鳴鳥類の音声発達 —神経回路網理論をアナロジーとした分析—

岡ノ谷 一 夫*・米 田 智 子**

1. はじめに

行動の発達を論ずる際、変化の要因を遺伝と環境のどちらかに帰属させようとする誘惑が依然として強い¹⁾。この傾向は古くは、ある行動は本能か学習かといった議論の衣を着た、その実「エソロジーと比較心理学はどちらが偉いか」といったことを競いあうような、生産性のない議論を呼んだ。こうした2元論から脱却すべく、最近では「学習する本能」を仮定することで行動の発達過程を一元化する試み²⁾が提案されるようになった。

スズメ目鳴鳥類の音声信号が種特異的なコミュニケーション信号として正常に作用するためには、個体発生の過程で外的な「手本」を取り込むことが不可欠である。取り込まれた手本は構造の一部としてその後の発達をガイドすることになる。したがって、鳥の音声発達を分析するためには、遺伝・環境・成熟・学習等の行動の発達に関わる変数を包括的に考える必要がある。こうした複雑なダイナミクスを含む過程は、既存の発達研究の枠組みでは対処し難い。むしろ、ダイナミクス自体を特徴とするような枠組みが必要である。

この論文では、「鳴鳥類の音声発達」を対象に、神経回路網理論の学習則をアナロジーとする発達の枠組みを考え、これが行動発達研究の枠組みとしてどの程度の力を持つかを検討する。今までの二分法と比べ、神経回路網モデルは刺激とのインタラクションで構造自体が変化するという傾向をもつ。行動発達のモデルにふさわしい特徴といえよう³⁾。さらに、神経回路網モデルには実際の解剖学的構造をアーキテクチャに取り入れることができ、行動・生理・解剖といった複数の分析階層を含んだモデルが作れるという利点がある⁴⁾。この論文は、まず枠組みと

なる概念をモデル化し、これの実現として個々の鳥の実例を考えると、演繹的な記述法をとることにする。

2. 感覚学習期と運動学習期

鳴禽類の歌は程度の多寡はあれ、すべて2つの学習段階を経て成立する⁵⁾。ひとつは感覚学習期(Sensory Phase)とよばれ、鳥が外界の音声刺激を内在化する過程を指す。もうひとつは運動学習期であり、自らの運動パターンをある基準のもとに練成してゆく過程である(運動学習期の原語は Sensory-Motor Phase であるが、簡明のため運動学習期と訳す)。感覚学習期は、個体発生の限られた時期に起こり、これを逃すと学習の効率率は著しく低くなる。運動学習は時期的には感覚学習に続いて起こるが、2つの学習の時間的な関係は種によりさまざまである。

完成された鳥の歌は、決められた種類の要素が、決められた順番で、決められた回数うたわれる。この意味で、完成された歌のことを「結晶化した」歌ということもある。これに対し、運動学習の初期の段階では不定形な要素が不確定な順番で不定回数歌われる。これをサブソングという。運動学習の中期では、要素の形は決まってくるが使われる要素の種類や順番、くり返しの数などは不安定である。これをプラスチック・ソングという。歌は、こうした段階を経て徐々に完成される⁶⁻⁸⁾。

3. 自己組織化過程としての感覚学習期

感覚学習とは、外的刺激を分節化して取り込む過程である。この際、外的刺激以外に手掛かりはなく、幼鳥は、生得的に準備された構造(これが歌のタイ

*Kazuo OKANOYA, 千葉大学文学部認知情報科学講座(〒263 千葉市稲毛区弥生町1-33)

**Tomoko YONEDA, 京都大学理学部動物学教室(〒606 京都市左京区北白川追分町)

A. 感覚学習期

B. 運動学習期

図1 神経回路網理論をアナロジーとした鳴鳥類の歌学習の概念モデル A：感覚学習期のモデル。音声信号は聴覚系で分析され自己組織化の過程を経て聴覚系上位に周波数マップとして表現される。この情報をもとに、聴覚鑄型が自己組織化される。B：運動学習期のモデル。運動プログラムは、聴覚鑄型をもとに刷新される(破線下)。また、外的基準により選択されることもある(破線上)。

図2 鳴鳥類の脳の発声制御系
白抜き矢印は直接投射系。HVC-RAを経て舌下神経核 nXII に至り、ここから発声器である鳴管を制御する。太い矢印は迂回投射系。HVC から RA へ、X, DLM, LMAN を介していたる。細い矢印は聴覚系の入力。文献16より改変。

ブの嗜好を作る)をもとに、手本を取り込み聴覚鋳型を作ると考えられている。こうしたことから、感覚学習期における学習は、神経回路網理論における「自己組織化学習」をアナロジーとして理解できそうである。

自己組織化の考え方は大脳皮質における神経細胞の刺激選択性を説明する概念として生じてきた⁹⁾。大脳皮質上では刺激特性に応じた神経細胞がトポグラフィカルに整然と配列されている¹⁰⁾。たとえば、聴覚野では低い周波数に応じる神経細胞から高い周波数に応じるものまでが順番にならんだ「周波数マップ」を形成している。また、視覚野では方向選択性をもったニューロンが整然と並んでいる。脳の巨視的な構造が遺伝的に決定されているのは明らかであるが、個々の神経細胞の反応特性まで遺伝的に決定するには遺伝子の情報量は少なすぎる。神経細胞の反応特性は自己組織化学習により決定されようと考えざるを得ない。

神経回路網モデルとして考える上で、この問題は次のように置き換えられる；単純化されたニューロン素子の局所的な相互作用のみから、刺激のトポグラフィカルな配列を作ることができるかどうか？ Kohonen の自己組織化ネットワーク¹¹⁾ や Grossberg の適応共鳴理論¹²⁾ は、Hebb の学習則と側抑制の概念のみにもとづき、刺激をトポグラフィカルに表現

してかつ利用価値のあるカテゴリにまとめることに成功している。

適応共鳴理論をもとに時系列パタンの分節化・カテゴリ化を可能とした SONNET アーキテクチャ¹³⁾ では、時系列パタンのチャンキングや埋めこまれた時系列パタンの認識も可能である。鳥類の歌学習においても、要素のチャンキング¹⁴⁾ や、埋めこまれたパタンの学習¹⁵⁾ がおこることがわかっているおり、感覚学習期に形成される聴覚鋳型のモデルとして神経回路網理論は非常に役に立つであろうことが期待される。

4. 神経回路網理論をアナロジーとした分析モデル

図1に、感覚学習期と運動学習期の神経回路網モデルにもとづく概念図を示す。感覚学習期には、音声刺激が聴覚系に自己組織化され周波数マップとなる。これと聴覚鋳型の原器となる構造との間の自己組織化で、聴覚鋳型上に特徴マップが形成される。図2に、鳥の脳のうち聴覚・発声に関わる部位を示す¹⁶⁾。現在までの電気生理学的研究の成果を総合すると、周波数マップが作られるのはフィールドLと呼ばれる部位¹⁷⁾、聴覚鋳型を形成するのは HVC と

図3 感覚学習期と運動学習期の起こりかた
上：感覚学習期と運動学習期が完全に重なっている。中：感覚学習期と運動学習期が部分的に重なっている。下：感覚学習期のあと潜伏期があり、その後運動学習期がはじまる。

呼ばれる部位である¹⁸⁾と考えられる。

図2に示すように、鳴鳥類の発声神経系には直接投射路と迂回投射路とがある¹⁹⁾。発達途上で迂回投射路の一部を破壊された鳥では、歌が結晶化しなくなるという報告がある^{20, 21)}。迂回投射系は、内在化された手本による運動学習において聴覚情報を運動プログラムにフィードバックしているのではないだろうか。こう考えるとモデルと解剖学的な構造との対応がきれいにつく。

再び図1にもどる。運動学習期にはまず運動プログラムのランダムな活動により発声が生ずる。これがサブソングであると考えられる。この源初的な発声は聴覚系にフィードバックされ、聴覚鋳型とのマッチングがとられる。図2で迂回投射系として示したX, DLM, LMANなどの部位でこのマッチングがとられ、誤差が運動プログラムに戻されて発声パターンの修正が行われるのであろう。これに加えて、外的基準に基づくフィードバックが運動プログラムの

選択を行うこともあり得る。このような巨視的なフィードバックに加え、迂回投射路の複数の神経核のあいだでは誤差逆伝播学習²²⁾のようなアルゴリズムが働いている可能性もある。

5. 内在化された手本(音声鋳型)による運動学習

図1のモデルで示したように、運動学習は、①内在化された音声鋳型と自らの運動パターンとを、聴覚を通して近似させる過程、または、②内在化された音声鋳型の発現としての運動パターンをある外的基準に基づき選択する過程である。これら2種の運動学習を一元的に扱うのは行動主義的な過ちであろう。Marlerは、①を感覚にもとづく運動学習、②を行動の結果にもとづく運動学習として区別している²³⁾。われわれのモデルでも当然この2つは区別している。どちらの運動学習も、ある手本のもとに誤差を縮小してゆく過程である点で共通しており、どちらも神経回路網理論でいうところの「教師あり学習」といえる²⁴⁾。

内在化された手本による運動学習では、発現した運動パターンは聴覚を通してフィードバックされ、手本と比較して誤差が計算される。この誤差にもとづき運動プログラムが修正される。誤差を減らしてゆく過程が運動学習の過程である。したがって内在化された手本による運動学習が完了する前に聴覚フィードバックを取り除いてしまうと、その鳥の歌はサブソングの段階にとどまることになる²⁵⁾。内在化された手本による運動学習は、誤差修正が完了した時点で終了するらしく、歌が結晶化してから聴覚フィードバックを取り去ってしまっても、歌の劣化はあまり起こらない²⁶⁾。また、歌が結晶化してから迂回投射路の神経核を壊してしまっても、歌の劣化はまったく認められなかった²⁷⁾。運動プログラムがいったん結晶化すると劣化は起こり難いのであろう。この傾向の唯一の例外はジュウシマツで、成鳥の歌も聴覚フィードバックなしではすぐに劣化してしまう²⁸⁾。

6. 外的基準による運動学習

行動に基づく運動学習では、神経回路網理論でいうところの「教師信号」は外的に与えられる。コウチウのオスは感覚学習期に聴覚鋳型に数多くのレパートリーを登録する。これらにもとづき、オスは運動学習期にはいろいろな歌をメスにうたって聴かせ、

図4 ジュウシマツの歌の発達 生後40日のサブソングはごく単純だが、50日めではきわめて不安定な、複雑なパターンをとる。65日めではいろいろな種類の要素が表れるプラスチック・ソングとなる。85日で結晶化した歌となっている。

表1 「過剰生産」が実際に意味するところ(本文参照)

	アゴグロ ヒメドリ	ヌマウタ スズメ	ウタスズメ	ズアオ アトリ	キンカ チョウ	ジュウ シマツ
不安定		○	○	○	○	○
要素の 繰り返し		○	○		○	
要素の種類		○	○		○	○
レパート リーの数	○					
文献	Nelson (1992)	Marler & Peters (1982)	Nice (1943)	Konishi (1965)	Arnold (1975)	米田 & 岡ノ谷 (未発表)

メスの羽ばたき反応を基準にして選択する歌を決定してゆく²⁹⁾。この場合のメスの反応は「お手本」ではなく、良いか悪いかのフィードバックである。したがってコウチョウにみられる外的基準による運動学習は「教師あり学習」というより「強化学習」といったほうがふさわしい。

いっぽう、アゴグロヒメドリにみられる運動学習は、より典型的な「教師あり学習」といえる。この鳥は生後すぐに感覚学習期を迎えるが、運動学習期が始まるのは次の年に繁殖地に渡り自らのテリトリーを確保してからである。初めてテリトリーを確保した鳥は複数のタイプの歌をうたう。これらの歌はひとつひとつはすでに結晶化した歌であり、生後すぐの感覚学習期に鋳型だけ作っておいた歌であると考えられる。この鳥は、まわりのテリトリーにいるオスの歌を聴きながら数週間かけて少しずつレパートリーを削減してゆく。この間、まわりのオスの歌を学習することはない。最終的に自分のテリトリーの隣にいるオスの歌にもっとも類似した歌を選択し、自分の歌とする。この歌は一生変化することはない。アゴグロヒメドリにおいては、感覚学習期に十分な数のレパートリーを仕入れておき、運動学習期に教師信号(となりの鳥の歌)にもっとも良く似た歌を選択するのである²⁹⁾。

7. 鳴鳥類の歌の発達

歌の学習を感覚学習と運動学習に二分することで、今まで研究された鳴鳥類の音声学習がすべて記述できる。ゆえにこの二分法は節約的であるといえる。

種によって異なるのは、この2つの学習がどのようなタイミングで現れるかである。感覚学習が先ずるという制約のもとに3つのタイプの学習様式が考えられるが、そのすべてに対し実際に対応する種がある。図3に、感覚学習期と運動学習期との時間関係を、今まで研究された代表的な鳥類に関して模式的に示す^{6, 7, 29-35)}。

感覚学習期と運動学習期が完全に重なる種として、ジュウシマツがある³¹⁾。ジュウシマツのオスは生後35-70日の間に聴いた歌を手本として自分の歌を作る。サブソングは生後35日より始まり、生後90日ではほぼ結晶化した歌をうたう。図4に、筆者らの録音したジュウシマツのオス1羽の歌の発達過程をソナグラムで示す³⁶⁾。生後40-50日では要素の構造・順番とも秩序のない歌(サブソング)をうたった。生後65日では要素の構造は安定してきたが、順番・くり返しなどまちまちな歌(プラスチック・ソング)をうたっている。生後85日の歌はこれらに対して、要素の構造・順番・くり返しすべてにおいて安定していた。

感覚学習期の途中から運動学習期がはじまる種としては、キンカチョウがもっともよく研究されている³⁷⁾。キンカチョウでは、生後17日以前に聴いた歌は学習しないことがはっきりしており、生後20日から35日までの間は感覚学習のみおこる³⁷⁾。この間自種の歌を聴いていれば、これ以降歌を聴かなくとも機能的な歌をうたえるようになるが、生後35日以降に聴いた歌もその個体の歌に取り込まれることがある。サブソングは生後35日よりはじまるので、生後35日から70日にかけては感覚学習と運動学習がともに起こっているといえる。キンカチョウの歌は生後

図5 ヌマウタズメの歌の発達 252日めのサブソングでは、要素の形ははっきりしない。260日から1ヶ月ほど、いろいろな歌の要素があらわれるが(プラスチック・ソング)、316日では結晶化した歌となっている。文献34より改変。

100日前後で結晶化する。同様な過程を経る種にズアオアトリ⁶⁾、ヒバリ、ウグイス⁸⁾などがあるようだが詳しいデータはない。

感覚学習期と運動学習期が重なることなく、両期間に物言わぬ時期がある種として、ヌマウタズメがある³⁴⁾。ヌマウタズメは生後20日から60日までの間に歌をおぼえ、その後約6ヶ月間音声を発しない。そののち、サブソングが始まり、2ヶ月ほどの練習ののち、歌が結晶化する。図5に、ヌマウタズメのオス1羽の歌の発達過程をソナグラム³⁴⁾で示

す。同様な過程を経る種として、アゴグロヒメドリ³⁰⁾、ウタズメ³³⁾などがあり、どの種も繁殖地と越冬地が異なる。生後すぐに繁殖地で覚えた歌を、越冬地では歌う必要がないため、次に繁殖地にもどるまで運動学習が起こらないのであろう。この「物言わぬ時期」に個体の内部で何が起きているのか興味深い。心の中でリハーサルをしているのだろうか？現にアゴグロヒメドリなどはサブソングを経ずにいきなり完成された歌をうたう³⁰⁾。

図6 ヌマウタズメの歌の過剰生産と結晶化 A: 歌の長さの平均と標準偏差を日齢ごとにプロットした。B: 要素の種類数の平均と標準偏差を日齢ごとにプロットした。文献34より改変。

8. 過剰生産—選択—結晶化

以上見てきたように、どの鳥も、最終的に結晶化した歌に比してプラスチック・ソングの段階の歌の方が変化に富んでいる。たくさんの可能な運動パターンの中から、もっとも好ましいものを選択しそれを刷新するという、過剰生産—選択—結晶化の過程を経ているようにみえる。いわば、歌のダーウィン型選択である。選択自体の要因に関しては前項4および5で考察したので、ここでは過剰生産の要因から歌の発達を考えてみたい。

過剰生産といっても種によってその内容は一定ではない。ここでは「過剰に生産されるものはなにか」という観点から、過剰生産と一口にいわれている現象を分析しておしてみよう。文献を調べてみると、①運動制御の不安定性からいくつかの音声パターンがあるように見受けられるもの、②歌の構成要素のくり返しが過剰であるもの、③歌の構成要素自体が実際に過剰な種類あらわれてくるもの、④複数の構成を持った歌があらわれてくるものと、さまざまな変異が「過剰生産」のもとにくられてしまっているようである。これを整理して、いくつかの代表的な種でなにが過剰生産されているのかを表1に示す。

ジュウシマツとヌマウタズメのデータについては、実際に図4, 5を参照していただきたい。

さて、このように整理してみた結果を図1と比べて、過剰生産が実際に起こる部位を特定できないだろうか。①の過剰生産は運動パターンを表出する際のゆらぎであると考えられる。したがってこれは単に制御の精度が未成熟であることを示唆し、過剰生産とよぶには値しない現象である。②の過剰生産は、歌のシンタックスを産出する機能が十分に制御できない場合に起こると考えられる。この場合も厳密には過剰生産というべきではない。③の過剰生産は、実際に多くの刺激に対応する聴覚鋳型が形成され、それぞれに対応するような運動パターンが表出されている場合に起こると考えられる。この場合が厳密な意味での過剰生産であろう。④の過剰生産も③の場合のヴァリエーションであり、厳密な意味での過剰生産である。以上まとめると、聴覚鋳型に入ったデータが「過剰」でないかぎり、実際の音の生成が過剰であるとは言えないことになる。

残念ながら、実際の音声データから過剰生産が起こっていることをはっきりと証明することは難しい。過剰生産を主張するには、プラスチック・ソングを要素に分解し、それぞれの要素が連続体をなすの

図7 ジュウシマツの地鳴きの過剰生産・選択・結晶化 各日齢で発したディスタンス・コールの種類を示す。55日前後ではいろいろな種類のDCを発するが、最終的にはひとつのコールタイプに落ち着く。

でなくいくつかのカテゴリーに分けられることを示し³⁸⁾、さらにその個体では最終的に選択されなかったカテゴリーに属する要素が、他の個体では選択される可能性があることを示さねばならない³⁹⁾。これらの基準を満たす研究は、Marler らのヌマウタズメの研究と、Nelson のアゴグロヒメドリの研究のみである。図6にヌマウタズメの歌の過剰生産と結晶化の過程を示す。この図には、ヌマウタズメにおいては歌の変動の大きさ(A)と要素の種類(B)とが、ともに発達に伴う減少を示すことが非常にわかりやすくあらわれている。

次に示すわれわれの研究³⁹⁾はこれらの基準を満たすものではないが、歌の発達だけではなく、地鳴きの発達にも過剰生産-選択-結晶化の枠組みが当てはめられる可能性を示唆する点が興味深い。

9. ジュウシマツの地鳴きの発達

地鳴きは1音節より成る様々な社会的場面において発せられる音声信号である⁴⁰⁾。地鳴きには、天敵が来た時に発するアラーム・コール、飛び立ちの時

に発するフライト・コール、餌の在処を仲間に知らせるフード・コール、雛鳥が親に餌をねだる時に発するベギング・コールなどがある⁴⁰⁾。これらの地鳴きは生得的に決定されており、音響学的に雌雄差がなく変化の余地が少ないものと考えられてきた⁴¹⁾。

ところが、カエデチョウ科に属するキンカチョウとジュウシマツの2種については、地鳴きの一種であるディスタンス・コール(以下DC: 仲間の姿を見失った時に互いの居場所を確認するために発する音声信号)には雌雄差が見られることが最近の研究でわかってきた^{35, 36)}。キンカチョウのDCは、オスのものはメスに比べて長く、基本周波数が高く、修飾音が付いていることで雌雄の区別が可能である。一方、ジュウシマツの場合は、DCにはっきりとした雌雄差がある。オスのDCは4 kHz 付近の純音に周波数変調がかかっており「ピー」と聞こえ、メスのDCは4 kHz を中心とするノイズがパルス状に3~5個連なっており「ピュルル」と聞こえる。

キンカチョウのオスのDCは、歌と同様に学習によって習得されることが、その発達の研究によりわかっている⁴¹⁾。他種の仮親に育てられたキンカチョ

ウのオスの発する DC には、オスの DC の最大の特徴である修飾音が欠けており、この修飾音は自種の成鳥オスの DC を聴かなければ習得できないことが報告されている。ジュウシマツの DC が生育環境でどう変化するかに関しては、残念ながらデータがない。厳密には、ジュウシマツの DC の感覚学習と運動学習のパラメータがはっきりしない限り、以下に説明するデータの意味づけは難しい。しかしながら、ここではジュウシマツの DC の発達も感覚学習と運動学習の枠組みで分析できると仮定しておく。ジュウシマツの DC の雌雄差は、キンカチョウの DC と異なり質的に顕著なものである。この性差は鳥が生まれた時から存在するものではなく発達過程で現れる⁴⁵⁾。生後約50日まではオス・メスとも「ピュルル」と聴こえるメス型の DC を発しているが、その後オスの声に変化が見られ、生後約65日以降に「ピー」というオス型に定着する。一方、メスの発する DC については質的な変化は見られない。

筆者らは、ジュウシマツのオスの DC について、各々の発達段階で見られるパターンと、それぞれのパターンを発する頻度を詳細に調べてみた⁴⁶⁾。その結果、生後約50日から発する DC に、メス型のもの、メス-オス中間型のもの、オス型に近いものなど、いろいろなヴァリエーションが見られることがわかった。それぞれの型内でも構造の異なる様々な DC が発せられ、このヴァリエーションの数は生後55~60日で最も多くなる。これまでの過程は、DC の過剰生産と言うことができよう。

その後、DC のヴァリエーションの数は次第に減り、生後約70日にはほぼ完成したオス型 DC を頻繁に発するようになる。この時期になると、減多にメス型 DC を発することはなくなるが、発せられるオス型 DC には数パターンあり、まだ個体独自の DC は出来上がっていない。この段階で見られる数パターンのオス型 DC の1つが、生後約90~120日までに少しずつ選択・限定されて発せられるようになり、その音響構造も次第に完成されてゆく。この過程は選択と結晶化の過程といえる。以上の結果を、1羽のオスについて図7に示す。このように、ジュウシマツのオスの DC はその発達に伴い、鳴禽類の歌学習過程の「過剰生産・選択・結晶化」と同様な現象が見られることが示唆された⁴⁷⁾。

われわれはさらに、オペラント条件づけの技法で知覚を測定することにより、ジュウシマツ自身の知覚の上でも、これらの DC には過剰生産・選択・結

晶化が起こっていることを示した⁴⁸⁾。

10. おわりに

この小論の前半では、神経回路網理論とのアナロジーは、鳥の音声発達を記述するのに有用であることを見てきた。感覚期の、外的な手本を内在化する過程を自己組織化の過程、運動期の、自己の運動パターンを手本に合わせて錬成する過程を「教師つき」学習の過程と考えることで、鳥の歌の発達・学習過程をかなり詳細に分析できることがわかった。神経回路網モデルは、初期条件としてアーキテクチャと学習則を与えれば、入力刺激に対応してアーキテクチャ自体をダイナミックに変化させ、新しい構造を形成する。こうした特性は、鳥類の音声発達のようなダイナミックな過程を理解するモデルとしてふさわしい。しかしながら、ここで提示したアナロジーは、実際にモデルを組みシミュレーションできるほどは具体化しておらず、現在可能なのは思考実験でしかない。この小論で提示したプランに興味を持つ神経回路網理論の研究者がいたならば、ぜひ共同研究を進めてゆきたいと思っている。

多くの鳥の音声発達の過程が、ある種の過剰生産を含む。過剰生産には、運動系の不安定性に帰せられる過剰生産と、感覚鋳型として取り込まれた手本が最終的なレパートリーより量的に多い場合にあらわれる過剰生産とがあるが、実際に発現する過剰生産の起源を特定することは難しい。過剰生産はいずれにせよ、感覚鋳型が運動パターンに直結せず、聴覚入力を紹介してのみ働くことによる必然的帰結であろう。鳥の音声学習に限らず、他の多くの感覚-運動系で同様な過程が見られるだろうから、今後はこの分析方法を他の発達システムに当てはめてみるつもりである。

鳥類における音声発達の研究は、従来までは「歌」が唯一の対象であった。われわれはジュウシマツの「地鳴き」の発達研究を紹介し、音声としての単純さから、地鳴きが生産性の期待できる研究対象となることを指摘した。本誌の研究グループ紹介にあるように、われわれの研究グループはようやく形を成したばかりである。進取の気質に満ちた仲間を求めている。最後になったが、この分野における第一人者である小西正一教授による一般向けの入門書が最近出版されたことを記しておく⁴⁹⁾。

文 献

- 1) Dudai, Y.: The Neurobiology of Memory, Oxford University Press (1989)
- 2) Gould, J.L., & Marler, P.: Sci. Amer. 256, 74-85 (1987)
- 3) Grossberg, S.: Studies of Mind and Brain, D. Reidel Publishing Company (1982)
- 4) Koch, C., & Segev, I. (eds.): Methods in Neural Modeling, MIT Press (1989)
- 5) Marler, P.: Trends Neurosci. 4, 88-94 (1981)
- 6) Thorpe, W.: Bird-Song, Cambridge University Press (1961)
- 7) Nottebohm, F.: Am. Nat., 106, 116-140 (1971)
- 8) 川村多実二：鳥の歌の科学, 中央公論社 (1947)
- 9) von der Malsburg, C.: Kybernetik, 14, 85-100 (1973)
- 10) Willshaw, D.J., & von der Malsburg, C.: Proc. R. Soc. Lond., B, 194, 431-445 (1976)
- 11) Kohonen, T.: Self-Organization and Associative Memory, Springer-Verlag (1989)
- 12) Grossberg, S.: Neural Networks and Natural Intelligence, MIT Press (1988)
- 13) Nigrin, A.: Neural Networks for Pattern Recognition, MIT Press (1993)
- 14) Cynx, J.: J. Comp. Psychol., 104, 3-10 (1990)
- 15) Williams, H.: J. Comp. Psychol., 106, 278-286 (1992)
- 16) Nottebohm, F.: Trends Neurosci., 14, 206-211 (1991)
- 17) Muller, S.C., & Scheich, H.: J. Comp. Physiol. A., 156, 1-12 (1985)
- 18) Margoliash, D.: J. Neurosci., 6, 1643-1661 (1986)
- 19) Bottjer, S.W., et al.: J. Comp. Neurol., 278, 312-326 (1989)
- 20) Bottjer, S.W., Miesner, E.A., & Arnold, A.P.: Science, 224, 901-902 (1984)
- 21) Sohabji, F., Nordeen, E., & Nordeen, K.: Behav. Neural Biol., 53, 51-63 (1990)
- 22) McClelland, J., & Rumelhart, D.E.: Parallel Distributed Processing, MIT Press (1986)
- 23) Marler, P.: Trends Neurosci. 14, 199-206 (1991)
- 24) Caudill, M., & Butler, C.: Naturally Intelligent Systems, MIT Press (1990)
- 25) Marler, P., & Sherman, V.J. Neurosci., 3, 517-531 (1985)
- 26) Nordeen, K.W., & Nordeen, E.J.: Behav. Neural Biol., 57, 58-66 (1992)
- 27) Nordeen, K.W., & Nordeen, E.J.: Behav. Neural Biol., 59, 79-82 (1993)
- 28) Okanoya, K., Yoneda, T., & Yamaguchi, A.: Song Learning and Imprinting Symposium, Univ. Groningen, The Netherlands (1992)
- 29) West, M.M., & King, A.P.: Nature, 334, 244-246 (1988)
- 30) Nelson, D.: Behav. Ecol. Sociobiol., 30, 415-424 (1992)
- 31) Clayton, N.: Ethology, 76, 247-255 (1987)
- 32) Arnold, A.P.: J. Exp. Zool., 191, 261-278 (1975)
- 33) Nice, M.: Trans. Linn. Soc. N.Y. 6. (1943)
- 34) Marler, P., & Peters, S.: Dev. Psychobiol., 15, 369-378 (1982)
- 35) Baptista, L.F., & Petrinovich, L.: Anim. Behav., 32, 172-181 (1984)
- 36) 米田智子, 岡ノ谷一夫：未発表データ
- 37) Bohner, J.: Anim. Behav., 39, 369-374 (1990)
- 38) Clark, C., Marler, P., & Beeman, K.: Ethology, 76, 101-115 (1987)
- 39) 米田智子, 岡ノ谷一夫：動物行動学会大会 (1994)
- 40) Hind, R. (Ed.): Bird Vocalizations, Cambridge University Press (1969)
- 41) Catchpole, C.K.: Vocal Communication in Birds, Edward Arnold Publishers, Ltd (1979)
- 42) Zann, R.: Z. Tierpsychol., 66, 328-345 (1984)
- 43) Okanoya, K., & Kimura, T.: J. Comp. Psychol., 107, 386-394 (1993)
- 44) Zann, R.: Z. Tierpsychol., 68, 1-23 (1985)
- 45) Yoneda, T., & Okanoya, K.: J. Ethol., 9, 41-46 (1991)
- 46) 米田智子：京都大学理学部修士論文 (未発表)
- 47) Yoneda, T., & Okanoya, K.: Song Learning and Imprinting Symposium, Univ. Groningen, The Netherlands (1992)
- 48) 岡ノ谷一夫：動物心理学会予稿 (1994)
- 49) 小西正一：小鳥はなぜ歌うのか, 岩波書店 (1994)