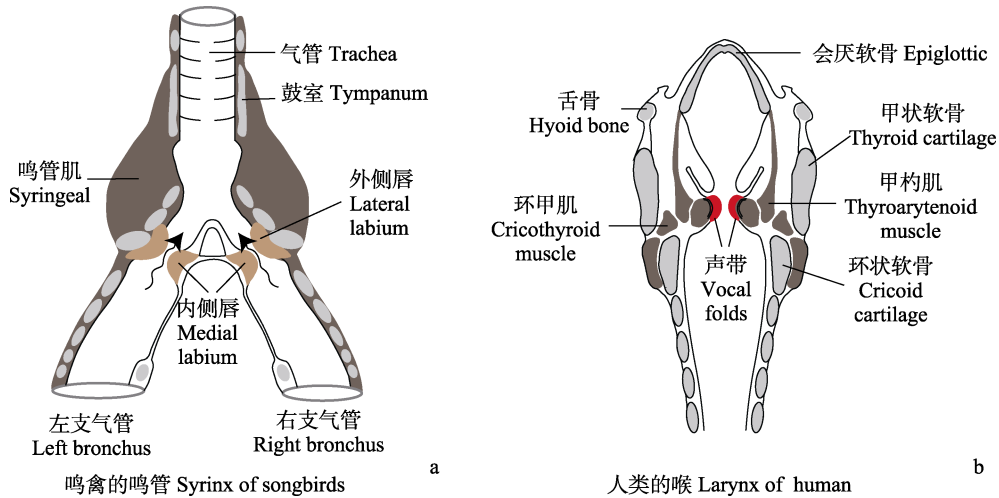


图 1 鸣禽和人类发声器官解剖模式图

Fig. 1 Anatomical patterns of songbird and human vocal organs

a. 鸣禽鸣管腹侧解剖示意图（参考 Schmidt et al. 2014）。鸣管的发声是由位于气管和支气管交界处内腔的鼓室下方的外侧唇和内侧唇内受到呼气气流产生振动所导致的。波浪箭头为外侧唇和内侧唇振动产生的声音；b. 人类喉部腹侧解剖示意图（参考 Riede et al. 2010）。人类喉部由包含声带的软骨框架和结缔组织组成，软骨成分为会厌软骨、甲状软骨、环状软骨、杓状软骨等，为甲杓肌和环甲肌等 5 块内附肌提供附着点。舌骨也为喉部肌肉提供附着。5 块内附肌通过调节声带长度来调节声带的外展和内收作用以及声带张力。

a. The ventral anatomy of the songbird syrinx (based on Schmidt et al. 2014). The vocalization of the syrinx is caused by the vibration of the lateral labia and medial labia under the tympanum, which are located in the inner cavity at the junction of trachea and bronchus, when they adducted into the expiratory air stream. The wavy arrows are the sounds produced by lateral and medial labia vibrations; b. The ventral anatomy of the human larynx (based on Riede et al. 2010). The human larynx consists of a cartilage framework containing the vocal folds and connective tissue. The cartilage components are the epiglottic cartilage, the thyroid cartilage, the cricoid cartilage, the arytenoid cartilages, etc., which provide attachment points for five intrinsic muscles including thyroarytenoid muscle and cricothyroid muscle. The hyoid bone also provides attachment to the laryngeal muscles. Five intrinsic muscles regulate ab- and adduction of the vocal folds as well as vocal fold tension by adjusting its length.

圆筒状的软骨结构）底部，可以由大脑和舌下神经气管鸣管亚核（the tracheosyringeal part of hypoglossal nucleus, nXIIts）的降支单侧支配成对的鸣管肌肉，以调节外侧唇和内侧唇的位置，实现独立控制（Schmidt et al. 2014）。鸣禽声源的外侧唇和内侧唇是声音产生过程中的主要振动结构，之前认为声音的产生主要是内侧鼓室膜振动的结果，类似于人类喉部声带的振动。其与人类喉部的一个重要区别在于，鸣禽可以独立地控制一侧内侧唇和外侧唇的内收和振动，独立地在鸣管的每侧发声，为某些鸣禽可以同时鸣唱两个完全不同的音符提供了生理基础，例如褐弯嘴嘲鸫（*Toxostoma rufum*）和灰嘲鸫（*Dumetella carolinensis*）（Goller et al.

1997, 2002）。

人类的发声器官——喉部由 9 块软骨组成（图 1b）。5 块内附肌通过调节声带长度来调节声带的外展和内收以及声带张力，人类主要通过声带长度的变化来调节发声的基频（fundamental frequency）（Riede et al. 2010）。人类喉部肌肉的运动速度非常快，颤动收缩时间为 30 ~ 35 ms（Alipour et al. 2005），但依然无法达到鸣禽鸣管肌肉高频的运动速度。鸣禽的鸣肌可调节高达 250 Hz 的鸣唱频率。经测量，雄性斑胸草雀鸣肌的颤动半衰期（twitch half-times）可达 3 ms（Elemans et al. 2008）。近期的研究证实，鸣禽的鸣肌具有一对一的神经支配，因此鸣禽的鸣唱系统具有脊椎动物神

经系统中最高的运动控制分辨率，这可能是由于对发声输出精细分级的强烈选择进化而来（Adam et al. 2021）。由此可见，鸣禽的鸣管肌肉是专门为鸣管的高频调制形成的特化结构。相比之下，人类喉部肌肉的肌纤维类型对运动速度控制的特化程度较低，而更有利于对张力的控制（Riede et al. 2010）。

综上，鸟类和人类的发声器官在形态和功能上均有很大不同，尤其是鸣禽特化的发声结构与人类差异更大。尽管存在这些差异，鸣禽和人类发声的物理机制仍表现出很强的相似性（Fee et al. 1998）。然而，鸣禽和人类发声行为与中枢发声控制机制的相似之处与外周发声器官的显著差异形成了鲜明对比（Doupe et al. 1999）。由于两者发声相关结构差异的存在，其发声行为的中枢神经控制必须适应这些差异，因此鸣禽和人类的发声控制中枢可能与一般的

中枢神经系统处理不同，其神经控制必须要与复杂的发声学习行为相适配（Riede et al. 2010）。

2 鸣禽和人类脑干先天发声控制通路的比较

中脑水管周围灰质（periaqueductal gray, PAG）在哺乳动物（包括人类）的叫声、哭哭声等先天发声中起核心作用，其损伤将导致完全无法发声（Holstege et al. 2016）。中脑水管周围灰质（PAG）有很强的投射支配延髓中的疑核（nucleus ambiguus, Am）（图 2a）。疑核（Am）是唯一能直接参与发声的运动神经元细胞群，可参与控制喉部肌肉（Holstege et al. 2016）。

所有鸟类（包括鸣禽和非鸣禽）的本能叫声也都依靠脑干发声控制通路——从中脑的丘间复合体背内侧核（dorsomedial nucleus of the

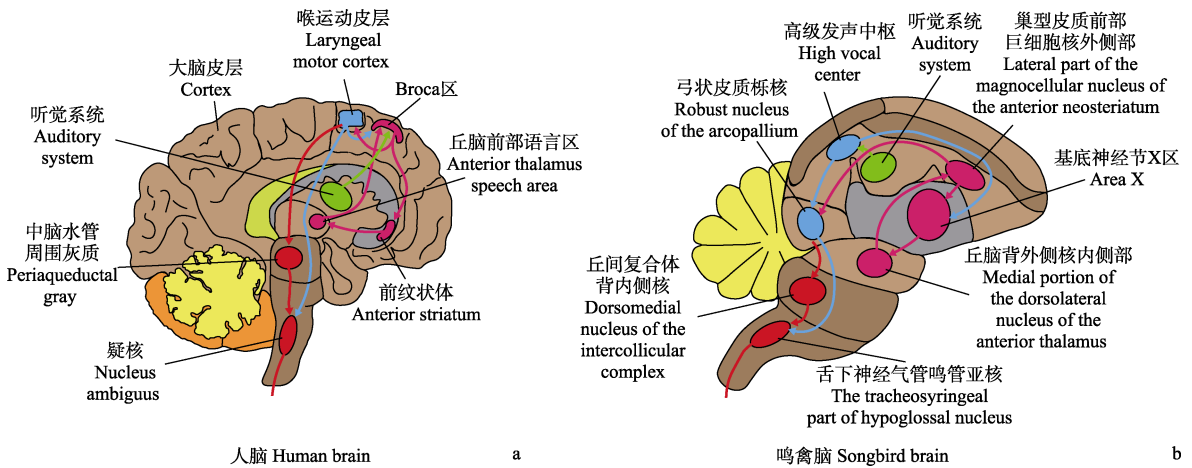


图 2 鸣禽鸣唱和人类语言相关神经通路示意图

Fig. 2 Schematic of neural pathways related to songbird singing and human language

a. 人类语言的相关通路（参考 Jarvis 2007, Simonyan 2014, Neef et al. 2021）：红色为脑干先天发声控制通路，蓝色为喉运动皮层通路，粉色为语言学习通路；b. 鸣禽鸣唱的相关通路（参考 Nottebohm 1991, Jarvis 2004, Davenport et al. 2023）：红色为脑干先天发声控制通路，蓝色为前脑发声运动通路，粉色为与鸣唱学习相关的前端脑通路。鸣禽与人类相同颜色的脑区为相似脑区。绿色部分为听觉系统。
a. Related pathways of human language (based on Jarvis 2007, Simonyan 2014, Neef et al. 2021): the innate brainstem vocal pathway in red; the laryngeal motor cortical pathway in blue; the language learning pathway in pink; b. Related pathways of songbirds singing (based on Nottebohm 1991, Jarvis 2004, Davenport et al. 2023): the innate brainstem vocal pathway in red; the forebrain vocal motor pathway in blue; the anterior forebrain pathway related to song learning in pink. The brain regions of the same color in songbirds and humans are analogous. The green part is the auditory system.

intercollicular complex, DM) 到脑干中的舌下神经气管鸣管亚核 (the tracheosyringeal part of hypoglossal nucleus, nXIIts) (图 2b), 分别与哺乳动物的中脑水管周围灰质 (PAG) 和疑核 (Am) 相似 (Jarvis 2004)。丘间复合体背内侧核 (DM) 可同时投射至舌下神经气管鸣管亚核 (nXIIts) 中的发声运动神经元和呼吸前运动神经元, 以实现发声与呼吸之间的协调 (Wild et al. 1997)。

具有发声学习能力的哺乳动物(包括人类)和鸟类(包括鸣禽)的先天发声通路在直接控制发声相关组织和器官的同时, 也要接受高级中枢的调控 (Wild et al. 1997, Simonyan et al. 2011)。损毁鸟类丘间复合体背内侧核 (DM) (曾贤燕等 2013) 或舌下神经气管鸣管亚核 (nXIIts) (Williams et al. 1992) 和损毁哺乳动物(包括人类)中脑水管周围灰质 (PAG) (Esposito et al. 1999) 或疑核 (Am) (Ishibashi et al. 2012) 的结果一致, 均导致无法发声, 表明先天发声控制通路是发声行为产生的基础通路。然而, 有临床病症表明, 中脑水管周围灰质 (PAG) 缺血性病变后, 出现完全和不可逆的缄默症, 但患者的语言理解功能和非口语表达能力仍具备 (Esposito et al. 1999)。

3 鸣禽前脑发声运动通路与人喉运动皮层通路的比较

人类说话需要喉运动皮层 (laryngeal motor cortex, LMC) 通路参与调控。喉运动皮层 (LMC) 位于初级运动皮层的腹侧, 负责自主发声的精细运动控制, 以及调节先天发声的自发产生 (Simonyan et al. 2011)。说话和唱歌的音调调制被认为主要是通过背侧喉运动皮层 (dorsal LMC, dLMC) 控制 (Dichter et al. 2018), 而腹侧喉运动皮层 (ventral LMC, vLMC) 主要控制语言发声的流利性 (Neef et al. 2021)。背侧喉运动皮层和腹侧喉运动皮层可直接向疑核 (Am) 发出指令, 通过协调呼吸和喉部肌肉运动以精确控制发声 (Belyk et al.

2021)。背侧喉运动皮层和腹侧喉运动皮层也可通过中脑水管周围灰质 (PAG) 间接向疑核 (Am) 发出指令 (图 2a) (Simonyan et al. 2011)。双侧喉运动皮层 (LMC) 损伤或病变将使患者无法说话和唱歌, 但不影响非语言发声, 表明喉运动皮层 (LMC) 对先天发声的产生不是必须的, 而对人类口语发声却是关键的 (Simonyan et al. 2011)。

鸣禽的鸣唱有赖于前脑发声运动通路 (vocal motor pathway) 的调控, 其由两个鸣唱前运动核团高级发声中枢 (high vocal center, HVC) 和弓状皮质核 (robust nucleus of the arcopallium, RA) 组成 (Marler et al. 2000)。其中高级发声中枢 (HVC) 不仅是发声运动通路的始动脑区, 也是另一条与鸣唱学习密切相关的前端脑通路 (anterior forebrain pathway) 的主要输入来源, 这两条相互关联的通路合称为鸣唱控制系统 (图 2b)。高级发声中枢 (HVC) 不仅负责编码鸣曲, 同时还接受听觉系统的输入, 并将整合后的听觉信息分别传递给弓状皮质核 (RA) 和前端脑通路中的基底神经节 X 区 (Yu et al. 1996)。这些功能分别由高级发声中枢 (HVC) 内的 HVC_{RA} 投射神经元和 HVC_X 投射神经元完成, 它们在编码鸣曲或调节发声可塑性方面发挥着不同作用, 其在鸣唱过程中的神经活动特征也有差异 (Hessler et al. 2018)。近期研究发现, 雄性斑胸草雀高级发声中枢 (HVC) 局部场电位 (local field potentials) 的时间频率变化与鸣曲中的特定音节相对应, 同时其信号特征也与人类运动控制相关局部场电位的信号特征相似 (Brown et al. 2021)。早期通过电生理记录在人类运动性语言中枢 Broca 区 (在左额下回的后半部分) 发现了与语言相关的前运动神经活动 (Jarvis 2004), 同时该区也接受颞叶听觉皮层的信号输入, 并将整合后的听觉信息分别传递给喉运动皮层 (LMC) 和前纹状体 (anterior striatum, ASt) (Bolhuis et al. 2010)。由此斑胸草雀高级发声中枢 (HVC) 与人类 Broca 区具有一定相似性的观点被部分

接受。然而,损伤对比实验提示,鸣禽前端脑通路中的皮层核团与人类 Broca 区更具类比性 (Jarvis 2004)。随着研究的深入,近期细胞转录组学的研究进一步揭示了鸣禽发声运动通路的进化特征,虽然其与哺乳动物(包括人类)新皮层并非同源,但在细胞类型和连接方式上相似,表明发声运动通路从功能上可能已经进化到与哺乳动物(包括人类)新皮层具有相似性 (Colquitt et al. 2021)。对斑胸草雀基因表达谱系分析的结果表明,其高级发声中枢(HVC)神经元的类型与人类喉运动皮层(LMC)第2和3层相类似 (Gedman et al. 2022),而人类喉运动皮层(LMC)第2和3层神经元投射至喉运动皮层(LMC)第5层,如同鸣禽高级发声中枢(HVC)投射至弓状皮质核(RA) (Gedman et al. 2022)。

弓状皮质核(RA)接受高级发声中枢(HVC)的传入,其编码了鸣曲的重要声学特征 (Sizemore et al. 2008)。同时弓状皮质核(RA)也是发声运动通路和前端脑通路的交汇核团,其将上级核团高级发声中枢(HVC)和前端脑通路的传入信息整合编码后输入下游脑干核团 (Simonyan et al. 2011)。弓状皮质核(RA)背侧神经元投射至丘间复合体背内侧核(DM),调控呼吸和发声;弓状皮质核(RA)腹侧神经元投射至舌下神经气管鸣管亚核(nXIIts),调节鸣肌运动并最终控制鸣唱 (Wild et al. 1997)。在功能上,鸣禽弓状皮质核(RA)和人类喉运动皮层(LMC)均为发声运动控制脑区,雄性斑胸草雀的弓状皮质核(RA)双侧损毁将导致其鸣唱失去典型的频谱特征 (Simpson et al. 1990),而人脑喉运动皮层(LMC)区域损伤也将引起人类音高、音强及发声质量的自主调控能力丧失 (Simonyan et al. 2011)。转录组学研究证实,斑胸草雀弓状皮质核(RA)与人类喉运动皮层(LMC)共享部分基因转录谱 (Gedman et al. 2022)。而进一步的基因表达谱系比对结果表明,弓状皮质核(RA)神经元的类型与人类喉运动皮层

(LMC)第5层相类似 (Pfenning et al. 2014)。近期有研究报道,弓状皮质核(RA)投射神经元具有与灵长类哺乳动物(包括人类)以及啮齿类动物初级运动皮层中特化的大锥体神经元非常类似的电生理学特征 (Zemel et al. 2021)。而通过药理学方法减弱或增强弓状皮质核(RA)内抑制性中间神经元的活动,可显著影响已习得鸣曲的声学特征 (Miller et al. 2017),这也与抑制性中间神经元广泛参与哺乳动物(包括人类)运动皮层对运动计划和执行的调控过程相类似 (Merchant et al. 2012)。

综上所述,高级运动控制脑区的参与使得鸣禽和人类能够发出自主控制的具有复杂声音特征的非先天发声,而发声运动通路代表着发声控制系统中更复杂的神经水平,其与脑干先天发声控制通路之间的协调和相互作用对于自主发声的产生不可或缺。通过鸣禽和人类发声运动通路的比较,可以发现二者在神经连接、功能和基因谱系上仍有众多相似性。

4 鸣禽鸣唱学习和人类语言学习神经通路的比较

除发声运动通路外,人类语言学习更依赖于另外一条前脑通路,即皮质-纹状体-丘脑环路,主要由 Broca 区、前纹状体(ASt)和丘脑前部语言区(anterior thalamus speech area, aT)构成 (图 2a),且这条语言学习通路被认为是非人灵长类动物所不具备的 (Gajardo-Vidal et al. 2021)。Broca 区在理解和产生复杂语法及高级口语功能方面具有重要作用 (Davis et al. 2008)。研究表明, Broca 区可协调负责听觉信息处理的颞叶皮层与负责运动功能的额叶皮层之间的交互作用,其中喉运动皮层(LMC)接受来自 Broca 区的指令 (Flinker et al. 2015)。与此同时,前纹状体(ASt)作为运动学习的核心结构,在语言学习和记忆的过程中起关键作用 (Simmonds et al. 2014)。而丘脑前部语言区(aT)可影响语言表达的清晰度,还在呼吸和发声的相互协调中起作用 (Bhatnager et al.

1989)。

鸣禽前端脑通路与人类语言学习通路相似，为巢型皮质前部巨细胞核外侧部(lateral part of the magnocellular nucleus of the anterior neostriatum, LMAN)和鸟类基底神经节的X区和丘脑背外侧核内侧部(medial portion of the dorsolateral nucleus of the anterior thalamus, DLM)构成的大脑皮层-基底神经节-丘脑环路(Sizemore et al. 2008)(图2b)。前端脑通路对鸣禽鸣曲的可塑性至关重要(Achiro et al. 2017)。巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)接受丘脑背外侧核内侧部(DLM)的传入，同时传出投射至X区和弓状皮质核(RA)，因此巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)是幼鸟习鸣所必需的核团，并在成鸟应对不同环境的鸣唱中起核心作用(Achiro et al. 2017)。巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)的损伤将使鸣曲的变异性逐渐减低(Woolley et al. 2014)。Jarvis(2004)认为人类的高级口语功能除与Broca区有关外，还与前喉运动皮层(premotor LMC, preLMC)有关。虽然人类前喉运动皮层损伤造成的功能缺失更复杂，但鸣禽巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)损伤和人类前喉运动皮层损伤均可导致发声学习模仿能力降低甚至缺失。相反地，增强巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)的活动可引起鸣曲声学结构的可塑性变化，并引发类似人类口吃症状的鸣唱重复和停顿(Moorman et al. 2021)。

X区对鸣唱学习至关重要(Sasaki et al. 2006)，其同时接受巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)和高级发声中枢(HVC)的传入，并传出投射至丘脑背外侧核内侧部(DLM)。X区与哺乳动物包括人类的纹状体不仅具有相似的细胞类型，且二者的组织化学特性也几乎相同(Farries et al. 2002)。同时X区中也包含具有苍白球特征的神经元(Carrillo et al. 2004)。研究表明，社交背景可能对X区内多种类型神经元的活动产生差异性调节(Woolley 2016)。

最近的研究表明，成年雄性斑胸草雀X区的损伤可引起其上下游核团内细胞和基因表达的持久改变，并可能触发其中的神经保护机制(Lukacova et al. 2022)。与预想一致，损毁实验的结果支持了鸣禽X区与人类前纹状体(ASt)功能相似的观点(Jarvis 2007)。无论是鸣禽X区还是人类前纹状体(ASt)均可被新颖的发声任务激活，随后激活程度迅速下降(Simmonds et al. 2014)，而鸣禽X区在鸣曲固化后仍保持活跃，这可能是和人类前纹状体(ASt)的不同之处(Jarvis et al. 1997)。此外，近期研究发现，斑胸草雀X区中表达的几组与鸣唱行为相关的基因，在人类节拍同步的基因结构中显著富集，该结果支持了人类节拍同步和鸣禽鸣唱两种节奏相关行为间的遗传和进化相关性(Gordon et al. 2021)。

丘脑背外侧核内侧部(DLM)接受X区的传入，并传出投射至巢型皮质前部巨细胞核外侧部(LMAN)，其参与鸣禽鸣唱行为的调节，在功能上被认为与人类丘脑前部语言区(aT)相近(Jarvis 2004)。大多数丘脑背外侧核内侧部(DLM)神经元的电生理特性与哺乳动物(包括人类)丘脑皮层神经元非常相似，表明脊椎动物丘脑神经元功能的保守性(Luo et al. 1999)。近期研究发现，孟加拉雀丘脑背外侧核内侧部(DLM)也有纤维投射至X区，表明鸣禽X区与丘脑之间有交互反馈(Nicholson et al. 2018)，进一步证明了鸣禽与哺乳动物基底神经节的功能相似性。与此同时，鸣禽丘脑背外侧核内侧部(DLM)和人类丘脑前部的损伤皆可导致发声行为障碍，且在人类会出现暂时性沉默，随后出现失语症，有时比前纹状体(ASt)或运动前皮层损伤更严重，这可能是由于纹状体的输入进一步汇聚到丘脑的缘故(Johnson et al. 2000)。

通过鸣禽和人类发声学习通路的比较，揭示了二者的高度相似性，不仅相关脑区在结构和功能上相对应，其在连接方式上也相似，且发声学习通路与发声运动通路有密切神经联

系,同时均接受来自听觉系统的听觉信息传入。因此,发声学习通路无论对鸣禽还是人类幼年期的发声学习至关重要,其中任一过程受阻都将影响鸣唱或语言的正常习得。对鸣禽发声学习通路产生、评估和纠正鸣唱行为机制的深入研究,可为揭示其他物种(包括人类)运动和认知学习的机制,乃至阐明脊椎动物大脑功能的基本原理带来重要启示。

5 结论与展望

由于鸣禽和人类的大脑皮层结构、细胞类型和外周组织解剖特征存在种属间难以逾越的差异,且人类控制发声行为的大脑皮层组织远多于鸣禽,因此人类可形成更复杂的语言系统(Prather et al. 2017)。尽管如此,通过近几十年的研究,已经较为清楚地认识到人类与处于完全不同进化水平的鸣禽这两类物种发声行为间看似趋同的进化路径,并且基因组学、转录组学等水平的研究结果提示了鸣禽鸣唱和人类语言学习相关神经通路潜在的相似性(王松华等 2022)。更具挑战性的是,各年龄阶段发声学习如何随时间和经验变化,大脑相关区域的活动规律和关联方式,以及听觉在发声学习行为中的作用等是人类语言和鸣禽鸣唱两个研究领域共同面对且需要解决的关键问题。然而,探索发声包括语言学习生理机制的众多损伤性实验无法在正常人体上进行。鉴于鸣禽鸣唱可能与人类语言共享细胞和分子水平的调控机制,在鸣禽中进行实验操作为我们提供了难得的探索发声机制的研究系统。此类研究不仅有助于进一步阐明复杂发声行为的相似机制,也有助于揭示这些机制背后的进化动力,同时,借鉴鸣禽研究模型可为揭示人类语言学习的神经机制和语言障碍的发病机制及最佳治疗途径带来重要启示。Winograd 等(2008)尝试在发育和成年阶段的雄性斑胸草雀鸣唱控制系统中检测分析了与人类脆性 X 综合征智力发育迟缓蛋白(fragile X mental retardation protein)同源蛋白的特征性表达情况,以期对脆性 X 综合征

语言发育迟缓和缺陷的改善提供参考。近期,Medina 等(2022)尝试在成年雄性斑胸草雀基底神经节 X 区中特异表达与人类帕金森症相关神经蛋白 α -突触核蛋白(α syn),惊奇地发现其可产生和人类帕金森症患者临床表现相似的发声异常症状,例如发声减少、叫声长度变短及音节结构恶化等,提示该模型对于揭示帕金森症语言障碍的形成机制具有潜在的研究价值。与此同时,我们正尝试构建斑胸草雀创伤性脑损伤病理模型,探索脑损伤致鸣唱行为障碍的恢复作用及机制,以期对治疗人类创伤性脑损伤引发的语言障碍带来理论参考和借鉴。

参 考 文 献

- Achiro J M, Shen J, Bottjer S W. 2017. Neural activity in cortico-basal ganglia circuits of juvenile songbirds encodes performance during goal-directed learning. *eLife*, 6: e26973.
- Adam I, Maxwell A, Rößler H, et al. 2021. One-to-one innervation of vocal muscles allows precise control of birdsong. *Current Biology*, 31(14): 3115–3124. e5.
- Alipour F, Titze I R, Hunter E, et al. 2005. Active and passive properties of canine abduction/adduction laryngeal muscles. *Journal of Voice: Official Journal of the Voice Foundation*, 19(3): 350–359.
- Belyk M, Brown R, Beal D S, et al. 2021. Human larynx motor cortices coordinate respiration for vocal-motor control. *NeuroImage*, 239: 118326.
- Bhatnager S C, Andy O J, Korabic E W, et al. 1989. The effect of thalamic stimulation in processing of verbal stimuli in dichotic listening tasks: a case study. *Brain and Language*, 36(2): 236–251.
- Bolhuis J J, Okanoya K, Scharff C. 2010. Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(11): 747–759.
- Brittan-Powell E F, Dooling R J, Larsen O N, et al. 1997. Mechanisms of vocal production in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101(1): 578–589.
- Brown D E, Chavez J I, Nguyen D H, et al. 2021. Local field

- potentials in a pre-motor region predict learned vocal sequences. *PLoS Computational Biology*, 17(9): e1008100.
- Carrillo G D, Doupe A J. 2004. Is the songbird Area X striatal, pallidal, or both? An anatomical study. *The Journal of Comparative Neurology*, 473(3): 415–437.
- Catchpole C K. 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(4): 94–97.
- Colquitt B M, Merullo D P, Konopka G, et al. 2021. Cellular transcriptomics reveals evolutionary identities of songbird vocal circuits. *Science*, 371(6530): eabd9704.
- Davenport M H, Jarvis E D. 2023. Birdsong neuroscience and the evolutionary substrates of learned vocalization. *Trends in Neurosciences*, 46(2): 97–99.
- Davis C, Kleinman J T, Newhart M, et al. 2008. Speech and language functions that require a functioning Broca's area. *Brain and Language*, 105(1): 50–58.
- Dichter B K, Breshears J D, Leonard M K, et al. 2018. The control of vocal pitch in human laryngeal motor cortex. *Cell*, 174(1): 21–31. e9.
- Doupe A J, Kuhl P K. 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22: 567–631.
- Dugas-Ford J, Rowell J J, Ragsdale C W. 2012. Cell-type homologies and the origins of the neocortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(42): 16974–16979.
- Düring D N, Ziegler A, Thompson C K, et al. 2013. The songbird syrinx morphome: a three-dimensional, high-resolution, interactive morphological map of the zebra finch vocal organ. *BMC Biology*, 11(1): 1–27.
- Elemans C P, Mead A F, Rome L C, et al. 2008. Superfast vocal muscles control song production in songbirds. *PLoS ONE*, 3(7): 1–6. e2581.
- Esposito A, Demeurisse G, Alberti B, et al. 1999. Complete mutism after midbrain periaqueductal gray lesion. *Neuroreport*, 10(4): 681–685.
- Farries M A, Perkel D J. 2002. A telencephalic nucleus essential for song learning contains neurons with physiological characteristics of both striatum and globus pallidus. *The Journal of Neuroscience*, 22(9): 3776–3787.
- Fee M S, Shraiman B, Pesaran B, et al. 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird. *Nature*, 395: 67–71.
- Flinker A, Korzeniewska A, Shestiyuk A Y, et al. 2015. Redefining the role of Broca's area in speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(9): 2871–2875.
- Franchini L F. 2021. Genetic mechanisms underlying cortical evolution in mammals. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 9: 1–27. 591017.
- Gajardo-Vidal A, Lorca-Puls D L, Team P, et al. 2021. Damage to Broca's area does not contribute to long-term speech production outcome after stroke. *Brain*, 144(3): 817–832.
- Gedman G L, Biegler M T, Haase B, et al. 2022. Convergent gene expression highlights shared vocal motor microcircuitry in songbirds and humans. *BioRxiv: The Preprint Server for Biology*. [J/OL]. [2022-07-02]. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.07.01.498177v1>.
- Goller F, Larsen O N. 1997. A new mechanism of sound generation in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(26): 14787–14791.
- Goller F, Larsen O N. 2002. New perspectives on mechanisms of sound generation in songbirds. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(11/12): 841–850.
- Gordon R L, Ravignani A, Bruno J H, et al. 2021. Linking the genomic signatures of human beat synchronization and learned song in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 376(1835): 1–12. 20200329.
- Hessler N A, Okanoya K. 2018. Physiological identification of cortico-striatal projection neurons for song control in Bengalese finches. *Behavioural Brain Research*, 349: 37–41.
- Holstege G, Subramanian H H. 2016. Two different motor systems are needed to generate human speech. *The Journal of Comparative Neurology*, 524(8): 1558–1577.
- Ishibashi A, Fujishima I. 2012. Lesion of the nucleus solitarius leads to impaired laryngeal sensation in bulbar palsy patients. *Journal of Stroke and Cerebrovascular Diseases: The Official Journal of*

- National Stroke Association, 21(3): 174–180.
- Jarvis E D. 2004. Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016: 749–777.
- Jarvis E D. 2007. Neural systems for vocal learning in birds and humans: a synopsis. *Journal of Ornithology*, 148(1): 35–44.
- Jarvis E D. 2019. Evolution of vocal learning and spoken language. *Science*, 366(6461): 50–54.
- Jarvis E D, Nottebohm F. 1997. Motor-driven gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(8): 4097–4102.
- Johnson M D, Ojemann G A. 2000. The role of the human thalamus in language and memory: evidence from electrophysiological studies. *Brain and Cognition*, 42(2): 218–230.
- Lukacova K, Hamaide J, Baciak L, et al. 2022. Striatal injury induces overall brain alteration at the pallial, thalamic, and cerebellar levels. *Biology*, 11(3): 425.
- Luo M, Perkel D J. 1999. A GABAergic, strongly inhibitory projection to a thalamic nucleus in the zebra finch song system. *The Journal of Neuroscience*, 19(15): 6700–6711.
- Marler P, Doupe A J. 2000. Singing in the brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(7): 2965–2967.
- Medina C A, Vargas E, Munger S J, et al. 2022. Vocal changes in a zebra finch model of Parkinson's disease characterized by alpha-synuclein overexpression in the song-dedicated anterior forebrain pathway. *PLoS ONE*, 17(5): e0265604.
- Merchant H, de Lafuente V, Peña-Ortega F, et al. 2012. Functional impact of interneuronal inhibition in the cerebral cortex of behaving animals. *Progress in Neurobiology*, 99(2): 163–178.
- Miller M N, Cheung C Y J, Brainard M S. 2017. Vocal learning promotes patterned inhibitory connectivity. *Nature Communications*, 8(1): 1–9. 2105.
- Mooney R. 2022. Birdsong. *Current Biology*, 32(20): R1090–R1094.
- Moorman S, Ahn J R, Kao M H. 2021. Plasticity of stereotyped birdsong driven by chronic manipulation of cortical-basal ganglia activity. *Current Biology*, 31(12): 2619–2632. e4.
- Neef N E, Primaßin A, von Gudenberg A W, et al. 2021. Two cortical representations of voice control are differentially involved in speech fluency. *Brain Communications*, 3(2): fcaa232.
- Nicholson D A, Roberts T F, Sober S J. 2018. Thalamostriatal and cerebellothalamic pathways in a songbird, the Bengalese finch. *The Journal of Comparative Neurology*, 526(9): 1550–1570.
- Nottebohm F. 1991. Reassessing the mechanisms and origins of vocal learning in birds. *Trends in Neurosciences*, 14(5): 206–211.
- Pfenning A R, Hara E, Whitney O, et al. 2014. Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science*, 346(6215): 1256846.
- Prather J F, Okanoya K, Bolhuis J J. 2017. Brains for birds and babies: Neural parallels between birdsong and speech acquisition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 81(Part B): 225–237.
- Reiner A, Perkel D J, Bruce L L, et al. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *The Journal of Comparative Neurology*, 473(3): 377–414.
- Riede T, Goller F. 2010. Peripheral mechanisms for vocal production in birds-differences and similarities to human speech and singing. *Brain and Language*, 115(1): 69–80.
- Ríos-Chelén A A, García C M. 2007. Responses of a sub-oscine bird during playback: effects of different song variants and breeding period. *Behavioural Processes*, 74(3): 319–325.
- Sasaki A, Sotnikova T D, Gainetdinov R R, et al. 2006. Social context-dependent singing-regulated dopamine. *The Journal of Neuroscience*, 26(35): 9010–9014.
- Schmidt M F, Martin Wild J. 2014. The respiratory-vocal system of songbirds: anatomy, physiology, and neural control. *Progress in Brain Research*, 212: 297–335.
- Simmonds A J, Leech R, Iverson P, et al. 2014. The response of the anterior striatum during adult human vocal learning. *Journal of Neurophysiology*, 112(4): 792–801.
- Simonyan K. 2014. The laryngeal motor cortex: its organization and connectivity. *Current Opinion in Neurobiology*, 28: 15–21.
- Simonyan K, Horwitz B. 2011. Laryngeal motor cortex and control of speech in humans. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 17(2): 197–208.
- Simpson H B, Vicario D S. 1990. Brain pathways for learned and unlearned vocalizations differ in zebra finches. *The Journal of Neuroscience*, 10(5): 1541–1556.

- Sizemore M, Perkel D J. 2008. Noradrenergic and GABA B receptor activation differentially modulate inputs to the premotor nucleus RA in zebra finches. *Journal of Neurophysiology*, 100(1): 8–18.
- Veit L, Tian L Y, Monroy H C J, et al. 2021. Songbirds can learn flexible contextual control over syllable sequencing. *eLife*, 10: e61610.
- Wild J M, Li D, Eagleton C. 1997. Projections of the dorsomedial nucleus of the intercollicular complex (DM) in relation to respiratory-vocal nuclei in the brainstem of pigeon (*Columba livia*) and zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *The Journal of Comparative Neurology*, 377(3): 392–413.
- Williams H, McKibben J R. 1992. Changes in stereotyped central motor patterns controlling vocalization are induced by peripheral nerve injury. *Behavioral and Neural Biology*, 57(1): 67–78.
- Winograd C, Clayton D, Ceman S. 2008. Expression of fragile X mental retardation protein within the vocal control system of developing and adult male zebra finches. *Neuroscience*, 157(1): 132–142.
- Woolley S C. 2016. Social context differentially modulates activity of two interneuron populations in an avian basal ganglia nucleus. *Journal of Neurophysiology*, 116(6): 2831–2840.
- Woolley S C, Rajan R, Joshua M, et al. 2014. Emergence of context-dependent variability across a basal ganglia network. *Neuron*, 82(1): 208–223.
- Yu A C, Margoliash D. 1996. Temporal hierarchical control of singing in birds. *Science*, 273(5283): 1871–1875.
- Zemel B M, Nevue A A, Dagostin A, et al. 2021. Resurgent Na⁺ currents promote ultrafast spiking in projection neurons that drive fine motor control. *Nature Communications*, 12(1): 6762.
- 王松华, 李东风, 孟玮. 2022. 鸣禽模型在语言学习中承担独特的生物学角色. *生物化学与生物物理进展*, 49(5): 874–882.
- 曾贤燕, 李东风. 2013. 成年雄性斑胸草雀前脑与中脑对习得性发声控制的侧别差异. *动物学研究*, 34(1): 1–7.