

雄激素调控鸣禽鸣唱核团对鸣唱行为影响*

孙雅伦¹⁾ 王青沁¹⁾ 孟 玮¹⁾ 姚丽华²⁾ 龚妍春²⁾ 王松华^{1)**}⁽¹⁾ 江西科技师范大学有机功能分子研究所, 南昌 330013; ⁽²⁾ 江西科技师范大学生命科学院, 南昌 330013)

摘要 鸣禽的鸣唱是一种习得性行为, 它由脑内离散的神经核团所控制, 这些核团相互关联构成鸣唱控制系统. 鸣禽体内的性激素可以通过调控鸣唱系统来影响鸣唱行为. 研究表明性激素中的雄激素在调节鸣唱稳定性方面发挥关键作用. 雄激素可以通过调控细胞增殖、神经元电生理特性、突触传递及相关受体来影响鸣唱控制核团进而导致鸣唱行为改变. 本文主要集中在雄激素对鸣禽鸣唱行为调控作用的神经机制研究进展进行论述.

关键词 雄激素, 鸣唱, 鸣唱控制系统, 稳定性

中图分类号 Q42

DOI: 10.16476/j.pibb.2019.0133

鸣禽的鸣唱与人类的语言产生很相似, 是一种习得性行为. 鸣禽的鸣唱学习过程, 为我们更好地从比较生理学角度了解人类语言学习过程提供了理想的模型. 鸣唱行为由鸣禽脑中的一些神经核团所控制, 这些核团构成了鸣唱控制系统. 此系统由两条神经通路构成. 一条与人类的运动皮层-脑干通路相似, 称作发声运动通路 (vocal motor pathway, VMP). 此条通路从高级发声中枢 (high vocal center, HVC, 相当于人脑的 Broca 区) 投射至弓状皮质核 (the robust nucleus of the arcopallium, RA), 然后投射至舌下神经气管鸣管亚核 (racheosyringeal part of hypoglossal nucleus, nXIIts), 后者支配鸣肌, 产生鸣唱行为. 另一条与人类的皮层-基底神经节-丘脑-皮层环路相似, 称作前端脑通路 (anterior forebrain pathway, AFP). 此条通路是由 HVC 投射至 X 区 (area X), 然后投射至丘脑背外侧核内侧部 (medial portion of the dorsolateral nucleus of the anterior thalamus, DLM), 最后投射至新纹状体前部巨细胞核外侧部 (lateral magnocellular nucleus of the anterior neostriatum, LMAN) (图 1). AFP 信号经 LMAN 输出至 RA, VMP 主要是控制鸣唱的发出. AFP 与幼年鸣禽的鸣唱学习以及成年鸣禽的鸣唱保持相关.

鸣禽可分为季节性和非季节性繁殖鸣禽. 季节

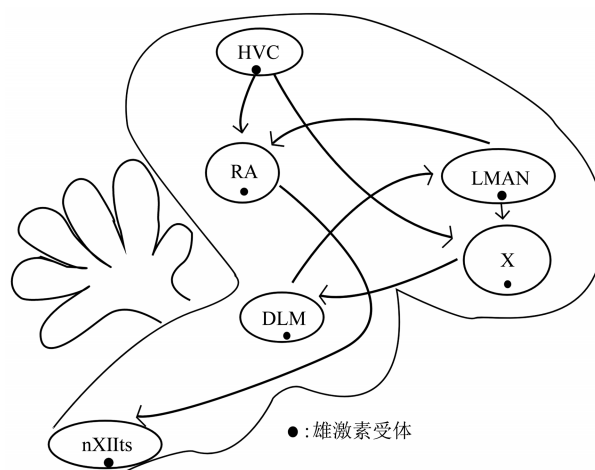


Fig. 1 Simplified schematic of the songbird song-control system, including androgen receptor distribution

图1 鸣唱控制系统及雄激素受体表达

鸣禽鸣唱控制系统的简图, 包括雄激素受体的分布. HVC和RA构成下行端脑运动通路 (VMP). RA投射到脑干nXIIts, 控制与呼吸有关的肌肉和发声器官鸣管. HVC、X区、DLM、LMAN共同组成前端脑通路 (AFP).

* 国家自然科学基金 (31860605, 31660292), 江西科技师范大学硕士研究生创新专项资金 (YC2019-X35), 江西省自然科学基金 (20192BAB214010) 资助.

** 通讯联系人.

Tel: 15797711843, E-mail: wangsonghua18@126.com

收稿日期: 2019-07-25, 接受日期: 2019-11-14

性繁殖鸣禽以金丝雀和白冠雀为代表. 在繁殖季节, 脑内雄激素含量高; 而非繁殖季节, 脑内雄激素含量低. 因此作为研究雄激素理想的动物模型. 非季节性繁殖鸣禽以斑胸草雀为代表, 在成年期, 体内雄激素含量相对稳定. 可以通过埋置给药或者去势的方式升高或降低脑内雄激素水平. 鸣禽体内的雄激素主要源自睾丸分泌的睾酮. 睾酮经血液循环到达脑内, 在HVC经 5α -还原酶的作用可被转化为双氢睾酮. 近年来的研究证实, 雄激素受体在鸣唱核团HVC、RA、LMAN、DLM、X区、nXIIIts和鸣肌中分布广泛(图1).

1 雄激素作用于鸣唱核团引起鸣唱行为改变

在季节性繁殖鸣禽中, 繁殖条件下鸣唱速率增加, 鸣曲结构更加稳定^[1-3]. 有实验表明, 长日照同时埋植睾酮, 衡量鸣曲稳定性的参数发生改变, 即鸣曲的相似度升高, 音节熵值降低, 基频、调频的变异系数变小. 提示雄激素有助于稳定季节性繁殖鸣禽的鸣曲结构. 另有研究表明, 睾酮定点埋植到去势的雄性金丝雀内侧视前核(medial preoptic nucleus, POM)可以增加鸣唱率, 但是不提高诸如鸣曲稳定性等声学特性, 但睾酮埋植于外周组织增加鸣曲稳定性, 且鸣唱控制核团(主要为HVC和RA)体积与鸣曲稳定性相关. 这些结果表明, 鸣唱速率的增加主要是雄激素作用于POM所导致的, 而鸣曲稳定程度提高是由于睾酮作用于鸣唱控制核团所导致^[4]. 雄激素升高, HVC、RA体积变大, HVC体积变大主要是雄激素增加投射到RA的新生神经元, 而RA体积增大主要是雄激素增加RA神经元面积导致^[5]. 在成年雄性金丝雀中, 雄激素作用于RA有助于鸣曲音节结构的固化, 而雄激素作用于HVC导致增加不同类型音节使用和顺序的可变性^[6-7]. 而在斑胸草雀幼年期, 体内埋植睾酮可以使鸣曲快速稳定^[8]. 本实验室研究表明, 在斑胸草雀成年期, 降低血浆中睾酮含量可以降低鸣曲的稳定性^[8-9]. 这些结果表明雄激素对鸣禽鸣曲稳定性具有关键作用. 最新研究发现, 对去势的雄性金丝雀外周埋置睾酮2 d可以快速增加POM核团体积^[10]. 对雌性金丝雀研究发现, 埋置睾酮可以增加POM体积, 并增加POM中芳香化酶水平和HVC新生神经元的数目^[11-12]. 这些有助于产生雄性样鸣唱行为.

2 雄激素对鸣唱核团作用的细胞机制

雄激素可以促进HVC核团内细胞体积变大和新生神经元的生成, 具体机制是雄激素首先引起HVC核团内血管内皮生长因子(vascular endothelial growth factor, VEGF)升高, 导致血管内皮细胞加速分裂, VEGF与其受体VEGFR2结合诱导HVC毛细血管进行有丝分裂. 另一方面, 雄激素诱导内皮细胞分泌脑源性神经营养因子(brain derived neurotrophic factor, BDNF), BDNF起支持营养作用并整合从端脑室带区迁移而来的新生神经元, 最终促进血管生成和新生神经元的生成和募集^[13-14]. 在季节性繁殖鸣禽中, 繁殖季节表达VEGF和BDNF的基因上调^[15]. 向HVC灌注BDNF, BDNF诱导的HVC内增加的新生神经元的数目和埋植睾酮增加的数目相似^[16]. 进一步表明了雄激素通过增加VEGF和BDNF来引起HVC新生神经元数目增加. 另有研究表明, 睾酮及其代谢物作用于HVC足以引起传入核团RA和X区的体积增长, 在此过程中, HVC可能释放神经营养因子到RA和X区. 为了验证这种假设, 将BDNF灌注到RA足以引起RA胞体面积和神经元密度的增加^[16-17], 表明RA的体积增大是由于HVC释放BDNF通过跨突触作用引起的. 向雌性金丝雀和欧洲知更鸟外周埋置睾酮, 可以引起二者雄性样鸣唱. 进一步的研究表明, 主要是引起了HVC核团神经元增长和空间增大、血管生成增加以及投射神经元形态形成. 在埋置睾酮的雌性金丝雀中, HVC的突触传递形成, 这主要由于脑源性神经营养因子发挥作用^[18-19].

在雄性白冠雀中, 鸣唱控制系统中HVC神经元的缺失是由细胞凋亡蛋白酶依赖的程序性凋亡所介导的. 在非繁殖条件下, HVC神经元对激活的细胞凋亡蛋白酶3呈免疫阳性, 而且HVC近旁灌注细胞凋亡蛋白酶抑制剂, 阻止了HVC退化^[20]. 另有研究表明, 促进程序性细胞死亡的基因在繁殖条件时将会受到抑制. 抑制程序性细胞死亡的基因在繁殖条件时将会上调^[15]. 表明雄激素升高减少了程序性细胞死亡的数目, 最终HVC数目增加, 体积变大.

3 雄激素对鸣唱核团神经元电生理特性影响

有研究表明, 季节性繁殖鸣禽HVC投射和中

间神经元的电生理特性在繁殖条件下比较稳定, 而 RA 投射神经元的电生理特性发生改变^[5]. 李东风教授课题组近几年致力于雄激素影响非季节性繁殖鸣禽斑胸草雀鸣唱控制核团电生理特性导致鸣唱行为改变的研究. 对斑胸草雀的研究发现雄激素水平改变也影响了 RA 投射神经元的电生理特性^[9]. 雄激素可以增加 RA 投射神经元自发发放和诱发发

放, 表明 RA 投射神经元兴奋性提高, 这样更易于接受鸣曲稳定作用的核团 HVC 投射的运动指令. RA 投射神经元细胞膜的时间常数提高可以延长整合突触输入的时间, 由于 RA 投射神经元接受来自 HVC 稀疏的投射, 产生与鸣曲具有时间一致性的动作电位, 所以膜的时间常数升高, 有助于产生稳定的鸣曲 (图 2)^[5].

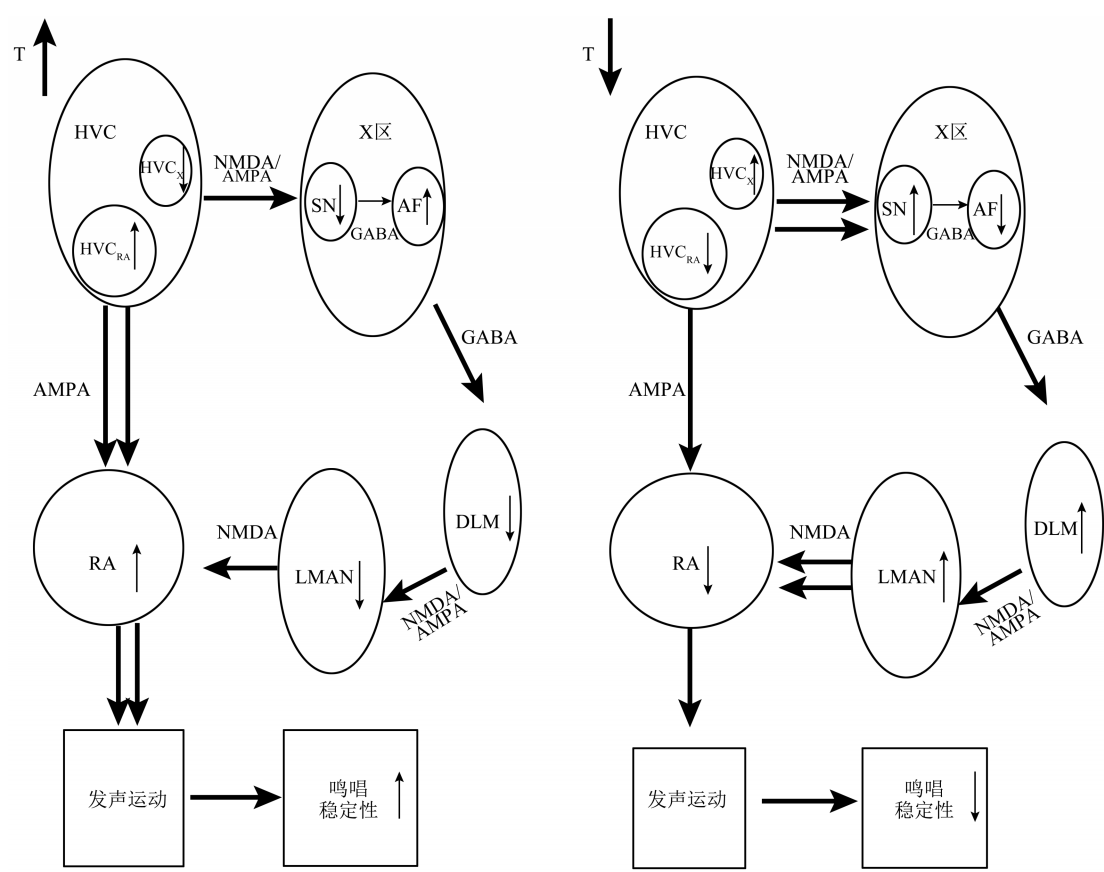


Fig. 2 Illustration of how changes in the electrophysiological, synaptic transmission of the song-control system impact the stability of song

图 2 雄激素调控鸣禽鸣唱控制核团电生理活动和突触传递对鸣曲稳定性影响

左侧代表较高的睾酮 (T) 水平增加了 HVC_{RA} 和 RA 投射神经元的兴奋性, 导致 HVC 突触输入 RA 的增加. 较高的睾酮 (T) 水平降低了 HVC_X 的兴奋性. X 区棘状神经元 (SN) 兴奋性下降, AF 兴奋性增加. X 区降低对丘脑的抑制输出, 可显著降低 DLM 和 LMAN 活性, 进而降低 LMAN 对 RA 的投射, 从而使鸣曲更加稳定. 右侧代表睾酮水平的降低抑制了 HVC_{RA} 和 RA 投射神经元的兴奋性, 导致 HVC 突触输入 RA 的减少. 较低的睾酮 (T) 水平增加了 HVC_X 的兴奋性, X 区 SN 的兴奋性增加, X 区 AF 的兴奋性降低. X 区增加对丘脑的抑制输出, 可显著增加 DLM 和 LMAN 活性, 然后增加 LMAN 对 RA 的投射, 从而导致鸣曲不那么稳定.

雄激素可以提高成年雄性斑胸草雀 HVC_{RA} 投射神经元的兴奋性而降低 HVC_X 投射神经元的兴奋性, 有助于提高 HVC-RA 而降低 HVC-X 区的突触的传入^[21]. 更进一步研究表明, 雄激素水平下降, X 区中接受 HVC 兴奋性谷氨酸能传入的棘神经元 (spiny neurons, SN) 兴奋性提高, 棘神经元将抑

制性的 GABA 能传入到无棘快发放神经元 (the aspiny, fast-firing neurons, AF)^[22], 后者将抑制性的 GABA 能信息传递到 DLM. DLM 投射到 LMAN, 后者支配 RA, 导致 LMAN-RA 的传入增加, 最终鸣曲更加不稳定. 本实验室未发表的数据表明, 雄性斑胸草雀去势后, LMAN 神经元兴奋

性提高, 也导致 LMAN-RA 的传入增加, 鸣曲更加不稳定 (图2). 这也印证了之前的结论.

4 雄激素对鸣唱核团突触传递的调节

有研究表明, 在斑胸草雀的幼年感觉运动学习期, 低频刺激可引起 RA 投射神经元回返性侧枝突触产生长期抑制 (long-term depression, LTD) 现象. 最终随着鸣曲的稳定, 突触联系固定, 此 LTD 现象消失. 埋植睾酮可以使幼年鸣唱学习期的斑胸草雀鸣曲提前成熟, 也终止了 RA 回返性侧支 LTD 现象^[8]. 表明雄激素抑制了回返性侧枝的突触可塑性, 且这种可塑性与鸣曲的稳定性高度相关. 另有研究表明, HVC-RA 突触产生固化的模式进而产生稳定的鸣曲, LMAN 发放对应着不稳定的鸣曲, LMAN 神经元的发放是鸣曲不稳定因素的来源^[23]. 在鸣禽鸣唱学习过程中, LMAN-RA 引起了发声的不稳定性. 随着鸣唱的学习, HVC 内投射到 RA 的神经元发放模式逐渐稳定, 鸣曲也随之逐渐稳定, LMAN-RA 输入的主导地位逐渐被 HVC-RA 输入所取代, 最终 RA 主要受 HVC 控制^[24]. 另有研究表明, 在季节性繁殖鸣禽中, 繁殖季节随着鸣曲稳定, HVC-RA 的突触密度也增加^[25]. 雄激素含量高的雄性百灵鸟比雌鸟具有更多的 HVC-RA 神经连接^[26]. 同时, 雄性斑胸草雀比雌性具有更高的自发兴奋性突触后电流 (spontaneous excitatory postsynaptic currents, sEPSCs, 代表自发动作电位引起的突触电流) 和微小兴奋性突触后电流 (miniature excitatory postsynaptic currents, mEPSCs) 的幅值和频率^[27]. 上述实验结果表明了雄激素可以提高鸣唱核团之间突触传递效能. 雄激素可能通过单方面增加 HVC-RA 的突触传递提高鸣曲稳定性. 雄激素通过影响成年雄性斑胸草雀 HVC-RA 通路的 LTD 水平来维持鸣曲稳定性, 并对该通路的短时程突触可塑性有一定的调节作用^[28]. 另有研究表明, 成年雄性斑胸草雀去势后损毁 LMAN, 可以逆转去势导致的鸣曲稳定性下降. 考虑到 LMAN-RA 控制鸣曲的可塑性^[29-30], 我们推测, 雄激素有可能降低了 LMAN-RA 的突触传递进而导致鸣曲稳定 (图2).

5 雄激素对鸣唱核团相关受体表达的调节

季节性繁殖鸣禽雄激素受体 mRNA 在 HVC 的分布存在季节性差异, 即繁殖季节比非繁殖季节高. RA 和 LMAN 的雄激素受体不存在季节差异. 表

明雄激素可以影响鸣唱核团的雄激素受体表达, 且具有特异性^[17, 31].

在季节性繁殖鸣禽 N-甲基-D-天冬氨酸受体 (N-methyl-D-aspartate receptor, NMDAR) 的功能亚基 NR2B 在 LMAN 和 RA 的表达存在季节性差异, 即在非繁殖条件下 NR2B mRNA 的表达显著高于繁殖条件. 表明雄激素水平下降可以提高 NR2B mRNA 表达. NR2B 增加, 有助于延长 NMDAR 介导的突触电流持续时间, 同时可降低突触强度阈值, 有助于长时程突触可塑性的诱导^[32]. 对斑胸草雀的研究表明, 去势升高 HVC、RA 和 LMAN 的 NR2B 表达, 而去势+埋置睾酮可以降低 HVC、RA 和 LMAN 的 NR2B 表达^[33].

有研究证实雄性欧洲椋鸟在繁殖季节去甲肾上腺素受体亚基 α_2 (α_2 -R) 密度在 HVC 和 RA 较低^[34]. 去甲肾上腺素可以通过结合 α_2 -R 强烈抑制 LMAN-RA 而轻微抑制 HVC-RA 的 EPSCs 幅值^[35]. 另有实验表明, 在繁殖条件下显著下调编码失活去甲肾上腺素的基因^[34], 这预示着雄激素会增加去甲肾上腺素水平. 高浓度的去甲肾上腺素抑制 LMAN-RA 的突触传递, 与此同时对 HVC-RA 的突触传递影响较小, 最终导致鸣曲更加稳定.

综上所述, 雄激素对成年鸣禽鸣唱稳定性的保持起关键作用. 雄激素可以通过调节细胞、突触、受体表达来影响鸣唱控制系统. 这些研究为完善雄激素对鸣唱通路突触可塑性及鸟类鸣唱学习行为的作用机制等科学问题提供重要的理论成果, 同时可为从比较生理学角度研究人类语言学习、性激素与行为等提供重要理论支持.

参 考 文 献

- [1] Voigt C, Leitner S. Seasonality in song behaviour revisited: seasonal and annual variants and invariants in the song of the domesticated canary (*Serinus canaria*). *Hormones and Behavior*, 2008, **54**(3): 373-378
- [2] Vergauwen J, Groothuis T G, Eens M, *et al.* Testosterone influences song behaviour and social dominance - but independent of prenatal yolk testosterone exposure. *Gen Comp Endocrinol*, 2014, **195**: 80-87
- [3] Meitzen J, Thompson C K, Choi H, *et al.* Time course of changes in Gambel's white-crowned sparrow song behavior following transitions in breeding condition. *Hormones and Behavior*, 2009, **55**(1): 217-227
- [4] Alward B A, Balthazart J, Ball G F. Differential effects of global versus local testosterone on singing behavior and its underlying neural substrate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, **110**(48): 19573-19578

- [5] Meitzen J, Weaver A L, Brenowitz E A, *et al.* Plastic and stable electrophysiological properties of adult avian forebrain song-control neurons across changing breeding conditions. *J Neurosci*, 2009, **29**(20): 6558-6567
- [6] Alward B A, Cornil C A, Balthazart J, *et al.* The regulation of birdsong by testosterone: Multiple time-scales and multiple sites of action. *Hormones and Behavior*, 2018, **104**: 32-40
- [7] Alward B A, Balthazart J, Ball G F. Dissociable effects on birdsong of androgen signaling in cortex-like brain regions of canaries. *J Neurosci*, 2017, **37**(36): 8612-8624
- [8] Sizemore M, Perkel D J. Premotor synaptic plasticity limited to the critical period for song learning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, **108**(42): 17492-17497
- [9] Wang S, Liao C, Li F, *et al.* Castration modulates singing patterns and electrophysiological properties of RA projection neurons in adult male zebra finches. *PeerJ*, 2014, **2**: e352
- [10] Shevchouk O T, Ball G F, Cornil C A, *et al.* Rapid testosterone-induced growth of the medial preoptic nucleus in male canaries. *Physiol Behav*, 2019, **204**: 20-26
- [11] Vandries L M, Ghorbanpoor S, Cornez G, *et al.* Testosterone or estradiol when implanted in the medial preoptic nucleus trigger short low-amplitude songs in female canaries. *eNeuro*, 2019, **6**(2): pii: ENEURO.0502-18.2019
- [12] Shevchouk O T, Ghorbanpoor S, Ball G F, *et al.* Testosterone-induced neuroendocrine changes in the medial preoptic area precede song activation and plasticity in song control nuclei of female canaries. *The European Journal of Neuroscience*, 2017, **45**(7): 886-900
- [13] Balthazart J, Ball G F. Endocrine and social regulation of adult neurogenesis in songbirds. *Front Neuroendocrinol*, 2016, **41**: 3-22
- [14] Chen Z, Ye R, Goldman S A. Testosterone modulation of angiogenesis and neurogenesis in the adult songbird brain. *Neuroscience*, 2013, **239**: 139-148
- [15] Thompson C K, Meitzen J, Replogle K, *et al.* Seasonal changes in patterns of gene expression in avian song control brain regions. *PloS One*, 2012, **7**(4): e35119
- [16] Brenowitz E A. Testosterone and brain-derived neurotrophic factor interactions in the avian song control system. *Neuroscience*, 2013, **239**: 115-123
- [17] Wissman A M, Brenowitz E A. The role of neurotrophins in the seasonal-like growth of the avian song control system. *J Neurosci*, 2009, **29**(20): 6461-6471
- [18] Dittrich F, Ramenda C, Grillitsch D, *et al.* Regulatory mechanisms of testosterone-stimulated song in the sensorimotor nucleus HVC of female songbirds. *BMC Neuroscience*, 2014, **15**(1): 128
- [19] Madison F N, Rouse M L, Jr., Balthazart J, *et al.* Reversing song behavior phenotype: Testosterone driven induction of singing and measures of song quality in adult male and female canaries (*Serinus canaria*). *Gen Comp Endocrinol*, 2015, **215**: 61-75
- [20] Thompson C K. Cell death and the song control system: A model for how sex steroid hormones regulate naturally-occurring neurodegeneration. *Development, Growth & Differentiation*, 2011, **53**(2): 213-224
- [21] 周文丽, 许小冰, 李东风. 去势对成年雄性斑胸草雀HVC神经元电生理特性的影响. *华南师范大学学报(自然科学版)*, 2019, **51**(1): 69-74
- [22] 李东风, 王庭琪. 去势对成年雄性斑胸草雀X区神经元电生理特性的影响. *辽宁师范大学学报(自然科学版)*, 2018, **41**(3): 366-372
- [23] Li D F, Wang T Q. *Journal of Liaoning Normal University(Natural Science Edition)*, 2018, **41**(3): 366-372
- [24] Kao M H, Wright B D, Doupe A J. Neurons in a forebrain nucleus required for vocal plasticity rapidly switch between precise firing and variable bursting depending on social context. *J Neurosci*, 2008, **28**(49): 13232-13247
- [25] Goldberg J H, Fee M S. Vocal babbling in songbirds requires the basal ganglia-recipient motor thalamus but not the basal ganglia. *Journal of Neurophysiology*, 2011, **105**(6): 2729-2739
- [26] De Groof G, Verhoye M, Van Meir V, *et al.* Seasonal rewiring of the songbird brain: an *in vivo* MRI study. *Eur J Neurosci*, 2008, **28**(12): 2475-2485
- [27] Zhang X, Zeng S, Zuo M. Comparative study on the song behavior and song control nuclei in male and female Mongolian larks (*Melanocorypha mongolica*). *Behav Brain Res*, 2011, **222**(1): 98-105
- [28] Wang S, Meng W, Liu S, *et al.* Sex differences of excitatory synaptic transmission in RA projection neurons of adult zebra finches. *Neuroscience Letters*, 2014, **582**: 75-80
- [29] Zhang N, Wang S H, Meng W, *et al.* Effects of androgens on the long-term depression of HVC-RA pathway in adult male zebra finches. *Acta physiologica Sinica*, 2017, **69**(4): 397-404
- [30] Goldberg J H, Fee M S. Vocal babbling in songbirds requires the basal ganglia-recipient motor thalamus but not the basal ganglia. *Journal of Neurophysiology*, 2011, **105**(6): 2729-2739
- [31] Tanaka M, Singh Alvarado J, Murugan M, *et al.* Focal expression of mutant huntingtin in the songbird basal ganglia disrupts cortico-basal ganglia networks and vocal sequences. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, **113**(12): E1720-1727
- [32] Fraley G S, Steiner R A, Lent K L, *et al.* Seasonal changes in androgen receptor mRNA in the brain of the white-crowned sparrow. *Gen Comp Endocrinol*, 2010, **166**(1): 66-71
- [33] Singh T D, Heinrich J E, Wissman A M, *et al.* Seasonal regulation of NMDA receptor NR2B mRNA in the adult canary song system. *J Neurobiol*, 2003, **54**(4): 593-603
- [34] 李东风, 柯佳. 雄激素对成年雄性斑胸草雀鸣唱系统NR2B表达的影响. *辽宁师范大学学报(自然科学版)*, 2016, **39**(1): 88-92
- [35] Li D F, Ke J. *Journal of Liaoning Normal University(Natural Science Edition)*, 2016, **39**(1): 88-92
- [36] Heimovics S A, Cornil C A, Ellis J M, *et al.* Seasonal and individual variation in singing behavior correlates with alpha2-noradrenergic receptor density in brain regions implicated in song, sexual, and social behavior. *Neuroscience*, 2011, **182**: 133-143
- [37] Sizemore M, Perkel D J. Noradrenergic and GABAB receptor activation differentially modulate inputs to the premotor nucleus RA in zebra finches. *Journal of Neurophysiology*, 2008, **100**(1): 8-18

Effect of Androgen Regulating The Singing Nucleus on Singing Behavior in Songbirds*

SUN Ya-Lun¹⁾, WANG Qing-Qin¹⁾, MENG Wei¹⁾, YAO Li-Hua²⁾,
GONG Yan-Chun²⁾, WANG Song-Hua^{1)**}

¹⁾*Institute of Organic Functional Molecules, Jiangxi Science & Technology Normal University, Nanchang 330013, China;*

²⁾*School of Life Science, Jiangxi Science & Technology Normal University, Nanchang 330013, China)*

Abstract The singing of songbirds is learned behavior. It is controlled by networks of discrete nuclei, called the song control system. Sex steroids affect singing behavior through regulating song control system. It was reported that sex steroids, especially androgens, play key roles in maintaining the stability of the birdsong. Androgens through modulating cell proliferation, electrophysiological properties, synaptic and receptors influence song control system. This paper reviews the research progress that androgen effect on singing behavior and neural mechanism in songbirds.

Key words androgen, singing, song control system, stability

DOI: 10.16476/j.pibb.2019.0133

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China(31860605, 31660292), Graduate Student Innovation Special Fund of Jiangxi Science & Technology Normal University (YC2019-X35) and Natural Science Foundation of Jiangxi Province (20192BAB214010).

** Corresponding author.

Tel: 15797711843, E-mail: wangsonghua18@126.com

Received: July 25, 2019 Accepted: November 14, 2019