

牡丹鹦鹉 (*Psittacula agapornis*) 的鸣声发育

杨红振^{1,2}, 李东风^{1,2}, 蒋锦昌²

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631;

2. 中国科学院生物物理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 牡丹鹦鹉的鸣声发育分为 5 个时期。0~12 d 为先天性鸣声期, 鸣声特征为以基本音 (BS) 为主音的单音节单音调声, 声长短。13~30 d 为空白模板形成期, 鸣声特征为以基本音为主音的多音节单音调声, 声长和音量显著性增加, 表明发声学习通路开始形成。31~45 d 为鸣声模板形成期, 鸣声特征为以第 1 陪音 (UP₁) 为主音的多音节单变调声, 声长和音量显著性增加, 主音频提升约 920 音分, 涵盖的律音数增加 1 倍, 表明发声学习模板逐渐形成, 发声学习开始。46~90 d 为鸣声反馈学习期, 鸣声特征为以 BS 和 UP₁ 为主音的双变调声, 声长和音量显著性增加, 主音频涵盖的律音数增加 2.6~3.0 倍, 第 2 主音频提升约 970 音分, 表明稳定模板逐渐形成, 短期记忆逐渐向长期记忆转化。91 d 后为完美鸣声期, 鸣声特征为以 UP₁ 为主音的复合变音调声, 声长、音量、主音频的提升和涵盖的律音数都趋于平稳, 鸣声稳定而和谐, 表明发声运动通路基本形成。这些结果可为进一步揭示鸟类发声学习记忆机制提供直接的声学证据。

关键词: 牡丹鹦鹉; 鸣声发育期; 声学特性

中图分类号: Q424

0 引言

鸟类是自然界中具有复杂发声行为的动物之一, 对其发声行为的研究已经成为探索脑学习记忆神经机制的重要内容^[1-4]。通过对斑胸草雀 (*Zebra finch*)、金丝雀 (*Canary*) 等鸣禽鸟的研究, 许多学者认为鸟类的鸣声学习与人的语言学习一样, 是由先天因素和后天经验相互作用形成的^[5]。幼年斑胸草雀的鸣声发育经历亚音期 (20~35 d)、塑性鸣啭期 (35~90 d) 和稳定鸣啭期 (90 d 后)^[6]。

鹦鹉属于亚鸣禽, 其发声学习记忆与鸣禽有很多相似之处。如与鸣禽一样, 正常鸣声的发育都依赖听觉反馈^[7], 前脑亦具有与鸣禽相同的控制发声核团高级发声中枢 (HVC) 和弓状皮质核 (RA)^[8]。因而鹦鹉与鸣禽的声音发育过程具有可比性。本实验旨在阐明亚鸣禽幼鸟的音节发育特征及其在整个发育过程中的变化, 为进一步揭示鸟类发声学习记忆的机制提供直接的声学证据。

1 材料与方

实验动物为牡丹鹦鹉 (*Psittacula agapornis*), 又名情侣鹦鹉, 鹦形目, 鹦鹉科。实验动物共 8 只, 两对成年鸟和 4 只幼鸟, 鸣声录制采集于幼鸟

期。雏鸟出壳后由亲鸟饲养, 35~40 日龄开始离巢, 50 日龄左右可独立生活, 6 个月左右达到性成熟。

鸣声由 SHARP-GF-6060 型录音机内置传声器 (频响范围 50~13 000 Hz) 和 SONY 型盒式磁带记录, 距声源 20 cm, 声音经过整理和筛选后, 输入 662B 型语图仪 (频响 85~12 000 Hz), 声音取样长度为 2 400 ms, 选择 HS 档 (从 1 000 Hz 开始每倍频程提高 6 dB) 依次分析。时域特性由滤波器带宽 300 Hz 的三维声图测量, 频率特性由滤波器带宽 45 Hz 的三维音图和功率谱测量, 时间、频率和相对幅值的测量标尺分别为 7.56 ms/mm、118 Hz/mm 和 1.26 dB/mm。同时, 将相应声音用 SHARP-GF-6060 录音机输入计算机, 用 Matlab 软件处理, 取样长度 0.05~5.0 s 不等, 制成声图和功率谱图, 显示鸣声的频率范围、能量分布和鸣肌的振动频

收稿日期: 2005-10-18

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30370197, 30570232), 教育部科学技术研究重点项目 (01062), 广东省自然科学基金项目 (05005910) 和中国科学院生物物理研究所、脑与认知科学国家重点实验室基金项目

通讯作者: 李东风, 电话: (020)85215208,

E-mail: dfliswx@eyou.com

率。声图和功率谱图由原图透视描绘,不影响声学特性的分析。将所得结果用 SPSS 统计软件进行 ANOVA 分析和相关性处理。

2 结 果

根据声音发育特征,我们首次将牡丹鹦鹉从出生至 91 d 后分为 5 个鸣声发育期 (developmental phase of call, DPC)。它们分别为 0~12 d 的先天性鸣声期 (congenital call phase, CCP)、13~30 d 的空白模板形成期 (blank-model-forming phase,

BMFP)、31~45 d 的鸣声模板形成期 (call-model-forming phase, CMFP)、46~90 d 的鸣声反馈学习期 (call-feedback-learning phase, CFLP) 和 91 d 后的完美鸣声期 (excellent call phase, ECP)。

2.1 CCP 的叫声模式

该期由亲鸟喂养,雏鸟叫声主要为与摄食行为有关的本能叫声,由近似“qie-”的单次叫声 (single call, SC) 组成的重复叫声“qie-...qie-”,见图 1。

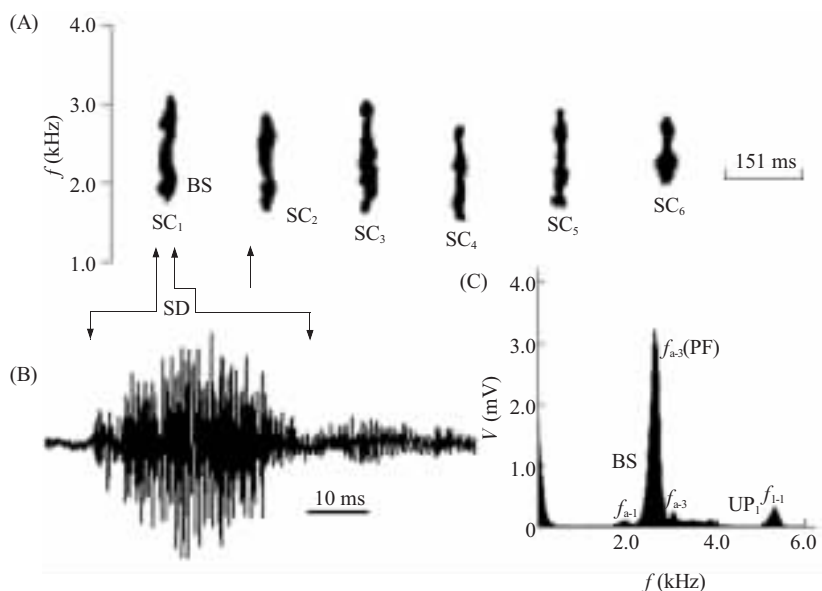


Fig.1 Sonogram (A), waveform (B) and spectrum (C) of congenital call phase in *Psittacula agapornis*. SC₁₋₆: single call “qie-”; SD: sound duration; Iss: interval of SC; BS: basic sound; UP₁: upper partials; f_{a-1-3} and f_{1-1} : peak-frequency of BS and UP₁; PF: principal frequency

图 1A 中, 0~12 d 期间的叫声由 6 个相似的单次叫声 (SC₁~SC₆) 组成, 每个单次叫声的声长 (SL) 和间隔 (Iss) 基本相同, 分别约为 39~52 ms 和 145~160 ms。声图中只显示基本音 (BS), 陪音 (UP₁) 因能量低而无显示。图 1B 中, 单次叫声的时间波形非常规则和整齐, 为无明显的音节 (syllable, S) 分割的单音节声。图 1C 中, 6 个单次声的平均谱显示由基本音 (BS) 和 1 个陪音 (UP₁) 频带组成。BS 含 3 个峰频率 (f_{a-1} 、 f_{a-2} 和 f_{a-3}), 并以 f_{a-2} 为主频率 (PF), PF (2 690 Hz) 的幅值 (3.22 mV) 比 f_{a-1} (1 920 Hz)、 f_{a-3} (3 080 Hz) 和 UP₂ 的峰频率 (f_{1-1} =5 380 Hz) 的幅值分别高

34.2、23.9 和 21.6 dB, 而且 UP₁ 为 BS 的低幅值谐音 ($f_{1-1}=2f_{a-2}$)。

可见, 牡丹鹦鹉先天性鸣声期的单次叫声由单音节组成, 模式简单、声音结构稳定、声长短, 以基本音 (BS) 为主音的单音调声, 并带 1 个低幅值谐音 (UP₁)。

2.2 BMFP 的叫声模式

该期仍由亲鸟喂养, 叫声模板尚未形成, 其叫声由近似“qie-”的单次叫声组成的重复叫声“qie-...qie-”, 但每个单次叫声较 CCP 明显复杂化, 见图 2。

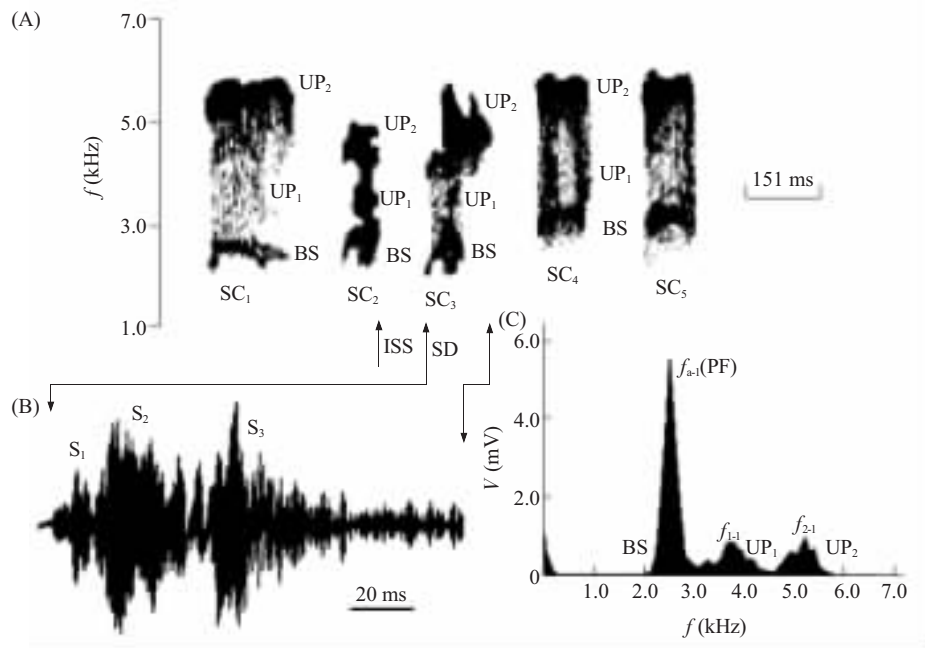


Fig.2 Sonogram (A) , waveform (B) and spectrum (C) of blank-model-forming phase in *Psittacula agapornis*. SC₁₋₅: single call; SD: sound duration; I_{ss}: interval of SC; S₁₋₃: syllable; BS: basic sound; UP_{1, 2}: upper partials; f_{a-1} f_{1-1} , and f_{2-1} : peak-frequency of BS, UP₁ and UP₂, PF: principal frequency

图 2A 中，13~30 d 期间的叫声由 5 个有明显差异的单次叫声 (SC₁₋₅) 组成，每个单次叫声的声长 (SL) 差异较大，约为 70~180 ms；间隔 (Iss) 的差异较小，约为 90~100 ms。同时，声图中显示出基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁ 和 UP₂)，相应的频带展布呈平坦状，无明显的音调提升和下降变化。图 1B 中，单次叫声的时间波形呈明显的音节分割，并含 3 个音节 (S₁₋₃)。图 1C 中，5 个单次声的平均谱显示由基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁、UP₂) 频带组成。BS 的峰频率 ($f_{a-1}=2520\text{Hz}$) 为主频率 (PF)，其幅值 (5.54 mV) 比 UP₁ 和 UP₂ 的峰频率 ($f_{1-1}=3700\text{Hz}$ 和 $f_{2-1}=5410\text{Hz}$) 的幅值分别高 16.2 和 14.6 dB。

可见，牡丹鹦鹉空白模板形成期的单次叫声仍是以基本音 (BS) 为主音的单音调声，但声图结构和声长出现明显的变化，并由多个音节组成，带 2 个低幅值非谐陪音。

2.3 CMFP 的叫声模式

此期幼鸟开始出窝，随着活动空间增大和行为活动的多样化，叫声模板开始形成，出现明显的音调变化过程，由近似“qiu[^]”的单变调单次叫声组成重复叫声“qiu[^]...qiu[^]”，见图 3。

图 3A 中，30~45 d 期间的叫声由 8 个相似的

单次叫声 (SC₁₋₈) 组成，每个单次叫声的声长 (SL) 和间隔 (Iss) 的差异不大，分别约为 150~210 ms 和 210~260 ms。同时，声图中显示出基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁ 和 UP₂)，相应的频带展布呈明显的频率提升 / 下降过程，例如，SC₁ 中 UP₁ 的频率提升 / 下降 [$a(3350\text{Hz}) \nearrow b(4510\text{Hz}) \searrow c(3200\text{Hz})$] 分别约提升 5.2 / 下降 5.9 个半音 [semitone, $S=39.86\log(f_1/f_2)$]。可见，每个单次叫声都近似为“qiu[^]”的单变音调声。图 3B 中，单次叫声的时间波形明显分割为 2 音节 (S₁₋₂)。图 3C 中，8 个单次声的平均谱显示由基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁ 和 UP₂) 频带组成。BS 的峰频率 ($f_{a-1} \sim 3$) 分别为 2480、2950 和 3240 Hz；UP₁ 的 $f_{1-1} \sim 2$ 分别为 4100 和 5050 Hz，并以 f_{1-1} 为主频率 (PF)；UP₂ 的 f_{2-1} 为 6290 Hz。PF 的幅值 (7.52 mV) 比 f_{a-1} 、 f_{a-2} 、 f_{a-3} 、 f_{1-2} 和 f_{2-1} 的幅值分别高 3.3、9.9、8.9、3.6 和 21.9 dB。

可见，牡丹鹦鹉鸣声模板形成期的单次叫声为具有明显频率提升和下降过程的单变调声，第 1 陪音 (UP₁) 为主音，带 2 个高幅值的非谐伴音 (2480 和 5050 Hz)，改善叫声的音色。但是单次叫声的声图结构和声长缺乏明显的变化。

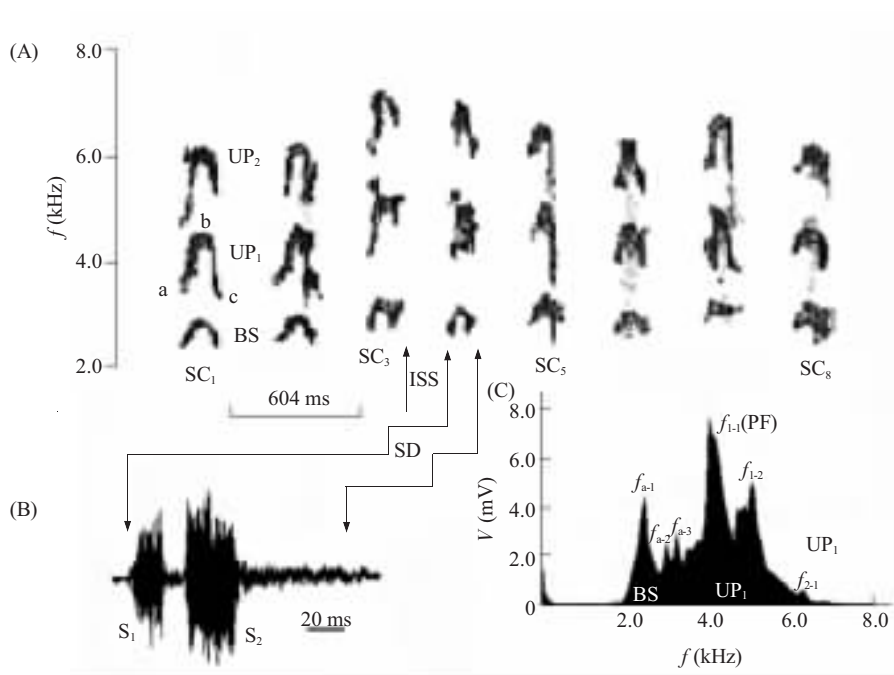


Fig.3 Sonogram (A) , waveform (B) and spectrum (C) of call-model-forming phase in *Psittacula agapornis*. SC₁₋₈: single call (in SC₁, a↗b↘c frequency up/down); SD: sound duration; Iss: interval of SC; S₁ and S₂: syllable; BS: basic sound; UP_{1, 2}: upper partials; fa-1, f1-1~3 and f2-1~2: peak-frequency of BS; UP₁ and UP₂; PF: principal frequency

2.4 CFLP 的叫声模式

此期幼鸟可独立生活, 随着年龄增长, 叫声模板形成, 习得性叫声增多, 由近似“qiu[^]”的单变

调单次叫声和近似“qiu^{^^}”的双变调单次叫声组成重复叫声“qiu^{^^}...qiu^{^^}”, 见图 4。

图 4A 中, 46~90 d 期间的叫声由 7 个变化较

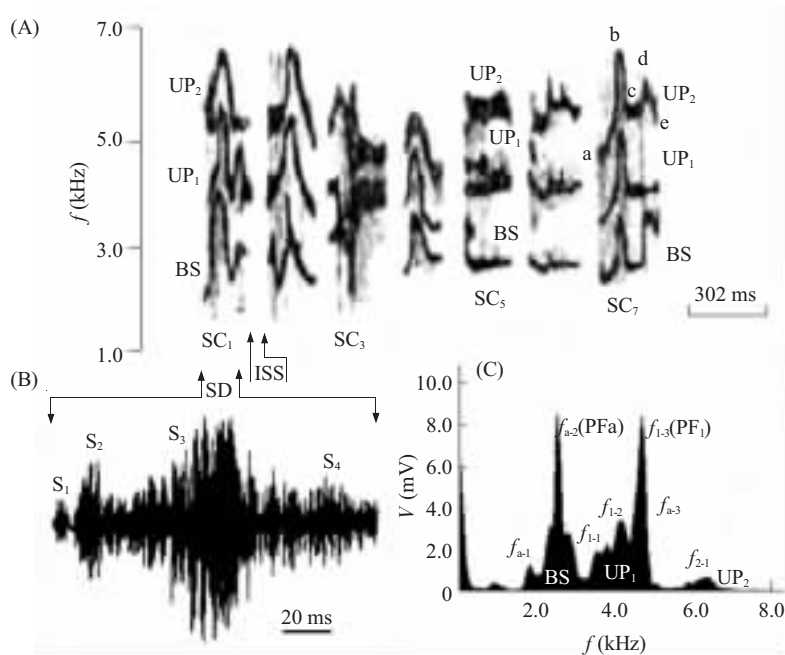


Fig.4 Sonogram (A) , waveform (B) and spectrum (C) of call-feedback-learning phase in *Psittacula agapornis*. SC₁₋₇: single call (in SC₇, a↗b↘c and c↗d↘2: frequency up/down); SD: sound duration; Iss: interval of SC; S₁~S₄: syllable; BS: basic sound; UP_{1, 2}: upper partials; fa-1,2, f1-1~3 and f2-1: peak-frequency of BS; UP₁ and UP₂; PF: principal frequency

大的单次叫声 (SC₁₋₇) 组成, 每个单次叫声的声长 (SL) 和间隔 (Iss) 的差异不大, 分别约为 190~250 ms 和 50~75 ms。同时, 声图中显示出基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁ 和 UP₂), 相应的频带展布不仅保留类似 CMFP 幼鸟叫声的单次频率提升/下降过程 (例如, SC₁ 的 UP₂、SC₂ 的 UP₁ 和 UP₂、SC₄), 而且出现双重频率提升/下降过程 (例如 SC₁ 的 UP₁, SC₂ 的 BS, SC₃、SC₅、SC₆ 的 UP₁ 和 UP₂, SC₇ 的 BS 和 UP₂), 其中, SC₇ 的 UP₂ 中 a(4 530 Hz) ↗ b(6 410 Hz) ↘ c(5 240 Hz) 和 c(5 240 Hz) ↗ d(5 940 Hz) ↘ e(5 120 Hz) 分别提升 6.0/ 下降 3.5 个半音和提升 2.2/ 下降 2.6 个半音。图 4B 中, 单次叫声的时间波形明显分割为 4 个音节 (S₁₋₄)。

图 4C 中, 7 个单次叫声的平均谱显示由基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁₋₂) 频带组成。BS 的峰频率 (fa-1 和 fa-2) 分别为 1 810 和 2 470 Hz, UP₁ 的 f1-1~3 分别为 3 510/3 790 Hz、4 120 Hz 和 4 700 Hz, UP₂ 的 f2-1 为 6 350 Hz, 并以 fa-2 和 f1-3 为主频率 (PFa 和 PF1), 其幅值 (8.33 mV) 比 fa-1、f1-1、f1-2 和 f2-1 分别高 16.7 dB、12.9 dB/11.6 dB、8.0 dB 和 22.8 dB。

可见, 牡丹鹦鹉鸣声反馈学习期的叫声更为复

杂, 并以基本音 (BS) 和第 1 陪音 (UP₁) 为主音的多音节双变调声, 带 1 个低幅值的非谐伴音 (UP₂), 改善叫声的音色。

2.5 ECP 的叫声模式

此期虽然幼鸟尚未成年, 但随着习得性叫声的获得和增多, 叫声为由近似单变调 “qiu~”、双变调 “qiu^^” 和 “qiu~” 的单次叫声组成的重复叫声, 见图 5。

图 5A 中, 91 日龄后的叫声由 6 个变化较大的单次叫声(SC₁₋₆)组成, 每个单次叫声的声长 (SL) 和间隔 (Iss) 的差异不大, 分别约为 150~260 ms 和 40~110 ms。同时, 声图中显示出基本音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁ 和 UP₂), 相应的频带展布不仅保留 CFLP 叫声的双重频率提升/下降过程的双变调单次叫声 “qiu^^” (例如, SC₁~SC₃), 而且出现单次和双重频率提升/下降的逆过程的双变调和双变调单次叫声 “qiu~ 和 qiu~ ~” (例如 SC₄ 和 SC₅、SC₆), 例如, SC₄ 的 BS 中 a(2 350 Hz) ↘ b(1 250 Hz) ↗ c(2 200 Hz) 分别下降 10.9/ 提升 9.8 个半音。图 4B 中, 单次叫声 (SC₄) 的时间波形明显分割为 5 个音节 (S₁₋₅), 与相应的频率提升/下降相适应。

图 5C 中, 6 个单次叫声的平均谱显示由基本

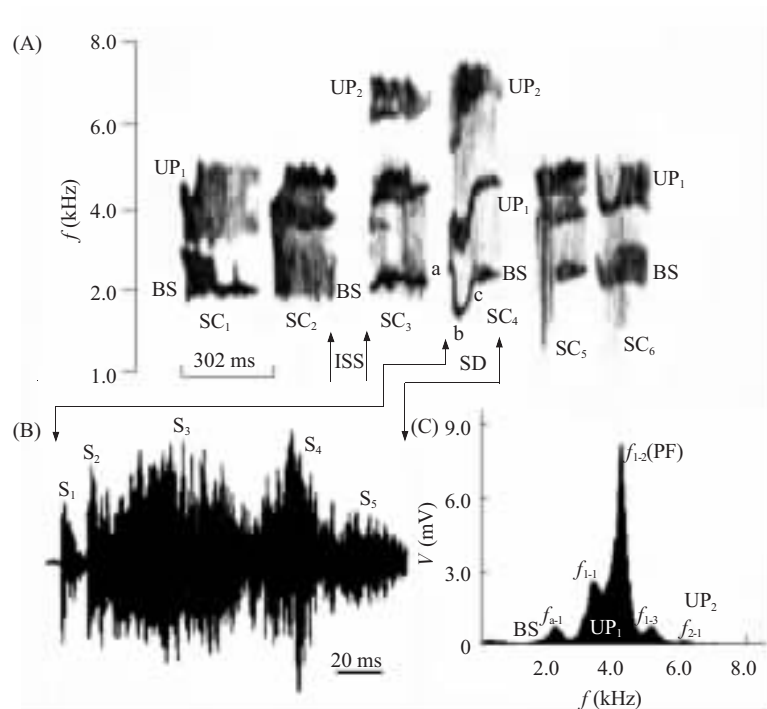


Fig.5 Sonogram (A), waveform (B) and spectrum (C) of excellent call phase in *Psittacula agapornis*. SC₁₋₆: single call (in SC₄, a ↘ b ↗ c frequency down/up), SD: sound duration; Iss: interval of SC; S₁~S₄: syllable; BS: basic sound; UP_{1, 2}: upper partials; fa-1, f1-1~3 and f2-1: peak-frequency of BS; UP₁ and UP₂; PF: principal frequency

音 (BS) 和 2 个陪音 (UP₁、UP₂) 频带组成。BS 的峰频率 (fa-1) 为 2 240 Hz, UP₁ 的 f1-1~3 分别为 3 320、4 200 和 5 070 Hz, UP₂ 的 f2-1 为 6 150 Hz, 并以 f1-3 为主频率 (PF), 其幅值 (8.31 mV) 比 fa-1、f1-1、f1-2 和 f2-1 分别高 20.3、9.8、20.3 和 29.8 dB。

可见, 牡丹鹦鹉完美鸣声期的叫声更为完美和复杂, 不仅保留 CFLP 的叫声特性, 而且出现单次和双重频率提升/下降的逆过程, 为多音节复合变调声。

2.6 不同鸣声发育期叫声特性的比较

4 只牡丹鹦鹉不同鸣声发育期的叫声特性参数

见表 1。由表 1 可见牡丹鹦鹉单次叫声的声长 (SD) 和主频率 (PF) 的相对幅值 (relative amplitude, $RA=20\log(V_n/V_0)$, V_0 和 V_n 为 CCP 和其他鸣声发育期叫声 PF 的电压幅值) 与发育期的关系, 见图 6A 和 B。以 CCP 为基准的鸣声发育期叫声主频率 (PF) 的等程音阶 ETS (equally tempered scale) 见图 6C, 一个倍频程分为 12 个等程音阶, 每个音阶提升 100 音分 [$C(\text{cent})=3986.3\log(f_i/f_j)$], 及其 PF 的个体变差带宽 (PF-SD~PF+SD) 所含的律音 (note) 数^[9]。

图 6A 和 B 中, 牡丹鹦鹉 0~12 d 先天性鸣叫期 (CCP) 不仅单次叫声的声长 (SL) 最短, 而

Table 1 The characteristic call parameter in different developmental phase of *Psittacula agapornis*

DPC	SD/(ms)	BS(kHz/mV)	UP ₁ (kHz/mV)	UP ₂ (kHz/mV)
CCP	46.9±5.0	2.52±0.15/3.25±0.39*		5.40± 0.32/0.38± 0.08
BMFP	114.6±27.6	2.45±0.28/4.41±0.68*	3.70±0.44/0.92±0.15	5.40± 0.32/1.03± 0.32
CMFP	178.2±27.8	2.40±0.48/4.28±0.72	4.28±0.72/6.45±1.26*	6.40± 1.18/0.57± 0.09
CFLP	225.1±24.3	2.45±0.54/8.32±1.32*	4.41±0.83/8.15±0.97*	6.40± 0.72/0.57± 0.11
ECP	243.7±33.4	2.40±0.33/0.67±0.18	4.40±0.42/8.35±0.69*	

Sample number is 4, *: principal frequency

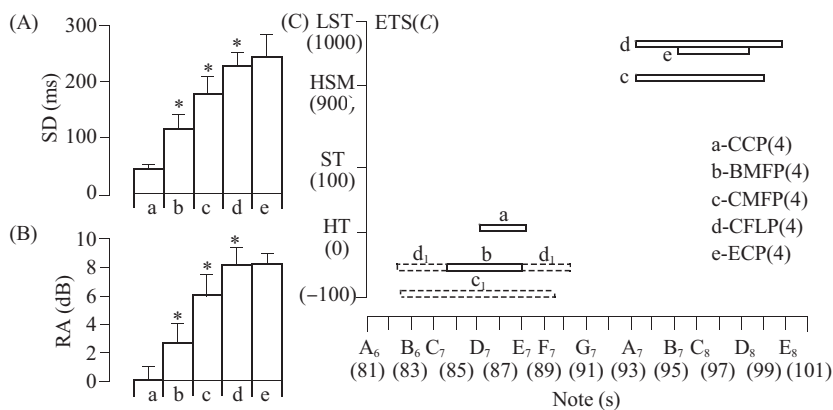


Fig.6 Comparison of characteristic call in different call developmental phase (a~e) in *Psittacula agapornis*. SD: sound duration of single call; RA: relative amplitude of call PF (P<0.05); C: cent; LST: low-subtonic; HSM: high-submedinat; ST: semitone; HT: homotone; A6~E8: note; S: number of semitone related to note ($S=39.86\log(f/f_0)$, $f_0=16.352$ Hz, $f=PF-SD-PF+SD$), cBS and dBS: B of CMFP and CFLP in Fig.1

且主频率相对幅值 (RA) 所表征的叫声音量最小 (图 6A 和 B-a), 随着个体发育的增长, 其他鸣叫期 (BMFP、CMFP 和 CFLP) 单次叫声的声长和音量都显著性增长和增高 (图 6A 和 B-b、c、d), 91 d 后的完美鸣叫期 (ECP) 趋于稳定 (图 6A 和 B-e)。

图 6C-a 中, 牡丹鹦鹉先天性鸣叫期 (CCP)

的叫声主频率 (PF) 为同音 (C=0), 其个体变差带宽为 86.1~88.2 个半音, 涵盖 3 个律音 (D7~E7)。图 6C-b 中, 空白模板形成期 (BMFP) 的 PF 与先天性鸣叫期相似, 仅平均下降 48.8 音分, 个体变差带宽 (84.6~88.0 个半音) 涵盖 4 个音 (C7~E7), 即增加 1 个律音。图 6C-c 中, 鸣声模板形成期 (CFLP) 的 PF 提升 9 个音阶 (917.0

音分), 即為大六度 (HSM), 其個體變差帶寬 (93.2~99.9 個半音) 涵蓋 6 個律音 (A7~D8)。圖 6C-c1 中, CMFP 叫聲的高幅值伴音 (BS) 接近降半音 (-84.5 音分), 個體變差帶寬 (82.5~89.5 個半音) 涵蓋 7 個律音 (B6~F7)。圖 6C-d 中, 鳴聲反饋學習期 (CFLP) 的 PF1 (UP_1) 接近提升 10 個音階 (968.7 音分), 即為小七度 (LST), 其個體變差帶寬 (93.2~99.9 個半音) 涵蓋 8 個律音 (A7~E8)。圖 6C-d1 中, CFLP 叫聲的 PFa(BS)sui 雖只下降 48.8 音分, 但個體變差帶寬 (82.4~90.2 個半音) 涵蓋 9 個律音 (A6~F7)。圖 6C-e 中, 鳴聲完美期 (ECP) 的 PF 接近提升 10 個音階 (964.8 音分), 即為小七度 (LST), 其個體變差帶寬 (95.1~98.4 個半音) 涵蓋 4 個律音 (B7~D8)。

由此可見, 在整個鳴聲發育期, 不僅單次叫聲的聲長和音量約分別平均增長 5.1 倍和提高 8.2 dB, 而且主頻率和個體變差帶寬所含蓋的律音數分別約提升 9~10 個音階和增加 1 倍, 到鳴聲完美期都趨於穩定。

3 討 論

幼鳥的發聲學習過程是由先天因素和後天經驗相互作用形成的。實驗結果表明, 牡丹鸚鵡 CCP 的鳴聲是先天的, 音節單一, 聲長短, 聲強低, 自然狀態下鳴叫極少, 激惹狀態下的鳴聲也比較簡單。其主要原因可能是發聲學習通路中的神經元未發育完全, 所以此時幼鳥只能發出一些單音節結構的單次聲, 並以基本音為主音的單音調聲, 如同剛出生的嬰兒在出生後不久的“啾呀學語”一般, 但這種“啾呀學語”是構成模仿發聲前進行發聲訓練的重要步驟之一^[10]。

牡丹鸚鵡 BMFP 的鳴聲受先天因素影響的成分仍然較大, 仍以基本音為主音的單音調聲, 主音頻的音高 (musical pitch) 和涵蓋的律音數都相仿。但隨著幼鳥逐漸開始模仿鳴叫, 鳴聲開始複雜化, 單次叫聲不僅由多個音節組成, 而且時程增長, 聲強顯著增高。同時, 聲圖結構不穩定, 表明發聲時鳴肌的收縮運動不穩定, 提示此期發聲學習前端腦通路 (HVC→X 區→DLM→MAN) 的核團間聯繫和發聲運動通路 (HVC→RA→DM→nXI-Its) 對鳴肌支配的不穩定性。此期大部分 HVC 中向 X 區投射神經元剛剛產生, 神經元之間的聯繫尚未形成, 尤其還不具有對鳴聲的編碼功能, 這種

不具有鳴聲編碼功能的神經元即組成“空白模板”, CCP 和 BMFP 相當於鳴禽發育過程中的亞音期^[11]。

牡丹鸚鵡發育到大約一個月之後, CMFP 的鳴聲開始發生了顯著變化, 雙音節單次叫聲的時程繼續增長, 出現明顯的音調提升和下降變化, 並以第 1 陪音 (UP_1) 為主音, 聲強進一步增高, 不僅音高提升約 920 音分 (接近 9 個音階), 而且涵蓋的律音數 (6 個) 約增加 1 倍。這表明鳴聲模板已經具有編碼某種單一鳴聲的能力。Kim 等^[12]發現鳴禽鳥在出生後 30 d 左右開始學習鳴叫, 這時 RA、X 區、DLM 和 LMAN 等核團的神經元生長, 體積增大, 突觸聯繫增加, 並逐漸形成有編碼功能的鳴叫模板。同時幼鳥開始學習一些傳入指令和由此而導致的聽覺反饋之間的關係, 這種關係一旦建立, 特異的鳴聲就變得更加容易模仿^[13]。主頻率的聲強與其它次要頻率相比不占有明顯優勢, 表明了此期鳴聲的穩定性仍然較差, 提示發聲運動控制系統的發育滯後於發聲學習回路系統的發育。在這一階段內發聲學習回路系統的完善可能是以後選擇性模板形成的基礎^[14]。

牡丹鸚鵡 CFLP 的鳴聲進一步複雜化, 其單次叫聲為多音節雙變調聲, 聲長和聲強進一步增長和增大。第 1 主音頻 (BS 的 PFa) 雖然音高僅下降約 50 音分, 但涵蓋的律音數 (9 個) 增加 3 倍, 第 2 主音 (UP_1 的 PF1) 音高提升約 969 音分 (接近 10 個音階), 涵蓋的律音數 (8 個) 約增加 2.7 倍。提示在此過程中, 隨著發聲控制神經系統神經元之間突觸聯繫的增加, 可塑性模板形成, 在聽覺反饋的作用下, 其中的一些突觸聯繫得到加強, 短期記憶部分轉化為長期記憶。鳴禽鳥也是從孵出後 45 d 左右開始, 經過大約兩周, 形成發聲學習相關的可塑性模板, 同時伴有新的音節或音庫單元產生^[14]。研究表明, 發聲控制回路的發育與鳴聲發育以及新的音節的產生和完善是同步的, 隨著幼鳥的性成熟, 其鳴聲的語音錯誤也在不斷減少^[15]。CMFP 和 CFLP 相當於鳴禽發育過程中的塑性鳴叫期。

牡丹鸚鵡 ECP 的鳴聲進入穩定的合諧期, 單次叫聲的聲長、聲強、主音頻 (UP_1) 的音高提升 (965 音分) 和涵蓋的律音數 (4 個) 都趨於平穩。顯然與其同步化發育的神經基礎是分不開的。一方面, DLM、IMAN 軸突末梢逐漸退化, IMAN 對發聲行為的作用逐漸減小; 另一方面, HVC 中大量向 RA 的投射神經元在發聲學習後期形成大量的突

触联系,在听觉反馈的反复作用下,少部分突触联系得以巩固和稳定,并成为稳定鸣声的重要神经基础。其中有大部分突触联系因没有得到巩固和稳定而逐渐凋亡。这样 HVC→RA 通路就承接先前发育的通路,逐渐控制了发声行为,编码习得的稳定鸣声^[6]。另外,RA 在长鸣声的识别和学习中起着重要的作用^[7]。此期牡丹鹦鹉的叫声主频率趋于稳定(约 4 400 Hz),鸣声完美和复杂,不仅保留 CFLP 的叫声特性,而且出现单次和双重频率提升/下降的逆过程,为多音节复合变调声。提示鸣声控制系统发育完全,鸣声稳定,这与上述结果一致。ECP 相当于鸣禽鸟鸣啭发育过程中的稳定鸣啭期。

参考文献:

- [1] 李东风. 鸣禽发声学习记忆的神经机制. 自然科学进展, 2001, 11(3):225~231
- [2] 李东风, 蒋锦昌, 李杰, 杨新宇, 汪大伟, 陈浩. 断鸣管神经支对金翅雀鸣声的影响. 中国科学 (C 辑), 1999,29(5): 468~474
- [3] 蒋锦昌, 李东风, 李杰, 杨新宇. 古纹状体粗核损毁对燕雀鸣声的影响. 中国科学 (C 辑), 2000,30(2):191~199
- [4] 赵静, 蒋锦昌, 李东风. 栗鹀发声中枢对叫声的调控模式. 中国科学 (C 辑), 2003,33(4):347~353
- [5] Troyer TW, Bottjer SW. Birdsong: models and mechanisms. *Curr Opin Neurobiol*, 2001,11(6):721~726
- [6] Nottebohm F. Reassessing the mechanism and origins of vocal learning in birds. *Trends in Neurosciences*, 1991,14(5): 206~211
- [7] Brainard MS, Doupe AJ. Auditory feedback in learning and maintenance of vocal behaviour. *Nat Rev Neurosci*, 2000, 1(1):31~40
- [8] Paton JA, Manogue KR, Nottebohm F. Bilateral organization of the vocal control pathway in the budgerigar *Melopsetta undulatus*. *J Neurosci*, 1981,1:1276~1288
- [9] 马大猷, 沈毫 (编著). 声学手册. 北京: 科学出版社, 1983. 620~623
- [10] Nottebohm F. Ontogeny of bird song. *Science*, 1970,167: 950~956
- [11] Konishi M, Akutagawa E. Growth and atrophy of neurons labeled at their birth in a song nucleus of the zebra finch. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990,87:3538~3541
- [12] Kim JR, DeVogd TJ. Genesis and death of vocal control neurons during sexual differentiation in the zebra finch. *J Neurosci*, 1989,9:3176~3187
- [13] Brenowitz EA, Margoliash D, Nordeen KW. An introduction to birdsong and the avian song system. *J Neurobiol*, 1997, 33(5):495~500
- [14] Johnson F, Soderstrom K, Whitney O. Quantifying song bout production during zebra finch sensory-motor learning suggests a sensitive period for vocal practice. *Behav Brain Res*, 2002, 131:57~65
- [15] Nottebohm F. Birdsong as a model in which to study brain process related to learning. *Condor*, 1984,86:227~236
- [16] Bottjer SW, Arnold AP. Developmental plasticity in neural circuits for a learned behavior. *Annu Rev Neurosci*, 1997,20: 459~481
- [17] Vicario DS, Raksin JN, Naqvi NH, Thande N, Simpson HB. The relationship between perception and production in song-bird vocal imitation: what learned calls can teach us. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2002,188:897~908

THE CALL DEVELOPMENT OF PSITTACULA AGAPORNIS

YANG Hong-zhen^{1,2}, LI Dong-feng², JIANG Jinc-hang²

(1. College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; 2. State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: The call developmental process of *Psittacula agapornis* consists of five instinct phases according to its call character. In the first phase (congenital call phase, CCP, 0~12 day of age), the juveniles only produce single syllable with short syllable length. The second phase (blank-model-forming phase, BMFP, 13~30 day of age) is important for formation of vocal learning pathways. During this phase, the calls characterized by more and longer syllables. In the third phase (call-model-forming phase, CMFP, 31~45 day of age), the call development is guided by a model system for vocal learning, vocal learning is engendered so that some calls with multi-syllables with UP₁ are produced, principal frequency has increased about by 920 cent, the number of note is double that of second phase. The short-term memories are transformed into long-term memories in the fourth phase (call-feedback-learning phase, CFLP, 46~90 day of age). The call of juveniles is a close match to tutor call which accompanied by double various sounds with BS and UP₁, and more resonance components were formed. Second principal frequency has increased about by 970 cent, the number of note increases by 2.6~3.0 times. During the fifth phase (excellent call phase, ECP, after 91 d), vocal motor pathway is developed and the calls are accompanied with most stable, harmonious vari-tone and complex repertoire. The result provided effective evidence for the mechanism of vocal learning and memory of birds.

Key Words: *Psittacula agapornis*; Call development phase; Acoustics character

This work was supported by grants from The National Natural Sciences Foundation of China (30370197, 30570232), The Natural Sciences Foundation of Guangdong Province (05005910), and The grand from State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences

Received: Oct 18, 2005

Corresponding author: LI Dong-feng, Tel: +86(20)85215208, E-mail: dfliswx@eyou.com