

听觉反馈与鸣禽鸣唱学习可塑性*

侯国强 李东风**

(华南师范大学生命科学学院, 广州 510631)

摘要 对近年来听觉反馈在鸣禽鸣唱学习可塑性方面的研究进行综述。鸣禽的鸣唱学习与人类的语言学习都是一种依赖于听觉反馈的模仿学习。在鸣唱学习过程中, 幼鸟根据听觉反馈的信息对鸣唱进行比较和修正, 使其不断完善; 在鸣唱维持过程中, 成鸟通过听觉反馈实时监测自己鸣唱的完整性与准确性, 使鸣唱保持稳定。鸣唱的输出与听觉反馈信息在鸟脑中得到整合, 并指导下一次鸣唱做出适当的调整。近年来, 这种感觉与运动信息在鸣禽发声核团中的整合机制逐渐引起了国内外研究者的兴趣。其中, 新纹状体巨细胞核外侧部(LMAN)神经元对自鸣曲(BOS)高度选择性的听觉应答在鸣唱去稳定化过程中的作用, 以及高级发声中枢(HVC)中镜像神经元的发现, 为今后的研究提供了重要的线索。

关键词 听觉反馈, 鸣唱学习, LMAN, HVC, 鸣禽

学科分类号 Q189, Q495, Q957

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2008.00610

鸣禽的鸣唱学习与人类的语言学习十分相似。鸣禽是一类具有复杂发声行为的动物, 其具有特殊的发声器官——鸣管, 由于发声肌肉的协同控制, 它们的鸣曲多种多样, 不同种群间各具特色。鸣禽的鸣曲被用来选择配偶或宣示领地, 这种鸣曲已成为研究动物发声通讯以及推测人类语言学习机制的重要模型^[1,2]。鸣禽通过模仿同种成年个体的鸣曲来学习鸣唱, 通过听觉反馈(auditory feedback)调整叫声, 直到与记忆中的鸣曲模板相匹配。鸣禽的鸣唱学习依赖于鸣唱控制系统, 该系统是由鸣禽脑内的一些核团及其通路构成。到目前为止, 国内外的研究已证实了鸣唱控制系统主要由两条通路组成, 即鸣唱运动通路(vocal motor pathway, VMP)和鸣唱学习通路, 也称为前端脑通路(anterior forebrain pathway, AFP)^[2]。这两条通路都起源于高级发声中枢(high vocal centre, HVC), 并在前运动核团弓状皮质核(robust nucleus of the arcopallium, RA)处汇合, 将两条通路的信号整合, 通过 RA 将信号传导到舌下神经气管鸣管亚核(tracheosyringeal part of hypoglossal nucleus, nXIIts), 从而控制鸣禽的鸣唱行为。运动通路由 HVC 与 RA 直接形成突触而构成, 其主要功能是控制鸣曲的产生, 直接参与鸣禽的发声行为; 前端脑通路由 HVC 发出, 经过 X 区(Area X)→丘脑背外侧核(dorsolateral anterior thalamus nucleus, DLM)→新纹状体巨细胞核外侧部(lateral magnocellular nucleus of the anterior

neostriatum, LMAN), 最后通过 LMAN 将 AFP 中的信息传递给 RA, 其主要功能在于鸣曲的习得和维持^[2,3]。另外, 除了 LMAN→RA 的投射之外, LMAN→X 区也存在着突触连接, LMAN 与 X 区、DLM 形成了一个环路, 因此, 前端脑通路也被称为基底神经节——前脑环路。这个环路在鸣禽的鸣唱可塑性与听觉可塑性方面发挥着重要的作用(图 1)。

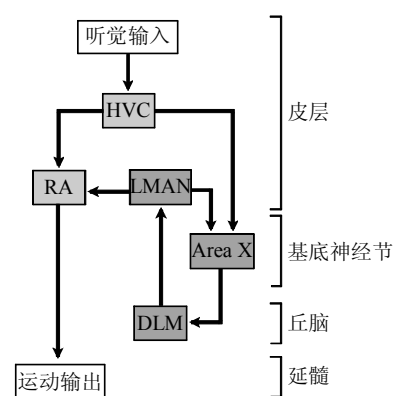


Fig. 1 Schematic view showing highly simplified view of the song control system^[4]

图 1 鸣禽鸣唱控制系统的简化图^[4]

* 国家自然科学基金资助项目(30370197, 30570232), 广东省自然科学基金资助项目(05005910)和中国科学院生物物理研究所脑与认知科学国家重点实验室资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 020-85211375-8613, E-mail: dfliwx@126.com

收稿日期: 2008-09-03, 接受日期: 2008-11-25

鸣禽的鸣唱学习是一种依赖于听觉反馈的模仿学习. 幼鸟鸣唱学习和成鸟鸣曲维持都需要听觉反馈的参与^[9]. 幼鸟在鸣唱学习过程中发出富于变化的鸣曲, 通过听觉反馈将自己的发音与成鸟鸣曲模板进行比较, 只保留相匹配的发音, 去掉错误的发音, 经过不断地尝试与修正, 最后习得的鸣曲与模板基本一致. 幼鸟在学习鸣曲的过程中, 叫声具有多样性的特点, 而这种多样性可以帮助幼鸟在不断地尝试学习中找到与成鸟鸣曲相匹配的部分, 并进行修正以达到模仿的目的. 对于许多种类的鸣禽来说, 习得的鸣曲会在性成熟时固定下来, 并保持稳定, 如果在成熟后阻断其听觉反馈, 稳定的鸣曲会逐渐发生退化^[6~8]. 因此, 从幼鸟到成鸟, 反馈在鸣曲的监测和维持过程中始终起着必不可少的作用, 并且这种反馈也是鸣唱控制系统听觉可塑性的重要基础.

1 听觉反馈与幼鸟鸣唱学习

鸣禽的鸣曲与人类的语言有很多共同之处, 它们都是通过发声器官和呼吸肌的协调运动来产生复杂的声音序列. 更重要的是, 语言与鸣曲都是后天习得的, 无论是在幼年还是成年, 它们都受到听觉的强烈影响. 无论是人类还是鸣禽在听觉丧失的情况下都无法正常学习发声. 即使成年后, 习得的鸣曲或语言也会在听觉丧失之后发生退化. 因此, 为了阐明发声学习过程中脑核团是怎样对听觉反馈进行评价, 怎样利用这种反馈来修正声音的输出, 鸣禽为我们提供了理想的模型系统^[9].

鸣禽的鸣曲学习一般分为两个阶段, 即感觉期(sensory phase)和感觉运动期(sensorimotor phase). 对于斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)来说, 感觉期大约在孵化后 60 天时结束, 而感觉运动期是在大约 30 天时开始, 并持续到 90 天左右, 这时鸣曲已基本稳定. 在这个种群中, 学习的两个时期存在一部分重叠. 鸣唱学习的感觉期也被称为敏感期(critical period), 在这一时期幼鸟通过听成年个体鸟的鸣曲产生记忆, 这种记忆被称为模板(template). 在感觉运动期开始之后, 幼鸟开始鸣唱, 并利用听觉反馈对自己不成熟的鸣唱与成鸟鸣曲模板进行比较, 不断修正和完善自己的发音, 直到与鸣曲模板相匹配. 因此, 成鸟指导曲与自鸣曲(bird's own song, BOS)的听觉经验是鸣曲学习的必要条件^[9, 10].

研究表明, 鸟类端脑的次级听觉区域对于听觉

记忆的形成和保存是非常重要的场所^[11]. 在这些区域中, 听觉核团旧皮质尾部(caudal mesopallium, CM)表现出编码同种鸣曲记忆的作用. 最近, Bauer 等^[12]的研究发现, 从 CM 到 HVC 存在着直接的神经元投射, CM 可将听觉信息直接提供给 HVC. CM 神经元在鸣唱或回放鸣曲时表现出的应答非常活跃, 表明了它们在鸣曲的感知和听觉反馈的处理过程中具有潜在的重要性. CM 将听觉信息投射到 HVC 后, 一般认为 HVC 再将听觉信息传递给前端脑通路. 在麻醉的鸟中, HVC 和前端脑通路中的神经元表现出听觉应答(auditory response), 对自鸣曲(BOS)的应答尤为强烈. 有证据表明, 前端脑通路神经元的听觉应答是受 HVC 中投射到 X 区神经元(HVC_x)的影响^[13]. 如果 HVC_x 神经元向前端脑通路提供听觉信息, 那么它们的鸣唱相关活动是否也包含听觉成分? HVC_x 神经元的听觉活动可能构成了一种发声评价信号, 用于学习鸣曲和修正错误. 为了证实 HVC_x 神经元中存在与听觉相关的活动, Kozhevnikov 等^[14]对幼年斑胸草雀(70~90 天)在正常鸣唱或存在异常听觉反馈干扰的情况下, 记录其 HVC_x 神经元的发放模式. 通过比较这两种情况下鸣唱时 HVC_x 神经元的发放模式, 验证在幼鸟鸣唱时这些神经元是否传递着听觉信息. 对于鸣唱时的斑胸草雀, 如果大音量地播放噪音进行干扰并不能使鸣曲立刻发生变化, 但在数周到数月的时间范围内会使其鸣曲逐渐退化^[15]. 这就暗示了在鸣唱过程中获得的听觉信息导致了鸣曲的可塑性变化. 在 Kozhevnikov 等^[14]的实验中, 他们通过噪声干扰幼鸟的听觉反馈, 几天之后所有鸟的鸣唱发生了明显的改变, 如某个音素的非正常重复, 鸣曲音节结构(syllable structure)的变化等等. 而且, 鸣曲的这些变化都是可逆的, 其音节序列(syllable sequence)和音节结构在去除异常反馈之后逐渐恢复到之前正常的水平. 但是, HVC_x 神经元的发放模式并没有因为异常听觉反馈的干扰而发生变化. 实验中所记录到的结果, 暗示了 HVC_x 神经元在鸣唱时的活动可能向前端脑通路传递着前运动序列准确的时间信息, 而非听觉信息. 即使是这样, 该实验也充分证明了幼鸟在失去正常听觉反馈的情况下是无法完成鸣曲学习的. 幼鸟根据听觉反馈的不同, 其鸣曲表现出了一定的可塑性. 可见, 听觉反馈在幼鸟学习鸣曲过程中对其鸣唱学习可塑性具有重要的影响.

2 听觉反馈与成鸟鸣曲维持

成鸟的鸣曲较稳定, 但通过致聋或持续地干扰其对自鸣曲的反馈, 成鸟的鸣曲结构逐渐发生退化^[6, 15]. 长期接受异常的反馈可以导致稳定的鸣曲发生改变, 这个过程被称为鸣曲的去稳定化(decrystallization). 鸣禽的 LMAN 对于依赖于反馈的鸣曲去稳定化是必不可少的, 损毁 LMAN 可以阻断由异常听觉反馈诱发的鸣曲去稳定化现象^[16]. 在正常成年斑胸草雀中, LMAN 神经元对自鸣曲表现出高度的选择性听觉应答, 这可能与鸣曲的维持相关. 如果是这样, LMAN 神经元应该在鸣曲去稳定化过程中保持对原来稳定的自鸣曲的选择性.

然而, Roy 和 Mooney 最近研究发现^[17], LMAN 神经元的听觉选择性(auditory selectivity)在鸣曲去稳定化过程中会发生转变, 并且所有经历去稳定化鸟的 LMAN 核团都在实验后期表现出了听觉可塑性(auditory plasticity). 在实验中, 他们通过切断成年雄性斑胸草雀的右侧鸣管神经, 使其自鸣曲产生变化, 从而改变其正常的听觉反馈, 使其鸣曲进一步发生去稳定化. 在此过程中, 鸣曲的特性发生了空间和时间两方面的变化. 鸣曲的空间特性变化主要是指其在频率(frequency)和谐波(harmonic)上的变化; 鸣曲的时间特性变化主要是指鸣曲在音节序列(syllable sequence)上的变化. 鸣曲的去稳定化实际上就是指时间特性逐渐发生变化的过程. 在切断鸣管神经之后, 鸣曲的空间特性立刻发生改变, 并且这种变化是快速的、显著且持久的, 但鸣曲的时间结构(temporal structure)在手术后至少两周内仍保持稳定. 在对 LMAN 的听觉选择性进行细胞内电生理记录时发现, 在断神经后的第一周, 成鸟 LMAN 神经元对断神经前的旧自鸣曲(oldBOS)表现出较强的选择性, 对手术后电生理记录之前的新自鸣曲(newBOS)的听觉应答很弱甚至没有. 这说明在断神经后较短的时间内, 扭曲的自鸣曲对于 LMAN 的听觉应答来说是无效的刺激. 然而, 在第二周, 新自鸣曲可以诱发一些鸟中 LMAN 神经元的强烈应答, 同时这些鸟对于旧自鸣曲的听觉应答减小. 在手术后的前两周, 鸣曲还没有发生去稳定化的情况下, 一些鸟中 LMAN 神经元的听觉选择性发生了转变(图 2). 在断神经第三周后, 有一部分鸟的鸣曲发生了去稳定化, 这些鸟被称为可塑性鸟(plastic birds), 而另一些鸟没有发生鸣曲去稳

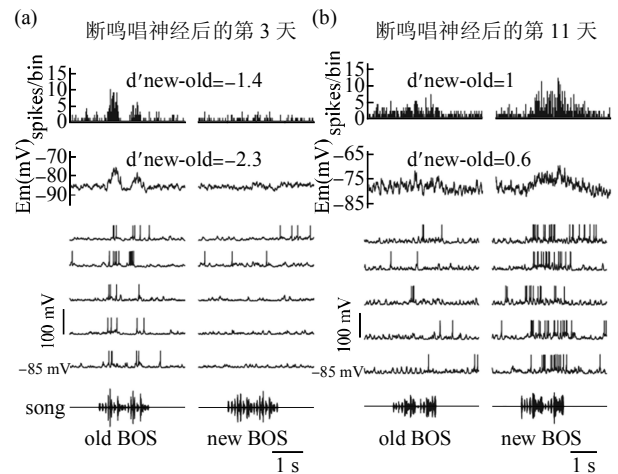


Fig. 2 Auditory responses in LMAN neurons measured with *in vivo* intracellular recordings during the first and second weeks after vocal nerve section^[17]

图 2 在断神经后的第一周和第二周, 利用新旧自鸣曲刺激, 对 LMAN 神经元的听觉应答进行细胞内电生理记录, 对所得到的结果进行比较^[17]

$d'_{\text{new-old}}$ 表示对鸣曲听觉应答的偏好, 正值表示 LMAN 听觉应答偏向 new BOS; 负值表示 LMAN 听觉应答偏向 old BOS.

定化, 则称之为非可塑性鸟(non-plastic birds). 通过电生理记录发现, 可塑性鸟的 LMAN 神经元对新自鸣曲表现出很强的听觉应答, 其听觉选择性已经由旧自鸣曲转向新自鸣曲. 对可塑性鸟的 LMAN 神经元来说, 新自鸣曲才是最有效的刺激. 而非可塑性鸟的鸣曲没有发生去稳定化, 旧自鸣曲对其 LMAN 神经元来说仍然是有效的刺激, 但其听觉选择性也向新自鸣曲的方向发生了一定的转变, 只是转变程度要比可塑性鸟小很多(图 3).

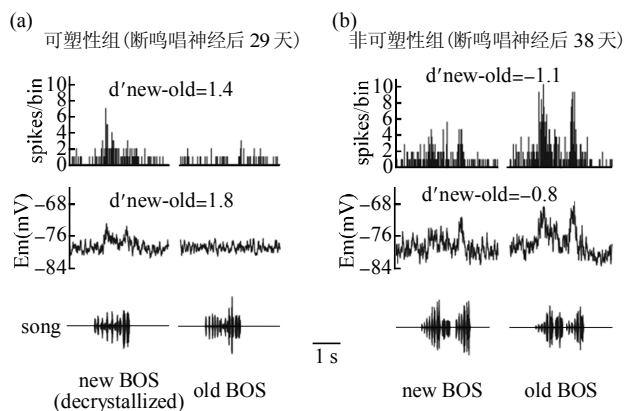


Fig. 3 Auditory responses recorded in LMAN neurons of plastic and non-plastic birds^[17]

图 3 可塑性鸟与非可塑性鸟 LMAN 神经元对 新旧自鸣曲的听觉应答^[17]

$d'_{\text{new-old}}$ 表示对鸣曲听觉应答的偏好, 正值表示 LMAN 听觉应答偏向 new BOS; 负值表示 LMAN 听觉应答偏向 old BOS.

另外, Roy 等分析这种听觉选择性的转变可能存在两种情况: 一是断神经后对新自鸣曲应答的获得反映了 LMAN 听觉应答的一种非选择性的提高, 即对旧自鸣曲之外的所有鸣曲都产生应答, 其中包括新自鸣曲; 二是 LMAN 神经元获得了对高度空间扭曲的鸣曲的一般听觉应答, 即对空间扭曲的所有鸣曲都会产生应答, 其中也包括新自鸣曲. 于是他们利用一系列非自鸣曲进行刺激, 如同种其他个体的鸣曲(CON), 与旧自鸣曲音节序列相反的鸣曲(REVold), 与新自鸣曲音节序列相反的鸣曲(REVnew) 以及同种其他个体断神经后的鸣曲(tsCON)等. 结果发现, LMAN 神经元对这些非自鸣曲刺激的应答很小甚至没有, 所以 LMAN 听觉应答的转变并不是一种非选择性的普遍提高, 而是对新自鸣曲发育出的一种高度选择性的应答.

斑胸草雀的鸣唱学习发生在幼年敏感期. 过去认为在鸣唱学习敏感期关闭后 LMAN 中的神经可塑性完全丧失. 但电生理记录的结果表明, LMAN 听觉可塑性并不受学习敏感期的限制, 鸣曲发育成熟之后, LMAN 听觉应答仍具有可塑性. 为什么在实验后期有些鸟的鸣曲发生了鸣曲去稳定化, 而另一些鸟却没有呢? 根据实验结果, 可塑性鸟的 LMAN 神经元发生了较强的应答转变, 而非可塑性鸟的应答转变程度较小, 所以, 在 LMAN 神经元的听觉可塑性与鸣曲去稳定化的鸣唱可塑性之间很可能存在某种重要联系, 其机制目前尚不清楚. 但可以肯定的是: 听觉反馈是鸣唱可塑性与听觉可塑性之间建立联系的重要桥梁. 综上所述, LMAN 在鸣曲去稳定化和鸣曲稳定性的维持中均起到重要作用, 而且这些作用都是建立在听觉反馈的基础之上.

3 听觉反馈与镜像神经元

镜像神经元(mirror neuron)最初是在猴子脑中鉴别出来的. 当猴子伸出手臂或看到其他个体也做出类似的动作时, 研究人员在这类神经元中检测到了发放^[18]. 脑成像研究发现, 在人类的脑中也存在着相似的神经活动, 暗示了镜像神经元可能在感知和学习等方面起作用^[19].

为了学习声音交流, 脑必须在听觉与发声运动之间建立关联, 并利用听觉信息来修正声音的输出. 有一种观点认为, 这种关联是建立在单个神经元的水平上, 当个体做出一个特殊的动作或观察到

其他个体做出一个相似的动作时, 这类神经元就会活跃起来. 虽然表现出精确的听觉-发声关联的神经元可以易化发声交流, 但它们一直无法被鉴别出来. 最近, Prather 等^[20]的研究取得了突破性进展, 他们在沼泽带鹀(*Melospiza georgiana*, swamp sparrow)的前脑发现了一类可以展示出精确听觉-发声关联的神经元. 这些神经元以一种在时间上十分精确的方式对自己曲库中的某些音节序列的听觉表现产生应答, 对其他鸟的鸣曲中相似的音节序列也产生应答. 当鸣唱相同的序列时, 这些神经元的活动模式几乎一致, 阻断听觉反馈也不能改变这种鸣唱相关的活动, 暗示了这是一种本能活动. 一种可能性是: 这类神经元的鸣唱相关活动与听觉反馈进行比较, 从而指导鸣曲的学习. Prather 等集中研究了 HVC, HVC 包含两种不同类型的投射神经元, 即 HVC→RA 的投射神经元(HVC_{RA})和 HVC→X 区的投射神经元(HVC_X). 鸣唱前运动核团 RA 的鸣唱相关活动和听觉活动表现出了相似的模式, 但其听觉活动已证实只发生在睡眠过程中^[21~23], 这样就很难判断这种听觉活动在清醒时发挥怎样的作用. 利用多种鸣曲刺激(包括自鸣曲和其他同种鸟的鸣曲)测定 HVC 神经元的听觉特性, 结果发现, 一部分 HVC_X 神经元对录音产生较强应答, 而 HVC_{RA} 神经元则完全没有应答. 沼泽带鹀的曲库中有 2~5 种鸣曲类型, HVC_X 神经元的听觉活动具有高度选择性, 对于单个 HVC_X 神经元细胞来说, 只有一种鸣曲类型才能诱发其听觉活动, 这种鸣曲类型被称为“初级鸣曲类型”(primary song type). 同一只鸟的不同 HVC_X 神经元细胞, 其初级鸣曲类型是不同的. 为了研究听觉 HVC_X 神经元是否在鸣唱时也是活跃的, 研究人员将沼泽带鹀放在可以相互交流的环境中, 通过交互轮唱的方式快速对单个神经元进行听觉和鸣唱相关活动的评价. 结果发现, 个体 HVC_X 神经元的活动在听和唱的时候都是活跃的. 值得注意的是, 在单一 HVC_X 神经元中, 鸣唱相关活动的平均时程与不鸣唱时同样鸣曲类型所诱发活动的平均时程是相同的. 所不同的是, 鸣唱相关活动包含动作电位的短脉冲群, 而听觉诱发的活动则由单一动作电位组成. 总之, 沼泽带鹀在听到或鸣唱初级鸣曲类型时, 其 HVC_X 神经元表现出了高度相似且时间精确的活动模式, 暗示了一种精确的感觉运动关联(图 4).

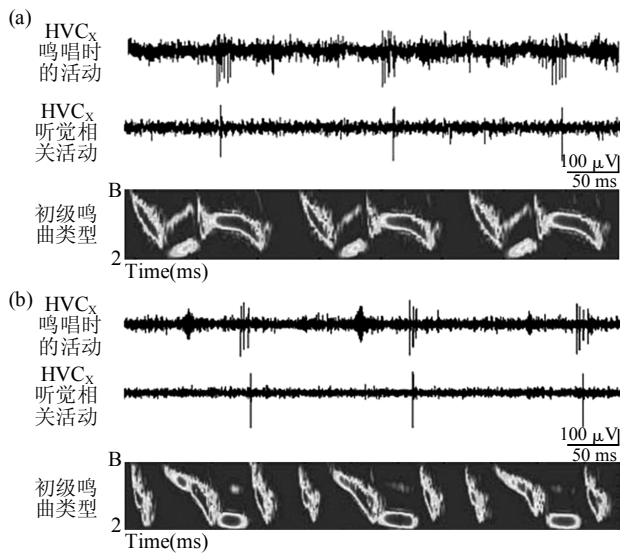


Fig. 4 HVC_x neurons exhibit a precise sensorimotor correspondence^[20]

图4 HVC_x 神经元表现出了一种精确的感觉运动相关性^[20] HVC_x 神经元的鸣唱和听觉相关的电生理活动(分别在顶部和中间行表示)与初级鸣曲类型(底部为其声谱图)相关联。

在一个简单的感觉运动相关模型中,运动相关的活动应该发生在其诱发的感觉反馈之前。实验中观察到:在鸣唱或听到特定鸣曲的过程中 HVC_x 细胞的动作电位时程非常相似。那么在鸣唱时的神经活动很可能是由于听觉反馈引起的,鸣唱相关的神经活动可能是鸣唱运动的一种“配套发放”(corollary discharge),即运动输出在神经活动中的表现,提供了听觉反馈对运动的评价。实验的观察结果表明,在鸣唱过程中 HVC_x 神经元活动是运动相关的“配套发放”^[20]。由于所有的镜像神经元都投射到前端脑通路,所以前端脑通路中的“配套发放”可能具有以下一些功能。首先,听觉和鸣唱的同时应答可能允许鸣曲的调整,鸣唱时的“配套发放”与鸣曲的听觉反馈可以进行比较,这种在线(online)的比较可能允许鸣曲的调整。其次,当一只鸟听到邻近的其他鸟模仿它的鸣曲,其镜像神经元可能将一种与“配套发放”相似的模式发送到前端脑通路中。随后,前端脑通路可以识别这个鸣曲,从而为这只鸟识别它的邻居提供了一种有效的机制。第三,镜像神经元对于模仿学习来说可能是必不可少的。幼鸟可以对自己鸣唱的“配套发放”与鸣曲模板在镜像神经元中应答的记忆进行比较,从而简化比较活动并易化模仿中的逐步提高过程^[24]。因此,对于鸣禽的鸣唱来说,在听觉反馈的

基础上镜像神经元通过“配套发放”将感觉与运动的信号整合到一起,通过比较对自鸣曲或其他鸟的鸣曲进行评价,从而指导鸣曲的学习和维持或与周围同种鸟进行交流。

在 Roy 等^[17]的实验中,在实验后期只有一部分鸟发生了鸣曲去稳定化,他们的结果暗示,听觉反馈形成了成年斑胸草雀 LMAN 神经元对自鸣曲的选择性。然而,大多数非可塑性鸟 LMAN 神经元的听觉选择性却没有发生明显的转变,可能反馈是与其他因素共同形成 LMAN 的听觉选择性。除了由自鸣曲诱发的听觉应答之外,LMAN 神经元还表现出了鸣唱相关的活动,这种活动很可能是来自 HVC 的运动“配套发放”,所以不能排除可塑性鸟 LMAN 中的“配套发放”很可能在鸣曲去稳定化之前发生了细微的变化,而非可塑性鸟前端脑通路中的“配套发放”可能对异常的反馈不太敏感,从而使 LMAN 的听觉选择性不能发生明显转变。当然,这些都只是推测而已,具体机制尚待今后进一步的研究阐明。

4 结语与展望

对于鸣曲或语言的学习和维持来说,听觉反馈的重要性毋庸置疑。除了人类以外,鸣禽是极少数具有发声交流学习能力的动物,所以其鸣唱控制神经系统是研究发声或语言学习记忆的理想模型^[25]。自 20 世纪 60 年代以来,运用声谱分析、电生理、组织学以及分子生物学等实验技术,鸣禽鸣唱学习记忆方面的研究得到突飞猛进的发展,并获得了一批有价值的理论成果。我们实验室主要运用电生理、组织学及声谱分析相结合的方法,对成年鸣禽的鸣唱可塑性进行研究,并取得了一定的成果,如:对成年雄性斑胸草雀的 HVC→RA 突触连接进行在体电生理记录,通过观察给予低频或高频刺激诱发的 HVC→RA 神经元电生理特性的变化,分析其突触可塑性^[26]。另外,城市噪声可以通过听觉反馈来影响鸟类的鸣曲,近几年来有关鸟类鸣声特性(频率、强度和曲目等)与环境噪声关系方面的研究也受到了国内外广泛的关注^[27,28]。相信在不久的将来鸣禽也会成为像枪乌贼、果蝇、海兔和线虫一样为生命科学的研究做出重要贡献的实验模型。

参 考 文 献

- 耿慧,李东风,蒋锦昌.鸟类的发声器官及其调控机制.生物物理学报,2005,21(6):397~403
- Geng H, Li D F, Jiang J C. Acta Biophys Sin, 2005, 21(6): 397~

- 403
- 2 Nottebohm F. The neural basis of birdsong. *PLoS Biology*, 2005, **3** (5): 759~761
 - 3 Thompson J A, Wu W, Bertram R, *et al.* Auditory-dependent vocal recovery in adult male zebra finches is facilitated by lesion of a forebrain pathway that includes the basal ganglia. *J Neurosci*, 2007, **27**(45): 12308~12320
 - 4 Bottjer S W. Silent synapses in a thalamo-cortical circuit necessary for song learning in zebra finches. *J Neurophysiol*, 2005, **94** (6): 3698~3707
 - 5 Leonardo A. Experimental test of the birdsong error-correction model. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**(48): 16935~16940
 - 6 Nordeen K W, Nordeen E J. Auditory feedback is necessary for the maintenance of stereotyped song in adult zebra finches. *Behav Neural Biol*, 1992, **57**(1): 58~66
 - 7 Okanoya K, Yamaguchi A. Adult Bengalese finches (*Lonchura striata* var. domestica) require real-time auditory feedback to produce normal song syntax. *J Neurobiol*, 1997, **33**(4): 343~356
 - 8 Tumer E C, Brainard M S. Performance variability enables adaptive plasticity of 'crystallized' adult birdsong. *Nature*, 2007, **450** (7173): 1240~1244
 - 9 Solis M M, Brainard M S, Hessler N A, *et al.* Song selectivity and sensorimotor signals in vocal learning and production. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, **97**(22): 11836~11842
 - 10 Mooney R. Sensitive periods and circuits for learned birdsong. *Curr Opin Neurobiol*, 1999, **9**(1): 121~127
 - 11 Bolhuis J J, Gahr M. Neural mechanisms of birdsong memory. *Nat Rev Neurosci*, 2006, **7**(5): 347~357
 - 12 Bauer E E, Coleman M J, Roberts T F, *et al.* A synaptic basis for auditory-vocal integration in the songbird. *J Neurosci*, 2008, **28**(6): 1509~1522
 - 13 Doupe A J, Konishi M. Song-selective auditory circuits in the vocal control system of the zebra finch. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, **88** (24): 11339~11343
 - 14 Kozhevnikov A A, Fee M S. Singing-related activity of identified HVC neurons in the zebra finch. *J Neurophysiol*, 2007, **97** (6): 4271~4283
 - 15 Leonardo A, Konishi M. Decrystallization of adult birdsong by perturbation of auditory feedback. *Nature*, 1999, **399**(6735): 466~470
 - 16 Brainard M S, Doupe A J. Interruption of a basal ganglia-forebrain circuit prevents plasticity of learned vocalizations. *Nature*, 2000, **404**(6779): 762~766
 - 17 Roy A, Mooney R. Auditory plasticity in a basal ganglia-forebrain pathway during decrystallization of adult birdsong. *J Neurosci*, 2007, **27**(24): 6374~6387
 - 18 Miller G. Mirror neurons may help songbirds stay in tune. *Science*, 2008, **319**(5861): 269
 - 19 Miller G. Reflecting on another's mind. *Science*, 2005, **308**(5724): 945~947
 - 20 Prather J F, Peters S, Nowicki S, *et al.* Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature*, 2008, **451**(7176): 305~310
 - 21 Dave A S, Margoliash D. Song replay during sleep and computational rules for sensorimotor vocal learning. *Science*, 2000, **290**(5492): 812~816
 - 22 Hahnloser R H, Kozhevnikov A A, Fee M S. Sleep-related neural activity in a premotor and a basal-ganglia pathway of the songbird. *J Neurophysiol*, 2006, **96**(2): 794~812
 - 23 Hahnloser R H, Wang C Z, Nager A, *et al.* Spikes and bursts in two types of thalamic projection neurons differentially shape sleep patterns and auditory responses in a songbird. *J Neurosci*, 2008, **28** (19): 5040~5052
 - 24 Tchernichovski O, Wallman J. Behavioural neuroscience: neurons of imitation. *Nature*, 2008, **451**(7176): 249~250
 - 25 孟 玮, 廖素群, 肖 鹏, 等. 鸟类学习记忆研究进展. *生物物理学报*, 2005, **21**(2): 85~89
Meng W, Liao S Q, Xiao P, *et al.* *Acta Biophys Sin*, 2005, **21**(2): 85~89
 - 26 Liao S Q, Liu W X, Xiao P, *et al.* *In vivo* synaptic transmission in the zebra finch high vocal center and robust nucleus of the arcopallium after different stimulus patterns. *Neural Regen Res*, 2008, **3**(5): 472~477
 - 27 Slabbekoorn H, Peet M. Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 2003, **424**(6946): 267
 - 28 Slabbekoorn H, den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds. *Curr Biol*, 2006, **16**(23): 2326~2331

Auditory Feedback and The Plasticity of Vocal Learning in Songbirds*

HOU Guo-Qiang, LI Dong-Feng**

(College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract Songbirds and humans both rely critically on auditory feedback for learning and maintaining accurate vocalizations. During vocal learning, juvenile songbirds learn to sing by using auditory feedback to match their variable song patterns to a memorized tutor model. During song maintaining, adult songbirds monitor the integrality and accuracy of its song on-line according to auditory feedback. This form of learning requires auditory-vocal integration. The output of songs and the information of auditory feedback are integrated in some areas of the bird's brain, and then direct next vocal activity. In recent years, the lateral magnocellular nucleus of the anterior neostriatum (LMAN) has been demonstrated that it is necessary for feedback-dependent song decrystallization, and LMAN neurons exhibit highly selective responses to auditory presentation of the bird's own song (BOS). Moreover, the discovery of mirror neurons in the high vocal centre (HVC) also provides a significant clue for further study in songbirds. Here the progress of auditory feedback and the plasticity of vocal learning in songbirds are reviewed in recent years.

Key words auditory feedback, vocal learning, LMAN, HVC, songbirds

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2008.00610

*This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (30370197, 30570232), The Natural Science Foundation of Guangdong Province (05005910) and The State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science in The Institute of Biophysics, The Chinese Academy of Sciences.

**Corresponding author.

Tel: 86-20-85211375-8613, E-mail: dfliswx@126.com

Received: September 3, 2008 Accepted: November 25, 2008