解 説

小鳥の複雑な歌系列生成と学習を支える神経機構

西 川 淳, 岡ノ谷 一 夫

独立行政法人理化学研究所 脳科学総合研究センター 生物言語研究チーム*

Neural mechanism for generation and learning of complex song sequence in songbirds

Jun Nishikawa and Kazuo Okanoya

Laboratory for Biolinguistics, RIKEN Brain Science Institute*

概要

小鳥の歌は、複数の歌要素が特定の規則に従って並べられた学習性の音声である。その複雑な時系列構造や発達過程の類似性などから、小鳥はヒト言語の文法的側面を司る神経機構を探るための良い動物モデルとして盛んに研究されている。本稿では、小鳥の脳の解剖や局所破壊実験、電気生理実験、数理モデル研究について著者らの研究を交えて紹介し、歌系列の生成と学習を司る神経機構の可能性について述べる。最後に、今後検討されるべき問題について議論する。

1. は じ め に

小鳥たちは、音声コミュニケーション能力を特に発達させた動物である^{1,2)}。小鳥が持っている音声コミュニケーション信号には、大別すると二種類ある。一つは、短く鳴く単音節の音声で、地鳴き (call) と呼ばれている。例えば、スズメの「チュンチュン」と聞こえる音声などがこれにあたる。地鳴きは、種によって生まれながらにして持っている生得的な音声であり、学習を必要としない。二つ目は、複数の歌要素を特定の系列規則に沿って発声する比較的長い音声であり、歌 (song) と呼ばれている。例えば、ウグイスの「ホーホケキョ」と聞こえる音声などがこれである。歌は、親鳥がうたう歌をお手本として、学習によって獲得される^{3,4)}。このように、新しい音声を聞いて覚え、それを自分で発声できるようになることを発声学習 (vocal learning) と呼んでいる。例えば、犬は人間の言葉がある程度理解して行動することができるが、発声学習することはできない。飼い主の「お座り」に対してお座りすることができるが、「お座り」という音声を何度聞いても「お座り」と発声できるようにはならないからである。発声学習する能力は、哺乳類では鯨類の一部やコウモリに、そして霊長類ではなんとヒトにしか備わっていない。これに対して、非常に多くの小鳥が発声学習を行う能力を持っている。

小鳥の歌の中にはウグイスの「ホーホケキョ」のように、毎回同じ順番で歌要素を並べるものもあるが、歌要素の順番をダイナミックに変えながらうたう鳥もある。例えば、日本でペットとして親しまれているジュウシマツの歌がそれである^{5,6)}。図 1 は、ジュウシマツとその野生種であるコシジロキンバラの歌のソナグラムと、そこから抽出された歌要素の系列規則を状態遷移図として描いたものである。例えば、abcde とうたった後では、fg とうたう場合もあれば、hg とうたう場合もある。g の後も、d に戻る場合もあれば、ij や klm という別の系列をうたう場合もあるし、そこで歌が終わることもある。ジュウシマツの歌はこのように多くの分岐を含む複雑な系列規則を持っているのに対し、コシジロキンバラは一通りの歌系列しか持っていない⁷⁾。abc の後は、defghijbc を周期的に繰り返しているだけである。鳥の歌の神経科学で標準的に用いられているキンカチョウも、コシジロキンバラのように一通りの歌系列でうたう。ジュウシマツは、コシジロキンバラが家禽化されたことで、世代が進むごとに少しずつ歌系列が複雑になっていったと考えられている⁶⁾。ジュウシマツの複雑な歌要素系列規則は有限状態文法として記述できることが分かっており、このように複雑な時系列を生成・学習できる動物は、ヒトと小鳥以外では知られていない。

ヒトの高次脳機能を明らかにするためにマウスやサルなどがモデル動物として盛んに研究されているが、

* 〒 351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

ジュウシマツの歌

コシジロキンパラの歌

ジュウシマツの系列規則

コシジロキンパラの系列規則

図1 ジュウシマツとコシジロキンパラの歌. それぞれの歌を, 横軸が時間, 縦軸が周波数, 音の強さを色の濃さで表現するソナグラムで示した. ソナグラム上のパターンが同一である歌要素に対して同じアルファベットを貼り付けると, 歌系列が文字列として取り出せる. 右の図は, 可変長 N グラムモデルを用いて文字列から系列規則を抽出し, 状態遷移図として描いたものである.

言語の文法的側面に話をを限るなら小鳥ほどヒトに近い動物はいないだろう. 本稿では, 小鳥の脳の解剖や局所破壊実験, 電気生理実験, 数理モデル研究について, 筆者らの研究を交えて紹介し, 歌系列の生成と学習を司る神経機構の可能性について論ずる.

2. 小鳥の歌学習

小鳥は, 親がうたっている歌を学習によって獲得する. それを実現するためには, どのような音を産出するためにどのように発声を司る筋肉を制御すれば良いかを学ぶ必要がある. すなわち, 聴覚情報と運動情報の対応を学習しなければならない. こうした歌学習における聴覚フィードバックの重要性は, 様々な発達段階で内耳を除去して聴覚を奪う実験によって明らかにされた⁸⁾.

生まれて間もないヒナは地鳴き以外の発声はしない. しかし, この時期に内耳を除去された鳥は, 聴覚記憶を十分に形成することができないため, きわめて異常なさえずりをするようになる. つまり, この時期の聴覚入力 が歌学習にとって必要なのである. ある程度まで成長すると, ヒナは自発的に不完全な歌をうたうようになる. うたい始める前に適切な聴覚入力を受けていても, この時期に内耳を除去された鳥は, 学習がうまくいかないことも分かった. すなわち, 適切な聴覚記憶と運動系を持っていても, 聴覚フィードバックが奪われると, 正常な学習ができない. これに対して完

全に大人になると, 内耳を除去してしまってもすぐに歌が崩れなかった.

これらのデータをもとに, 「歌学習の鋳型仮説」が提案されている⁹⁾. 図2に, その概要を示した. ヒナは, 非常におおざっぱな歌記憶を持って生まれてくる. それを用い, 社会環境の中から自己の歌にふさわしいものを選び記憶する. この時期を, 歌の聴覚記憶を形成する時期という意味で, 感覚学習期と呼んでいる. 歌の聴覚記憶が形成されたころ, 発達の要因により性ホルモン(テストステロン)の分泌に駆動される形で下手な歌をうたい始める. この下手な歌を元に, 聴覚フィードバックにより歌のお手本の記憶と自己の歌の誤差を認識し, これを修正しながら学習が進んでいく. この時期を, 聴覚記憶と聴覚フィードバックを用いて運動プログラムを洗練させていくという意味で, 感覚運動学習期と呼んでいる. お手本の通りうたえるようになると, 歌制御のための運動プログラムが固定化して, その後は聴覚フィードバックが必要ではなくなる. 以上が, 歌学習の鋳型仮説である. その後に行われた多くの実験によって, この仮説の正しさが示されている.

歌の発声が始まってから, 完成された歌ができあがるまで, 歌は少しずつ発達していく. 最初は, 雑音の連なりのような歌をうたう. この段階の歌は, 歌というにはあまりにも下手なもので, サブソング(subsong)と呼ばれている. 成長にともない, 少しずついろんな

図2 歌学習の鋳型仮説. 遺伝的にある程度の聴覚鋳型が存在しており、そこに他個体（ほとんどの場合は父親）の歌を繰り返し聞くことを通して完全な聴覚鋳型を作る．次に、自分で適当に歌をうたってみて、その聴覚フィードバックと鋳型が一致するように少しずつ運動プログラムを洗練させていく．誤差が十分に小さくなったところで歌学習が完了し、結晶化した自分の歌ができあがる．

音響パターンを持った音を出すようになっていき、完成された歌に含まれる歌要素が完成する．しかし、その配列の順番はうたうたびに变化する．ジュウシマツの成鳥がうたう歌は、文法構造にしたがって变化するが、この段階では、そのような規則を抽出することが難しい．いろいろな並べ方が現れることから、この時期の歌はプラスチックソング (plastic song) と呼ばれている．完全に大人になると歌要素の遷移規則が固定化するため、その完成された歌はクリスタライズドソング (crystallized song) と呼ばれる．

感覚学習期と感覚運動学習期の時期や、サブソングとプラスチックソングとクリスタライズドソングの時期は、種によって少しずつ異なる．例えばジュウシマツでは、感覚学習期が～35日齢程度で、感覚運動学習期は35～120日齢程度である．また、35～70日齢でサブソング、70～120日齢でプラスチックソング、120日齢～でクリスタライズドソングをうたう．キンカチョウでは、感覚学習期が～30日齢で、感覚運動学習期が30～80日齢程度である．30日齢からサブソングが始まり、50日齢でプラスチックソング、80日齢でクリスタライズドソングとなる．

この鳥の歌学習とその発達過程は、ヒトの幼児が言語を学習して発達していく様子と良く似ている．我々ヒトも、生後すぐに手本を聞くことが大切であり、赤

ん坊のときに自分の発声を自分で聞くことが大切である．小鳥においてサブソング、プラスチックソング、クリスタライズドソングと発達していく様子は、ヒトにおいてクーイング、バブリング、二語文から完全な言語へと発達していく様子ととてもよく似ている⁹⁾．

3. 歌制御系

小鳥が歌を生成したり、学習したりする際に脳はどのようにはたしているのだろうか．小鳥は、歌を生成したり学習したりするために特化した神経回路を持っており、歌制御系 (song system) と呼ばれている¹⁰⁾．鳥の脳には、哺乳類にみられるような皮質構造はほとんど存在せず、大部分の脳領域において神経細胞が密集した神経核とそれらを結合した回路構造を持っている．このような神経核を結合させた構造は、哺乳類では基底核以下に広くみられるため、長い間、小鳥の脳は哺乳類に比べて下等な構造をしているとみなされてきた．しかし近年の解剖学的、電気生理学的、分子生物学的研究によって、構造上は異なっているが、これらの神経核群は哺乳類の大脳皮質の各部位と機能的に相同であることが分かってきた．HVCは高次運動野、RAは一次運動野、LMANは前帯状回、Area Xは大脳基底核、DLMは視床に相同であるため、歌制御系は哺乳類の大脳皮質-基底核-視床-大脳皮質ループに

図3 歌制御系と破壊実験。上段の図が歌制御系を模式的に描いたものである。下段の図が破壊前の正常な歌の遷移規則である。中段には、それぞれの神経核を破壊したときの歌の遷移規則を示した。上から、Nifの両側破壊、左HVCの部分破壊、RAの部分破壊の結果である。

対応することが分かる¹¹⁻¹³⁾。

歌制御系は、Nif → HVC → RA という直接制御系と HVC → Area X → DLM → LMAN → RA という迂回投射系に大別することができる(図3上段の図)。これら2つの神経系は、HVCで分岐した後、RAで再び合流する。RAは舌下神経核へ投射しており、小鳥の発声器官である鳴管を支配する筋肉を直接制御する運動ニューロンへと繋がっている。実はこれら2つの神経系は機能的にも異なる役割を担っている。直接制御系に属するHVCやRAを完全に破壊してしまうと小鳥は歌をうたえなくなってしまうのに対し、迂回投射系に属するArea XやLMANを完全に破壊した

としても歌にはほとんど影響がない。さらに、歌を学習しているヒナに同様の実験を行うと、直接制御系に対する破壊の影響は成鳥と変わらないのに対し、迂回投射系に対して破壊を行うと、その時にうたっていた歌は維持され、その後学習が進まない¹⁴⁾。これらの事実から、直接制御系は歌の運動指令を直接生成しているのに対し、迂回投射系は直接制御系の運動指令を変化させ、歌を学習させるはたらきを持つことが分かる。

ジュウシマツにおいては、歌の階層構造に対応するように、Nif → HVC → RAで階層的に役割が分担されていることが明らかにされている^{6,15)}。ジュウシマツの歌は複数の歌要素が並べられたものであるが、その系列には規則があり、区切りが存在する。こうした数個の歌要素系列のまとまりはチャンクと呼ばれ、同様にチャンクのまとまりはフレーズと呼ばれている。ジュウシマツの歌は、これらの組み合わせによって構成されている。HVCやRAを完全に破壊してしまうと歌をうたえなくなってしまうが、微小な局所破壊に留めると、なんとか歌はうたえる程度で済む。しかし、局所破壊を行う神経核によって、歌に現れる症状に違いが見られたのである。RAを局所破壊すると特定の歌要素が欠落するのに対し、HVCを局所破壊すると特定のチャンクが欠落した¹⁵⁾。さらに、Nifを完全に破壊すると、複雑なフレーズを持っていた歌が、単純な歌へと変化してしまった¹⁶⁾。以上の結果は、Nifがフレーズレベル、HVCがチャンクレベル、RAが歌要素レベルを階層的に制御していることを意味している。Nifは完全に破壊されてもうたうことができるし、神経核内に存在するニューロン数も非常に少ないので、基本的な系列情報はHVCに埋め込まれており、Nifからの入力がそれを調整していると考えられる。本解説では、基本的な系列記憶を担っていると考えられるHVCに注目する。

4. 電気生理実験

解剖や破壊実験などによって、脳のどの部分がどのような情報処理に関与しているかという大雑把な仕組みを知ることはできる。しかしながら、どのような情報があるかのような神経活動にコードされ、計算され、最終的な運動指令を生成しているのかという情報表現や脳の計算原理の解明にまでは至らない。微小電極でニューロンのスパイク活動を直接計測する電気生理実験を用いると、この問題に対する重要な知見を得ることができる。

歌学習における聴覚フィードバックの重要性から、歌制御系における聴覚表象を麻酔下の急性電気生理実

験によって明らかにしようとする研究が数多く行われている¹⁷⁻²⁰⁾。特に HVC では、麻酔下において時間精度の良い聴覚応答を示す。含まれている周波数成分が同一であるにも関わらず、自分の歌を逆再生した音刺激 (Reversed playback song: REV) よりも、自分の歌を順再生した刺激 (Bird's own song: BOS) に対して選択的に応答することが知られている¹⁷⁾。さらに、歌要素の順番だけを逆転させた歌 (Order reversed song: OREV) よりも、BOS に対して強い聴覚応答を示す。ジュウシマツ HVC における典型的な BOS 選択的応答の例を図 4 に示した。ジュウシマツにおいては、単純な歌をうたう個体の方が複雑な歌をうたう個体に比べて、OREV に対する BOS への選択性が大きくなることも明らかにされている²⁰⁾。つまり、複雑な歌には様々な歌要素系列が含まれているため、HVC のニューロンは様々な系列に対して応答するようになっていると考えられる。このように HVC のニューロンは、種特異的・個体特異的な音声に良く応答するように調整されている。

歌要素系列に対する聴覚表象を、より直接的に調べた研究がある^{18,19)}。Margoliash らは、BOS に含まれる 2 つの歌要素に関して、自分の歌に含まれている歌要素ペア刺激にのみ選択的に応答するニューロンを発見し、このニューロンを時間的組み合わせ選択的ニューロン (Temporal Combination Selective neuron: TCS neuron) と呼んだ。これは HVC における歌要素系列コーディングを考える上で、大変重要な発見であった。すなわち歌要素系列は、HVC に存在する複数の異なる TCS ニューロンが鎖のように連なることによってコードされていることが示唆されたのである。一方、歌要素系列がもっと緩い系列選択性を持ったニューロン集団によってポピュレーションレベルでコードされている可能性もある。TCS ニューロンが存在するという知見だけからでは、どちらが正しい情報表現であるかを定めることはできない。これを定めるためには、より多くの歌要素ペア刺激に対する応答を、より多くの HVC ニューロンについて網羅的に調べる必要がある。事実、TCS ニューロンを見つけ出すための実験パラダイムでは歌要素系列全体の中のごく一部の系列しか試さないため、それらの系列に対してどう応答するのか分からない。さらに、TCS として同定されたニューロンは、全測定データの中で非常に少ない割合でしか存在しなかったのである。

そこで著者らはこの問題を解決するため、作り得る全ての歌要素ペア刺激に対するジュウシマツ HVC ニューロンの聴覚応答を網羅的に調べた^{21,22)}。その結果、各

図4 HVC ニューロンの BOS に対する選択的な聴覚応答。上から BOS (自分の歌)、REV (自分の歌の逆再生した歌)、OREV (自分の歌の要素を逆順にした歌)、baseline (無音刺激) に対する応答である。

ニューロンは様々な歌要素ペアに応答し、緩いけれどもそれぞれに異なる系列応答分布特性を持つことが判明した。そこで、歌要素系列がポピュレーションレベルでコードされている可能性を探るため、ポピュレーションダイナミクス解析を行った²³⁾。同一個体における複

図5 HVCニューロン集団のポピュレーションベクトルと相互情報量の時間発展。左の列が単一個体から6ニューロン記録できた個体 (n=6) の結果である。5つの図は上から一番目の歌要素に関する相互情報量、二番目の歌要素に関する相互情報量、歌要素ペアに関する相互情報量、一番目と二番目の歌要素の関係性を示す関連性情報量、一番目と二番目の歌要素が提示されている頻度の時間発展を示したものである。対応する時間帯のポピュレーションベクトルが上の8枚の図に描かれている。そのうち上の段の4枚では一番目の歌要素が同一のグループごとに楕円で囲み、下の段の4枚では二番目の歌要素ごとに囲んだ。右の列は、12羽から得られた27ニューロン (n=27, 12 birds) から計算した結果である。

数の HVC ニューロン活動についてポピュレーションベクトルの時間変化を計算したところ、一番目の歌要素に対してはクラスターを形成するのに対し、二番目の

歌要素に関してはオーバーラップを残す結果となった (図5上段の図)。次に、このオーバーラップがどのような情報に起因しているかを調べるため、音要素系列刺

激とニューロン活動の相互情報量の時間発展を計算した²⁴⁾。その結果を図5下段の図に示した。まず、現在聞いている歌要素に関する相互情報量が有意に増加した ($P < 0.001$)。それに加えて、現在の歌要素と一つ前の歌要素の関連性情報量 (confounded information)²⁵⁾ も有意に増加することが分かった ($P < 0.001$)。つまり、ポピュレーションダイナミクスにおけるオーバーラップは、歌要素系列情報に起因していることが明らかとなった。したがって歌要素系列情報は、堅い系列応答特性を持つ TCS ニューロンの連なりによってコードされているのではなく、緩いけれども異なる系列選択性を持ったニューロン集団によってポピュレーションレベルでコードされているのである。こうした緩い系列選択性を持ったニューロン集団によるポピュレーションコーディングは、ジュウシマツの複雑な歌要素系列規則を記憶するのに利用されていると考えられる。したがって、より単純な歌をうたうキンカチョウやコシジロキンバラで同様な実験を行い、歌要素系列のコーディング様式を比較することで、複雑な歌要素系列規則を記憶するために必要な情報表現が解明できるのではないかと期待されている。

小鳥に麻酔を施し、ステレオ固定装置に固定した状態で神経活動を計測するのとは比べて、歌をうたっている時に神経活動を記録するのは技術的に難しいことである。なぜなら、小鳥は首を振って踊りながら歌をうたうため、電極とマニピュレータとヘッドアンプを積んだヘッドセットを非常に軽くする必要があるからである。例えばキンカチョウやジュウシマツにおいては、電極を設置したマニピュレータとヘッドアンプを搭載したヘッドセットの総重量を 2g 以下にする必要がある。また、歌をうたう際の運動に起因するノイズが、微弱な神経活動計測の妨げになることも少なくない。

このような制約条件の中で、小鳥がうたっている時の神経活動記録は Macasland らによって始められ、発声に先立って見られる運動関連活動を報告している^{26, 27)}。解剖学的に分かっている一方向性の結合にしたがって、 $Nif \rightarrow HVC \rightarrow RA$ の順番で、運動関連活動が遅れて生じることが示されている。また、Margoliash らは歌の構造と神経活動の関係を調べ、RA では歌要素と相関のある活動が見られるのに対し、HVC では歌要素系列と相関のある活動が見られることを発見した²⁸⁾。すなわち、歌の構造に見られる階層性が、神経活動のレベルで明らかにされたのである。Fee らは、モーター駆動により 200 μm 離れた 3 本の電極を独立にモーターで調節できる非常に軽量なヘッドセットを開発し、従来よりも安定した神経活動記録法を確立した²⁹⁾。さら

図6 歌をうたっている時のキンカチョウ HVC でみられる運動関連活動を模式的に図示したもの。上段が歌のソナグラム、中段が RA に投射するニューロン (PN1~PN7) のスパイク活動、下段がインターニューロン (INT1, 2) のスパイク活動である。RA 投射ニューロンは、motif の中で特定の異なるタイミングでバースト活動をする。インターニューロンは、motif 全体に渡って高頻度のスパイク発火を示す。ただし、その持続的なスパイク活動は、歌に対して特定のパターンを持っている。

に、HVC の出力先である RA と Area X に刺激電極を埋め込み、Antidromic stimulation によって collision test を行うことで、記録している HVC ニューロンが RA 投射ニューロンと Area X 投射ニューロンとインターニューロンのどれに属するのかを同定することに成功した。彼らはこれらの技術を用いて、小鳥が歌をうたっている時に、HVC の中でそれぞれのタイプのニューロンがどのような活動をしているのかを調べた³⁰⁾。その結果を模式的に示したのが、図6である。キンカチョウの歌は歌要素の固定系列である motif の繰り返しである。インターニューロンが motif 全体に渡って持続的に活動しているのに対し、RA 投射ニューロンは motif 内の特定のタイミングで 1 度だけバースト発火をすることが分かったのである。さらに、そのバーストのタイミングはミリ秒以下の精度で歌と同期しており、個々のニューロンごとに motif 内のどこでバーストするのが異なっていた。この結果により、複

図7 ジュウシマツ HVC における歌運動関連活動. 左の写真が、ヘッドセットを頭部に埋め込んだジュウシマツが歌っている様子である. 右には、うたった歌とその際に記録された神経活動の生データを2例だけ示した.

数の RA 投射ニューロンで、歌にあわせてバースト活動が鎖のように伝搬していることが示唆された. また、これと同様な手法で RA の神経活動について調べたところ、RA の投射ニューロンでは、もっと時間的に密なバースト活動をしていることが明らかとなった³¹⁾. すなわち、HVC の RA 投射ニューロンが歌の中の特定の時刻をコードしており、それに駆動される形で RA の投射ニューロンがそれぞれの時刻における運動パターンを生成するのである.

著者らも総重量 1.8g のヘッドセットを自作し、ジュウシマツが歌をうたっているときの運動関連活動を記録できるようになってきた (図 7). キンカチョウやコシジロキンバラが単純な系列規則の歌をうたう時の神経活動と、ジュウシマツが複雑な系列規則で歌をうたう時の神経活動は、どこがどのように異なるのだろうか. こうしたデータを積み重ねていくことによって、複雑な歌要素系列生成を司る神経機構を明らかにできるかもしれない.

5. 数理モデル研究

対象となるシステムを実験的に調べるだけでは、測定可能なもの以外の情報を得ることが難しい. 実験で得られた知見を踏まえて、システム全体を数理的にモデル化することで、背後にどのようなメカニズムが隠れているか理解できることが多々ある. 例えばノーベル賞を受賞した Hodgkin と Huxley は、実験で得られる限られた膜電位変動のデータから数理モデルを構築し、膜電位に依存してイオン透過性を変化させる複数のチャネルによってスパイクが生成されることを明らかにした. このように、対象とするシステムを数理的にモデル化する構成論的手法は、複雑なシステムの動

作原理を解明するのに大変有用である.

鳥の歌生成とその学習を数理的にモデル化する試みは、ここ数十年の間に盛んに行われるようになってきた. 銅谷らは、迂回投射系で計算される強化信号を元にして、HVC から RA への結合加重を更新していく強化学習モデルを提案した^{32,33)}. このモデルのように、迂回投射系が聴覚フィードバックと歌記憶のテンプレートを評価し、その評価信号と探索のための揺らぎ信号を直接制御系へ返していると考えれば、それまでに報告されていた歌の発達や破壊実験を非常に良く説明することができた³⁶⁾. さらに、哺乳類の大脳皮質-基底核-視床-大脳皮質ループにおいて実現されていると考えられている強化学習^{34,35)}が小鳥の歌制御系にも埋め込まれている可能性を指摘した点で重要であった.

銅谷らのモデルでは、HVC の時系列パターンは予め与えられており、聴覚フィードバックで本質的に問題となる時間遅れの効果も無視していた. これらの問題を解決したモデルが、Troyer らの学習モデル^{37,38)}である. このモデルでは、聴覚情報が Area X へ投射する HVC ニューロンに入力され、聴覚フィードバックが感覚座標系で表現される. これに対して、RA へ投射する HVC ニューロンはうたうための運動指令を運動座標系で表現していると考えた. HVC の中では、RA 投射ニューロンから Area X 投射ニューロンへの運動座標から感覚座標へのマッピング、すなわち遠心性コピー (efference copy) をフィードバックされる聴覚情報との相関を元にヘブ則で学習する. これによって、感覚-運動変換と時間遅れの問題を解決する. これと同時に、迂回投射系に送られた聴覚座標における聴覚フィードバックとテンプレートとの相関に基づいて RA へ強化信号が送られる. それに駆動された RA ニューロンと RA に投射する HVC ニューロンとの間にもヘブ則が適用される. さらに、HVC 中の RA 投射ニューロンと Area X 投射ニューロンに相互結合を導入し、歌系列を 2 つのニューロン間のループで表現する. その文脈情報を迂回投射系へ送ることで、HVC における歌系列の学習をも間接的に実現することに成功した. 結果的に、はじめに遠心性コピーの学習が進み、その後に歌要素の音響パターンが、最後に歌要素系列の学習が進むことが示された.

これらのモデルでは、迂回投射系が聴覚フィードバックと歌記憶のテンプレートとを比較し、強化信号を計算することが前提となっている. この仮説は、それまでの迂回投射系の破壊実験³⁶⁾とも符合するし、その後に行われた異なる発達段階での迂回投射系の急性電気生理実験³⁹⁻⁴¹⁾にも合致していたため、1990 年代後半

までこの分野の研究者の間でコンセンサスとなっていた。しかしその後、聴覚フィードバックを錯乱されながらうたっている小鳥の神経活動を記録する実験が丹念に行われたにも関わらず、誤差信号を検出することが出来なかった⁴²⁾。聴覚フィードバックをいくら錯乱させても、歌をうたっている時の LMAN の神経活動に変化は見られなかったのである。すなわち LMAN の活動は、純粋に運動関連活動を担っているだけであり、聴覚情報とは関係ないということである。では、LMAN は何の情報でも RA へ送っているのだろうか。実は、LMAN は RA へ学習に必要な探索のための揺らぎ情報を送っていることが分かってきた^{43, 44)}。うたっている時に LMAN を電気刺激するとその直後の歌の音響特性の揺らぎが増大し、逆に LMAN の活動を薬理的に阻害すると揺らぎが減少することが明らかにされた。歌学習のためには、聴覚フィードバックと歌記憶のテンプレートと比較する評価器だけでなく、探索学習のための揺らぎが必要である。これらの実験によって、LMAN が送っていたのは揺らぎ成分だけだったということが明らかにされた。しかし依然として、聴覚フィードバックと歌記憶のテンプレートの評価器が、どこにどのような形で存在するのかは重要な未解決問題である。

迂回投射系が学習を担うという学習則の生物学的妥当性はとりあえず犠牲にしまって、HVC 局所回路のダイナミクスとその上流からの調整信号との相互作用によって歌系列の生成や学習を説明するモデルを作ろうとする流れもある。山下らは HVC 局所回路を全結合のリカレントニューラルネットワーク (Recurrent neural network : RNN) でモデル化し、歌系列を生成できるように教師あり学習法を用いて学習させた。これだけだと、分岐を含む系列を教師にしても固定的な系列しか生成することができない。そこで、その上流に位置する NIf からノイズ入力を加えることによって、ネットワークに埋め込まれた弱い状態遷移が確率的に現れるようになり、その結果ジュウシマツがうたうような歌文法が実現される⁴⁵⁾。このモデルでは、NIf のノイズ入力をなくしてしまうと単純な系列しか生成できなくなることから、ジュウシマツの NIf 破壊実験をうまく説明することができる¹⁶⁾。さらに同じ研究グループの奥村らによって、ジュウシマツの NIf をマイクロダイアリシスを用いて薬理的に抑制した際の歌の変化を調べる実験が行われている⁴⁶⁾。これら 2 つの実験は相補的に進められており、NIf を少しずつ抑制したときの系列規則に生じる時間変化を、モデルで説明することにも成功している。

上流からの入力によって、記憶パターンの系列生成を可能にする連想記憶モデルも提案されている。川村らは、歌要素に対応するような想起パターンを複数個埋め込み、歌要素遷移に相当するような弱い系列想起成分を加えた連想記憶モデルに対し、上流から共通ノイズ入力を加えることで、安定な系列想起が実現できることを示した⁴⁷⁾。片平らはこのモデルに分岐系列想起成分とバイアス入力を導入し、固定系列だけではなく分岐構造を含んだ複雑な系列想起を可能にする連想記憶モデルを提案した⁴⁸⁾。さらに、バイアス入力を調節することによって、分岐点における遷移確率を制御できることを示した。こうした上流からの共通入力による系列想起を思わせる実験がある⁴⁹⁾。Schmidt らは、左右の HVC から同時に神経活動を記録し、歌要素のオンセットにおいて左右の神経活動が同期しやすい傾向があることを発見した。この結果は、歌のオンセットにおいて HVC が共通入力を受けていることを示唆している。しかし、左右の HVC には直接の解剖学的接続がないため、モデルとの厳密な対応関係はない。この実験のように左右の HVC ではなく、どちらかの HVC 内における複数のニューロンがどのように同期しているかを調べる多点同時記録実験によって、このモデルの妥当性をより直接的に検証することができるだろう。

これらのモデルは全て、ニューロンの活動度を平均発火率として表現している。これらに対して、スパイクニューロンモデルを用いた、より電気生理実験の結果との対応を考えやすいモデルが近年になって多数提案されてきている。例えば著者らは、電気生理実験で得られたジュウシマツ HVC の歌要素系列に対する聴覚選択性を、スパイクタイミング依存可塑性 (Spike-timing dependent plasticity : STDP) によって学習するモデルを提案した⁵⁰⁾。STDP は、シナプス前細胞がシナプス後細胞よりも数 ms 早く発火するとシナプス強度を増大させ、逆に数 ms 遅く発火する場合はシナプス強度を減少させるシナプス強度の更新規則である。こうしたシナプス可塑性は、脳のいたるところに存在すると考えられており、生物学的に妥当な学習則である。このモデルでは、まず始めに最もシンプルなスパイクニューロンモデルの 1 つである leaky integrate-and-fire model を相互結合したネットワークを考える (図 8 上段の図)。このネットワークに対し、各歌要素に対応するバーストスパイク入力の系列を加えながら STDP 学習則を適用していくと、各ニューロンは入力系列に応じた系列選択性を学習によって獲得した (図 8 下段の図)。始めは入力系列に対してい

図8 西川の系列選択性学習モデル。上段はモデルの模式図であり、下段はSTDPによって学習していく過程を示している。

ろいろなパターンで応答しているが、学習終了後には入力系列の特定の時刻にタイムロックしたスパイク応答を示すようになった。しかし、パラメータをいろいろ変えて試したにも関わらず、実験で得られたような緩いけれども広い系列選択性を持つ状態には収束しなかった。これは、緩い系列選択性を持ったニューロン集団のポピュレーションコーディングを実現するため

には別のコンポーネントやメカニズムが必要であることを示唆している。

歌をうたっている時のHVCで見られるスパースなバースト活動を、フィードフォワードネットワークにおけるsynfire chainとして説明するモデルが提案されている^{51, 52}。Synfire chainとは、フィードフォワードネットワークの第1層のニューロン群がある程度同期してスパイクを出した時に、第1層→第2層→第3層→と、同期活動(synfire)が鎖(chain)のように安定して伝播していく現象である。Hahnloserらが発見した、キンカチョウHVCのRA投射ニューロンが示す時間的にスパースなバースト活動は、ミリ秒以下の精度で歌にタイムロックすることが分かっている³⁰。こうした非常に正確なスパイク活動の伝播は、その生成メカニズムがsynfire chainであることを強く示唆する。そこでLiらは、leaky integrate-and-fire modelやHodgkin-Huxley modelからなるフィードフォワードネットワークを構成し、バースト活動が安定に伝播する条件を示した⁵¹。このモデルでは、1つのニューロンモデルの中にバーストを生成するためのメカニズムはないが、それらがネットワークを組むことによってバースト活動の連鎖を実現している。これに対してJinらは、カルシウムダイナミクスなどを組み込んだtwo-compartment modelからなるフィードフォワードネットワークを構成した⁵²。このモデルでは、バースト生成機構を個々のニューロンに埋め込み、バースト連鎖のメカニズムをネットワークに埋め込むことで、Liらのモデルよりも広範囲なパラメータ領域での安定な同期活動伝播を実現した。何故HVCでは、こうした時間的にスパースな系列表現を持っているのだろうか。実は、こうした時間的にスパースな情報表現はHVCからRAへのマッピングを一对一に対応させやすいことから、学習の高速化に有効であることが理論的に示されている⁵³。小鳥は、より迅速に歌要素系列を学習するためにスパースな系列表現をHVCに持つようになったのかもしれない。

Synfire chainのモデルは、投射ニューロンだけから構成されることが前提となっている。しかし実際のHVCには、これとは別にインターニューロンが存在する。インターニューロンは、投射ニューロンと比べると自発発火率が高く、BOSに対する選択的応答やうたっている時の持続的な運動関連活動などを示すことから、歌要素系列の応答や生成に重要な役割を担っていると考えられている。そこでDrewらは、インターニューロンを積極的にモデルに組み込むことで、安定な系列生成を可能にするモデルを提案した⁵⁴。まず始

図9 片平の分岐系列学習モデル. Drew らのモデルに分岐系列を埋め込み、分岐後のグループ間に側抑制を入れることによって、安定な確率的分岐を実現した。

めに大きなトリガー入力によって、ある投射ニューロン1が活動する。その投射ニューロン1は対応するインターニューロン1へNMDA受容体を介して結合されており、ゆっくりとした時定数で持続的な活動をする。このインターニューロン1が興奮すると、別のインターニューロン2をさらに抑制し、普段は持っている高頻度の自発発火が抑制されるため、このインターニューロン2に対応する別の投射ニューロン2への抑制も外れる。そのタイミングで、上流から一様に弱いタイミング入力が増えられ、抑制の外れている投射ニューロン2のみが活動する。彼らは、こうした脱抑制連鎖によって、安定な系列生成が可能であることを示した。片平らはこれを拡張し、ジュウシマツのように分岐を持った歌要素系列を生成することのできるモデルを提案した^{55, 56)}。まず、固定系列を埋め込むときと同様にして、分岐系列をニューロン間結合として埋め込む。しかしこれだけだと、分岐の直後に2つのニューロンが発火してしまう。そこで、どちらかだけが確率的に選ばれて発火するように、双方の投射ニューロンから反対のインターニューロンへ興奮性に結合する。彼らは、この時定数の早い側抑制AMPA結合によって確率的な分岐系列生成が実現可能であることを示した。

実際のHVCでは、どのようにしてバースト系列を生成しているのだろうか。LiらやJinらのモデルでは、最初のトリガーは必要であるが、それさえ入力されれば、あとはHVC局所回路内でバースト系列を生成することができる。しかし、インターニューロンは系列生成と全く関係がない。これに対してDrewらや片平らのモデルでは、歌要素ごとに上流からの入力が必要である。

しかし、インターニューロンの持続的活動をよく説明することができる。HVCはUva, Nif, MMANなどから入力を受けており、これらの神経核の破壊により歌系列が乱れるが、うたえなくなるほどの影響はない^{16, 57, 58)}。つまり、HVC局所回路の内在的な系列生成があれば、上流からの信号によって作られる系列もあるということである。実際のHVCでは、LiらやJinらのRA投射ニューロン間のsynfire chainと、Drewらや片平らのインターニューロン間の脱抑制連鎖が、両方とも適度に埋め込まれているのではないだろうか。

6. まとめと議論

本解説では、まず始めに小鳥の歌とヒト言語の類似性について説明した。学習過程の概要を示し、歌学習の本質が感覚運動統合学習であることを示した。こうした歌系列の生成と学習は、歌制御系に存在する神経核群が役割分担と階層的協調を行うことによって実現されることを紹介した。次に、歌制御系における聴覚表象を明らかにするための麻酔下における急性電気生理実験の結果を示し、特にHVCでは歌要素系列がボビュレーションレベルでコードされていることを示した。さらに、歌をうたっている時の運動関連活動の計測実験について説明し、HVCにおけるスパースなバースト活動が歌系列生成の原動力となっていることを示した。最後に、これらの実験結果を説明するための様々な数理モデルを紹介した。強化学習モデルでは、迂回投射系が評価と揺らぎを用いて直接制御系の学習を進めるメカニズムを説明できた。HVCの局所回路と上流からの調整信号との相互作用が、分岐を含む系列生成を可能にすることを示した。スパイクニューロンモデルをSTDPによって学習させるモデルでは、実験で得られた歌要素系列選択性のある程度説明できた。Synfire chainのモデルやインターニューロンを組み込んだモデルでは、安定な歌系列の生成メカニズムを示すことができた。これらのモデルの長所短所などを指摘しつつ、小鳥の歌系列の学習と生成の神経メカニズムの可能性を論じた。以下では、これらの実験的・理論的知見を踏まえて、今後検討されるべき問題について議論する。

6.1 感覚情報と運動情報の統合メカニズム

麻酔下における急性電気生理実験によって、歌系列の聴覚表象がよく調べられてきた。フリームービング電気生理実験によって、歌系列の運動表象も明らかにされてきた。しかし、聴覚表象と運動表象の対応関係については、あまりよく調べられていないのが現状で

ある。小鳥の歌学習において最も大切なことは、聴覚情報と運動情報の対応を学習することであるため、こうした知見は大変重要である。Schmidt らは、麻酔下で BOS 選択性のあるシングルユニットが、覚醒すると聴覚応答すら消えてしまうことを発見した⁵⁹⁾。こうしたデータから彼らは、キンカチョウの成鳥では覚醒時に聴覚情報が HVC に入っていないように、あえてゲーティングしているのではないかと主張している。最近、歌を学習している途中のキンカチョウのヒナでは、うたっているときの運動関連活動をするユニットが、聴覚応答を示すことが発見された⁶⁰⁾。このように、同一のニューロンが感覚情報と運動情報をどのように統合しているのかを詳細に調べていくことが、今後ますます重要になるだろう。

6.2 マルチモーダルなループ回路

小鳥の歌制御系には、迂回投射系のような開ループとは別に、閉ループがいくつも存在する。聴覚フィードバックは NIf を通して HVC へ戻ってくるし、延髄レベルの運動情報が Uva を通して戻ってくるし、RA レベルの運動情報が MMAN を通して HVC へ戻ってくる。それとは独立に、HVC 局所回路にも synfire chain と思わせる系列生成メカニズムが存在し、歌系列を生成している。制御工学では、安定な制御を実現するためにフィードフォワード制御器とフィードバック制御器を複数組み合わせると、安定でなめらかな制御が可能になることが明らかにされている。小鳥の系列生成においても、HVC 内部の内在的系列生成と異なるタイプの情報を乗せたマルチモーダルなフィードバック信号が相互作用することで、安定で滑らかな運動系列生成を実現しているのではないだろうか。HVC 内部の時空間ダイナミクスが、それぞれのフィードバック経路からの信号によって、どのように変調されるのかを調べるのが今後重要になってくるだろう。

6.3 鳥の歌とヒトの言語との相違点

鳥の歌は、ヒトの言語の良いモデルとなり得ることはご理解いただけたと思う。しかし、いくつかの重要な違いもあることは認識しておくべきである。ジュウシマツの歌は分岐を含む複雑な時系列構造をもっているが、チョムスキー階層の中では有限状態文法のクラスに属する。一方、ヒトの言語は文脈自由文法を少しはみ出したクラスに属することが知られている。両クラスにおける大きな違いの 1 つは、有限状態文法には埋め込み構造がないのに対して文脈自由文法では埋め込み構造があるということである。言語には英語の that 節のような埋め込み構造が存在するが、ジュウシマツの歌要素系列には存在しない。

鳥の歌とヒト言語の間には、もう 1 つ非常に大きな違いがある。それは、それぞれの音声信号が運ぶ意味の多様性である。鳥の歌とヒトの言語は、どちらも複雑な文法構造を持つてはいる。言語では音や単語の並びを変えると、それぞれ異なる意味を伝えることができる。しかし、鳥の歌では歌要素の並びを変えても、伝えることのできる意味は「I love you」ただ 1 つである。音の並べ方を使って多様な意味を表現できるという点が、ヒトの言語の大きな特徴であると同時に、小鳥の歌との決定的な違いを生んでいる。

小鳥の歌生成と学習を説明することのできる数理モデルが出来上がったら、それプラスどのようなメカニズムがあれば、文脈自由文法を扱えるようになるのかを考えることは、言語進化を考える上で大変重要な研究となるだろう。同様に、それプラスどのようなコンポーネントを加えれば、音の並びによって意味を多様化できるようになるかという点も重要である。これを実現させるためには、外界との動的な相互作用を通してそれぞれの音の並びを外界の文脈へグラウンディングさせる必要がある。複雑な音系列と外界の文脈情報がどのように相互作用して言語へ至るのかを考察することは、ヒトの言語進化を考える上で大変重要である⁶¹⁻⁶⁴⁾。

6.4 実験と理論の統合的研究の重要性と限界

複雑なシステムを理解するためには、実験的研究と理論的研究を相補的に進めていくことが重要である。しかし、どちらにも今後解決して行かなければならない問題がたくさんある。

実験的研究においては、理論的研究で問題となるような基礎的なデータを集める努力を怠らないことである。例えばシナプス可塑性は、スパイクニューロンモデルの学習モデルを作る際に変な重要な情報である。それにも関わらず、LMAN と RA 以外ではほとんど調べられていない。また、聴覚表象についての知見や、歌生成に関わる運動指令をコードする神経活動については多くのことが分かっているのに対し、両者の関係性については、重要であるにも関わらずほとんど分かっていないのが現状である。統合的研究を成功させるためには、数理モデルによる理論的な予測を検証するような実験が今後重要になってくるだろう。数理モデル研究では、それまでに得られている実験事実を説明し得るメカニズムを提案することしかできない。モデルの中で仮定していたものが崩れればモデルの修正が求められるし、全く別のメカニズムによって同様な機能を生み出せる可能性は否定できないからである。こうした理論的研究から提案される複数のメカニズムのうち、どれが正しいのかを実験的に検証し、

その結果を踏まえてモデルを修正していくという相補的な態度が統合的な研究には必要である。

一方、実験に様々なレベルがあるように、モデルにも様々な抽象化のレベルがある。事実、平均発火率ベースのモデルとスパイクニューロンモデルとでは、守備範囲がかなり異なる。平均発火率ベースのモデルでは、感覚情報と運動指令の対応付けや、歌制御系全体を視野にいった学習メカニズムなどを扱うことができるが、実験との詳細な対応関係を考えにくい。逆にスパイクニューロンモデルでは、バースト発火やシナプス可塑性など実験との詳細な対応関係が築きやすい反面、局所的なモデルのみに留まったり、感覚運動学習を包括的に取り込んだようなモデルまでには至らなかったりしている。したがって、スパイクニューロンモデルと生物学的に妥当なシナプス可塑性から、どのようにして歌のテンプレートを形成し、時間遅れの問題を解消し、感覚-運動座標変換を解決し、誤差信号を明示的に計算せずに自分の歌をテンプレートへ近づけていくことができるのかを説明できるモデルが求められている。これが実現できれば、モデルに含まれる1つ1つの仮定やモデルから導かれる予想を、実験的に検証することが容易になる。

こうした統合的な研究を推進することによって、小鳥の歌の生成と学習を支える神経機構が解明できると期待されている。その結果得られる複雑な系列生成と学習のメカニズムは、ヒトにおける言語獲得の神経基盤を理解するために重要な知見を与えてくれるだろう。

謝 辞

本稿の執筆機会を与えてくださった、山口大学大学院理工学研究科の川村正樹先生に感謝いたします。また、共同研究者である東京大学大学院新領域創成科学研究科の岡田真人先生、理化学研究所脳科学総合研究センターの深井朋樹先生と寺前順之介氏、ならびに神経活動記録技術について助けて頂いた関義正氏、電気生理実験と組織学実験にご協力頂いた鈴木研太氏、情報量解析や系列生成モデルの図作成などにご協力頂いた片平健太郎氏に深く感謝いたします。本研究の一部は、理化学研究所脳科学総合研究センター及び、文科省科研費若手(B)18700303の助成のもとに行われています。

参 考 文 献

- Catchpole, C.K. and Slater, P.J.B. (1995): Bird Song: Biological Themes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press
- Marler, P. and Slabbekoorn, H. (2004): Nature's Music: The Science of Birdsong. New York: Elsevier Academic Press
- 岡ノ谷一夫 (2003): 小鳥の歌からヒトの言葉へ. 東京: 岩波書店
- 小西正一 (1994): 小鳥はなぜ歌うのか. 東京: 岩波書店
- Okanoya, K. and Yamaguchi, A. (1997): Adult Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*) require real-time auditory feedback to produce normal song syntax, *J. Neurobiol.*, Vol.33, pp.343-356
- Okanoya, K. (2004): The Bengalese finch: a window on the behavioral neurobiology of birdsong syntax, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, Vol.1016, pp.724-735
- Honda, E. and Okanoya, K. (1999): Acoustical and syntactical comparisons between songs of the white-backed munia (*Lonchura striata*) and its domesticated strain, the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*), *Zool. Sci.*, Vol.16, pp.319-326
- Konishi, M. (1962): The role of auditory feedback in the control of vocalization in white-crowned sparrow, *Z. Tierpsychol.*, Vol.22, pp.770-783
- Doupe, A.J. and Kuhl, P.K. (1999): Birdsong and human speech: common themes and mechanisms, *Annu. Rev. Neurosci.*, Vol.22, pp.567-631
- Nottebohm, F., Stokes, T.M., and Leonard, C.M. (1976): Central control of song in the canary, *Serinus canaria*, *J. Comp. Neurol.*, Vol.165, pp.457-486
- Reiner, A., Perkel, D.J., Bruce, L., Butler, A.B., Csillag, A., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Shimizu, T., Striedter, G.F., Wild, M., Ball, G.F., Durand, S., Güntürkün, O., Lee, D.W., Mello, C.V., Powers, A., White, S.A., Hough, G., Kubikova, L., Smulders, T.V., Wada, K., Dugas-Ford, J., Husband, S., Yamamoto, K., Yu, J., Siang, C., and Jarvis, E.D. (2004): Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei, *J. Comp. Neurol.*, Vol.473, pp.377-414
- Jarvis, E.D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Perkel, D.J., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, J.M., Ball, G.F., Dugas-Ford, J., Durand, S.E., Hough, G.E., Husband, S., Kubikova, L., Lee, D.W., Mello, C.V., Powers, A., Siang, C., Smulders, T.V., Wada, K., White, S.A., Yamamoto, K., Yu, J., Reiner, A., and Butler, A.B. (2005): Avian brains and a new understanding of verte-

- brate evolution, *Nature Rev. Neurosci.*, Vol.6, pp.151–159
- 13) Doupe, A.J., Perkel, D.J., Reiner, A., and Stern, E.A. (2005): Birdbrains could teach basal ganglia research a new song. *Trends Neurosci.*, Vol.28, pp.353–363
- 14) Bottjer, S.W., Miesner, E.A., and Arnold, A.P. (1984): Forebrain lesions disrupt development but not maintenance of song in passerine birds, *Science*, Vol.224, pp.901–903
- 15) Okanoya, K. (2004): Song syntax in Bengalese finches: proximate and ultimate analyses, *Advances in the study of behaviour*, Vol.34, pp.297–346
- 16) Hosino, T. and Okanoya, K. (2000): Lesion of a higher-order song nucleus disrupts phrase level complexity in Bengalese finches, *Neuroreport*, Vol.11, pp.2091–2095
- 17) Margoliash, D. (1983): Acoustic parameters underlying the responses of song-specific neurons in the white-crowned sparrow, *J. Neurosci.*, Vol.3, pp.1039–1057
- 18) Margoliash, D. and Fortune, E.S. (1992): Temporal and harmonic combination-selective neurons in the zebra finch's HVC, *J. Neurosci.*, Vol.12, pp.4309–4326
- 19) Lewicki, M.S. and Arthur, B.J. (1996): Hierarchical organization of auditory temporal context sensitivity, *J. Neurosci.*, Vol.16, pp.6987–6998
- 20) Nakamura, K.Z. and Okanoya, K. (2004): Neural correlates of song complexity in Bengalese finch high vocal center, *Neuroreport*, Vol.15, pp.1359–1363
- 21) 西川 淳, 岡田真人, 岡ノ谷一夫 (2007): 小鳥の高次発声中枢における歌要素系列のポピュレーションコーディング, *信学技報*, Vol.106, No.501, pp.17–22
- 22) Nishikawa, J., Okada, M., and Okanoya, K. (2007): Population coding of song element sequence in the songbird brain nucleus HVC [submitted]
- 23) Matsumoto, N., Okada, M., Sugase-Miyamoto, Y., Yamane, S., and Kawano, K. (2005): Population dynamics of face-responsive neurons in the inferior temporal cortex, *Cerebr. Cort.*, Vol.15, pp.1103–1112
- 24) Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., and Kawano, K. (1999): Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex, *Nature*, Vol.400, pp.869–873
- 25) Reich, D.S., Mechler, F., and Victor, J.D. (2001): Formal and attribute-specific information in primary visual cortex, *J. Neurophysiol.*, Vol.85, pp.305–318
- 26) McCasland, J.S. and Konishi, M. (1981): Interaction between auditory and motor activities in an avian song control nucleus, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol.78, pp.7815–7819
- 27) MacCasland, J.S. (1987): Neuronal control of bird song production, *J. Neurosci.*, Vol.7, pp.23–39
- 28) Yu, A.C. and Margoliash, D. (1996): Temporal hierarchical control of singing in birds, *Science*, Vol.273, pp.1871–1875
- 29) Fee, M.S. and Leonardo, A. (2001): Miniature motorized microdrive and commutator system for chronic neural recording in small animals, *J. Neurosci. Meth.*, Vol.112, pp.83–94
- 30) Hahnloser, R.H.R., Kozhevnikov, A.A., and Fee, M.S. (2002): An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird, *Nature*, Vol.419, pp.65–70
- 31) Leonardo, A. and Fee, M.S. (2005): Ensemble coding of vocal control in birdsong, *J. Neurosci.*, Vol.25, pp.652–661
- 32) 銅谷賢治 (1996): 小鳥の歌の学習, *数理科学*, Vol.34, No.4, pp.48–55
- 33) Doya, K. and Sejnowski, T.J. (1999): A computational model of avian song learning. Gazzaniga, M.S. (ed.), *The New Cognitive Neurosciences*. (pp.469–482) Cambridge, MA: MIT Press
- 34) Houk, J.C., Adams, J.L., and Barto, A. (1995): A model of how the basal ganglia generate and use neural signals that predict reinforcement. Houk, J.C., Davis, J.L., and Beiser, D.G. (eds.), *Models of information processing in the basal ganglia*. (pp.249–270) Cambridge, MA: MIT Press
- 35) Schultz, W., Dayan, P., and Montague, P.R. (1997): A neural substrate of prediction and reward, *Science*, Vol.275, pp.1593–1599
- 36) Scharff, C. and Nottebohm, F. (1991): A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song system: implications for vocal learning, *J. Neurosci.*, Vol.11, pp.2896–2913
- 37) Troyer, T.W. and Doupe, A.J. (2000): An associational model of birdsong sensorimotor learning. I. Efference copy and the learning of song syllables, *J. Neurophysiol.*, Vol.84, pp.1204–1223
- 38) Troyer, T.W. and Doupe, A.J. (2000): An associational model of birdsong sensorimotor learning. II. Temporal hierarchies and the learning of song sequence, *J. Neurophysiol.*, Vol.84, pp.1224–1239
- 39) Solis, M.M. and Doupe, A.J. (1997): Anterior forebrain neurons develop selectivity by

- an intermediate stage of birdsong learning, *J. Neurosci.*, Vol.17, pp.6447–6462
- 40) Solis, M.M. and Doupe, A.J. (1999): Contributions of tutor and bird's own song experience to neural selectivity in the songbird anterior forebrain, *J. Neurosci.*, Vol.19, pp.4559–4584
 - 41) Solis, M.M. and Doupe, A.J. (2000): Compromised neural selectivity for song in birds with impaired sensorimotor learning, *Neuron*, Vol.25, pp.109–121
 - 42) Leonardo, A. (2004): Experimental test of the birdsong error-correction model, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol.101, pp.16935–16940
 - 43) Kao, M.H., Doupe, A.J., and Brainard, M.S. (2005): Contributions of an avian basal ganglia-forebrain circuit to real-time modulation of song, *Nature*, Vol.433, pp.638–648
 - 44) Ölveczky, B.P., Andalman, A.S., and Fee, M.S. (2005): Vocal experimentation in the juvenile songbird requires a basal ganglia circuit, *PLoS Biol.*, Vol.3, p.e153
 - 45) 山下祐一, 奥村 哲, 岡ノ谷一夫, 谷 淳 (2006): ジュウシマツの歌生成における神経回路モデル, 第 29 回日本神経科学大会, Poster No.PS3A-J180
 - 46) 奥村 哲, 山下祐一, 岡ノ谷一夫, 谷 淳 (2006): ジュウシマツの Nif 核へのムシモール刺激は, 鳥の歌の文法を修飾する, 第 29 回日本神経科学大会, Poster No. PS3A-K181
 - 47) Kawamura, M. and Okada, M. (2006): Stochastic Transitions of Attractors in Associative Memory Models with Correlated Noise, *J. Phys. Soc. Jpn.*, Vol.75, p.124603
 - 48) Katahira, K., Kawamura, M., Okanoya, K., and Okada, M. (2007): Retrieval of branching sequences in an associative memory model with common external input and bias input, *J. Phys. Soc. Jpn.*, Vol.76, p.044804
 - 49) Schmidt, M.F. (2003): Pattern of interhemispheric synchronization in HVC during singing correlates with key transitions in the song pattern, *J. Neurophysiol.*, Vol.90, pp.3931–3949
 - 50) Nishikawa, J. and Okanoya, K. (2006): Dynamical neural representation of song syntax in Bengalese Finch: a model study, *Ornithol. Sci.*, Vol.5, pp.95–103
 - 51) Li, M.R. and Greenside, H. (2006): Stable propagation of a burst through a one-dimensional homogeneous excitatory chain model of songbird nucleus HVC, *Phys. Rev. E*, Vol.74, p.011918
 - 52) Jin, D.Z., Ramazanoglu, F.M., and Seung, H.S. (2007): Intrinsic bursting enhances the robustness of a neural network model of sequence generation by avian brain area HVC, *J. Comput. Neurosci.* [in press]
 - 53) Fiete, I.R., Hahnloser, R.H.R., Fee, M.S., and Seung, H.S. (2004): Temporal sparseness of the premotor drive is important for rapid learning in a neural network model of birdsong, *J. Neurophysiol.*, Vol.92, pp.2274–2282
 - 54) Drew, P.J. and Abbott, L.F. (2003): Model of song selectivity and sequence generation in area HVC of the songbird, *J. Neurophysiol.*, Vol.89, pp.2697–2706
 - 55) 片平健太郎, 岡ノ谷一夫, 岡田真人 (2006): 小鳥の複雑な歌系列生成に関わる神経回路網のモデル化, 信学技報, vol.106, No.163, pp.25–30
 - 56) Katahira, K., Okanoya, K., and Okada, M. (2007): A neural network model for generating complex birdsong syntax [submitted]
 - 57) Coleman, M.J. and Vu, E.T. (2005): Recovery of impaired songs following unilateral but not bilateral lesions of nucleus uvulaeformis of adult zebra finches, *J. Neurobiol.*, Vol.63, pp.70–89
 - 58) Foster, E.F. and Bottjer, S.W. (2001): Lesions of a telencephalic nucleus in male zebra finches: Influences on vocal behavior in juveniles and adults, *J. Neurobiol.*, Vol.46, pp.142–165
 - 59) Schmidt, M.F. and Konishi, M. (1998): Gating of auditory responses in the vocal control system of awake songbirds, *Nat. Neurosci.*, Vol.1, pp.513–518
 - 60) Crandall, S.R., Aoki, N., and Nick, T.A. (2007): Developmental modulation of the temporal relationship between brain and behavior, *J. Neurophysiol.*, Vol.97, pp. 806–816
 - 61) Okanoya, K. (2002): Sexual display as a syntactical vehicle: The evolution of syntax in birdsong and human language through sexual selection. Wray, A. (ed.), *The transition to Language*. (pp. 46–63) Oxford, Oxford University Press
 - 62) Merker, B. and Okanoya, K. (2006): The natural history of human language: bridging the gap without magic. Nehaniv C.L., Cangelosi A., and Lyon C. (eds.), *Emergence of Communication and Language*. (pp.403–420) Springer-Verlag
 - 63) Okanoya, K. and Merker, B. (2006): Neural substrates for string-context mutual segmentation: a path to human language. Nehaniv, C.L., Cangelosi, A., and Lyon, C. (eds.), *Emergence of Communication and Language*. (pp.421–434) Springer-Verlag
 - 64) Okanoya, K. (2007): Language evolution and an emergent property, *Curr. Opin. Neurobiol.*, Vol.17, pp.271–276