

成年雄性斑胸草雀高级发声中枢鸣声 控制的右侧优势*

张 萌 李东风

(华南师范大学生命科学学院, 广州 510631)

摘 要 鸣禽是研究语言功能的动物模型。鸣禽端脑的高级发声中枢(high vocal center, HVC)与人类布洛卡氏区具有功能同源性。利用电损毁与声谱分析相结合的方法,对成年雄性斑胸草雀两侧 HVC 分别进行电损毁,观察 HVC 控制鸣声的侧别差异。结果表明,损毁左侧 HVC 对长鸣和鸣曲的频域和声强特征均无显著性影响。损毁右侧 HVC 导致长鸣的振幅、调频、幅度调制显著减小($p < 0.05$),鸣曲的振幅、平均频率、峰频率显著减小($p < 0.05$)。损毁双侧 HVC 后均引起鸣曲时域特征的改变,暗示鸣曲时域特征的编码需要两侧半球鸣唱系统的整合。HVC 在控制鸣声频域和声强特征上具有右侧优势,但对鸣曲时域特征的控制需要两侧 HVC 的共同参与。

关键词 高级发声中枢; 侧别优势; 声学特征; 成年雄性斑胸草雀

分类号 B845

1 引言

人类对语言的探索和研究可以追溯至 18 世纪。从进化的角度来看,语言是在长期自然选择过程中以缓慢渐进的方式形成的。对与人类亲缘关系最近的灵长目动物的研究表明,其发声学习与人类有着巨大差别(Corballis, 2007)。对小绢猴(*Saguinus oedipus*)的研究发现,其不能学会人类所有的递归语法模式(Fitch & Hauser, 2004)。近年的研究表明,鸣禽能学会人类的递归语法模式(Gentner, Fenn, Margoliash, & Nusbaum, 2006),对之前所认为的递归语法为人类所特有的假说提出了挑战(Abe & Watanabe, 2011)。鸣禽已经成为研究语言进化及其机制的动物模型(Bloomfield, Gentner, & Margoliash, 2011)。

鸣禽发声学习与人类学习语言过程非常相似,人类和鸣禽的语言学习都需要经历感知和模仿语音的阶段(Whaling, Solis, Doupe, Soha, & Marler, 1997)。鸣禽的鸣唱学习分为 3 个阶段,即感觉期

(sensory phase)、感觉运动期(sensorimotor phase)和成熟定型期(full song phase)。鸣禽依次产生亚鸣曲(subsong)、可塑性鸣曲(plastic song)及固化鸣曲(crystallized song)。在斑胸草雀感觉期,亚鸣曲类似于人类婴儿的咿呀学语;在感觉运动期,逐渐形成了不同可辨识的、不稳定的音节,之后逐渐发展形成高度复杂的、拥有主题曲的固化鸣曲(Brainard & Doupe, 2002; Mooney, 1999)。鸣曲包括 3 个层次,音素(elements)为语音最基本单位;由音素组成音节(syllable);多个音节组成短语,即主题曲(motif),组成主题曲的音节可以相同也可以不同。鸣禽可产生以序幕音(introductory notes)开始,之后伴随着多个主题曲(motifs)的独特鸣曲,主题曲快速连续的重复 1~6 次,即鸣唱一回合,产生一个句子(sentence) (Jarvis, Scharff, Grossman, Ramos, & Nottebohm, 1998)。

现已证实,人类的语言及相关神经活动具有明显的大脑半球左侧优势,并且包括韦尼克区在内的颞叶在功能上也具有左侧优势(Dehaene-Lambertz et al., 2006; Friederici & Alter, 2004)。鸣禽的巢状皮

收稿日期: 2013-02-21

* 国家自然科学基金(31172092)资助。

通讯作者: 李东风, E-mail: dfliswx@126.com

质尾内侧区(NCM, caudomedial nidopallium)与人类韦尼克区同源; HVC 与人类额叶布洛卡氏区功能上同源(Bolhuis, Okanoya, & Scharff, 2010)。由于鸣禽脑区与人类大脑在语言处理方面结构和功能的一致性, 鸣禽一直被作为研究脑功能偏侧性与行为之间关系的模式动物之一(Cynx, Williams, & Nottebohm, 1992)。通过断鸣管神经支实验, 首次发现鸣禽周围神经系统具有侧别优势(Nottebohm, 1971)。而对金丝雀(*Serinus canaria*)端脑 HVC 的损毁实验表明其中枢神经系统也呈现明显的侧别优势(Nottebohm, Stokes, & Leonard, 1976)。HVC 作为鸣禽端脑的鸣唱核团不仅发出运动指令, 同时还接受听觉核团的传入和发声运动核团的反馈(Fee, Kozhevnikov, & Hahnloser, 2004)。研究 HVC 核团与鸣唱行为之间的联系, 有助于揭示鸣禽鸣唱系统如何将发声运动与感觉信息反馈进行整合, 最后产生精确的鸣声。有研究表明, 损毁双侧 HVC 后, 鸣曲中固化的主题曲消失(Aronov, Andalman, & Fee, 2008)。这就提出了疑问, HVC 对鸣声控制上是否存在侧别优势, 在哪些声学特性上存在优势? 本研究通过损毁斑胸草雀 HVC 比较鸣声的变化来探究其控制鸣声的侧别差异。

2 材料与方法

2.1 实验动物

成年雄性斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)15 只, 体重 12~15 g, 120 d 龄以上。由大学动物房提供。自然采光, 喂食饲料和水。单只饲养于笼内, 笼养一周后开始实验。

2.2 实验流程

(1)采集正常状态下的声音(Pre-operation, 简称 Pre); 声音采集 1 周, 待鸣声稳定后, 进行损毁实验。

(2)第一次损毁手术: 电损毁单侧 HVC 核团, 损左侧 HVC 组($n=8$); 损右侧 HVC 组($n=7$)。

(3)采集第一次术后声音(Post-operation 1, 简称 Post 1); 声音采集从术后 14 日起。

(4)第二次损毁手术: 电损毁另一侧 HVC 核团。

(5)采集第二次术后声音(Post-operation 2, 简称 Post 2); 声音采集从术后 14 日起。

(6)组织学检验。

2.3 声音采集及分析

将单只雄鸟置于测听室内, 定向话筒靠近笼壁, 话筒距鸟笼约 25 cm, 每天每只鸟录音 1.0 h。通过

电脑上的 Cool Edit 2000 软件将声音信号录制到电脑上, 采样频率为 44100 Hz, 单声道, 16 位分辨率, 取得正常状态下和手术后的声音样本, 数字化信息保存为 wav 文件。使用 Cool Edit 2000 软件选取长鸣, 鸣曲, 主题曲; 使用 SAP 2011 软件, 在其 Explore & Score 界面下进行声学分析, 读出声学参数振幅(Amplitude)、基频(fundamental frequency, FF)、平均频率(Mean frequency, Mean freq)、峰频率(Peak frequency, Peak freq)、频率调制(Frequency modulation, FM)、幅度调制(Amplitude modulation, AM)、熵值(Entropy)和持续时间(Duration)、间隔时间(Interval); 振幅是指声音的强弱或响度。平均频率用于评估功率在频率上分布的主要趋势、峰频率是指声音的最高频率、基频是指声音的最低频率, 用来表征声音的周期性, 由发声体的振动频率决定。熵值用于评估声音的紊乱程度, 为纯数字指标, 范围是 $-\infty \sim 0$, 白噪音对应的值为 0, 纯音对应的值为 $-\infty$ 。频率调制也称调频, 指在一定时间范围内频率的变化, 是发出婉转声音的关键, 调频值越大则说明声音越悦耳, 反之则表明声音平淡无奇, 幅度调制是指一定时间范围内鸣声响度变化。此外 SAP 软件支撑声音的对比分析, 将两组声音输入后, 对这两组声音在时域、频域和声强的一些声学参数进行综合比较后得出声音的相似性, 用 Similarity Score 表示, 单位为百分比(%)。鸣曲相似性分析采用方法是先选取损毁前的一段鸣曲作为模板, 模板包含了鸣曲中第一个主题曲和其之前的两个序幕音, 将这一模板鸣曲分别与损毁前后鸣曲进行相似性分析, 得到的相似性值。

对正常鸣声和单侧损毁 HVC 组鸣声、鸣曲相似性的变化分析, 使用 Origin 软件(Version 8.0)进行配对 t -检验(Paired-samples t -test); 对正常鸣声组、单侧损毁 HVC 组、双侧损毁 HVC 组三组间的声学参数的比较分析, 使用 SPSS 软件(Version 11.5)进行组内单因素方差分析(One-way ANOVA), 然后进行事后检验(Post-hoc test, LSD)。使用 Image pro 软件对损毁 HVC 的面积进行分析, 损毁范围在 70%~100%视为损毁成功, 纳入到数据分析中。使用 Wave surfer 软件绘制语图, 波形图。对损毁 HVC 后斑胸草雀的鸣曲跟踪录音, 分析发现, 各声学参数在第 14 天达到稳定, 因此鸣声数据的收集均来自损毁 14 天后。

2.4 HVC 核团电损毁

将采集声音后的斑胸草雀, 胸大肌注射 0.03

ml 10%水合氯醛进行麻醉。剪除头羽及耳羽后,将其固定于鸟头定位仪上,参照脑图谱(Nixdorf-Bergweiler & Bischof, 2007)定位核团。将金属电极插入 HVC 内,给予 500 μ A 的阳极直流电脉冲,持续时间 1 min。之后饲养于笼中待恢复。

2.5 组织学定位检查

实验结束后,对动物脑做冰冻切片,镜检,确定 HVC 损毁情况,为筛选分析有效数据提供组织学依据。

3 结果

3.1 损毁左侧 HVC 对鸣曲的影响

正常状态下斑胸草雀的鸣曲由序幕音及若干主题曲组成(见图 1A),主题曲又是由若干固定的音节组成。损毁左侧 HVC 后鸣曲去稳定化,如图 1B 所示,固化的主题曲结构发生了改变,主题曲中固化的“abcdefc”音节组成消失,同时主题曲中的音节产生细微的变化,将损毁组与正常组的主题曲中音节进行匹配,发现仅余下“d’c”两种音节重复交替出现,主题曲中出现了固化音节的丢失。主题曲的持续时间明显变长($p < 0.05$),主题曲中音节的平均间隔时间明显增加($p < 0.05$) (图 2)。表 1 显示,损毁左侧 HVC 后鸣曲在振幅、基频、平均频率、峰频率、调频、幅度调制和熵值均无明显变化。

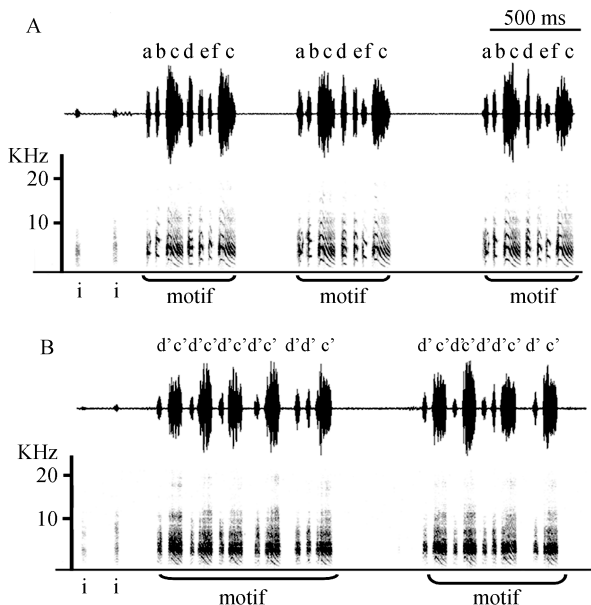


图 1 损毁左侧 HVC 前后鸣曲的波形图和语图

注: (A)正常组鸣曲波形图及其对应语图; (B)损毁左侧 HVC 组鸣曲波形图及其对应语图。i: 表示序幕音, motif 为主题曲, 字母代表主题曲中的音节

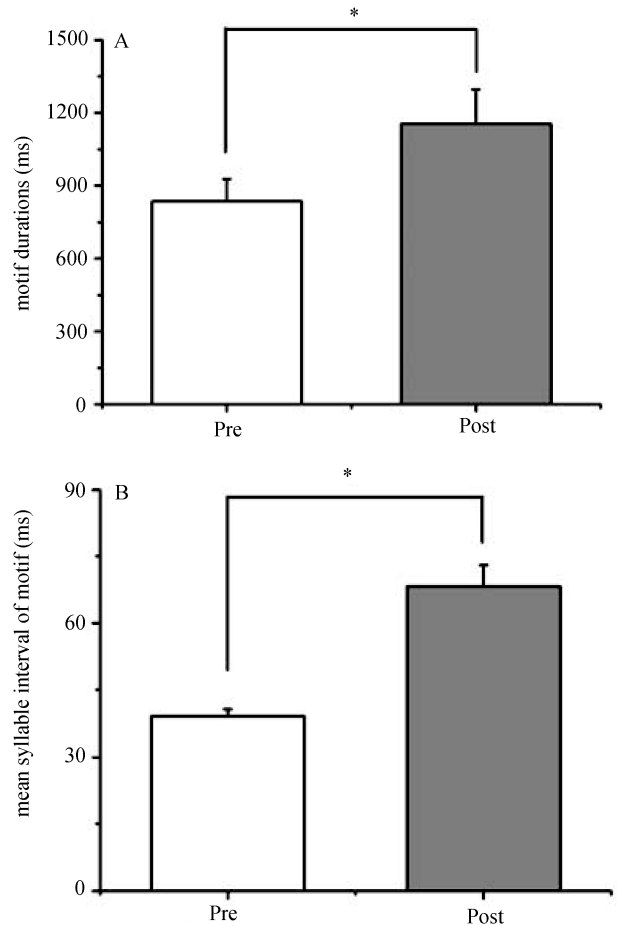


图 2 损毁左侧 HVC 后鸣曲时域性声学参数变化($M \pm SE, n = 8$)

注: (A)主题曲持续时间(motif duration); (B)主题曲中音节的平均间隔时间(mean syllable interval of motif)

Pre: 正常组; Post: 损毁左侧 HVC 组; * $p < 0.05$

表 1 损毁左侧 HVC 前后鸣曲各声学参数($M \pm SD, n = 8$)

声学参数	Pre	Post
Amplitude/dB	33.76 $\pm$ 2.92	30.56 $\pm$ 2.57
FF/Hz	1470.31 $\pm$ 226.26	1090.51 $\pm$ 222.34
Mean freq/Hz	4226.59 $\pm$ 329.47	4183.73 $\pm$ 200.12
Peak freq/Hz	4212.10 $\pm$ 359.58	4156.25 $\pm$ 192.91
FM/deg	55.42 $\pm$ 4.70	52.78 $\pm$ 0.84
Entropy	-3.15 $\pm$ 0.11	-2.96 $\pm$ 0.10

注: Pre: 正常组; Post: 损毁右侧 HVC 组。前后各参数差异, $ps > 0.05$

3.2 损毁右侧 HVC 对鸣曲的影响

损毁右侧 HVC 后,鸣曲出现了严重的去稳定化,固化的主题曲结构“abcdefg”丢失,主题曲中的音节类型改变,不能与正常组主题曲中音节进行匹

配,如图 3B 所示仅能发出一连串由间隔时间较短的音节组成的主题曲,鸣曲主题曲中的高频部分明显缺失(图 3A 和图 3B 比较)。主题曲持续时间、主题曲中音节的平均间隔时间均有显著增加($p < 0.05$) (图 4)。损毁右侧 HVC 后,振幅、平均频率、峰频率均显著性下降($p < 0.05$)。基频、调频和幅度调制和熵值均无明显变化(表 2)。

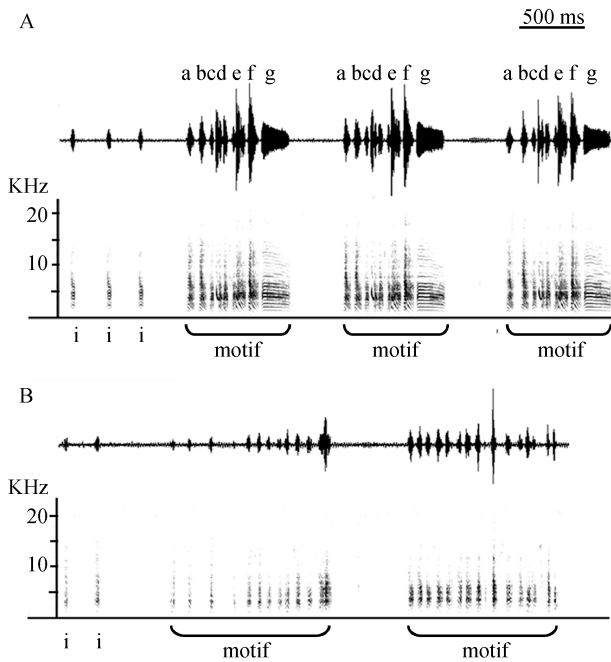


图 3 损毁右侧 HVC 前后鸣曲的波形图和语图

注: (A)正常组鸣曲波形图及其对应语图; (B)损毁右侧 HVC 组鸣曲波形图及其对应语图。i:表示序幕音, motif 为主题曲, 字母代表主题曲中的音节

由于损毁单侧 HVC 后鸣曲出现了不同程度的去稳定化,表现出固化的主题曲结构消失,主题曲中的音节类型改变。因此我们对损毁单侧 HVC 前后的鸣曲相似性进行了分析(图 5),损毁左侧 HVC 后,鸣曲的相似性并未呈现显著性差异($p = 0.11$);对损毁右侧 HVC 前后的鸣曲相似性进行分析发现鸣曲的相似性由 93.85%减少到 44.56%,下降了 52.52%,有显著性差异($p < 0.05$)。

3.3 损毁双侧 HVC 对鸣声的影响

损毁双侧 HVC 后,鸣曲消失,固化的主题曲结构不再出现,所以仅对单音节的长鸣进行了分析。如图 6 所示,损毁双侧 HVC 后的长鸣与损毁前相比,失去了快速上升后缓慢下降的快速调频特性,调频降低,声音不再婉转;长鸣声强减弱,振幅减小;但是长鸣的持续时间无明显变化。由于损

毁双侧 HVC 后对长鸣的影响与损毁右侧 HVC 相类似,所以本研究又对正常组、单侧 HVC 损毁组及双侧 HVC 损毁组的长鸣进行了分析比较。

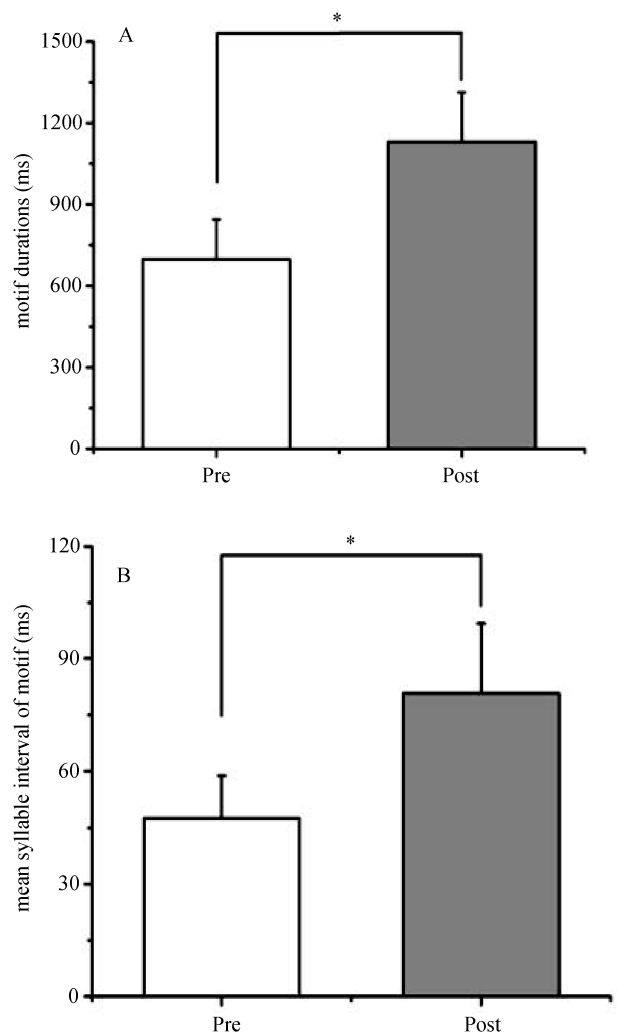


图 4 损毁右侧 HVC 后鸣曲时域性声学参数变化($M \pm SE, n = 7$)

注: (A)主题曲持续时间(motif duration); (B)主题曲中音节的平均间隔时间(mean syllable interval of motif)

Pre: 正常组; Post: 损毁左侧 HVC 组 * $p < 0.05$

表 2 损毁右侧 HVC 前后鸣曲各声学参数($M \pm SD, n = 7$)

声学参数	Pre	Post	p
Amplitude/dB	28.74 $\pm$ 2.39	20.27 $\pm$ 3.09	0.026
FF/Hz	827.08 $\pm$ 165.22	706.86 $\pm$ 67.18	> 0.05
Mean freq/Hz	3861.38 $\pm$ 136.98	3465.45 $\pm$ 187.74	0.026
Peak freq/Hz	3834.41 $\pm$ 135.47	3373.25 $\pm$ 205.91	0.020
FM/deg	49.88 $\pm$ 6.00	47.79 $\pm$ 4.27	> 0.05
Entropy	-2.89 $\pm$ 0.12	-2.51 $\pm$ 0.27	> 0.05

注: Pre: 正常组; Post: 损毁右侧 HVC 组。

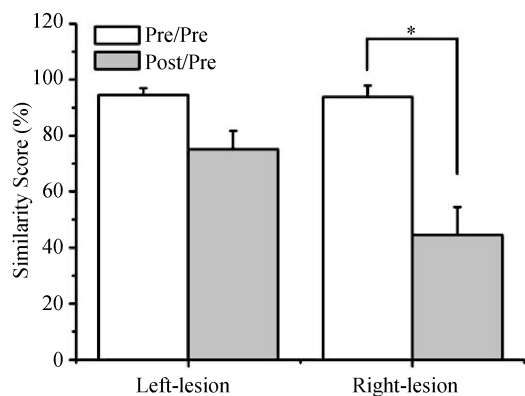


图5 单侧损毁HVC前后鸣曲的相似性($M \pm SE$)

注: Left-lesion ($n = 8$); Right-lesion ($n = 7$);

Pre/Pre: 毁前鸣曲的相似性; Post/Pre: 损毁后鸣曲的相似性 * $p < 0.05$

先损毁左侧HVC后,长鸣无明显变化,然而再损毁右侧HVC后,振幅、调频、幅度调制均有明显的下降趋势,组内单因素方差分析表明,正常组和损毁左侧HVC组长鸣在上述声学参数上均与损毁右侧HVC组长鸣有显著性差异($p < 0.05$)。第一次手术损毁左侧HVC后,振幅、调频、幅度调制无显著性差异(图7)。单独损毁右侧HVC,与损毁双侧HVC组一致,如图8所示,均导致了振幅、调频、幅度调制的显著降低($p < 0.05$),再进行左侧HVC损毁后的长鸣与先损毁右侧HVC组相比并无明显变化,但是与正常组相比,长鸣在振幅、调频、幅度调制上均有显著性差异($p < 0.05$)。损毁单侧及双侧HVC对长鸣的基频均无明显影响(图7B和图8B)。

4 讨论

HVC作为两条鸣唱通路前端脑通路(AFP, anterior forebrain pathway)和发声运动通路(VMP,

Vocal motor pathway)的共同起点,可直接下行或间接投射到弓状皮质核(nucleus robustus archistriatalis, RA), RA发出纤维投射至舌下神经气管鸣管亚核(nXII ts)。而中脑丘间复合体背内侧核(dorsomedial nucleus of the intercollicular complex, DM)接受来自RA核团的直接投射,再发出纤维投射至舌下神经气管鸣管亚核(nXII ts), nXII ts发出鸣管神经(NXII ts)来支配鸣肌控制发声(Doupe, 1993; Mooney, 2009)。断鸣管神经的实验表明鸣禽周围神经系统存在侧别优势(Secora et al., 2012; Liao & Li, 2012; 吴敏等, 2013)。损毁单侧RA核团、DM核团的研究表明,损毁右侧核团后对鸣声的影响更大(曾贤燕, 李东风, 2013)。本实验发现,损毁右侧HVC后,对鸣声的影响远大于损毁左侧HVC,表明HVC对鸣声的控制具有右侧优势。金丝雀中单侧损毁HVC的实验也表明其鸣声控制具有左侧优势,损毁左侧HVC引起了更多音节的丢失(Nottebohm et al., 1976)。因此,发声中枢与外周神经支配存在侧别差异在鸣禽中是一种普遍的现象。

本研究表明,损毁左侧HVC对鸣声并无显著性影响,这与损毁左侧RA核团、DM核团以及断左侧鸣管神经实验的结果相一致。损毁右侧HVC后长鸣在振幅和调频上有显著下降,损毁右侧DM和RA核团后均呈现振幅下降、调频显著减小;损毁右侧HVC后,鸣曲的振幅、平均频率、峰频率明显下降,在断右侧鸣管神经和损毁右侧RA核团都引起了高频的缺失,主频的下降;损毁右侧RA核团后,振幅减小,鸣曲中音节类型发生改变,固化的主题曲结构消失变为单调音节重复的鸣唱,鸣曲中音节间隔时间明显变长,这与损毁右侧HVC的结果一致(Liao & Li, 2012; 曾贤燕, 李东风, 2013),表明中枢不对称性和周围神经的侧别优势是一致

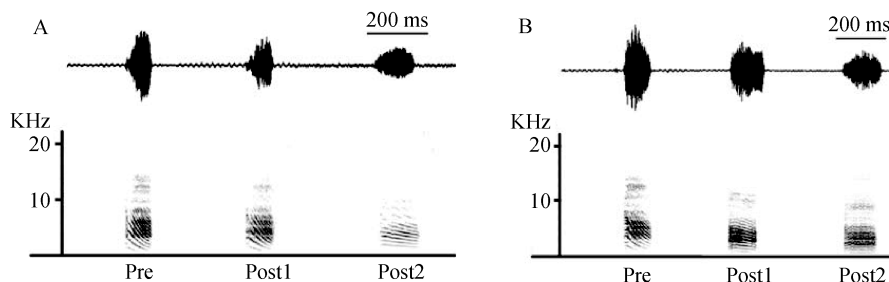


图6 先损毁一侧HVC,在损毁另一侧HVC的长鸣波形图和语图

注: (A)先损毁左侧HVC,再损毁右侧HVC的长鸣波形图和语图 Pre: 正常组长鸣; Post1: 第一次手术损毁左侧HVC后长鸣; Post2: 第二次手术损毁右侧HVC的长鸣; (B)先损毁右侧HVC,再损毁左侧HVC的长鸣波形图和语图; Pre: 正常长鸣; Post1: 第一次手术损毁右侧HVC后长鸣; Post2: 第二次手术损毁左侧HVC后长鸣

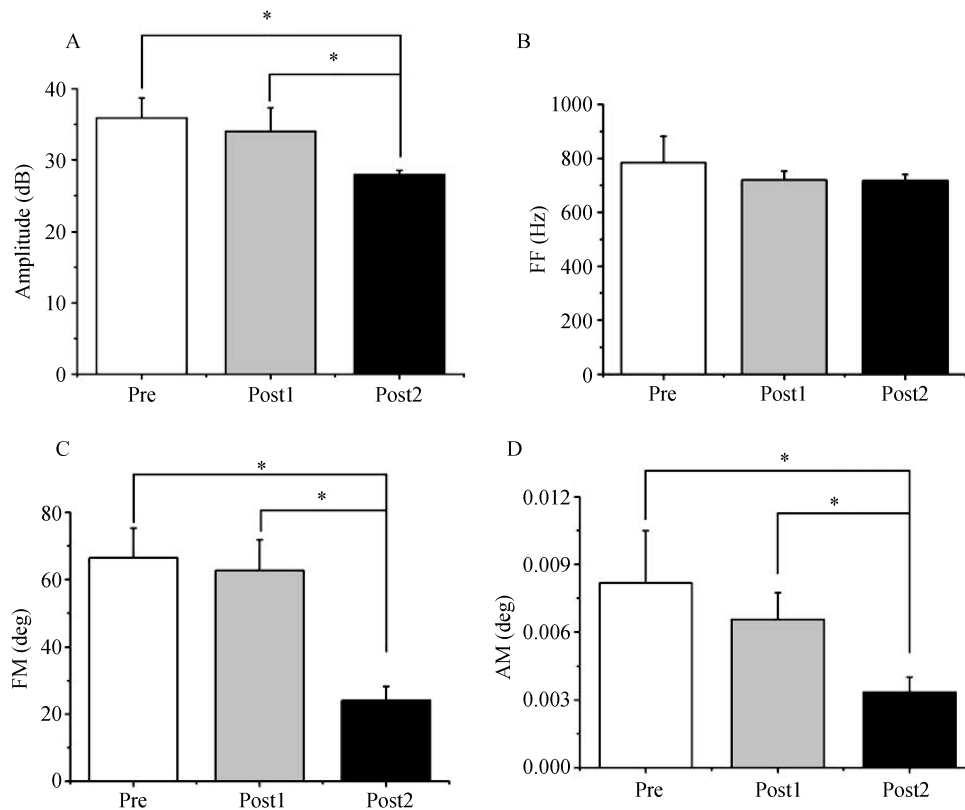


图 7 正常组、先损毁左侧 HVC 组、再损毁右侧 HVC 组长鸣声学特征比较($M \pm SD$, $n = 5$)

注: (A)振幅(Amplitude); (B)基频(FF); (C)调频(FM); (D)幅度调制(AM) Pre: 正常组长鸣; Post1: 第一次手术损毁左侧 HVC 组长鸣; Post2: 第二次手术损毁右侧 HVC 组长鸣 * $p < 0.05$

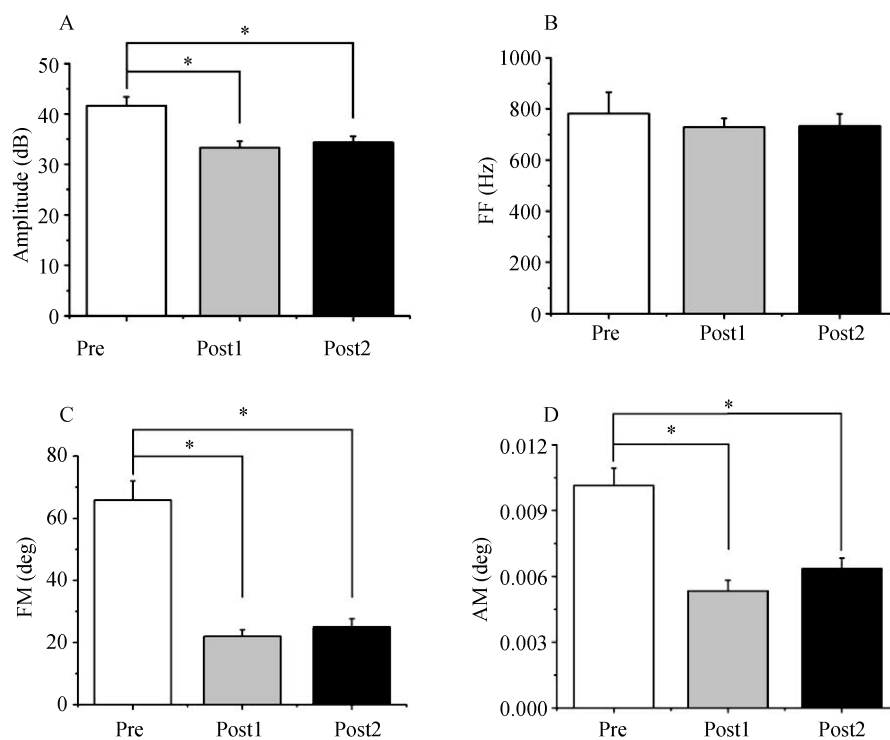


图 8 正常组、先损毁右侧 HVC 组、再损毁左侧 HVC 组长鸣声学特征比较($M \pm SD$, $n = 4$)

注: (A)振幅(Amplitude); (B)基频(FF); (C)调频(FM); (D)幅度调制(AM) Pre: 正常组长鸣; Post1: 第一次手术损毁右侧 HVC 组长鸣; Post2: 第二次手术损毁左侧 HVC 组长鸣 * $p < 0.05$

的, 大脑半球双侧的鸣唱系统在解剖学上是对称的, 鸣管神经支主要受同侧神经的支配(Wild, 1997)。综上所述, 斑胸草雀对习得发声的控制具有右侧优势。然而损毁右侧 DM 核团、RA 核团以及 HVC 核团对鸣声的影响也有不同之处。损毁右侧 HVC 后长鸣幅度调制减小, 在损毁 DM 和 RA 核团的实验中并没有明显变化。损毁右侧 RA 的实验中发现了基频的下降, 损毁 DM 实验中也表现出频率的改变, 但损毁 HVC 后基频并没有改变。前人研究也表明损毁 HVC 没有引起基频的改变(Williams, Crane, Hale, Esposito, & Nottebohm, 1992), 损毁右侧 RA 核团、DM 核团和断右侧鸣管神经的实验都引起了鸣曲中音节调频的大幅下降, 但损毁右侧 HVC 后, 鸣曲调频无明显变化。损毁单侧 HVC 后, 长鸣的音节持续时间并没有显著变化, 而在损毁单侧 DM 和 RA 核团的实验中, 长鸣持续时间显著改变(曾贤燕, 李东风, 2013)。上述结果表明, 端脑 HVC、RA 核团、中脑 DM 核团和外周鸣管神经对鸣声控制具有侧重性。HVC 虽为 AFP 和 VMP 两条通路的共同起点, 但 HVC 还接受其它核团的投射, 并不能忽略来自其它核团对 HVC 的输入所导致的 HVC 中神经活动的改变(Striedter, 1998)。由于 HVC 主要承担时间信号的编码, 那么鸣声更高级的特征, 如单个音节的结构等特征很可能是由其下游的鸣唱系统核团进行编码, 这就暗示着鸣唱系统中的中脑和脑干可能在编码鸣曲中发挥更重要的作用 (Hosino & Okanoya, 2000)。

鸣禽的发声不仅依赖于发声器官——鸣管, 而且要接受鸣唱系统核团的调控, 由于左侧和右侧鸣管可以单独产生声音, 所以鸣声的精确产生离不开支配鸣肌神经网络的高度配合 (Goller & Suthers, 1996)。本实验损毁左侧 HVC 后鸣曲时域特征的改变与损毁右侧一致, 表明两侧鸣唱系统在正常鸣曲产生的过程中相互联系。Schmidt 等对成年斑胸草雀 HVC 神经元进行多细胞电生理记录, 发现在鸣唱过程中左右两侧 HVC 神经元显示出相似的电生理活动, 即表现出缓慢改变且高度固化的活动模式, 其产生后的 40-50msec, 便启动了一个音节, 因此提出 HVC 为“时间信号发生器”的假说(Schmidt, 2003)。本实验对左右侧 HVC 进行损毁后表现出相同的时域特征改变, 即鸣声产生出现延迟, 这暗示着鸣唱时左右两侧 HVC 整体的神经活动的一致性很有可能是编码鸣曲发放的时间信号, 而这一信号的发放需两侧鸣唱系统的整合。两侧 HVC 中

整体相似的神经活动中存在的细小差异很有可能编码了 HVC 在鸣声频域和声强特征控制上的不对称性。

斑胸草雀鸣声控制的功能不对称性, 这一情况也发现在人类的言语认知中。对人类大脑半球功能的研究表明, 左侧半球主要与语言、意识、数学分析等密切相关, 右侧半球则主要感知非语言信息、音乐、图形和时空概念(Floel, Buyx, Breitenstein, Lohmann, & Knecht, 2005), 但交叉性失语症的存在为右侧半球具有语言功能提供了依据(Ocklenburg, Güntürkün, & Beste, 2011)。鸣禽端脑的 HVC 核团在功能上同源于人类的布洛卡氏区, 损毁单侧 HVC 所带来的鸣曲特征改变与人类布洛卡氏失语症症状相似。失语症患者有语言表达上的障碍, 但其理解能力却相对正常, 病症主要表现在言语节奏不正常, 语言不流畅, 语言往往不合乎语法, 经常丢失一些词汇, 而且句式简单, 很少出现复合句和复杂句(Glees, 1947)。

本研究表明损毁单侧 HVC 后, 主题曲的持续时间增长, 音节的平均间隔增大。音节类型改变, 鸣曲相似度下降, 尤其是损毁右侧时, 主题曲中音节有丢失, 结构变得模糊。正如人类左侧大脑半球并非绝对的优势半球, 斑胸草雀右侧 HVC 也并非具有绝对的功能优势。

有趣的是, 不同鸟类的侧别差异方式表现不同。金丝雀、红嘴相思鸟(*Leiothrix lutea*)、白腰文鸟(*Lonchura striata*)等表现为左侧优势, 而斑胸草雀则表现为右侧优势。这其中原因尚待阐明。

参 考 文 献

- Abe, K., & Watanabe, D. (2011). Songbirds possess the spontaneous ability to discriminate syntactic rules. *Nature Neuroscience*, 14, 1067-1074.
- Aronov, D., Andalman, A. S., & Fee, M. S. (2008). A specialized forebrain circuit for vocal babbling in the juvenile songbird. *Science*, 320, 630-634.
- Bloomfield, T. C., Gentner, T. Q., & Margoliash, D. (2011). What birds have to say about language. *Nature Neuroscience*, 14, 947-948.
- Bolhuis, J. J., Okanoya, K., & Scharff, C. (2010). Twitter evolution: Converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 747-759.
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, 417, 351-358.
- Corballis, M. C. (2007). How language evolved. *Acta Psychologica Sinica*, 39, 415-430.
- Cynx, J., Williams, H., & Nottebohm, F. (1992). Hemispheric differences in avian song discrimination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 1372-1375.

- Dehaene-Lambertz, G., Dehaene, S., Anton, J. L., Campagne, A., Ciuciu, P., Dehaene, G. P., ... Jean-Baptiste, P. (2006). Functional segregation of cortical language areas by sentence repetition. *Human Brain Mapping*, 27, 360–371.
- Doupe, A. J. (1993). A neural circuit specialized for vocal learning. *Current Opinion in Neurobiology*, 3, 104–111.
- Fee, M. S., Kozhevnikov, A. A., & Hahnloser, R. H. (2004). Neural mechanisms of vocal sequence generation in the songbird. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016, 153–170.
- Fitch, W. T., & Hauser, M. D. (2004). Computational constraints on syntactic processing in a nonhuman primate. *Science*, 303, 377–380.
- Floel, A., Buyx, A., Breitenstein, C., Lohmann, H., & Knecht, S. (2005). Hemispheric lateralization of spatial attention in right- and left-hemispheric language dominance. *Behavioural Brain Research*, 158, 269–275.
- Friederici, A. D., & Alter, K. (2004). Lateralization of auditory language functions: A dynamic dual pathway model. *Brain and Language*, 89, 267–276.
- Gentner, T. Q., Fenn, K. M., Margoliash, D., & Nusbaum, H. C. (2006). Recursive syntactic pattern learning by songbirds. *Nature*, 440, 1204–1207.
- Glees, P. (1947). The significance of the frontal lobe connections in mental diseases. *Experientia*, 3(10), 394–397.
- Goller, F., & Suthers, R. A. (1996). Role of syringeal muscles in controlling the phonology of bird song. *Journal of Neurophysiology*, 76, 287–300.
- Hosino, T., & Okanoya, K. (2000). Lesion of a higher-order song nucleus disrupts phrase level complexity in Bengalese finches. *Neuroreport*, 11, 2091–2095.
- Jarvis, E. D., Scharff, C., Grossman, M. R., Ramos, J. A., & Nottebohm, F. (1998). For whom the bird sings: Context-dependent gene expression. *Neuron*, 21, 775–788.
- Liao, C. S., & Li, D. F. (2012). Effect of vocal nerve section on song and ZENK protein expression in area X in adult male zebra finches. *Neural Plasticity*, doi: 10.1155/2012/902510
- Mooney, R. (1999). Sensitive periods and circuits for learned birdsong. *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 121–127.
- Mooney, R. (2009). Neurobiology of song learning. *Current Opinion in Neurobiology*, 19, 654–660.
- Nixdorf-Bergweiler, B. E., & Bischof, H. J. (2007). *A stereotaxic atlas of the brain of the zebra finch, Taeniopygia guttata, with special emphasis on telencephalic visual and song system nuclei in transverse and sagittal sections*. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information.
- Nottebohm, F. (1971). Neural lateralization of vocal control in a passerine bird. I. Song. *The Journal of Experimental Zoology*, 177, 229–261.
- Nottebohm, F., Stokes, T. M., & Leonard, C. M. (1976). Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *The Journal of Comparative Neurology*, 165, 457–486.
- Ocklenburg, S., Güntürkün, O., & Beste, C. (2011). Lateralized neural mechanisms underlying the modulation of response inhibition processes. *Neuroimage*, 55, 1771–1778.
- Schmidt, M. F. (2003). Pattern of interhemispheric synchronization in HVC during singing correlates with key transitions in the song pattern. *Journal of Neurophysiology*, 90, 3931–3949.
- Secora, K. R., Peterson, J. R., Urbano, C. M., Chung, B., Okanoya, K., & Cooper, B. G. (2012). Syringeal specialization of frequency control during song production in the Bengalese Finch (*Lonchura striata domestica*). *PLoS ONE*, 7, e34135.
- Striedter, G. F. (1998). A comparative perspective on motor learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 70, 189–196.
- Whaling, C. S., Solis, M. M., Doupe, A. J., Soha, J. A., & Marler, P. (1997). Acoustic and neural bases for innate recognition of song. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 12694–12698.
- Wild, J. M. (1997). Neural pathways for the control of birdsong production. *Journal of Neurobiology*, 33, 653–670.
- Williams, H., Crane, L. A., Hale, T. K., Esposito, M. A., & Nottebohm, F. (1992). Right-side dominance for song control in the zebra finch. *Journal of Neurobiology*, 23, 1006–1020.
- Wu, M., Lü, Y., Zheng, Z. Q., Lin, G. X., Wang, Y. C., Wang, S. H., & Li, D. F. (2013). Effects of syringeal denervation on the vocalization in red-billed Leiothrix (*Leiothrix lutea*). *Zoological Research*, 34, 556–563.
- [吴敏, 吕源, 郑志强, 林桂霞, 王怡淳, 王松华, 李东风. (2013). 切断鸣管神经支对红嘴相思鸟鸣声的影响. *动物学研究*, 34, 556–563.]
- Zeng, X. Y., & Li, D. F. (2013). Lateral differences in the forebrain and midbrain control of learned vocalizations in adult male Zebra Finch. *Zoological Research*, 34, 1–7.
- [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, 1–7.]

Right Side Dominance of Song Control in High Vocal Center in Adult Male Zebra Finches

ZHANG Meng; LI Dongfeng

(School of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract

Songbird is an ideal animal model for the study of human language. There are functional similarities between telencephalon nucleus HVC (high vocal center) in songbird and Broca's area in the human brain. The songs of songbird arise by an integration of activity from two neural pathways that emanate from nucleus HVC which plays an important role in song production and sensorimotor learning. Human brain known to be important for speech and language is usually much larger on the dominant side. Lesion of HVC is likely to uncover any asymmetries of function in the central song system.

To determine the lateral asymmetry in HVC control of song production, electrolytic lesions of HVC and acoustic analysis technology were used. In our experiments, all birds received unilateral HVC lesion prior to bilateral HVC lesion, and then sound were compared and analyzed before and after electrolytic lesion of HVC. Fifteen adult males (left lesion, $n = 8$; right lesion, $n = 7$) received lesion targeting HVC. Structure of syllables has the characteristics of fast frequency modulations in adult male zebra finches, motifs of songs consist of several sequentially arranged syllables. Songs and long calls were analyzed spectrographically using Sound Analysis Pro (SAP), we extracted the acoustic parameters including durations, amplitude, fundamental frequency, mean frequency, peak frequency, frequency modulation, amplitude modulation and similarity score. Nissl-counterstained sections of all brains were carefully examined to assess lesion damage.

The results showed that the lesion of left HVC had no significant influence to frequency and intensity features in song and long call. Lesion of right HVC result in amplitude, frequency modulation, amplitude modulation decreased significantly ($p < 0.05$) in long call, and amplitude, mean frequency, peak frequency reduced significantly ($p < 0.05$) in song. The change of temporal feature after bilateral HVC lesions suggested that the coding of the temporal feature requires the both hemispheres integration of the song system. HVC has right dominance in the control frequency and intensity features, but in the control temporal feature requires both sides of HVC.

Key words high vocal center; side dominance; acoustic characteristics; adult male zebra finch