

## [招待講演] 発声制御とその学習の行動神経科学 —小鳥のさえずりをモデルとして—

橘 亮輔<sup>†‡</sup>

† 東京大学大学院総合文化研究科 〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1

‡ 学術振興会 特別研究員 (PD)

E-mail: crotachi@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

**あらまし** 鳴禽類をモデルとした発声制御の神経科学的研究を概説する。また、ヒトを対象とした神経科学的研究の成果にもとづいて、鳴禽とヒトの神経回路を比較しつつ知見を整理する。

**キーワード** ジュウシマツ, 生物音響, 聴覚運動統合, 聴覚フィードバック, 強化学習

## Behavioral neurosciences of vocal control and learning using the songbird as a model system

Ryosuke O. TACHIBANA<sup>†‡</sup>

† Graduate School of Arts and Sciences, the University of Tokyo,  
3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japan

‡ JSPS Research Fellow (PD)

E-mail: crotachi@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

**Abstract** This article provides an introductory review of behavioral neuroscience studies on vocal control and learning of songbirds. The general neural mechanism for audiomotor integration and learning that might be shared in songbirds and humans are also discussed.

**Keyword** Bengalese finches, Bioacoustics, Audiomotor integration, Auditory feedback, Reinforcement learning

### 1. はじめに

楽器演奏や発話には、音響特徴量の正確で素早い操作が必要である。そのためには、身体の運動制御に聴覚フィードバックを上手く反映させなければならない。このように聴知覚と身体運動を結び付けている脳内機構はいかなるものだろうか。本稿では「歌をうたう鳥」である鳴禽類をモデルとしておこなわれている発声制御の神経メカニズムの研究について概説する。特に、私の研究対象であるジュウシマツの歌行動を中心に説明する。さらに、トリとヒトの聴覚運動統合の研究で得られてきた知見にもとづいて両者を比較することで、知識を整理しつつ今後の研究について展望を述べたい。

### 2. ジュウシマツの歌行動

ジュウシマツは飼い鳥として昔から日本人にはなじみのある小鳥である。体格はスズメよりも小さく、体の色は白であったり、白地に茶色い斑点があたりする。ジュウシマツの歌（さえずり）は、さまざまな音の高さや音色を持つ 50~100 ミリ秒程度の短い歌要

素（ノート）が、複雑な規則で並んで構成されている（図1）。ジュウシマツの歌は求愛行動であり、オスはメスに対してうたうが、メスはうたわない。ただしオス1羽だけでも頻繁にうたう。これは練習の意味があるのだろうと考えられている。

ジュウシマツは飼い鳥として家畜化された種であり野生にはいない。もとは江戸時代に、中国や東南アジアに広く分布するコシジロキンパラが九州に輸入されたのが始まりであり、およそ250年間にわたって家禽として飼育されてきた[1]。その間、主に外見の美しさや珍しさについて人為的な選択交配が重ねられ、もとのコシジロキンパラとは異なる見た目となった。それに付随して歌も変化した。野生のコシジロキンパラの歌は、声が小さく、8種類程度のノートが定型的な順序で繰り返される。一方でジュウシマツは声が大きく、ノートが複雑な順序で連なる歌をうたう。

ジュウシマツのヒナは、孵化後約20日齢で巣の外にでられるようになり、そのころに手本の歌を覚える。この時期は感覚学習期（sensory learning）といい、手

本となる歌の聴覚記憶を形成するが、まだ自分ではうたわない。その後、35日齢程度になると自分でうたい始める。この頃は感覚運動学習期（sensory-motor learning）といい、聴覚フィードバックと手本の聴覚記憶とを照合し、発声を修正しながら徐々に手本に近づけていく。はじめはとても小さな声で不明瞭な歌をうたっているが、60日齢頃になると音が明瞭になる。しかしそのノートの順序を間違えたりする。120日齢頃になると音も順序も安定し、「結晶化」した成鳥の歌となる。すなわち、卵から孵ってからおよそ4カ月間かけて歌を学ぶのである（図1C）。感覚学習期のあいだに他の鳥の歌を全く聞かせないように隔離飼育すると、正常な歌を学習することができない。また、感覚運動学習期に聴覚を剥奪すると学習がうまくいかず、やはり正常な歌をうたうことができない。さらに、成鳥になって歌が完成しても、正しい歌を維持（maintenance）するために常に学習しつづけているようだ。聴覚を剥奪したり、聴覚フィードバックを変形したりすると、いったん完成したと思われた歌が徐々に変化してしまうからである。

## 2.1. 歌の神経回路

鳥類の前脳は、その細胞構築および機能的な特徴から、外套（pallium）と基底核（basal ganglia）に大きく分けることができる。これらは人間を含む哺乳類の大脳皮質と大脳基底核の構造に対応しており、同様の機能分担がある[2]。鳴禽の脳内には、歌に関わる神経核群が外套と基底核それぞれに分布している。そのため、鳴禽の脳は、大脑と基底核の情報のやり取りを調べるモデルとしても研究されてきた。なお以降の鳴禽の神経構造についての記述は、おもにキンカチョウを対象とした研究の成果を参考している。キンカチョウはジュウシマツと同じカエデチョウ科に属し、同様の過程を経て歌を学習する。ここでは両者は共通した神経機構をもつと考え、必要でないかぎり区別しない。また神経核の名称については最後にまとめて付記した。

### 2.1.1. 直接経路

歌の発声にかかわる神経回路は直接投射系（direct pathway）と呼ばれる。この経路内の主要な神経核は、外套にある HVC と RA である（図2）。HVC のニューロンは RA に投射している。さらに RA は脳幹にある運動ニューロンに投射しており、ここで実際の筋肉運動の信号が作り出されて発声が生じる。大まかにいって HVC では歌要素の順列が、RA では各歌要素の運動指令が作り出されるようだ。HVC を部分的に損傷すると特定の系列が部分的に損なわれ、RA の部分損傷により特定ノートが脱落する[1], [3]。

トリの声は鳴管（syrinx）により作り出される。鳴管は気管の分岐点にあり、分岐のすぐ下の左右の管内

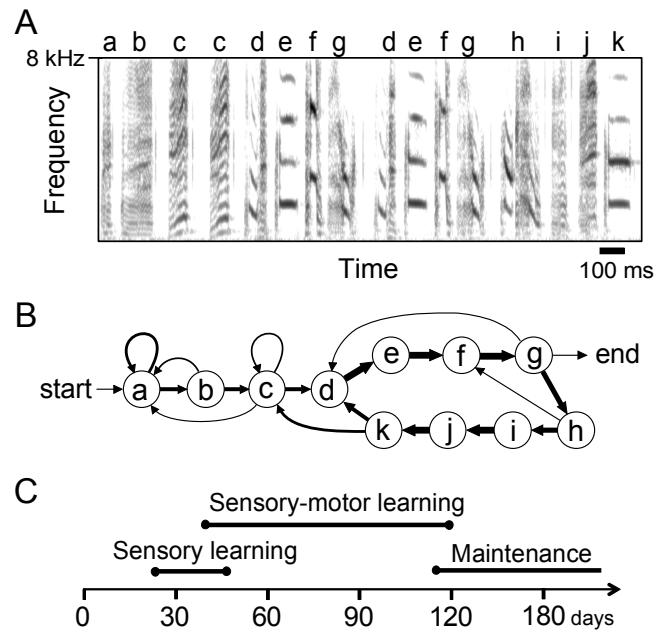


図1. (A) ジュウシマツの歌のスペクトログラムの例。(B) ノートの遷移パターンの図。太い矢印は遷移確率が高いことを示す。(C) 歌の発達スケジュール。

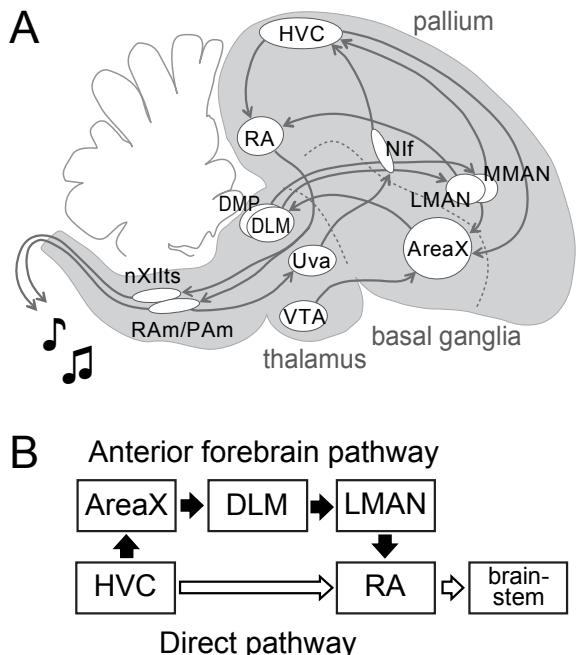


図2. (A) 鳴禽の歌生成に関わる神経核とそれらの投射関係。聴覚入力の経路は省略した。(B) 歌回路の直接投射系（direct pathway）と迂回投射系（前方前脳経路；anterior forebrain pathway）の模式図。

にそれぞれ声帯に相当する膜組織がある。この膜が振動することで音ができる。左右で2つの音源を持つため、その組み合わせにより多様な音を作り出すことができる。鳴管と呼吸器系の筋肉群は脳幹の異なる神経核が制御している。RAはこれら脳幹の神経核を介して、発声にかかわる筋肉を制御している。RAの各ニューロンの神経活動と歌の音響的特徴（基本周波数やスペクトル包絡など）との対応関係はあまり明確でない。ニューロン集団の組み合わせで、特定の音響的特徴に対応する運動指令を形成しているようだ[4], [5]。

HVCからRAへの入力は、歌発声の時間的な制御のための「CPUのクロック」のようなものとして働くという説がある[6]–[8]。HVCはRAに歌の間中ずっと、数ミリ秒の高頻度活動（バースト）を約10ミリ秒間隔で出力するようだ[7]。それぞれのニューロンは歌内の異なる箇所に合わせて活動する。そしてそれぞれ特定のRAニューロン群を活性化し、特定の音響構造を持った声を出力させる。このようにして歌要素の順列が制御されていると考えられる。HVC内で順々に生じるバースト発火は、HVC内の内部結合によって「ドミノ倒し」のようにして生じると考えられている[7]。この仮説は、HVCだけを体温より5°Cほど冷やすと歌が全体的に20%長くなる（遅くなる）という発見からも支持される[6]。HVCは歌の時間的な制御を担っていることは確からしい。ただし、HVCの個々のバーストは周期的に発火するクロックではなく、歌内の細かな運動ジェスチャにそれぞれ対応しているという説[9]もあり、まだ結論は出ていない。

### 2.1.2.迂回経路

直接投射系とは別に歌の学習にかかわる神経回路が存在する。これは迂回投射系あるいはanterior forebrain pathway (AFP)と呼ばれる。HVCはRAだけでなく基底核にあるAreaXという神経核にも投射する。この領域は哺乳類の基底核の線条体および淡蒼球に相当し、それぞれの特徴を示すニューロンが混在する[2], [10], [11]。AreaXからの出力は、視床のDLMを経由して、外套のLMANに到達する。そしてLMANはRAに投射するとともに、出力を一部AreaXに戻している。このAreaXを経由してRAに到達する経路が迂回投射系であり、歌の学習への関与が示してきた。歌が下手な幼鳥のころに迂回投射系を損傷すると歌はうまくならないが、歌が完成した成鳥では、迂回投射系を損傷しても変な歌になることはない[12], [13]。このことから、歌の学習には迂回投射系が関わるが、学習された歌は直接投射系に保存されるものと考えられる。

歌の変化は、LMANがHVC-RA間の神経結合を変化させることにより生じるようだ。例えば、すでに歌が完成した成鳥でも、聴覚を剥奪すると半年後には歌が

劣化している。これは聴覚フィードバックを正しく評価できなくなり、でたらめな学習が生じるからだと考えられる。しかし同時に、迂回投射系の出力核であるLMANを損傷させると、歌は変化せず保たれる[14]。これはLMAN損傷により学習に必要な信号が反映されなくなるために、歌は変化しなくなると解釈できる。

### 2.2. 学習と維持の仕組み

歌の学習と維持の仕組みを知るには、聴覚フィードバックを人為的に操作して、歌にどのような音響的変化を引き起こすのかを調べることが有効である。ジュウシマツでも、ヒトと同様に、うるさい背景雑音の中では反射的に声が大きくなるLombard効果が存在する[15]。また、小さな小鳥用ヘッドホンを使って聴覚フィードバックの基本周波数をシフトさせると、それを補償するように声を変化させる[16]。ただしこの補償は数日かけておこるため、ヒトで観測される即時的な補償反応[17]とは異なる。おそらく、うたうたびに徐々に再学習しているのだろう。

近年では鳴禽の歌学習を強化学習の枠組みでとらえた実験的研究がさかんに行われている。TumerとBrainard(2007)[18]は、歌の特定ノートの基本周波数が、うたうたびに僅かにばらつくことに着目し、その基本周波数がある閾値よりも低ければ、即座に短い雑音を提示する実験をおこなった。するとトリは雑音を避けるように、そのノートの基本周波数を徐々に上昇させた。条件を逆にすれば、基本周波数を下げさせることもできた。これは雑音が混じった音は「下手なノート」であり、ある種の罰刺激（負の強化子）として働くために、この罰を回避して「上手いノート」となるよう歌を変形させたのだと考えられる。

雑音を回避させるような歌のバイアスにはLMANが直接関与する。この雑音回避実験を朝に開始すると、夕方にかけて徐々に歌が変化する。基本周波数が十分に変化した夕方頃に、LMANの神経活動を一時的に止めると歌が朝の状態に戻ってしまう[19], [20]。しかし翌朝にLMANの活動を止めても、前日の朝の状態まで戻りきらず、変化がある程度残る。すなわち、日中は迂回投射系で歌を変化させる信号が作り出され、LMANからRAへの投射を通じて歌が変化するが、この変化は夜間を通じて直接投射系に徐々に定着し、LMANに依存しなくなるのだと考えられる。

このバイアス信号はどのように算出されるのだろうか。歌学習の強化学習モデル[21], [22]はAreaXの貢献を示唆している。AreaXは哺乳類の線条体と淡蒼球に相当している。これらの領域は哺乳類でも強化学習の座であること示唆されている[23]。AreaXはHVCからの入力と、報酬系であるVTAからのドーパミン作動性の入力を持つ[24]ため、自身の運動を監視しそれを

評価して行動を修正するのにちょうどよい。LMAN の神経活動にばらつきが大きく、歌と神経活動のばらつき量が相関することから、歌にばらつき生み出す役割をもつと考えられる [25]。AreaX は報酬系からの入力にしたがい、LMAN を通じて RA に送り出すばらつき信号に偏りをつくりだすことで、歌学習を可能にしているのだろう [26], [27]。

### 3. トリとヒトの神経回路の機能的共通性

ここまで述べてきたトリの歌学習研究の成果に、ヒトの聴覚運動統合の研究の知見を合わせ、両者の共通性を検討したい。そこで、ひとつの試みとして、ヒトとトリの神経回路を同じような表し方で図にした（図 3）。そもそも脳の構造がかなり異なる種間の比較であるので、細胞構築や局所回路の相違には目をつぶっていただきたい。しかし、同様の行動を可能にするための仕組みであれば、機能的に相同的な構造を持っていると考えるのもそう悪くはないだろう。

まずヒトの聴覚運動統合について少し解説し、その後トリとの対応をみる。ヒトの知覚運動統合の神経基盤は、おもに視覚-運動系を対象として調べられてきた。リーチングやグラスティングを課題とした研究によって、後側頭頂皮質と前運動皮質（PMC）が視覚情報を運動指令に統合する機能を持つことが示されてきた。一方で、聴覚運動統合については最近ようやくコンセンサスが得られてきており、側頭平面（PT）と PMC が関与する可能性が示されつつある。PT は一次聴覚野のあ

る上側頭平面後方に位置し、前運動野や前頭前野に神経連絡を持つ [28], [29]。したがって、PT は聴覚知覚をより高次の認知処理や運動反応へ結び付ける中継点 [30], [31] であるとみられている。また、PT は復唱課題で賦活が増大することから、聴取内容から適切な運動ジェスチャを生成するための聴覚運動統合をおこなっているとも考えられている [32], [33]。一方、PMC が視覚運動統合での役割と同様の役割を、聴覚運動統合でも果たす可能性が示唆されている [34], [35]。さらに、PMC と PT の機能的結合が、音声生成 [36], [37] やリズム同期タッピング [38] に貢献することを示す研究もある。Tachibana ら [39] は、指先でピッチの操作をする単純な課題においても、この PT-PMC が聴覚運動統合に特異的に賦活することを示した。

これらのヒトで得られた知見は、トリではどのように対応するだろうか。ここでは、ヒトの PT にはトリの NIf を対応させた。NIf は高次聴覚野からの投射を受け、かつ、HVC への投射を持つ。また一方で Uva を経由して筋運動の再求心信号を受け取る可能性がある。NIf は歌生成系の中では HVC の上流にあること示唆する報告がある [40]。また、まさにヒトの音声知覚・制御における PT の役割と同等であると主張する研究もある [41]。このようなことから、聴覚情報を運動制御へと橋渡しする箇所であると考えた。

トリの HVC は聴覚系の感覚入力を受けており、RA よりも高次の運動指令を表現している。また RA は直

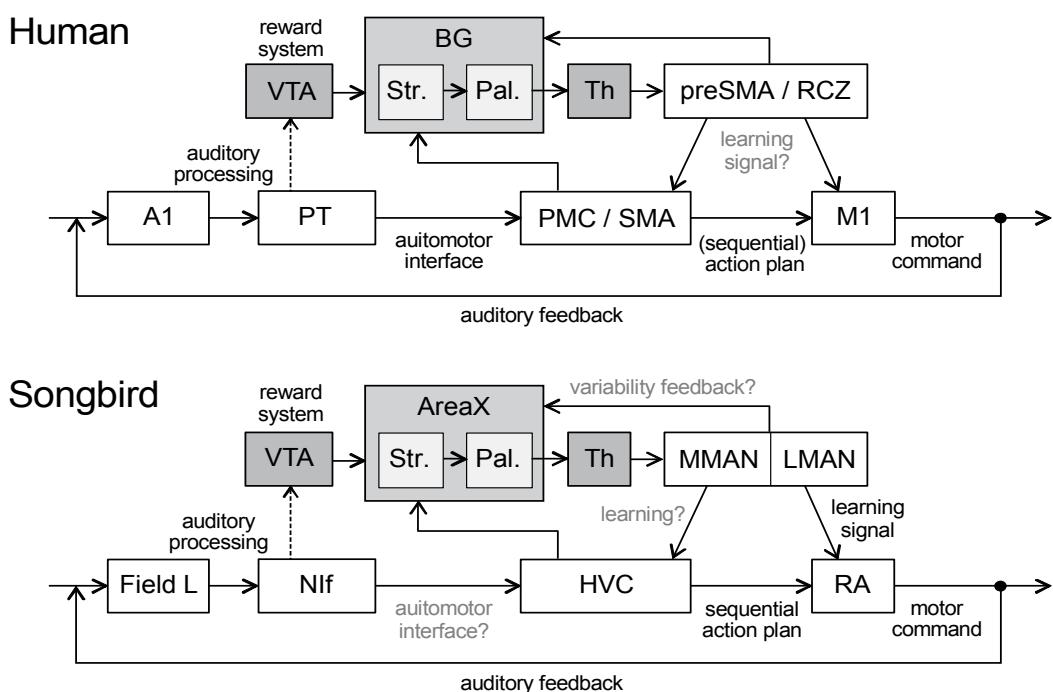


図 3. トリとヒトの統一的な神経回路モデルの試み。上段はヒト、下段は鳴禽。点線は間接的な投射を示す。聴覚運動統合、発声学習に重要と思われる部位・神經核および結合のみ書き入れているのでこれ以外に結合が無いというわけではない。白色の領域は皮質（鳴禽では外套）を、灰色はそれ以外の構造体（基底核、視床、脳幹神經核）をあらわす。各領域の正式な名称については本稿末尾にまとめて記した。

接的に筋制御指令を表現している。この HVC と RA の関係性は、ヒトの PMC と M1 に近いと考えられる。しかしトリの HVC は歌の時系列に関わる信号を作り出すことから、動作の自発的開始や時系列行動の順序制御にかかわる SMA[42], [43]とも類似している。聴覚関連領域としては、ヒトの一次聴覚野 A1 にトリの外套にある一次聴覚神経核である Field L を対応させた。

いわゆる報酬系の一部である VTA が強化学習に果たす役割はヒトとトリで共通するようだ[24], [44]。しかし、聴覚運動統合の文脈に合致する皮質（外套）から報酬系への入力経路ははつきりしない。ここでは高次聴覚系からの間接的な経路として点線で示した。

トリの基底核-視床投射についてはヒトの基底核-視床経路と相同意識が高い。一方で視床から LMAN あるいは MMAN への投射をどのように考えるかは難しい。また、LMAN/MMAN は外套にあるので、視床-皮質 (thalamocortical) 系とみるのが妥当であるが、これらの神経核自体に相当する領域はあるか。ここでは、ヒトの大脳の内側面前方にある運動関連領域 (preSMA, RCZ) に対応すると考えた。これらの領域は行動および知覚上の誤差に感受性が高く[45], [46]、強化学習における報酬予測誤差との関連が示唆されている[47]。また、preSMA は運動の遂行自体における関与は少ないが、課題の要求に合わせて動作を選択したり、動作仕方を変えたりする場合に活動する[48], [49]。これらのことから、運動の遂行自体ではなく強化学習にもとづく運動学習に関与すると考えた。

さて、このように比較してみると、トリでは HVC-RA, LMAN の研究はよく進んでいるが、聴覚入力を運動系に統合する仕組みについてはまだ曖昧であるようだ。一方で、ヒトでは発声を含む聴覚運動統合の文脈において、強化学習がどのような役割を果たすのかについてはまだ研究がほとんどない。

#### 4. おわりに

本稿ではジュウシマツを中心に鳴禽の行動神経科学研究について、ほんの入り口を概説した。加えて、ヒトとの対比により知識を整理しつつ、まだあまり手が付けられてない箇所について指摘した。本稿では詳しく触れなかったが、発話や歌のように高い時間精度が要求される状況で、聴覚フィードバックにもとづき複雑な筋肉制御を学習する仕組みについては、まだまだ研究の余地がある。その一部は、私が現在取り組んでいる研究の予備的データとして、本シンポジウムの研究紹介にて報告するので、そちらも参照されたい。

鳴禽をモデルとした神経科学研究は珍しいと思われるかもしれない。しかし実は欧米ではそれなりに大きな研究コミュニティを持っている。日本では小鳥の歌に興味をもつ人は多く、昔から一般レベルでの観察

研究の積み重ねがあるが、科学的研究となるとまだ少ない。本稿で少し試みたとおり、鳴禽に限らず発声する動物や聴覚がすぐれた動物を対象とすることで、かえって人間が分かるということも多くある。この分野には音声や音楽の信号処理・記号処理を生業とする「音響屋」ができる仕事がまだまだあるだろう。本稿ではさらに、ヒト研究やトリ研究の最新の話も色々紹介したかったのだが、現状で紙面と気力が尽きた。

#### 略称

[鳴禽] **RA**: robust nucleus of the arcopallium; **HVC**: (proper name); **AreaX**: (proper name); **DLM**: medial portion of the dorsolateral thalamus; **LMAN**: lateral magnocellular nucleus of the anterior nidopallium; **MMAN**: medial magnocellular nucleus of the anterior nidopallium; **NIf**: nucleus interface of the nidopallium; **Field L**: (proper name); **Str**: striatal neuron; **Pal**: pallidal neuron; **Th**: thalamus.

[ヒト] **A1**: primary auditory area; **M1**: primary motor area; **PT**: planum temporale; **PMC**: premotor cortex; **BG**: basal ganglia; **VTA**: ventral tegmental area; **SMA**: supplementary motor area; **RCZ**: rostral cingulate zone; **preSMA**: presupplementary motor area; **Str**: striatum; **Pal**: globus pallidus;

#### 参考文献

- [1] 岡ノ谷一夫, さえずり言語起源論. 岩波書店, 2010.
- [2] E. D. Jarvis et al., "Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution.", *Nat. Rev. Neurosci.*, vol.6, no.2, pp.151–9, 2005.
- [3] K. Okanoya, "The Bengalese finch: a window on the behavioral neurobiology of birdsong syntax.", *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol.1016, pp.724–35, 2004.
- [4] A. Leonardo, M. S. Fee, "Ensemble coding of vocal control in birdsong.", *J. Neurosci.*, vol.25, no.3, pp.652–61, 2005.
- [5] S. J. Sober, M. J. Wohlgemuth, and M. S. Brainard, "Central contributions to acoustic variation in birdsong.", *J. Neurosci.*, vol.28, no.41, pp.10370–9, 2008.
- [6] M. A Long, M. S. Fee, "Using temperature to analyse temporal dynamics in the songbird motor pathway.", *Nature*, vol.456, no.7219, pp.189–94, 2008.
- [7] M. A. Long et al., "Support for a synaptic chain model of neuronal sequence generation," *Nature*, vol.468, no.7322, pp.394–399, 2010.
- [8] D. Z. Jin et al., "Intrinsic bursting enhances the robustness of a neural network model of sequence generation by avian brain area HVC.", *J. Comput. Neurosci.*, vol.23, no.3, pp.283–99, 2007.
- [9] A. Amador et al., "Elemental gesture dynamics are encoded by song premotor cortical neurons.", *Nature*, vol.495, no.7439, pp.59–64, 2013.
- [10] M. A. Farries, D. J. Perkel, "A telencephalic nucleus essential for song learning contains neurons with physiological characteristics of both striatum and globus pallidus.", *J. Neurosci.*, vol.22, no.9, pp.3776–87, 2002.
- [11] J. H. Goldberg et al., "Singing-related neural activity distinguishes two putative pallidal cell types in the songbird basal ganglia: comparison to the primate internal and external pallidal segments.", *J. Neurosci.*, vol.30, no.20, pp.7088–98, May 2010.
- [12] K. W. Nordeen, E. J. Nordeen, "Long-term maintenance of song in adult zebra finches is

- no.affected by lesions of a forebrain region involved in song learning.,” *Behav. Neural Biol.*, vol.59, pp.79–82, 1993.
- [13] C. Scharff, F. Nottebohm, “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, no.9, pp.2896–913, 1991.
- [14] M. S. Brainard, A J. Doupe, “Interruption of a basal ganglia-forebrain circuit prevents plasticity of learned vocalizations.,” *Nature*, vol.404, no.6779, pp.762–6, 2000.
- [15] K. I. Kobayasi, K. Okanoya, “Context-dependent song amplitude control in Bengalese finches.,” *Neuroreport*, vol.14, no.3, pp.521–4, 2003.
- [16] S. J. Sober, M. S. Brainard, “Adult birdsong is actively maintained by error correction.,” *Nat. Neurosci.*, vol.12, no.7, pp.927–31, 2009.
- [17] T. A. Burnett et al., “Voice F0 responses to manipulations in pitch feedback.,” *J. Acoust. Soc. Am.*, vol.103, no.6, pp.3153–61, 1998.
- [18] E. C. Turner, M. S. Brainard, “Performance variability enables adaptive plasticity of ‘crystallized’ adult birdsong.,” *Nature*, vol.450, no.7173, pp.1240–4, 2007.
- [19] S. Andalman, M. S. Fee, “A basal ganglia-forebrain circuit in the songbird biases motor output to avoid vocal errors.,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol.106, no.30, pp.12518–23, 2009.
- [20] T. L. Warren et al., “Mechanisms and time course of vocal learning and consolidation in the adult songbird.,” *J. Neurophysiol.*, vol.106, no.4, pp.1806–21, 2011.
- [21] K. Doya, T. J. Sejnowski, “A computational model of avian song learning,” in *The new cognitive neurosciences*, M. S. Gazzaniga, Ed. MIT Press, 2000, pp.469–482.
- [22] R. Fiete et al., “Model of birdsong learning based on gradient estimation by dynamic perturbation of neural conductances.,” *J. Neurophysiol.*, vol.98, no.4, pp.2038–57, 2007.
- [23] M. Shidara et al., “Neuronal signals in the monkey ventral striatum related to progress through a predictable series of trials.,” *J. Neurosci.*, vol.18, no.7, pp.2613–25, 1998.
- [24] S. D. Gale et al., “A novel basal ganglia pathway forms a loop linking a vocal learning circuit with its dopaminergic input.,” *J. Comp. Neurol.*, vol.508, no.5, pp.824–39, 2008.
- [25] M. H. Kao et al., “Contributions of an avian basal ganglia-forebrain circuit to real-time modulation of song.,” *Nature*, vol.433, no.7026, pp.638–43, 2005.
- [26] S. Kojima et al., “Task-related ‘cortical’ bursting depends critically on basal ganglia input and is linked to vocal plasticity.,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol.110, pp.4756–4761, 2013.
- [27] M. S. Fee, J. H. Goldberg, “A hypothesis for basal ganglia-dependent reinforcement learning in the songbird.,” *Neuroscience*, vol.198, pp.152–70, 2011.
- [28] L. M. Romanski, P. S. Goldman-Rakic, “An auditory domain in primate prefrontal cortex.,” *Nat. Neurosci.*, vol.5, pp.15–16, 2002.
- [29] M. Petrides, D. N. Pandya, “Association fiber pathways to the frontal cortex from the superior temporal region in the rhesus monkey.,” *J. Comp. Neurol.*, vol.273, pp.52–66, 1988.
- [30] S. K. Scott, I. S. Johnsrude, “The neuroanatomical and functional organization of speech perception.,” *Trends Neurosci.*, vol.26, pp.100–107, 2003.
- [31] T. D. Griffiths, J. D. Warren, “The planum temporale as a computational hub,” *Trends in Neurosciences*, vol.25, pp.348–353, 2002.
- [32] G. Hickok, D. Poeppel, “Dorsal and ventral streams: A framework for understanding aspects of the functional anatomy of language,” *Cognition*, vol.92, pp.67–99, 2004.
- [33] G. Hickok, D. Poeppel, “The cortical organization of speech processing.,” *Nat. Rev. Neurosci.*, vol.8, pp.393–402, 2007.
- [34] A. Kurata, et al., “Activation of the dorsal premotor cortex and pre-supplementary motor area of humans during an auditory conditional motor task.,” 2000.
- [35] R. J. Zatorre et al., “When the brain plays music: auditory-motor interactions in music perception and production.,” *Nat. Rev. Neurosci.*, vol.8, pp.547–558, 2007.
- [36] B. Osnes et al., “Effective connectivity analysis demonstrates involvement of premotor cortex during speech perception,” *Neuroimage*, vol.54, pp.2437–2445, 2011.
- [37] T. Paus et al., “Modulation of cerebral blood flow in the human auditory cortex during speech: role of motor-to-sensory discharges.,” *Eur. J. Neurosci.*, vol.8, pp.2236–2246, 1996.
- [38] L. Chen et al., “Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms,” *Neuroimage*, vol.32, pp.1771–1781, 2006.
- [39] R. O. Tachibana et al., “Novel approach for understanding the neural mechanisms of auditory-motor control: Pitch regulation by finger force,” *Neurosci. Lett.*, vol.482, pp.198–202, 2010.
- [40] T. Hosino, K. Okanoya, “Lesion of a higher-order song nucleus disrupts phrase level complexity in Bengalese finches.,” *Neuroreport*, vol.11, no.10, pp.2091–5, 2000.
- [41] B. Lewandowski et al., “At the interface of the auditory and vocal motor systems: NIIf and its role in vocal processing, production and learning.,” *J. Physiol. Paris*, vol.107, no.3, pp.178–92, 2013.
- [42] J. Tanji, K. Shima, “Role for supplementary motor area cells in planning several movements ahead.,” *Nature*, vol.371, no.6496, pp.413–6, 1994.
- [43] J. Tanji, “Sequential organization of multiple movements: involvement of cortical motor areas.,” *Annu. Rev. Neurosci.*, vol.24, pp.631–51, 2001.
- [44] W. Schultz et al., “A neural substrate of prediction and reward,” *Science*, vol.275, no.5306, pp.1593–9, 1997.
- [45] W. J. Gehring et al., “A neural system for error detection and compensation,” *Psychol. Sci.*, vol.4, no.6, pp.385–390, 1993.
- [46] T. A. Klein et al., “Neural correlates of error awareness.,” *Neuroimage*, vol.34, no.4, pp.1774–81, 2007.
- [47] C. B. Holroyd, M. G. H. Coles, “The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity.,” *Psychol. Rev.*, vol.109, no.4, pp.679–709, 2002.
- [48] A. Isoda, J. Tanji, “Participation of the primate presupplementary motor area in sequencing multiple saccades.,” *J. Neurophysiol.*, vol.92, no.1, pp.653–9, 2004.
- [49] E. Hoshi, J. Tanji, “Differential roles of neuronal activity in the supplementary and presupplementary motor areas: from information retrieval to motor planning and execution.,” *J. Neurophysiol.*, vol.92, no.6, pp.3482–99, 2004.