総 説

音声学習の臨界期 ——birdsong を通して——

船曳 康子

要 約：小鳥の歌学習は人の言語発達と同様、期間の限られた（臨界期）音声の後天学習である。その歌学習は、幼鳥時に父の歌（template）を聴き覚える感覚学習期（sensory phase）、自分の声を聴いて練習する感覚運動学習期（sensorimotor phase）の2段階でなされ、成鳥後は学習しないとされてきた（結晶化）。この臨界期の機構を解明するために、template のない環境（第1段階の阻害）と聴覚マスキング法（第2段階の阻害）により2段階の学習を操作し、歌を長期的に詳細に解析した。さらに、成鳥後に template の歌を再聴させ、その後の変化も調べた。

結果、成鳥の学習が困難なのは新しい記憶獲得が難しいためで、記憶保持や感覚運動学習はでき、歌の結晶化後も template の音素に再調律する可塑性は保たれ、この可塑性は配列にはないことがわかった。また、この記憶獲得の臨界期は、template の獲得や歌の結晶化で終結せず、日齢に起因したものと考えられた。以上より、音素と配列は学習機構も臨界期も異なることが示された。

索引用語：音声発達、可塑性、songbird、学習、記憶

Mechanisms in Determining Critical Period for Vocal Learning

Yasuko Funabiki

Abstract: The development of birdsong and development of human speech share some features; both are complex sounds used for communication, and learning is acquired and restricted to youth. Song learning takes place in two periods, a sensory phase of song memorization and a sensorimotor phase of producing from the memory. The stage of song development where song becomes stable and stereotyped is called crystallization. Thereafter, adult birds usually do not learn new song.

It is not known which stage impedes adult learning, however. We first postponed the sensorimotor phase using a noise-masking method and analyzed the songs over a long time period. The memory of song phonology persists well after the normal critical period, and the adult birds were able to use it to shape their songs and even retune their drifted songs. However, they never amended the syntax. Thus, the sensorimotor phase for phonology is not restricted to youth, and different schedules and processes may govern the learning of syllable phonology and syntax.

Next, we deprived young birds of the model song and postponed the sensorimotor phase, to examine whether the sensory phase is limited to youth. Adult birds even without

previous experience of hearing or singing a song failed to learn a song. Thus, neither song memorization nor song crystallization terminates the sensory period, and age per se limits the ability or motivation to learn song.

Keywords: vocal development, plasticity, songbird, adult learning, memory

はじめに

後天的に学習した音声でコミュニケーションをとる生物は少なく、人のほか、クジラや小鳥などが知られる。小鳥の歌学習には、限られた期間（感受性期・臨界期）が存在し、また聴覚を使ったフィードバックが必要であるが、これらの特徴はいずれも人の言語学習

と共通であることから（図1）、小鳥の歌学習のメカニズム研究は、人の言語学習のモデルとして行われている¹⁾。

一般的に小鳥はオスしか歌わず、メスへの求愛行動のために歌があるといわれている。この分野の研究には、繁殖に季節性がなく短期間で成鳥になるキンカチョウが頻用される。キンカチョウのオスは生後しば

図1 音声発達の臨界期（人とキンカチョウの比較）

上に人の言語発達、下にキンカチョウの歌の発達の概略を示す。キンカチョウの歌発達は、感覚学習期と感覚運動学習期の2段階からなり、それぞれの臨界期が知られている。90日頃になると歌は完成し、その後は学習が困難となる。

図2 キンカチョウとジュウシマツの歌

キンカチョウは、シラブルの内部構造は複雑であるが、motif構造の繰り返しという配列的にはパターン化された歌を歌う。一方、ジュウシマツは、キンカチョウより高い澄んだ音素のシラブルを何度も繰り返し、違うシラブルに移る性質がある。

図3 マスキング法による感覚運動学習期の操作

感覚運動学習期の始まる 35 日から騒音を聴かせることで、聴覚フィードバックループを遮断し、感覚運動学習を可逆的に阻害する。通常の感覚運動学習期が終了するとされる 90 日を大幅に超えた時点で開始させる長期阻害群と、通常の感覚運動学習期内に開始させる短期阻害群、また対照群を設けた。

図4 マスキングから解放された直後の歌

白色雑音を止めた日の 4 羽の歌を示す。図中の日にちは止めた日である。いずれの鳥の歌も内部構造が雑音様で、シラブル感の間隔の長い、deaf song 様であった。これより、感覚運動学習が行えなかったことが示される。

らくして育てのオスドリの歌を記憶し、生後 35 日を過ぎると、人の喃語に似た subsong と呼ばれる同じ音節を繰り返す未熟な歌を歌い始める。そして、人の幼児語に似た plastic song と呼ばれる発達過程にある歌を歌い、成鳥となる日齢 90 日までに、幼鳥期に記憶した歌に工夫を加えた独自の歌を確立する²⁻⁵⁾。その後は歌学習に対する臨界期は終了し、歌を変えず学習もしない（結晶化）とされてきた。

このキンカチョウの臨界期は 2 段階からなり、生後 20 日頃から 65 日頃までのモデルの歌を聴き覚える感覚学習期 (sensory phase) と、生後 35 日から 90 日頃までの自分の歌を聴きながらモデルの歌記憶と参照して学習していく感覚運動学習期 (sensorimotor phase) がある^{2,4)}。後者は、聴覚を使ったフィードバックが必要である⁶⁾。上記 2 段階の学習が行われれば、introductory notes と数個の音素 (シラブル) のまと

図5 マスキングから解放後の聴力の回復経過

周波数ごとの聴力の回復過程を示す。2日後にはかなりの改善が見られ、1週間ではほぼ対照群と同じ閾値となった。

まりである音節 (motif) の繰り返しからなる微細な内部構造を伴った複雑な歌となる。(図2a)。

後天学習

人も小鳥も音声学習は後天的とされるが、異種の鳥の歌を学習させると、これが明確となる^{2,5)}。図2にキンカチョウとジュウシマツの歌を示すが、性質がかなり違っている。キンカチョウのほうが臨界期がわかりやすく行動における知見も多い一方で、ジュウシマツは異種の雛鳥もよく育て、歌の内部構造も比較的単純であるため、キンカチョウにジュウシマツの歌を学習させるとわかりやすい^{2,4,5)}。歌の配列構造としては、キンカチョウのほうが画一的なのに対し、ジュウシマツは変化に富む。ジュウシマツでは、成鳥でも配列のメンテナンスを行っていることが知られ^{7,8)}、その制御機構も研究されている⁹⁻¹²⁾。

また、スピーカーから再生された歌でも十分に学ぶことが知られている¹³⁻¹⁶⁾。

歌記憶

自然界では、キンカチョウの場合、生後35日を過ぎると親鳥が次の繁殖行動を行うため、幼鳥は親鳥から離れることが多い。まだ感覚運動学習期が始まって

いない時期に親鳥から離れても父親の歌に似た歌を歌うことなどから、35日までに記憶は完成していると考えられる^{2,5,17,18)}。他の種の鳥でも、同様に親鳥から離れても、後で歌を再現することが知られている^{19,20)}。

また、成鳥に元の歌と新しい歌を聴かせ、どちらを好むかを調べると、元の歌に嗜好性があるという結果から^{14,21,22)}、元の歌を覚えているということがわかる。さらには、元の歌に選択的に反応する細胞の存在も指摘されている²²⁻²⁴⁾。

歌の臨界期の操作

1. 感覚運動学習期

歌の臨界期の操作において、1段階目の感覚学習期のみの操作は困難であり、2段階目の感覚運動学習期のほうが単独で行えるため、後者から先に述べる。難聴などにより聴覚フィードバックが使えない場合、deaf song と呼ばれる白色雑音様のシラブルの単純な繰り返しとなる²⁵⁾。歌記憶を形成した後に難聴になっても、同様に記憶とは異なる deaf song となる。これは聴覚フィードバックループの遮断により、感覚運動学習が行えていない状態にあるといえる。難聴を可逆的に回復させることができれば、感覚運動学習期を後

図6 マスキングから解放後の歌の変化

- a: 2日後には内部構造は雑音様であったが、1週間後には少し構造が見え始め、1ヵ月くらいで、育ての親のジュウシマツのシラブルを再現し、結晶化した。しかし、配列は異なっていた。対照群は、音素も配列も再現した。いずれの鳥も、生物学的な親の歌は再現しなかった。
- b: 9羽の対照群（黒丸）と14羽の長期阻害群（白丸）のグラフを示す。すべての鳥において、約1ヵ月かけて、育ての親との音素の類似度が上昇し、その後安定した。

図7 配列の解析

- a: 育ての親との配列の類似度は、感覚運動学習期を90日以降まで阻害した群で有意に低かった。
- b: 同一の親の鳥で解析を行ったため、対照群3羽、長期阻害群が5羽となっている。感覚運動学習の開始をさまざまな時期に設定すると、80日以前に開始できた場合は、再現するが、それ以降では再現しなかった。このことより、感覚運動学習には臨界期が存在し、80日くらいということが示される。

ろにずらすことができる。感覚運動学習期を阻止したい期間だけ、110 dBの持続白色雑音により難聴を引き起こすと同時に自声を完全にマスキングすることで、感覚運動学習期の時間的操作が可能となった(図3)⁵⁾。生後35日から、感覚運動学習が始まるが、ちょうど同じ時期まで、親鳥から口移しで餌をもらい、自分で食べることができないため、隔離して雑音を聴かせるのは、35日からとなる。この手法の確実さは、雑音暴露終了直後に歌った歌がdeaf songと同様の構造のない歌であることで確かめられた(図4)。鳥類の内耳有毛細胞は再生するため²⁶⁻²⁸⁾、マスキングを解除すると聴力は約1週間で完全に回復するので、鳥はそのときから感覚運動学習を開始することができる²⁹⁾。図5に行動学的な手法で測定した聴力の回復カーブを示すが、これは別の手法によるものと同様であり、結果は信頼できるものである³⁰⁾。

図6aにマスキング解除後の成鳥での歌の発達を示すが、幼鳥での通常の発達と同様に音素が徐々に発達しているのがわかる。特に、図6a、38日後のアルファベットM様のシラブルは、キンカチョウの歌にはない音素であり、育ての親のジュウシマツから学習したことは明確である。他のシラブルも上段のジュウシマツの歌に似ていることがわかる。下段に生物学的な親鳥であるキンカチョウの歌を示すが、似ていない。音素について育ての親の歌との類似性の時間経過を図6bに示す。この類似性の解析はTchernichovski et al (2000)のシステムを用いている³¹⁾。歌発達の時間経過も通常の発達と同様の1ヵ月あまりの期間で、記憶

図8 歌の再聴

図3で示した鳥をしばらく一羽ずつ隔離し、3ヵ月ほどおいた後に元の歌と新しい歌を聴かせた。

したモデルの音を再現していく。しかし、図6aのとおり、再現したのは音素のみであり、配列構造は再現しなかった。下から2段目は、同じジュウシマツに育てられたキンカチョウで、実験鳥の兄弟にあたるが、幼鳥時に通常の学習ができる環境にすると、音素も配列もジュウシマツに類似した歌を歌う。配列の解析結果を図7aに示す。これらより、配列の学習には臨界期があるようだが、どの時点であるかを明確にするため、通常の臨界期の各時期に感覚運動学習を開始できる条件を設定した。すると、80日を超えた頃より配列が再現されなくなった(図7b)。これらより、音素の歌記憶は長期間使われなくても維持され、成鳥になっても感覚運動学習に用いてそれを再現できる一方で、配列は日齢80日までという臨界期が存在することが示された。上記より、音素と配列の発達メカニズムや臨界期は異なっていることがわかる。以前にも、幼鳥の歌発達過程においてこれらが異なっていることは示唆されており^{2,32)}、行動学的にも神経ネットワークの観点からもこれら2つは独立したシステムで制御されているという知見が散見される³³⁻³⁷⁾。

このような、感覚運動学習期を操作する別の方法としては、フィードバックループを発声のほうで遮断する、つまり声をボツリヌス毒素で阻害する³⁸⁾、また、テストステロンなどのホルモンで歌成熟を早める手法も知られている³⁹⁾。

結晶化後の歌の可塑性

成鳥でも、結晶化前なら上記のような可塑性が保たれていることがわかった。結晶化した後の成鳥の歌については、これまで、上述のようにジュウシマツの場合は成鳥も配列のメンテナンスを行うが、キンカチョウの歌は変化しないとされてきた。しかし、いったん、結晶化した歌を人工的に崩した場合には歌は回復する性質があり⁴⁰⁾、そのような可塑性は保たれていることがわかっている。つまり、聴覚フィードバックを用いたメンテナンスを行っているのかもしれない。また、結晶化した後でも、deaf song⁴¹⁻⁴³⁾やisolate

図9 長期的な歌の変化, および再調律

a: 上段のジュウシマツに育てられたキンカチョウの歌の変化を示す。特に星印のシラブルがわかりやすいが、結晶化後、時間をかけて音素は崩れた。しかし、元の歌を再聴すると再調律し、聴かせるのを止めると再度崩れた。

b: 別の鳥のシラブルであるが、同様に元の歌を聴かせると再調律した。元の親に似た歌を歌う兄弟と同じ鳥かごに入れると、さらに調律した。その後、その兄弟を別のかごに移すと、歌は崩れ始めた。

song^{25, 44, 45)} (次項参照) などの不完全な歌は、やや安定性に欠けることが知られている。

そこで、上記で用いた鳥の歌の長期経過を追ってみたいところ、徐々に歌の音素は、モデルから遠ざかっていく (drifting) ことがわかった (図9, 10 参照)。このように結晶化といっても、完全に固定されているわけではなく、何らかの可塑性は保たれていることが伺える。

キンカチョウの歌はドリフトすることはわかった

が、このドリフトした歌を歌う鳥に、元の歌を聴かせてみた。上記に用いた、通常環境で育てられた鳥と、不完全な歌を歌う鳥に、元の歌と新しい歌を聴かせた (図8)⁴⁶⁾。すると、元の歌にのみ再調律することがわかった (図9, 10)。その歌を聴かせるのを止めると、再度歌はドリフトし、さらに元の歌と似た歌を歌う兄弟の鳥が同じ鳥かごにいた場合は、その歌に合わせて再調律した。つまり、特殊環境でない成鳥も歌のメンテナンスを常に行っていることが示された。モデルと

図10 元の歌を聴いた後の歌の変化

黒丸は対照群、白丸は実験群を示す。音素は、結晶化後、有意にドリフトしたが、元の歌を再調することにより、有意に類似度が上昇した。その後、聴かせるのをやめ、数羽の鳥かごに移した。星印の3羽は、同じかごに元の歌に似た歌を歌う兄弟の鳥がいた。それらの鳥はさらに類似度が上がったが、兄弟を別のかごに移すと、類似度は下がった。新しく聴かせた歌には、反応しなかった。また、配列の変化は見られなかった。

して使われた歌を再現した兄弟の歌には音素の再調律はしたが、配列は変えず、新しく聴く歌は音素も取り入れることはなく、成鳥での感覚学習の困難さがわかる。同時に、モデルとなった歌、もしくはそれを再現した兄弟の歌を選んで再調律するという事で、自分の歌がモデルといくぶん違うものであっても、元の記憶は歌完成後も保たれており、再聴すればそれに近づく性質があることも示唆された。

歌の臨界期の操作

2. 感覚学習期

次に、第1段階の感覚学習期の臨界期について述べる。成鳥での感覚学習の困難さは、上記からも示唆される。以下に、まず特殊環境での性質を記載する。

異種の鳥に育てられた場合、通常感覚学習期が過ぎても、結晶化するまでに同種の歌を聴けばそちらを学習する^{2, 47-49)}。しかし、いったん歌が結晶化すれば、同種の歌でも学ばなくなる²⁾。その結晶化した歌を騒音暴露などにより人工的に崩した場合でも、新しい歌は学ばない⁵⁰⁾。

一方で、もし、モデルの歌を聴くことがないまま成鳥になった場合、isolate song と呼ばれる単純な歌となるとされている。シラブルの長さが長い、内部構造

図11 感覚学習期の操作

幼鳥時にモデルの歌を聴かせず、また結晶化もしないまま成鳥となった鳥に、生後初めて歌を聴かせた(成鳥時学習群)。成鳥に親鳥をつけるのは困難であり、スピーカーからの再生とした。同じ環境で幼鳥期が学習することを検証するために、幼鳥時学習群を設けた。

は call 様のハーモニックスなど単純であることが特徴である^{25, 48, 49, 51, 52)}。このような不安定な歌の場合、結晶化後も自身の isolate song に新たなシラブルを挿入することもあるが^{18, 47, 51)}、幼鳥時のような歌全体のドラスティックな学習は行わない。

以上より、一度結晶化するということが感覚学習期を終結させる可能性もうかがえるが、結晶化する日齢は通常では一定のため、自然環境下では、結晶化が臨界期を決定するかは不明である。同時に、モデルの歌の獲得が、臨界期に影響している可能性も考えられるが、いくつかの要因が絡み合っている。そこで、モデルの歌の記憶獲得や結晶化が、感覚学習の臨界期を終結させる可能性について検討した⁵³⁾。つまり、モデルの歌を聴かせず、また上記のマス킹を用いて、感覚学習も感覚運動学習も成鳥になるまで行えない条件を設定し、成鳥後に初めて歌を聴かせた(図11)。すると、その歌を聴きながら感覚運動学習を行っているにもかかわらず、isolate song に似た歌となり、聴いた歌を取り入れなかった(図12)。この際、成鳥に親鳥をつけるのは困難なため、スピーカー再生としたが、同じ環境の幼鳥は音素も配列も学習した。

これらにより、成鳥では感覚学習は音素に関しても困難であることがわかり、記憶形成や結晶化が、感覚学習の臨界期を終結させるのではなく、日齢に由来するものによるということが明らかになった。

まとめ

小鳥の音声発達の臨界期は、一律ではなく、学習の種類や鳥の種によって異なる。キンカチョウの場合、音素の感覚運動学習(sensorimotor learning)には臨界期は存在せず成鳥でも可能だが、新しい歌の取り入れ(感覚学習:sensory learning)は幼鳥時に限られる。配列に関しては、いずれの学習にも臨界期が存在し、

図12 成鳥後に初めて歌を聴いた鳥

幼鳥時にスピーカーからのみ歌を聴いた鳥は、歌を再現した。歌の結晶化をしていない成鳥が初めて歌を聴いた場合、感覚学習を行わなかった。

幼鳥時に限られている。

文 献

- 1) 小西正一：小鳥はなぜ歌うのか，岩波新書，1994.
- 2) Immelmann K: Song development in the zebra finch and other estrildid finches. Bird Vocalizations (edited by Hinde RA), Cambridge University, London, pp 61-74, 1969.
- 3) Marler P and Peters S: Developmental overproduction and selective attrition: New processes in the epigenesis of birdsong. Dev Psychobiol, 15: 369-378, 1982.
- 4) Zann RA: The Zebra Finch, Oxford University, Oxford, 1996.
- 5) Funabiki Y and Konishi M: Long memory in song learning by zebra finches. J Neurosci, 23: 6928-6935, 2003.
- 6) Konishi M: The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. Z Tierpsychol, 22: 770-783, 1965.
- 7) Okanoya K and Yamaguchi A: Adult Bengalese finches (*Lonchura striata* var *domestica*) require real-time auditory feedback to produce normal song syntax. J Neurobiol, 33: 343-356, 1997.
- 8) Yamada H and Okanoya K: Song syntax changes in Bengalese finches singing in a helium atmosphere. Neuroreport, 14: 1725-1729, 2003.
- 9) Nakamura KZ and Okanoya K: Neural correlates of song complexity in Bengalese finch high vocal center. Neuroreport, 15: 1359-1363, 2004.
- 10) Katahira K, Okanoya K and Okada M: A neural network model for generating complex birdsong syntax. Biol Cybern, 97: 441-448, 2007.
- 11) Abe K and Watanabe D: Songbirds possess the spontaneous ability to discriminate syntactic rules. Nat Neurosci, 14: 1067-1074, 2011.
- 12) Fujimoto H, Hasegawa T and Watanabe D: Neural coding of syntactic structure in learned vocalizations in the songbird. J Neurosci, 31: 10023-10033, 2011.
- 13) Marler P and Peters S: Sensitive periods for song acquisition from tape recordings and live tutors in the swamp sparrow, *Melospiza georgiana*. Ethology, 77: 76-84, 1988.
- 14) Houx BB and Ten Cate C: Song learning from playback in zebra finches: Is there an effect of operant contingency. Anim Behav, 57: 837-845, 1999.
- 15) White SA: Learning to communicate. Curr Opin Neurobiol, 11: 510-520, 2001.
- 16) Phan ML, Pytte CL and Vicario DS: Early auditory experience generates long-lasting memories that may subserve vocal learning in songbirds. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 1088-1093, 2006.
- 17) Böhner J: Early acquisition of song in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. Anim Behav, 39: 369-374, 1990.
- 18) Jones AE, Ten Cate C and Slater PJB: Early experience and plasticity of song in adult male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). J Comp Psychol, 110: 354-369, 1996.
- 19) Marler P and Peters S: Sparrows learn adult song and more from memory. Science, 213: 780-782, 1981.
- 20) Marler P and Peters S: Long-term storage of learned birdsongs prior to production. Anim Behav, 30: 479-482, 1982.
- 21) Riebel K, Smallegange IM, Terpstra NJ, et al: Sexual equality in zebra finch song preference: Evidence for a dissociation between song recognition and production learning. Proc Biol Sci, 269: 729-733, 2002.
- 22) Terpstra NJ, Bolhuis JJ and den Boer-Visser AM: An analysis of the neural representation of birdsong memory. J Neurosci, 24: 4971-4977, 2004.
- 23) Solis MM and Doupe AJ: Compromised neural selectivity for song in birds with impaired sensorimotor learning. Neuron, 25: 109-121, 2000.
- 24) Phan ML, Pytte CL and Vicario DS: Early auditory experience generates long-lasting memories that may subserve vocal learning in songbirds. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 1088-1093, 2006.
- 25) Price PH: Developmental determinants of structure in zebra finch song. J Comp Physiol Psychol, 93: 260-277, 1979.
- 26) Corwin JT and Cotanche DA: Regeneration of sensory hair cells after acoustic trauma. Science, 240: 1772-1774, 1988.
- 27) Ryals BM and Rubel EW: Hair cell regeneration after acoustic trauma in adult Coturnix quail. Science, 240: 1774-1776, 1988.
- 28) Woolley SM and Rubel EW: High-frequency auditory feedback is not required for adult song maintenance in Bengalese finches. J Neurosci, 19: 358-371, 1999.
- 29) Woolley SM and Rubel EW: Vocal memory and learning in adult Bengalese Finches with regenerated hair cells. J Neurosci, 22: 7774-7787, 2002.
- 30) Ryals BM, Dooling RJ and Westbrook E, et al: Avian species differences in susceptibility to noise exposure. Hear Res 131: 71-88, 1999.
- 31) Tchernichovski O, Nottebohm F, Ho CE, et al: A procedure for an automated measurement of song similarity. Anim Behav, 59: 1167-1176, 2000.
- 32) Tchernichovski O, Mitra PP, Lints T, et al: Dynamics of the vocal imitation process: how a zebra finch learns its song. Science, 291: 2564-2569, 2001.
- 33) Williams H and Vicario DS: Temporal patterning of song production: participation of nucleus uvulaeformis of the thalamus. J Neurobiol, 24: 903-912, 1993.
- 34) Vu ET, Mazurek ME and Kuo YC: Identification of a forebrain motor programming network for the learned song of zebra finches. J Neurosci, 14: 6924-6934, 1994.
- 35) Yu AC and Margoliash D: Temporal hierarchical control of singing in birds. Science, 273: 1871-1875, 1996.
- 36) Hosino T and Okanoya K: Lesion of a higher-order song

- nucleus disrupts phrase level complexity in Bengalese finches. *Neuro Report*, 11: 2091-2095, 2000.
- 37) Hahnloser RH, Kozhevnikov AA and Fee MS: An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird. *Nature*, 419: 65-70, 2002.
 - 38) Pytte CL and Suthers RA: Sensitive period for sensorimotor integration during vocal motor learning. *J Neurobiol*, 42: 172-189, 2000.
 - 39) Whaling CS, Nelson DA and Marler P: Testosterone-induced shortening of the storage phase of song development in birds interferes with vocal learning. *Dev Psychobiol*, 28: 367-376, 1995.
 - 40) Leonardo A and Konishi M: Decrystallization of adult birdsong by perturbation of auditory feedback. *Nature*, 399: 466-470, 1999.
 - 41) Konishi M: Effects of deafening on song development in two species of juncos. *Condor*, 66: 85-102, 1964.
 - 42) Nordeen KW and Nordeen EJ: Auditory feedback is necessary for the maintenance of stereotyped song in adult zebra finches. *Behav Neural Biol*, 57: 58-66, 1992.
 - 43) Lombardino AJ and Nottebohm F: Age at deafening affects the stability of learned song in adult male zebra finches. *J Neurosci*, 20: 5054-5064, 2000.
 - 44) Marler P and Sherman V: Innate differences in singing behaviour of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Anim Behav*, 33: 57-71, 1985.
 - 45) Wilbrecht L, Williams H, Gangadhar N, et al: High levels of new neuron addition persist when the sensitive period for song learning is experimentally prolonged. *J Neurosci*, 26: 9135-9141, 2006.
 - 46) Funabiki Y and Funabiki K: Song retuning with tutor model by adult zebra finches. *Dev Neurobiol*, 68: 645-655, 2008.
 - 47) Eales LA: Song learning in zebra finches: some effects of song model availability on what is learnt and when. *Anim Behav*, 33: 1293-1300, 1985.
 - 48) Aamodt SM, Nordeen EJ and Nordeen KW: Early isolation from conspecific song does not affect the normal developmental decline of *N*-methyl-D-aspartate receptor binding in an avian song nucleus. *J Neurobiol*, 27: 76-84, 1995.
 - 49) Livingston FS, White SA and Mooney R: Slow NMDA-EPSCs at synapses critical for song development are not required for song learning in zebra finches. *Nat Neurosci*, 3: 482-488, 2000.
 - 50) Zevin JD, Seidenberg MS and Bottjer SW: Limits on reacquisition of song in adult zebra finches exposed to white noise. *J Neurosci*, 24: 5849-5862, 2004.
 - 51) Morrison RG and Nottebohm F: Role of a telencephalic nucleus in the delayed song learning of socially isolated zebra finches. *J Neurobiol*, 24: 1045-1064, 1993.
 - 52) Kojima S and Doupe AJ: Song selectivity in the pallidum-basal ganglia song circuit of zebra finches raised without tutor song exposure. *J Neurophysiol* 98: 2099-2109, 2007.
 - 53) Funabiki Y and Funabiki K: Factors limiting song acquisition in adult zebra finches. *Dev Neurobiol*, 69: 752-759, 2009.

別刷請求先：〒606-8507 京都市左京区聖護院川原町 54
 京都大学医学部附属病院精神科神経科
 船曳康子