

# 鸟鸣发声的神经肌肉控制模型

本文我们提出了涉及鸟鸣生成过程的动力学模型，定性地将其参数与生物学参数联系起来。这样，我们通过产生的声音来统一控制声带肌肉的活动模式。使用模型参数空间中相对简单的路径，我们可以重现 Chingolo 麻雀的实验记录。

## 一、引言

在大约 9000 种已知存在的鸟类中，鸣禽约占 4000 种[1]。研究者发现模仿学习在它们复杂的语音交流中起着重要的作用。有人提出，在人类语音和鸟的鸣叫中可能存在学习和记忆的共同原理[2]。因此，许多实验方法都专注于理解鸟鸣感知和产生在大脑中的表达方式。这个问题的实验方法包括研究与鸟鸣产生和感知相关的基因表达图[3,4]，损伤的功能分析[5]，声控核的电生理数据[6]以及详细的行为分析鸟鸣本体论[7]。

研究范围反映了鸟鸣学习某些方面所涉及的神经结构的广泛范围[8]。这种多样化的神经活动最终与控制呼吸的鸟鸣输出以及控制禽声器官（称为 *syrinx*）的六到七块肌肉中的肌肉张力有关。该器官的作用类似于喉咙，将呼气的能量转化为声音。

近年来，Goller 和 Suthers 检查了该器官的压力，气流和肌电图活动[9]。Galler 最近的摄影作品表明，人的喉咙与 *syrinx* 组织之间共享声音产生的潜在机制。与喉咙相似，*syrinx* 位于支气管和气管的交汇处，并具有软组织，这些软组织通过呼出气流而运动。这些软组织可以相互主动拉动（内收），并且其张力可以通过软骨环周围的肌肉来改变。

在本文中，我们在 *syrinx* 级别上介绍了涉及鸟鸣制作过程的动力学模型。本文基于文献中描述的观测到的 *syrinx* 运动模式。通过该模型，我们寻求统一理解控制鸟类声带的肌肉活动模式与声带之间的关系。该程序的第一步记录在[10]中。结果表明，鸟鸣音节之间的开始，停止和停顿，以及音高和音色的变化是 *syrinx* 的内在机制导致的，通常可以通过频率和相对相位的平滑而简单的变化来表示，即两个驱动参数。本文考虑的第一个参数是支气管压力，第二个参数与一根或多根 *syrinx* 肌肉的协调活动有关，这会改变软组织的弹性。

我们在此展示的模型还包括与气流门控有关的肌肉活动，这些活动涉及软组织的主动打开和关闭。主动门控机制的结合使模型的参数与文献中描述的生理措施之间具有更紧密的关系。此外，这种修改扩展了鸟类发声的种类，可以通过简单的周期性气压和软组织刚度振动来解决。

文章安排如下。在第二节，我们简要介绍鸟鸣的神经肌肉控制模型。第三节介绍了一个简单的软组织运动模型。第四部分说明了如何在参数空间中构建路径

以适合鸟鸣中的音节。第五部包含一个示例（Chingolo 麻雀）的分析。第六节给出我们的结论。

## 二、神经肌肉控制模型

鸟鸣通常是相对较长且复杂的发声，由简单的声音（称为音节）的重复和交替构成。在图 1（a）中，我们显示了由金红领麻雀产生的简单的鸟鸣的压力波动和声像图。声波图是声音频率（以赫兹为单位）与时间（以秒为单位）之间的函数关系图，它构成了代表鸟鸣的标准方式。声波图上的各个标记是音节。

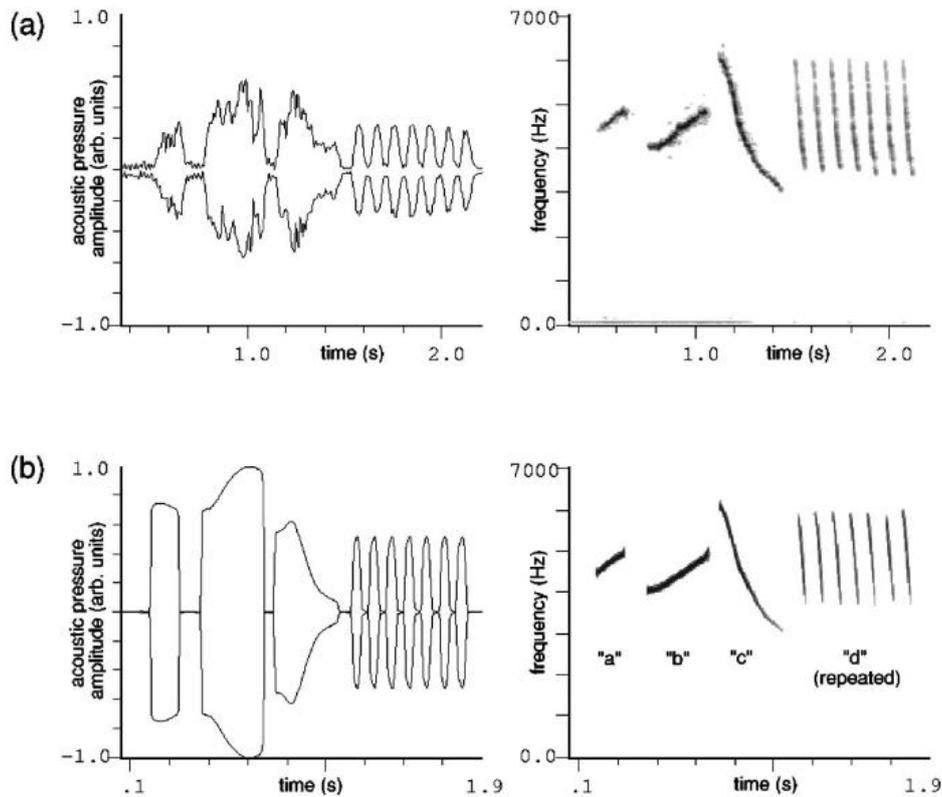


图 1 (a) 金红领麻雀鸣叫的波形和声像图。由于其声道的第一共振峰（共振）（长度：为 1.9 厘米），所有 4.5kHz 左右的音节的频谱都得到了增强。(b) 合成鸟鸣的波形和声像图，首先通过沿图 7 所示的路径对模型的方程进行积分，然后用均匀的 1.9 厘米长的声道滤波来获得。

鸟类的发声器官是 *syrinx* 组织。像人类的喉咙一样，*syrinx* 包含软组织，当来自肺部的空气被迫流过时，软组织就会振动[1]。由运动的软组织引起的气流调制是造成压力波动的原因，压力波动会产生声波，声波（经声道过滤后）构成了鸟鸣。与这种基本相似性相反，人声器官与 *syrinx* 组织之间存在重要区别：后者位于两个支气管的交界处，因此，有两个潜在的声音来源，每个支气管一个，为鸟类提供了产生非常复杂的声音的可能性。*syrinx* 组织的示意图显示在图 2(a) 中。

syrinx 两侧的声音产生物理学的确切性质一直是一些辩论的主题。在一段时间内已经有人提出了与喉部发声的物理功能上的同源性[17,1],但是最近 Goller 给出了最明确的证据,即由流动引起的两个软组织肿块的振动是 syrxinx 组织中的声音来源[11]。

此观察结果与以前在 syrxinx 中产生声音的各种模型不同。第一个替代模型假设,如果 syrxinx 像孔哨一样运转,即通过涡旋在 syrxinx 中的固定收缩处脱落而产生的声音,则可以解释某些鸟鸣的纯音。反对孔音模型证据的直接证据来自 Goller 的内窥镜成像。这些研究表明,发声期间总会出现唇部振荡[13],甚至在纯音发声中尤其如此。

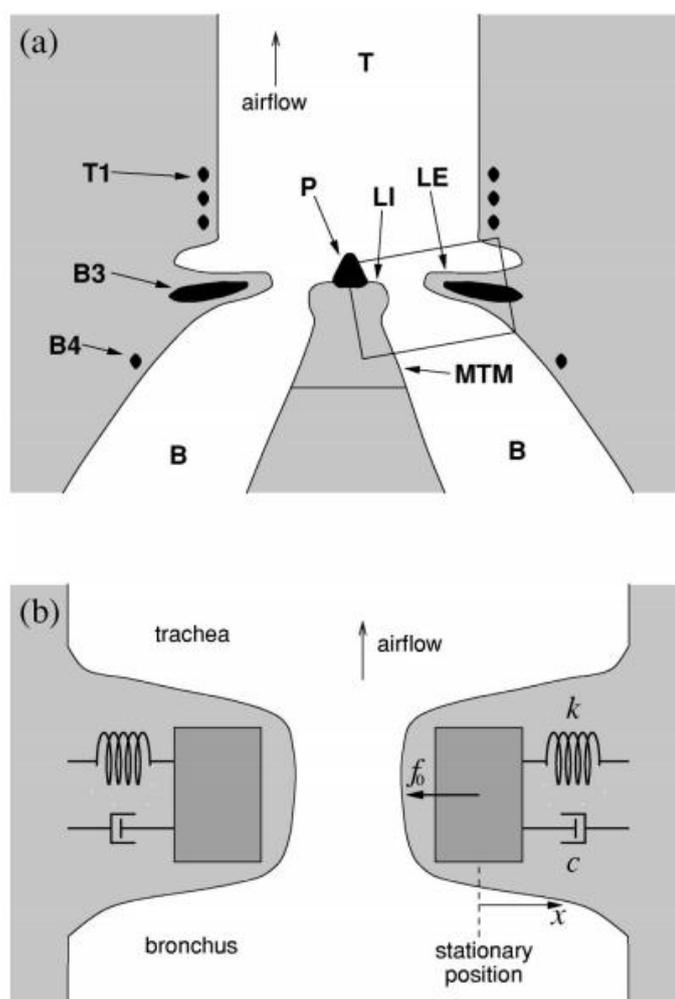


图2 (a) syrxinx 组织在发声位置的示意图(正面部分),显示了其与声音产生有关的主要组成部分。LE:唇外侧;LI:唇间肌;MTM:内侧鼓膜样膜;T,气管;B,支气管;T1:第一个气管环;B3:第三支气管环;B4:第四支气管环;P;骨化脓肿。(b)模型中的放大简化图。

发声系统的第二种替代模型集中在内侧鼓膜上,该薄膜是一个穿过 syrxinx 内侧壁的空隙的薄膜。当将 syrxinx 保持在发声状态时,该膜会被拉伸,并在某些

发声过程中振动。专注于这种膜的运动的模型假设膜的边界条件是振动鼓的边界条件[14]。为了产生具有自然频谱含量的发声，假定驱动鼓室膜的压力由谐波复杂的压力波形组成。这种复杂的呼气模式并不对应于 Goller 和 Suthers 在各种发声中测得的简单压力轨迹。通常，很难用固定的薄膜产生谐波相关的泛音，这会推定这样的假设，即声源是像固定的鼓一样受约束的薄膜。再次，最有说服力的证据来自 Goller，他最近在不损害鸟鸣制作的情况下完全去除了这种膜[11]。

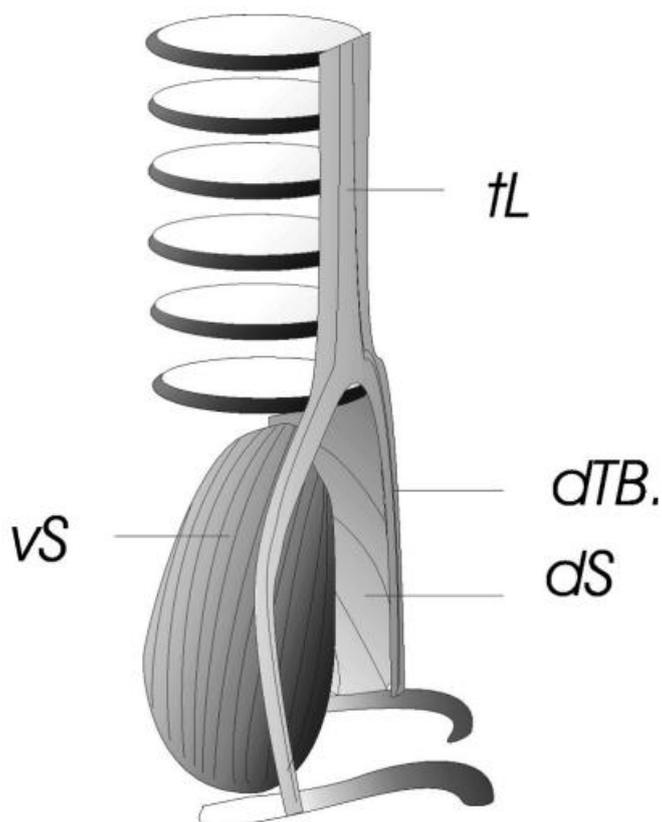


图3 如文中所述，控制脊柱的肌肉（前外侧视图），改编自 FranzGoller 的原著。

现在，我们从唇部振动的物理学转向考虑声带设备的神经控制。在动物界的各种行为中，鸣鸟学习发声对机制研究很有吸引力，因为这种行为是由相对较少的一组肌肉产生的。据分析，相关的肌肉是 *syrinx* 中的七块肌肉，这些肌肉控制着吸气和呼气，而肌肉则控制着喙的开口。与人类语音不同，语音形式的多样性主要是 *syrinx* 组织变化的产物，而不是声道重构。

正如我们在这里和其他地方显示的[10]，对于许多鸟鸣，*syrinx* 变量可以减少控制参数。在一定程度上可以理解这些肌肉的功能，我们希望可以解释鸣鸟在个体发育过程中神经肌肉控制的各种模式。尽管参与鸟鸣制作的肌肉很少，但它们的尺寸仍然比用麦克风测量的压力时间序列高得多。显然，如果我们希望了解有关鸟鸣学习和鸟鸣维护中所采用的各种神经肌肉控制模式的更多信息，则在鸟鸣制作过程中对肌肉活动的分析必须伴随着声音的声学分析。

为了加深对鸟鸣制作中肌肉生理的理解,有几个小组在鸟鸣制作过程中将压力,流量和肌电图传感器放置在 syrinx 中。从压力研究中,我们了解到,在开始时,鸣禽并不会一口气就完成段鸟鸣。在音节之间,鸣鸟通常会屏住呼吸。即使在鸣叫的金丝雀中,每秒产生多达 27 个音节,对腹部呼气活动的分析(EMG)也提供了微呼吸的证据[15]。也就是说,每个音节都伴随着气压脉冲,并且每个静默都伴随着低于大气压的压力。

在脊髓的肌肉控制方面,正在进行着积极的研究。Goller 和 Suthers 已经在各种物种的 syrinx 的大多数肌肉中观察到了 EMG 活性。结合气流测量,这些数据已被用来识别许多主要的 syrinx 肌肉的作用。Goller 和 Suthers 的一项研究[9]在鸟鸣中检查了九种不同的 syrinx 控制。大致上,他们发现了参与了主动关闭 syrinx 内腔(软组织内收)的,主动打开 syrinx 内腔(软组织内陷)的以及不参与门控的肌肉活动,但其活动与发声的频率密切相关。更具体地说,该研究可以确定背肌的作用是内收的(见图 3)。他们注意到电活动的爆发与气流的减少同步。气管支气管腹壁 vTB 的作用是主动外展。该肌肉似乎与 syrinx 内腔的开放有关,以产生短暂的吸气。

在以下各节中,我们将从这些电生理学措施中汲取经验,以描述一种简单的鸟鸣产生模型,该模型适用于许多鸟类的鸟鸣。

### 三、模型

正如我们已经描述的那样,最近的实验确定了鸟的发声器官,即 syrinx 组织,其产生的声音主要是通过内侧和外侧软组织的振动来产生的,从而打开和关闭从肺部到气管的空气通道。这种收缩的特征在功能上与人的和弦是同源的,因此,人的声带中的自激振荡模型可以适应鸟鸣。文献中存在多种模型来说明人声和弦的自激振荡。在 Ishizaka 和 Flanagan[18]的经典著作中,提出了一种褶皱的两质量模型以说明其动力学。该模型最近已被使用[19]来解释斑雀鸟鸣中周期倍增的存在,并且最近由 Mergell 等人进行了修订。[20]。

Titze[21]提出了一个更简单的模型,该模型适用于支持其质心的横向运动和向上传播的表面波的褶皱。这种“拍打”运动使人们可以轻松地理解从气流到折叠的能量转移:如果人声折叠在打开时具有会聚的轮廓,而在关闭时具有发散的轮廓,则当折叠离开时,折叠之间的压力会更大彼此之间的距离比彼此接近时的距离要大。这样,将在振荡周期中从气流到软组织进行净能量转移。根据褶皱之间的驱动压力的空间平均值, Titze 得出了变量  $x$  的简单方程,该方程描述了褶皱中点与小振动的先声位置之间的偏离。振动的拍打模式与最近对禽声带的摄影相一致[22,19],并且基于 Titze 完整的空气动力学模型可以合理地再现各种鸟鸣形式[10]。在本文中,我们进一步简化了 Titze 的空气动力学强迫项,以求得最

简单的物理学描述。对于线性项，点的动力学公式为  $M\ddot{x} + Kx + B\dot{x} = 0$ ，其中  $M$  和  $K$  分别代表折叠质量和刚度，常数  $B$  是线性阻尼常数和肺压力函数之间的差（每单位面积定义所有三个常数）。该模型非常简单，它为实际的参数值复制了适当的频率。为了扩展该模型以解决 *syrinx* 中的大振幅振荡，首先要添加的元素是非线性耗散[10,23]。在物理上，当软组织彼此相遇或容纳壁时，会发生高耗散。为了抑制独立控制软组织固定位置的可能性，说明书中还应包括一个恒定的力。将所有这些元素加在一起，可以写成一个简单的模型：软组织中点从发声位置偏离  $x$  的动力学。

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y \\ \dot{y} &= -kx - cx^2y + by - f_0\end{aligned}\quad (3.1)$$

其中  $k$  是恢复常数， $c$  是非线性耗散常数， $b$  是净驱动压力的线性函数， $f_0$  是恒力项（请注意其定义中的负号）。所有四个常数是在单位重量的软组织中定义的。这个方程组的动力学很容易理解。注意到，它是以下系统的标准格式[24]

$$\begin{aligned}\dot{u} &= v - cu^3 / 3 + bu \\ \dot{v} &= -k(u + f_0 / k)\end{aligned}\quad (3.2)$$

在图 4 (b) 中，我们显示了相像在  $(b, f_0)$  参数空间 [ $k=10^9 \text{dyn}/(\text{cmg})$ ] 中的投影。非阴影区域对应于没有发生振荡的参数空间区域。从物理上讲，很大的恒力将软组织拉到一起，关闭了 *syrinx* 活动并防止了振动。随着恒定力的减小，Hopf 分叉产生振荡。等频等高线显示为虚线曲线。

在不稳定或霍普夫分叉点，振荡就产生了，而泛音没有任何作用。对于较大的振荡，非线性项会在振荡中产生谐波含量。通常，我们不能指望一个简单模型能够产生光谱内容的精确匹配，并且实际上对于一个对称于  $x=0$  的系统，我们在此处包括的奇数非线性项仅产生奇数谐波。但是，恒定力  $f_0$  破坏了零附近的对称性，并且该模型同时产生了偶次和奇次谐波。

上述模型说明了软组织的振动。但是在鸟鸣中，重要的是要考虑到发声器官（气管，喙）上部的过滤过程。原则上，传播回软组织的压力波可能会影响其动力学。然而，近来已经表明，这种影响只会导致源与滤波器之间高度耦合的非平凡动力学[25]。除其他事项外，通过极小的  $A/L$  比（声道横截面与声道长度）可以实现高度的耦合。由于 *syrinx* 位于鸣禽的胸腔深处，因此某些禽类的比率可能比人类大一个数量级。鸟类发声的一些复杂元素（例如次谐波和非周期性振动）仍然可能是这些反馈相互作用的结果，这仍然是一个有趣的可能性。但是，对于此处研究的发声，这些复杂的动力并不存在，我们的模拟表明，声道和软组织之间的显着耦合并不是问题。因此，正如通常假定的那样，我们在源过滤器理论下进行工作（即，源产生高频谱含量的振荡，这导致在管道起点处产生压力扰动。

然后，声道对信号进行线性滤波，而不会干扰信号源的动态。如果我们要综合产生逼真的声音解决方案，则对鸟鸣声的声道进行过滤非常重要 (<http://www.nld.df.uba.ar/~mindlin/birdsong>)。在本文中，我们对长度  $L=1.9\text{cm}$  的管道使用了简单的单管近似[10]。

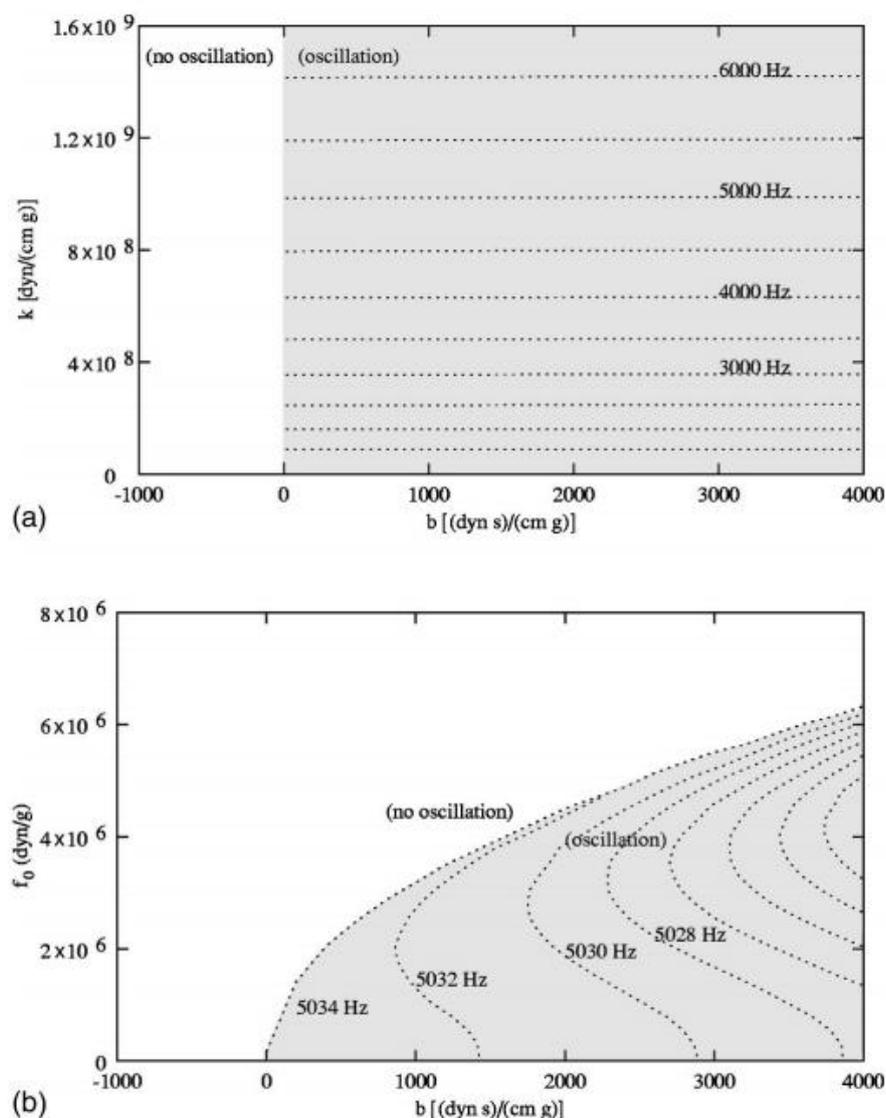


图4 模型的分叉图。在本文中，参数  $c$  保持固定， $c=10^8[(\text{dyns})/(\text{cm}^3\text{g})]$ 。(a) 在  $(b, k)$  参数空间中， $f_0=0 \text{ dyn/g}$  处的解。如果  $b>0$ ，则系统显示振荡。虚线曲线（在该比例下几乎显示为直线）是等频率线。(b) 在  $(b, f_0)$  参数空间中  $k=10^9[\text{dyn}/(\text{cmg})]$  的解。较高区域（较大的  $f_0$ ）对应于主动内收（syrinx 闭合，无软组织振动）。振荡发生在下部区域（ $f_0 < k\sqrt{b/c}$ ）。虚线曲线是等频率线。

如实验报道的那样，软组织模型可以与控制 syrxinx 的肌肉活动联系起来。我们看到， $f_0$  的大正值表示 syrxinx 的主动关闭，因为它可以防止振荡并以最小的间

距对应于软组织。另一方面， $f_0$ 的较大负值也可通过主动打开 *syrinx*（最大分离的软组织）来防止振荡。因此，每当 *dS* 的活性大时， $f_0$  就会很大，而当 *vTB* 的活性大时， $f_0$  就会是负值但绝对值很大。力学的细节尚不完全清楚，但 *dS* 可能会旋转支气管环，将外唇推入内腔（见图 3）[11]。

模型参数与 *vS* 活动之间的关系更简单。如上所述，*vS* 活动与发声频率相关 [16]，与气流门控无关。由肌肉收缩引起的软组织纵向张力可能会改变其弹性。因此，很自然地将其与模型中的恢复常数  $k$  关联。

总而言之，大致的情況是，两个回旋肌组合会影响鸟鸣的产生。一个组合将彼此对折的褶皱彼此推开或拉开，另一个组合参与了对软组织张力的控制，并以此方式控制了发声的频率。在模型中，这两个效果分别由参数  $f_0$  和  $k$  控制。通过这些元素，我们将展示如何在模型的参数空间中构造曲线，以产生具有所需频谱演变的发声。

## 四、参数空间中的路径

鸟鸣声由一系列简单的元素（称为音节）组成。在以声频关于时间变化的标准表示中，它们是连续的片段，可以以相似的形式可识别地从一首鸟鸣复制到另一首鸟鸣。在图 5 (a) 中，我们显示了一个音节的典型声像图。它代表了 0.3 秒的简短发声，并且频率从 4000Hz 到 5000Hz 单调增加。如第二节所述，典型的发现是鸟在音节之间进行微小的呼吸。考虑到这些因素，我们将在模型的参数空间中构建一条可能的路径，该路径将生成具有相似声像图的信号。由于目前我们仅尝试拟合基本频率的时程，因此我们仅描述声源的动态。第五节我们将完整描述源和过滤器的，其中分析了实际发声。由于许多鸟鸣是由相似元素的重复组成的，因此与音节相关的参数空间中路径的基本结构应该是循环的[10]。在[9]之后，我们知道了 *syrinx* 组织的活动方式。循环从呼吸开始：气囊压力略微为负，软组织处于其静止位置（未收起，*syrinx* 打开）。刺激后气囊开始建立压力，同时在 *dS* 肌肉的帮助下积极地牵拉 *syrinx*，以防止早期振荡。在某一点，*dS* 的活性下降，从而允许管腔打开，软组织开始振荡，其频率取决于 *vS* 肌肉的活动。在音节结束时，*dS* 肌肉的活动很快又增加了，关闭了音节以停止振荡。然后打开 *syrinx* 的管腔，并在鸟获得下一个吸气时将压力降到零以下，从而完成循环。

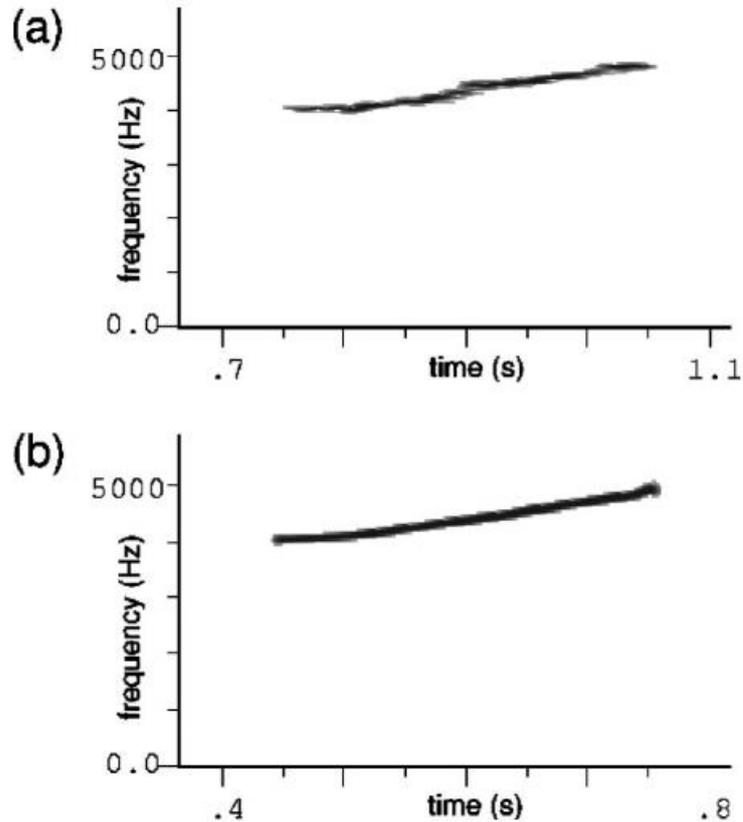


图5 (a) 实际鸟鸣音节的声波图。(b) 通过沿图6所示路径对模型方程进行积分获得的模拟音节的声纳图。

可以根据模型再现上述行为。让我们假设我们从呼吸开始循环，就像我们在上面描述的实验中一样。因此，压力应略为负，软组织应放松 ( $k=0$ )，不被内收或外展 ( $f_0=0$ )。当  $b$  累积为正值时， $f_0$  的值增加 (到至少最小值  $k\sqrt{b/c}$ )，以便关闭 *syrinx*。当  $b$  已经达到某个值时，参数  $f_0$  消失，振荡开始。然后，将通过  $k$  参数的时间演化来给出振荡频率的演化。为了结束发声，在短时间内再次增大参数  $f_0$ ，然后减小压力 (以允许进行随后的微小呼吸)。这样，循环被关闭。

在图6中，我们显示了与上述描述兼容的参数空间中的简单，连续，循环路径。在图6(a)中显示了到周期 ( $b, k$ ) 平面的二维投影，而在图6(b)中显示了三维视图。请注意，它对应一个非常简单的曲线：椭圆[10]。声音的频率从开始时的较低值上升到结束时的较高值，因此，发出的声音开始上升。对于本文中的图，将椭圆的遍历速率选择为时间的线性函数或双曲正切 (椭圆的某些部分快速遍历，而其他部分则较慢)。我们沿这条路径对模型方程式进行积分，以生成具有类似于图5(a)所示声像图的合成信号。合成的音节如图5(b)所示。

该描述假设控制参数的扫描速度比软组织的振动慢得多。这是一个适当的假设，因为典型的音节持续约100毫秒，而振荡频率约为5kHz。

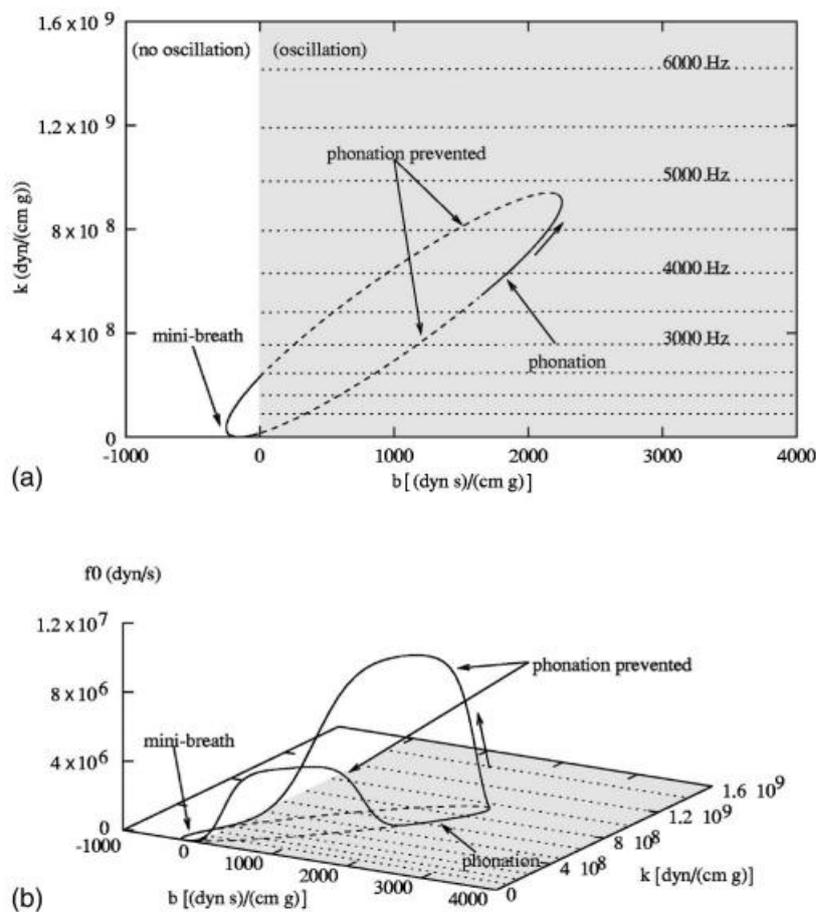


图6 (b, k,  $f_0$ ) 参数空间中的路径导致图5(b)的合成音节。(a): 到(b, k)空间的二维投影。曲线的虚线部分对应于较大的  $f_0$  值(主动内收, syrinx 闭合, 无振荡)。在振荡区域中, 沿椭圆的实线部分发生了声子化。遍历方向由箭头指示。没有显示时间参数; 实线部分的移动速度比虚线部分慢。(b): 3D 视图。在底面很明显是椭圆。

## 五、一个范例：CHINGOLO 麻雀

在鸣禽中, 物种的鸣叫种类常常不同。Brown thrashers 可能拥有 2000 多首不同的鸟鸣, 而 Chingolo 麻雀只有一种类型的鸟鸣, 并且这段鸟鸣的细节和变化程度已经得到了很好的研究。原因如下: 据推测, 鸟鸣学习可能已经发展成为将鸟鸣与栖息地相匹配的一种手段, 而 Chingolo 的语言系统[26]显示出语言与栖息地之间的紧密联系。除了在生物学上对这段鸣叫的细节感兴趣之外, 我们还选择了它作为示例来测试模型。此外, Chingolo 只有一段鸣叫这一事实可能对进一步的实验验证很有用。

图1(a)显示了 Chingolo 典型鸟鸣的声像图和压力时间序列。它有一个清晰的介绍, 包括三个音节(两个上扫和一个下扫), 以及一个由几个快速下扫组成的颤音。声波图中的所有元素在 3 至 6kHz 之间变化, 整首鸟鸣持续不超过 2s。

所有音节的频谱都在 4.5kHz 附近增强。这与 Chingolo 的气管长约 1.9cm，其基本频率接近该值相符。

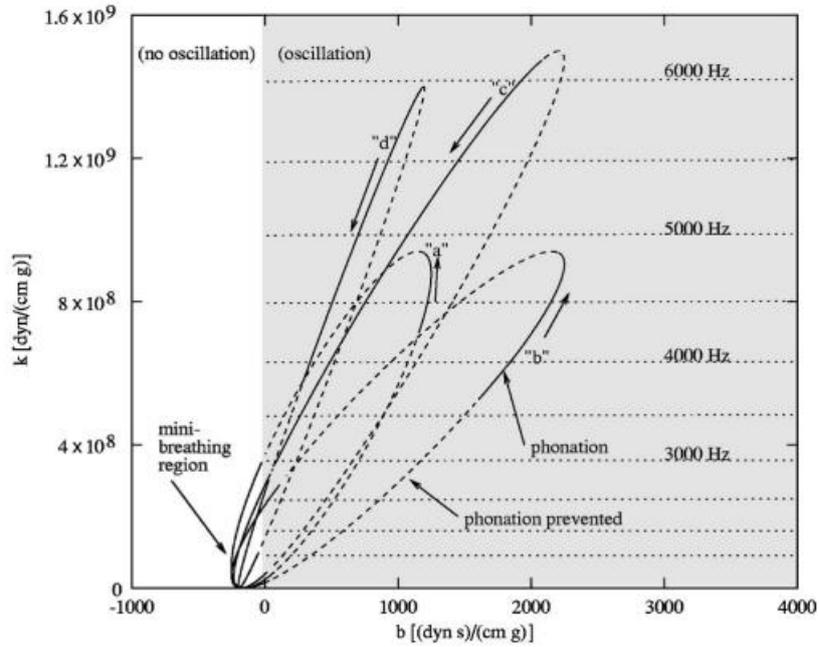


图 7 参数空间中的连续路径，导致产生如图 1 (b) 所示的 Chingolo 模拟鸟鸣。标记为“a”的椭圆对应于鸟鸣的第一个音节，依此类推。对应于连续音节的椭圆在微型呼吸区域中平滑匹配。虚线：较大的  $f_0$  值（软组织内收，syrinx 闭合）。实线： $f_0=0$ （syrinx 打开）。如图 6 所示，在振荡区域中沿着实线电弧发生发声。没有显示时间参数。实线部分的移动速度比虚线部分慢。

为了在参数空间中建立一条曲线，使之产生具有与实验纪录的鸣叫相似的超声波合成鸟鸣，我们遵循上一节中讨论的思想。对于每个音节，我们在  $(b, k)$  空间中取一个椭圆（见图 7）。选择椭圆偏向右侧。以此方式，可以再现上扫和下扫，而无需横过椭圆（始终逆时针旋转）。

注意到， $(b, k)$  空间中的时间演化与  $f_0$  参数的时间演化是同时发生的。因此，如果  $f_0$  降至  $k\sqrt{b/c}$  以下，则会发生发声。在图 7 (a) 的椭圆形中标记为“a”（与鸟鸣中的第一个音节相对应）的发声是在  $k$  值增大时发生的。这由发声区域中的实线弧表示。

图 7 中显示的所有椭圆都具有对应于进行微呼吸的情况的公共点（ $b$  为负， $k=0, f_0=0$ ）。 $k$  中的幅度与相应音节的最大频率相关（在实验[9]中，发声之前或之后没有  $vS$  活性的峰值）。 $b$  轴上椭圆的幅度由音节之间的相对声音强度给出。对应于连续音节的椭圆在发生微呼吸的区域内平滑匹配，从而在参数空间中形成连续的轨迹。

这三个参数的时间序列如图 8 所示。  $f_0$  的时间演化与加合肌肉的活动成正比。注意到，对于所有下沉音节（第三音节和颤音节），活动在音节开始时较高。动力学原因很简单：防止振荡所需的最小值  $f_0$  为  $f_0 = k\sqrt{b/c}$ 。以这种方式， $k$  越高（即，振荡产生的频率越高）， $f_0$  的值越高。反之亦然，对于高音（第一和第二音节）成立。此功能是该简单模型的固有特征，因此构成了可测试的预测。通过上面描述的参数空间中的路径，我们对模型的方程进行积分以生成合成歌曲。压力波形及其声像图均显示在图 1 (b) 中，与记录显示出显著的一致性。声音文件位于 <http://www.nld.df.uba.ar/~mindlin/birdsong.htm>。

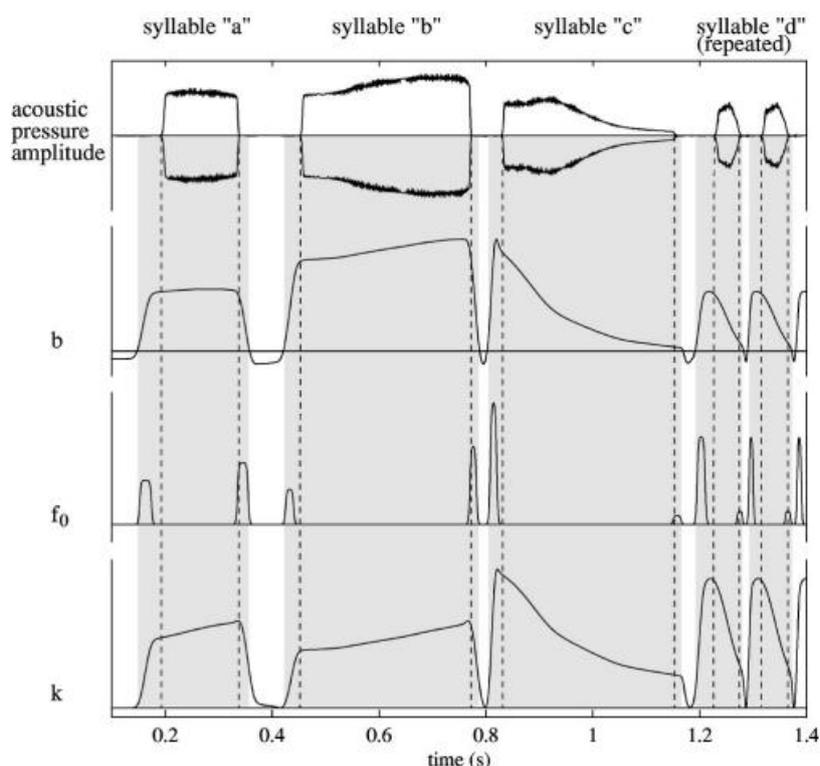


图 8 连续路径的  $b$ 、 $k$  和  $f_0$  参数的时间序列，如图 7 所示。每个音节都以  $f_0$  参数的“爆发”开始和终止。请注意，在微呼吸期间， $k$  和  $f_0$  都接近于零。

## 六，结论

研究鸟鸣声的主要动机是它具有启发声音学习本质的潜能。鸟鸣声的研究采用了各种各样的技术，涉及了从肌肉到神经中枢的许多结构在鸟鸣大脑控制路径中的作用。因为鸟鸣的声波波形易于测量，因此是我们分析声音而不是在鸟鸣学习或中央运动控制时产生声音的肌肉活动。但是，在解密鸟鸣学习的各个阶段的过程中，必须了解产生给定鸟鸣元素所需的肌肉动作。研究精度可能只有一毫米或两毫米，发声器官技术上的巨大困难已使 *syrix* 的生理学成为罕见的学科，其特点是具有广泛的推测历史。如上所述，Suthers 和 Goller 进行的许多近期体内 *syrix* 测量已大大扩展了鸟鸣运动控制的主体[27]。在本文和先前的工作中[10]，

我们建立了 *syrinx* 振荡软组织动力学的模型, 这些模型定性地基于这些体内测量结果。在第一个研究中, 我们证明了金丝雀鸟鸣的某些短语可以通过压力和 *syrinx* 张力的简单谐波振荡产生。自然变化发生时, 振荡器相对相位的变化很小。在本文中, 我们提出了一个比第一个更简单的 *syrinx* 模型, 以证明基本的运动方程式所需的量很少。同时, 我们介绍了第二个 *syrinx* 肌肉的活动, 该肌肉控制软组织的静止位置。这个简单的修改扩展了模型可以解决的发声范围。我们分析了一首特别简单的鸟鸣, 并在参数空间中建立了一条能够重现观察结果的路径。我们提出了如何根据参与鸟鸣产生的肌肉活动来解释该模型的参数, 因此参数空间中曲线的某些定性特征导致可检验的预测。再现鸟鸣所需的参数空间中的曲线非常简单。实际上, 产生各种呼叫或鸟鸣所需的基本控制只是模型中三个参数的平稳振荡。诸如从上扫到下扫的过渡之类的变化仅是通过这些振荡器的相对相位的偏移而产生的。

## 4、参考文献

- [1] C. K. Catchpole and P. J. B. Slater, *Bird Song, Biological Themes and Variations* (Cambridge University Press, Cambridge, 1995).
- [2] M. S. Brainard and A. J. Doupe, *Nature Reviews* 1, 31 (2000).
- [3] E. D. Jarvis, C. Scharff, M. R. Grossman, J. A. Ramos, and F. Nottebohm, *Neuron* 21, 645 (1998).
- [4] S. Ribeiro, G. A. Cechi, M. Magnasco, and C. V. Mello, *Neuron* 21, 359 (1998).
- [5] M. S. Brainard and A. J. Doupe, *Nature (London)* 404, 762-6(2000).
- [6] A. C. Yu and D. Margoliash, *Science* 273, 1871 (1996).
- [7] O. Tchernichovski, P. P. Mitra, T. Lints, and F. Nottebohm, *Science* 291, 2559 (2001).
- [8] F. Nottebohm, in *The Design of Animal Communication*, edited by M. Hauser and M. Konishi (MIT, Cambridge, MA, 2000), pp. 37–62.
- [9] F. Goller and R. A. Suthers, *Neurophysiology* 75, 867 (1996).
- [10] T. Gardner, G. Cecchi, M. Magnasco, R. Laje, and G. B. Mindlin, *Phys. Rev. Lett.* 87, 208 101 (2001).
- [11] F. Goller and O. N. Larsen, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94, 14 787 (1997).
- [12] [12] A. S. Gaunt, *Auk* 100, 853 (1983).
- [13] O. N. Larsen and F. Goller, *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 266, 1609 (1999).
- [14] N. H. Fletcher, *J. Theor. Biol.* 135, 455 (1989).
- [15] R. S. Hartley, *Respir. Physiol.* 81, 177 (1990).
- [16] F. Goller and R. A. Suthers, *Nature (London)* 373, 63 (1995).
- [17] J. H. Backenbury, *J. Theor. Biol.* 81, 341 (1979).

- [18] K. Ishizaka and J. L. Flanagan, Bell Syst. Tech. J. 51, 1233(1972).
- [19] M. S. Fee, B. Shraiman, B. Peseran, and P.P. Mitra, Nature(London) 395, 67 (1998).
- [20] P. Mergell, W. T. Fitch, and H. Herezel, J. Acoust. Soc. Am.105, 2020 (1999).
- [21] I. R. Titze, J. Acoust. Soc. Am. 83, 1536 (1988).
- [22] O. N. Larsen and F. Goller, Proc. R. Soc. London, Ser. B 266, 1609 (1999).
- [23] V. I. Arnold, V. S. Afrajmovich, Y. S. Iyashenko, and L. P. Shilnikov, Bifurcation Theory and Catastrophe Theory (Springer, New York, 1999).
- [24] A system is called standard if it is written as  $x' = y$ ,  $y' = f(x, y)$ .R. Laje, T. Garner, and G. B. Mindlin, Phys. Rev. E 64, 056201 (2001).
- [25] F. Nottebohm, Condor 71, 299 (1969).
- [26] R. A. Suthers, F. Goller, and C. Pytte, Aust. Soc. Explor. Geo-phys. Bull. 354, 927 (1999).