The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	霊長類の表情に関する序説
Author(s)	藤井, 尚教
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1978, 4, p. 267-294
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/11630
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

https://ir.library.osaka-u.ac.jp/

The University of Osaka

霊長類の表情に関する序説

藤　井　尚　教

目　次

はじめに
Ⅰ. Darwin の表情研究
Ⅱ. Darwin 以後の研究
Ⅲ. 表情の分類と記述
Ⅳ, 顔面筋の発達
Ⅴ. 表情の個体発達
Ⅵ, 表情のコミュニケーション機能

霊長類の表情に関する序説

はじめに

人間は進化の過程で，言葉と文字を獲得し，それらによって社会関係を成立，促進させ，また調節してきた。これらの言語的コミュニケーション手段は，高度に構造化されたものとして，人間を他の動物種より高いレベルに位置づけるものであった。しかし，人間において，言葉や文字が表す意味内容は正確に伝えられるとしても，それらは必ずしもその行為者の真の感情や意図を表しているとは限らず，偽られている場合もある。このような偽装可能性こそ人間存在の大きな特徴でもある。それゆえに，行為者の置かれている社会的文脈への表出された言語の適応度や，行為者の身振りや表情等の非言語的表出行動が，表出者の真の感情や意図の判断手がかりとなっている。

このような人間の特殊性に比べて，高度な言語的コミュニケーション手段を持たない動物種においては，特に，集団生活をおこなっている種では，非言語的表出行動が大きな比重を占め，言語的コミュニケーションと相まって，個体間の調節機能を果している。

本論文では，非言語的表出行動の中でも，視覚信号となる顔面の表情に焦点をあて，表情が非言語的コミュニケーション手段としてどのように発達，進化してきたかを分析の中心テーマとして，表情の研究史や顔面筋の発達等をもとに，表情の情動的側面や社会的機能等について概括し，考察を加えてみたい。

I. Darwin の表情研究

Darwin は有名な進化に関する著作をあらわした十三年後に，"The Expression of the Emotions in Man and Animals" (1872) を書いている。この本はほとんどの表情研究者によってまず最初に引用され，かつ表情研究の出発点とみなされている。Darwin は進化の立場から人間の表情の起源を明きらかにするために人間や多くの動物の表情を，特に人間の近縁種である霊長類の表情を，直接観察や解剖学的，神経学的，生理学的データをもとに分析した。彼において，表情とは顔面にあらわれた変化のみをさしているのではなく，身体の他の部分の運動や変化をも含んでいた。Darwin は表情研究の結論として次のような三大原則を提出している。

1. 有用な連合的習慣の原則

ある種の複合的動作あるいは精神状態のもとでは，ある感情や欲望等を和らげ，あるいは満たすために，直接または間接に役立つものである。そしてそれがいかに微弱であろうと，これと同一の精神状態が誘発される時は，必ず習慣と連合の力によって，同一の運動がたとえその時何の役に立たなくても遂行される傾向がある。習慣によってある精神状態と普通に連合したある種の動作は，意志によって一部分抑制されることがあるが，かかる場合，意志の支配をこうむることの少ない筋肉はなおも働こうとする極めて強い傾向を持ち，我々が表情的と認めるさまざまな運動をひき起こすに至る。またある場合においては，一つの習慣運動を抑止するために他の軽微な運動を必要とすることがあるが，それらの運動もまた等しく表情的である。

2. 相反の原則

ある種の精神状態は，第一の原則の場合のように，有用なある種の習慣的動作に導く。そこでこれと正反対のしかも何の役に立たない運動を遂行しようとする強い不随意的な傾向が働く。かかる運動もある場合には極めて表情的である。

3. 意志からまったく独立し，またある程度習慣からも独立した神経系の構造に関する動作の原則

感覚中枢が強く刺激される時，神経力が過剰に生み出され，この神経力は神経細胞の連絡または習慣によってある一定の方向に伝達されるか，もしくはその神経力の供給が一時阻止されるように見えることがある。かくして，我々が表情的と認める種々の結果が生じる。この第三の原則は略して神経系の直接作用の原則と呼んでもいいであろう（村上訳（1948）より引用）。

第一原則では，表情が個体の内的緊張状態の緩和に役立つとする表情の有用性と，それゆえに表情は特定の精神状態と結びついて習慣化され，無意志性をおびてくるという表情の不随意性を強調している。この不随意性は第三原則で神経系の直接作用として説明されている。第二原則では，相反する精神状態が相反する表情の型をもたらすと考えている。

第一原則における習慣化の過程について，Darwin は，神経回路はその使用とともに，神経回路に生じた変化によってより効果的になり，神経細胞におけるそのような変化は遺伝されるというラマルクの獲得形質の遺伝を含む用不用説を採用して表情の進化に言及したのであった（Chevalier-Skolnikoff 1973）。また，これらの獲得された習慣つまり特定の行為を遂行する傾向を本能と呼んでいる。なお，Darwin にとって，表情の不随意性は人間以下の動物により妥当なものであり，それゆえに彼等の精神状態が表情にありのままに現われるとみなされたのであった。表情の有用性こそ，コミュニケーション手段として，その発達をもたらしたものである。

第二原則は，逃走傾向と攻撃傾向による両表情間の相反的差異からもたらされたものである。例えば，攻撃者の表情特性は歯が露出し，たてがみや耳や尾が直立する。一方，威嚇されている個体では，口角が後へひきつけられ，歯が口唇でおおわれ，毛はなでつけられ，耳は後へひきつけられ，尾は下げられる。このような相反的差異は，Schenkel (1948) のオオカミの研究においても確認されている。しかし，霊長類では，すべての表情に第2原則が妥当するとは必ずしもいえないのである (Bolwig 1964)。

Darwin は，これらの三原則が情動表出を決定するさいに，同時に働くが，各原則が特定の表情を生むためにどの程度貢献するかはわからないと述べている。

Darwin の著作は近年までほとんど無視されたのであった。Ekman は "Darwin and Facial Expressions" (1973) の発刊に際して，「Darwin の著作とこの本の間に百年が経過したことは逆説的である」と述べている。これは，Darwin の貢献の大きさに比べて，その影響が小さかった矛盾を指摘しているのである。当時，Darwin は著名な学者であり，かつ，この本はベストセラーにもなった。それにもかかわらずこの本が無視されてきた理由として，Ekman は以下の五つをあげている。

第一の理由として，Ekman は Ghieselin (1969) [1]を引用して，Darwin が，喜びや愛等の擬人的用語で表情を記述したことをあげている。

第二の理由は，組織的データより逸話的データを用いたことである。Ekman は Darwin が逸話的データの特有な問題に気付いてはいたが，病気で家に閉じこもっていたために，他者によって集められたデータに頼らざるを得なかったとし，逆に，Darwin の偉大さは，彼の原則が，異った多くの情報源からのデータを説明しうることを検証したことにあると指摘している。

第三の理由は，Ekman が最大の理由とみなしたものであるが，それは Darwin が少くともいくつかの情動表出の生得的基礎を強調したことである。行動主義が支配的であった時代においては「何が学習されたか」が行動の理解に重要であり，遺伝的なるものは一切拒否されたのであった。

第四の理由は，獲得された特性は遺伝されうるというラマルクの獲得形質の遺伝という理論を Darwin が採用したことである。用不用説の中心となるこの理論は今世紀まで論争が続けられ，結局否定されたのであった（八杉1969）。

第五の理由は，Darwin の演繹的方法への執着である。帰納法重視の近代において，演繹的方法の使用は，その影響力を減少させたと考えられている。

しかしながら，Ekman は，「複雑な行動研究へのDarwin の直接的影響は，比較行動学と呼ばれる動物学の一派に及んでいるが，……比較行動学者は，Darwin の情動表出に関する研究を評価していない」と指摘している。ところが，最近，比較行動学の中心的存在であ

るLorenz (1974) は，Darwin のこの著作の第五刷に前え書きをそえ，比較行動学は淘汰的アプローチに依存し，Darwin の理論を確めるためにかなりの部分をさいていると述べている。また，彼は，Darwin が比較行動学の基本的考想である〝行動型は骨や歯やその他の身体的構造と同じく種の特性である〟という事に気付いていたとして，Darwin を比較行動学の守護神であると賞讃している。

Ⅱ. Darwin 以後の研究

1920年代後半から1930年代にかけて，イギリスの動物学者 Zuckerman (1932) やアメリカの心理学者 Carpenter (1934) 等は，動物園や野外で霊長類の行動研究をおこなった。さらには，第二次大戦後の1950年代，特にその後半において世界各国で霊長類の野外研究が開始されたが，そのほとんどは野生集団の集団構造や社会的行動に関する研究であり，霊長類の表情に焦点をあわせたものではなかった。

これらの霊長類研究と並行して，Lorenz (1951, 1960) や Tinbergen (1951, 1959) によって，本能行動の分析を目的とした比較行動学が提唱され，表出運動としての行動型に注目して，多くのデータと理論が提出された。この比較行動学の研究は，鳥類や魚類を主に対象にしていたけれども，霊長類研究者に行動型の分析に注意を向けさせる効果を持ったと推察されるのである。

Chevalier-Skolnikoff (1973) は，1930年代から1950年代にかけて発達した動物行動研究の方法論を次のような九つのガイドラインにまとめている。

1. 人間中心的先入観から解放された偏見のないアプローチをおこなう。
2. 信頼のおけない，訓練されていない観察者による逸話的報告を排除し，データを厳密に評価する。
3. 客観的用語によって行動を記述する。たとえば，smile（ほほえみ）や grin（歯をむきだす）よりbared-teeth（歯の露出）という用語を使用する。
4. Darwin が記述しているように，過去の事象を想起しておこなう記録はしばしば不正確なので，即時的同時的データを収集する。
5. 仮説構成へ導く観察を伴う帰納的予備的研究を実施する。
6. 研究初期には，行動記述のみを試みる。
7. 行動の機能が理解されうる自然条件下で動物を観察する。
8. より詳細な観察が可能で，仮説が実験操作によって検証されうる実験室での研究を行なう。
9. すでに記述された行動の機能や原因にその後の研究の焦点をあわせる。

このような行動研究のガイドラインの発達によって，これらが表情研究の方法としても利用され，比較にふさわしい組織的データ収集が可能になり，1960年代初期に，霊長類の表情に関する組織的研究が，Hinde et al. (1962)，van Hooff (1962)，Andrew (1963a) そして Bolwig (1964) によってなされたのである。

Hinde et al. は，Darwin 以来，チンパンジーの表情に関する Kohts (1935)[2] の論文以外に包括的記述はなく，彼等が研究を始めた時点において，表出運動の種間比較は不可能と考えた。さらに，表出運動の生起する状況の多様性ゆえに，彼等はその解釈をあきらめ，動物園から入手した成体のアカゲザルの表出運動を①座っている姿勢，②攻撃と威嚇，③恐怖，④親和的行動，⑤その他の五カテゴリーのもとに一般的記述のみを意図的に行なっている。彼等の貢献は，アカゲザルの表情カタログを実験室での組織的研究によって提供したことにあるといえよう。

van Hooff は，Darwin (1872) を表出運動に関する最初の種間比較研究として位置づけ，次いで，Heinroth (1910)[3] や Lorenz (1935[4]，1941[5]) を，表出運動が社会的解発刺激であると示したことを評価して，社会的コミュニケーション機能を持つ表出運動研究の出発点とみなした。しかし，Heinroth や Lorenz の研究した動物が非哺乳類であったことから，哺乳類の表出運動に関する研究は，Kohts に続いて，Leyhausen (1936)[6]，Antonius (1937)[7]，Schenkel (1947)，Eibl-Eibesfeldt (1957)[8] 等の肉食獣や有蹄類の研究で始まったと考えている。

van Hooff は，類人猿三種，旧世界ザル三十二種，新世界ザルの中のオマキザル三種について表情の研究をおこなった。彼は，顔面の目，口，まゆ毛等を顔面要素(facial element)とし，それぞれの運動を表情要素 (expression element) として，表情が生じる社会的文脈を状況 (circumstances) として，表情の記述分析を行なった。

彼の研究以前においても，またその後においてさえも，表情の記述手段として，表情の動機を解釈した用語が使われたのであった。それは記述ではなくして解釈であり，しかもそれは擬人的ですらあった。また，客観的記述が行なわれても，体系的にまとまったものではなかった。それゆえに，van Hooff の上述のような記述方法は組織的記述として大きな進歩をもたらしたといえる。

van Hooff は表情を表情要素の複合としてとらえると同時に，それぞれの表情を特定の複数の情動（逃走，攻撃，社会的誘引）の表出とみなし，これらの情動の結合によって，表情を二つのカテゴリーに分類している。また彼は表情を成り立たせる必須条件として，顔面筋肉組織に注目し，この発達を促した系統発生的条件を論述している。

Andrew (1963 a) は，自分の研究を Darwin 以来霊長類の表出運動に関する最初の試みとみなし，原猿類から類人猿にわたる多くの種について，その呼び声と表情を，特に呼び声

を中心に比較研究し，それらの起源を求めている。この論文はまた，表情の因果論的説明手段としての衝動モデルを否定していることで有名である。

彼は，Tinbergen (1952[9]，1959) が提唱した表出運動に関する攻撃—恐怖—性の三衝動から成る衝動モデルに対して，衝動モデルは表出運動がいかに動機づけられたかを説明するモデルであったにもかかわらず，表出運動が生じる状況の型を記述するモデルでもあったと批判する。さらに，本能的反応の全システムにとって因果的諸要因が同じ様式で作用するという仮説は誤りであると主張する Kennedy (1954)[10] や同一衝動に帰せられる表出運動の構成要素間の促進的あるいは禁止的相互作用を衝動モデルは説明できないし，衝動のような概念は独立した因果的諸要因群の効果を単一変数で説明しようとしており，本質的に不合理であるという Hinde (1958)[11] を引用して，衝動モデルを排除している。

Andrew は衝動モデルのかわりに，反応と刺激の関係に注目し，刺激の変化量つまり刺激対比 (stimulus contrast) によって反応は規定されると考える。これは，McClelland et al. (1953)[12] の「人間の感情は部分的に刺激作用の変化に依存する」という結論から導きだされたもので，彼は変化がない時は中性か不快，小さな変化は快，大きな変化は不快とみなしている。だから，発声や表情は刺激対比によってひきおこされ，刺激対比が強くなるにつれて，それらはますます強度のものとなる。

発声や表情は，突然の強い刺激対比によってひきおこされた防衛反射に共通の起源を持っていると彼は結論している。さらに，行動の進化は衝動の変化としてよりも，反応と刺激それぞれの進化として考えるべきであると主張している。彼にとって，衝動モデルは常に主観的なものであり，外部刺激の変化量によって解釈することが客観的立場であった。この点において，Andrew は行動主義の影響を受けていると考えられる。

Bolwig (1973) は，Kohts (1935)[2]，Kellogg et al. (1933)[13]，Yerkes et al. (1945)[14] 等が人間と霊長類間で，また霊長類の中でその表情が類似していることに気付いているとして，表情の比較研究を意義づけ，原猿類から類人猿までの多くの霊長類とマングースとイヌについて，Huber (1931)[15] の顔面筋アトラス等の解剖学的データと直接観察によって，表情の進化発達を論じた。彼の貢献は，後の研究者に顔面筋に注目させた点にあるといえよう。

これらの1960年代初頭の研究以後，表情に関する研究が多くあらわれている。それらはほとんどが実験室における研究であり，生育歴や年齢や性を個体変数として，また，テレビやスライドによって提示される特定の表情を刺激変数として，表情の発達やコミュニケーション機能が分析されている (Miller et al. 1963, 1967, Sackett 1965, 1966, Redican et al. 1971)。さらに，自然状態における霊長類の行動に関する多くの研究にも，部分的に表情に関するデータが含まれている。

Ⅲ. 表情の分類と記述

これまでの不十分な表情記述を克服して，表情の組織的客観的記述方法を提唱した van Hooff の研究（1962, 1967）を中心にして，霊長類の多くの種に一般的に見られる表情を記述し，表情の生じる社会的文脈と表情の基礎となる情動を検討する。

彼はまず最初にすべての顔面要素が普通の状態にある時をrelaxed face（緊張のない顔）と呼び，この表情はサルがなんら特別な行動をせず，座っている時や歩いている時に見られるとする。次に，グルーミングやマウンティングやスムースな直接的接近において注意が対象に向けられた時の表情を alert face（警戒の顔）と呼ぶ。この表情では目が完全に見開かれ，口の周囲に緊張が見られる点に relaxed face との相異がある。

Tense-mouth Face（口部緊張の顔）

目：十分に見開かれ相手を凝視している。まゆ毛：正常かひそめられている。口：ほとんどしっかり閉じられている。口唇：閉じられ内側へ引き込まれている。口角：前出して口全体が横に細い裂け目のように見える。（図1参照）

この表情は普通，優位個体特に成体オスが攻撃のために相手に向って走っている時に見られる。van Hooff（1962）はこの表情が仲間のサルからなんらかの物理的妨害によって引き起こされたと考え，この表情を attack face（攻撃の顔）と名付けていたし，Bolwig（1964）は怒りの表情と記述している。この表情は上述のような社会的文脈で生起するので，ほとんど攻撃衝動によって動機づけられているとみなされている。

Staring Open-mouth Face（凝視と開口を伴う顔）

目：相手を凝視している。まぶた：完全に見開かれている。まゆ毛：霊長類の種によって三型に分かれる。①マカカ，クロザル，ヒヒ，ゲラダヒヒ，マンドリル，マンガベイ，オマキザルでは，著しく持ち上げられ，上まぶたの有色皮膚が露出される。②グェノン，パタス，コロブスでは変化は見られない。③チンパンジーではひそめられる。耳：上述の①では後へ引きつけられ，②と③では変化は見られない。口：開口の程度は多様である。口唇：十分に緊張し歯に押しつけれられているため歯は見えない。口角：前出して開口部は円状をなす。この表情には粗い断音的な低音のうなり声や大きなほえ声がともない，肩や背に立毛反応が生じる。

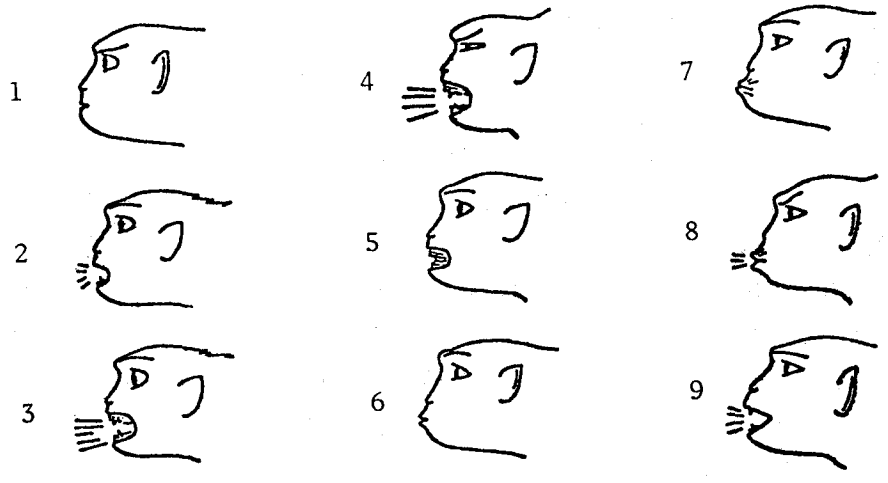
この表情は優位個体によってなされ，優位個体はこの表情の後，相手を攻撃するか，何もしないかである。一方，相手の劣位個体は逃げるかうずくまるかの反応を示す。しかし時にはこの表情を示したサルが逃げる場合も見られるので，van Hooff（1962）はこの表情を，大部分は攻撃衝動によるものであるが，相対的に弱い逃走傾向によって阻止されているとし

て，aggressive threat face（攻撃的威嚇の顔）と名付けていた。この表情はいわゆる威嚇の名のもとに記述される典型的な表情である（Strusaker 1967, Hinde et al. 1962, Chalmers 1968, Hall et al. 1965)。Hinde et al. (1962) は，発声が伴うと攻撃走行になり，伴わないと立ち去る行動が生じるとして，威嚇を攻撃と逃走に結びつけている。

Staring Bared-teeth Scream Face（歯の露出と悲鳴を伴う凝視の顔）

この表情が前述の staring open-mouth face と異なるのは口の部分の表情要素である。口：広く開かれている。口角：完全に後に引きつけられている。口唇：垂直にひきつけられ，臼歯を含めたすべての歯が完全に露出し，歯茎も部分的に露出する。肩や背や腕の立毛反応も自律反応として生じる。

この表情は優位個体に攻撃，威嚇されている劣位個体に共通に見られ，劣位個体はこの表情の後，逃げるかあるいは次に述べる frowning bared-teeth scream face を示す。優位個体は staring bared-teeth scream face に対して威嚇や攻撃を中止する時も続行する時もある。この表情では，前述の staring open-mouth face より，逃走傾向がさらに強くなっている。またこの表情とともに発せられる高音の悲鳴が，その劣位個体を保護する個体を呼びよせる機能を持つことが知られている（Zuckerman 1932, Bolwig 1959)。van Hooff (1962) はこの表情を最初，scared threat face（おびえた威嚇の顔）と名付けていた。また，Darwin はこれを激怒として記述している。



1. tense mouth face
2. staring open-mouth face
3. staring bared-teeth scream face
4. frowning bared-teeth scream face
5. silent bared-teeth face
6. lip-smacking face
7. protruded-lips face
8. pout face
9. relaxed open-mouth face

図1. 一般的表情の類型（van Hooff 1967 を修正）

Frowning Bared-teeth Scream Face（歯の露出と悲鳴を伴うひそめ顔）

この表情が staring bared-teeth scream face と異なるのは目やその周囲においてである。目：わずかに開かれるか閉じられている。視線は相手からそれている。まゆ毛：下げられてひそめた状態になる。体の姿勢は特徴的なうずくまりの状態になり，大きな高音の悲鳴を伴う。またしばしば排尿と脱糞が見られる。

この表情は敵対的状況の終りに劣位個体が見せる反応で，多くの場合攻撃は中止される。しかし攻撃された個体が動くならば，攻撃は継続される。それゆえ，この表情では逃走傾向がはるかに強いにもかかわらず，策略的な意味において逃走は抑制されているとみなされている。van Hooff (1962) はこの表情を示す時の姿勢に注目して，この表情を crouch face（うずくまりの顔）と名付けていた。

Silent Bared-teeth Face（発声のない歯の露出を伴う顔）

前述の二種の bared-teeth face とは，目の周辺と，特に発声の有無に大きな差異がある。目：相手を凝視するかそらしている。まゆ毛：正常か持ち上げられている。発声はなく，排尿や脱糞がしばしば伴われる。姿勢に前出傾向がある時は前進が起こり，頭を後に向けるような後退傾向がある時は回避や逃走が見られる。前進の時は遊びや相互グルーミング等に発展していく。なお，この表情に対して攻撃が引き起こされることは非常に稀である。その為この表情は慰撫機能を持つといわれる。優位個体の接近に対して劣位個体がこの表情で反応することが多いが，この表情には攻撃衝動は存在せず，恐怖衝動による逃走傾向と位置執着 (site-attachment) あるいは社会的誘引のバランスによるものであると van Hooff (1962) は考えた。さらに，van Hooff (1967) はこの表情を，凝視を伴う staring silent bared-teeth face と目をそらす looking-away silent bared-teeth face とに分け，前者は接近行動へと発展し，後者は回避，逃走へ続くと考えた。

この表情は grin（歯をむきだす）とか grimace（口をゆがめる）といわれる表情で，これらの名のもとでは前述の二種の bared-teeth face をも含み，その強弱はあっても恐怖の反応とみなされている (Strusaker 1967, Hall et al. 1965, Altmann 1968)。又，交尾行動やあいさつ行動時にも見られ (Hall et al. 1965, Marler 1968)，複雑な機能を持っていると考えられている。Redican (1975) はこれらの bared-teeth face を，grimace と open-mouth grimace（大きく口を開いた grimace）でまとめている。

Bared-teeth Gecker Face（歯の露出とゲッゲッという音声を伴う顔）

この表情は silen bared-teeth face に非常に似ているが，口唇の垂直収縮が不完全で，発声がある点で異なる。さらにこの表情は幼体ディスプレイ (baby display) と呼ばれるほど，

母子関係において母ザルが子ザルの吸乳を止めさせたりした時に見られる子ザル特有の表情である。そのため,子ザルの心地のよくなさを示すものであるといわれる (van Hooff 1967)。

Lip-smacking Face (口唇開閉の顔)

まぶた：完全に見開かれている。目：相手を凝視している。まゆ毛：①[16]持ち上げられている。②[16]あいまいである。耳：後へ引きつけられる。口：すばやく開閉をくりかえす。口角：前出している。口唇：口や口唇が開くと舌が突出し，閉じられると後退する型が多く，これを tongue-smacking face (舌の前進後退を伴う口唇開閉の顔) と名づけ,舌の突出がなく口唇の開閉スピードのはやいものを，true lip-smacking face と呼んでいる。その他に異型として，chew-smacking face (下顎の上下を 伴う口唇開閉の顔) とsnarl-smacking face (うなり声を伴う口唇開閉の顔) を見い出している。多くの種で，この表情は既存の社会関係を持っている個体間には見られず，初めて出会う時や一定期間の分離後の出会いに見られる。この表情を示した個体が相手を攻撃することは稀で，多くは逃走か接近を行なう。相手は lip-smacking か teeth-chattering (下顎の上下によって歯を鳴らす) でもって接近か逃走を行なう。優位個体がこの表情を示すことも多いが，接近の後，相互グルーミングや遊びがなされることから，この表情は個体間において非敵対的接近を可能にしている。これらのことから，この表情は慰撫効果あるいは鎮静効果を持っていると見られ，社会的誘引と逃走のコンフリクトによってもたらされていると考えられる。Redican (1975) はこの表情を和解的提携的あるいは慰撫的身振りと定義し，新生体養育運動あるいは非栄養摂取的吸乳運動をその起源とみなした。さらに彼は，スピードのはやい lip-smacking を軽い威嚇とみなしている。なお，Darwin (1872) は，この表情を rapid jaw and lip movement (はやい顎と口唇の運動) と記述し，笑いとみなしていた。

Teeth-chattering Face (歯を鳴らす顔)

この表情は lip-smacking face に密接に関係し，口の開閉がなされる点ではよく似ているが閉じられた時の歯の鳴る音が聞かれることと，歯が閉じられても唇は垂直に収縮し口角が後へ引きつけられるために唇は合わされず，歯が露出している点で lip-smacking face と大きく異なる。この表情は劣位個体や子ザルによって優位個体に対してなされ，優位個体から攻撃的行動が消失する。そのためにこの表情は，逃走傾向と社会的誘引のコンフリクトによって生起し，慰撫的機能を持つと考えられている。またある種では，個体の優劣に関係なく接近行動の前に生じるので接近傾向が優勢であるともいわれる。なお新世界ザルではオマキザルにこの表情が見られ，親和的あいさつ行動とされている (Andrew 1963 a)。Darwin (1872) はこれをサルが喜んだ時の表情として発作的なわけの解からぬ早口のおしゃべりと

記述している。ともかくこの表情は，lip-smacking-face と交替的に生じることが多く，両表情は密接な関係を持っている。Redican (1975) は grin-lipsmack としてこの表情を grin と lipsmack の混合型と考えているが，間代性ケイレンの顎運動 (clonic jaw movement) (Kaufman et al. 1966) や lip grin (Bertrand 1969) や silly grin (ぼやけた grin) (Bobbit et al. 1964) 等の用語もある。

Protruded-lips Face (口唇を前出した顔)

発情したブタオザルのメスがオスに対して presenting (尻向け行動) をした時，オスがメスの生殖器部分の臭いをかぐ行動をする。この時オスに見られる表情がこれであり，唇の前出がその特徴である。まぶた：正常か見開かれている。目：相手を凝視するか目をそらしている。まゆ毛：完全に持ち上げられている。耳：後に引きつけられている。口：閉じられている。口唇：前出し，上唇は上へまくれ上がり下唇は上唇に強く押しつけられている。口角：前出している。

この表情は臭いをかぐ行動と関係のない状況にでも見られるし，性的行動以外の文脈においても生じる。van Hooff は，この表情が lip-smacking face や teeth-chattering face と同じ機能を持ち，逃走傾向と社会的誘引のコンフリクトによるものであると考えている。なお彼は最初 flehmen face (上唇をカールした顔) と名付けていた (van Hooff 1962)。Bobbit et al. (1964) は母ザルが子ザルを呼びもどす時にする表情としてこの表情を Len (Lips, Ears, Neck) と命名した。また Castell et al. (1971) は Len が母子関係において母ザルに特有に見られるため Len を母親表情とみなしている。

Pout Face (口を丸く突きだした顔)

この表情は protruded-lips face と似ているが，まゆ毛が下げられ，口がわずかに開かれて丸く開口し，発声を伴う点で protruded-lips face と異なる。下等な旧世界ザルでは，この表情は餌を与える飼い主に対して見られ，類人猿を含む多くの種では母ザルの乳首や餌をもらう時に子ザルに見られる。van Hooff (1967) は母ザルと一緒にいたいという子ザルの望みをあらわすもので，幼体表情とみなし，それが身体的心地よさや餌を求める欲求の発現に使われていると考えた。

Relaxed Open-mouth Face (緊張のない開口した顔)

この表情では，まぶたやまゆ毛が普通の状態にあり，口角が正常かやや後上方へひかれていて，これらの点において明きらかに staring open-mouth face とは異なる。この表情は遊んでいる個体にくりかえし見られるが，大きく広く開口するというかなり誇張された型であ

らわれ，しかも一貫した連続性を持っていない。この表情とともに，儀式化された行動である play biting（遊び的かみつき）がしばしば見られることから，この表情は儀式化された意図運動（ritualized intention movement）とみなされた（van Hooff 1967）。

van Hooff（1962）はこの表情を play face（遊びの顔）と名付け，社会的遊びに見られまた遊びへ導くものであると定義したのであった。この表情は多くの旧世界ザルや類人猿に見られ，Bolwig（1964）は幸せと喜びの表情とみなした。Redican（1975）は遊びの間の防御的反応への欲求がこの表情の開口度等の構成要素に反映されていると述べている。またこの表情と人間の笑いとの関係が注目され，Bolwig（1964）は人間のほほえみと笑いはこの表情から派生したと考え，van Hooff（1967）はこの表情を人間の笑いと結びつけた。

原猿類から類人猿にわたってなされた表情の上述のような総合的類型化は van Hooff の大きな功績である。しかし一方では，表情が刻一刻と変化していくことを強調して，表情を連続体（continuum）としてとらえるべきであるという主張（Altmann 1965）や，Bertrand（1969）のように，闘争のような長い機能的連続である行動単位（behavioral units）でもって，分割できない表情を記述すべきであるという主張もある。その為に，現在の表情研究でも，van Hooff のように類型化することなく，威嚇とか攻撃とかの大きなカテゴリーのもとで記述される場合もあるし，open-mouth や grimace や lip-smack のような特定の表情要素のみに注目して記述される場合もある。しかしながら，表情の客観的分類法として van Hooff の研究は大きな評価を受けている（Chevalier-Skolnikoff 1973, Redican 1975）。

Ⅳ．顔面筋の発達

表情をなりたたせるものは顔面筋組織であり，その中で骨格に付着した筋肉より，顔面皮膚に付着している筋肉が特に大きな意味を持っている。そして，これらを支配しているのが，顔面神経である。

非哺乳類の脊椎動物において，顔面筋は，口や目を開閉させる筋肉に限定されていて，口を大きく開けて，咬みつこうとする威嚇姿勢である biting-threat 以外には，儀式化された表情は見い出せないのである（van Hooff 1962）。鳥類では，立毛運動のための筋肉組織があるのみで，魚類，両生類，爬虫類では，頭部の皮膚は動かない。

哺乳類における顔面筋の出現を促したいくつかの基本的要因について van Hooff（1962）は段階的に，重要な指摘を行なっている。

第一は，冷血動物から温血動物への段階的変化である。これは哺乳類における新陳代謝活動の増加によるものでその結果として分泌腺を持った柔らかい皮膚の出現，皮膚の血管化，毛の発達と毛を支配する筋肉の発達を促した。

第二は，歯の特殊化による食物の咀嚼で，これは，頰や唇と舌との協同作業が必要なため，それらの発達をもたらした。

第三は，幼体の吸乳で，これも第二と同じ意味において関係器官の協調を必要とするため，それに関係する筋肉の発達をもたらした。

第四は，可動外耳の出現で，これによって特定の音刺激を選択することが可能になった。ほとんどの哺乳類にこの機能が備わっているが，大型草食動物では高度に特殊化し，逆に霊長類や水中動物では退化がみられる。

第五は，可動な鼻の出現で，鼻は軟骨組織によっておおわれるようになり，運動可能になったが，そのために筋肉組織が高度に特殊化され，嗅覚のみでなく，触覚をもつようになった。

第六は，可動感覚毛の出現で，それらが植えこまれている皮膚に付着した筋肉の発達を促した。

第七は，視覚の特殊化と完全化である。特に，錐体が網膜の中心に多く分布していることと，両眼視差の減少とが，知覚力を高め，離れたところから相手の表情の知覚を可能にした。

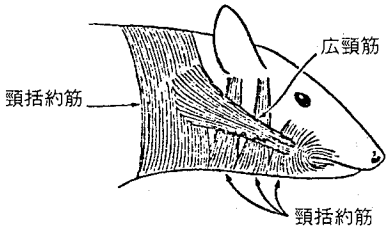
van Hooff は，このような顔面筋発達への根本的要因を考察した上で，Huber (1930[17], 1931[15]) の研究を引用して，霊長類における顔面筋の進化あるいは特殊化を考えている。Huber の研究は，Bolwig (1964)，Andrew (1963a)，Chevalier-Skolnikoff (1973) 等に多く引用され，表情の進化を考察するときの大きな論拠となっている。

筋肉の発達過程において，顔面筋が本来付着していた領域に限定されなくなり，その関係組織から独立して活動するようになる。そして付着の領域さえも変えて，最後には，本来の領域との関係を断ってしまう。この過程における重要な要因は顔面筋が明瞭な筋膜 (Fascia) を欠くことである。

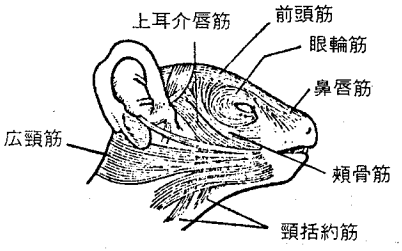
具体的に，顔面筋の分布を系統発生的にみてみると，両生類や爬虫類では，表層収縮筋 (Musclus constrictor superficialis) は二層に分かれる。浅層は頸括約筋 (Musclus sphincter colli) で，深層は下顎下制筋 (Musclus depressor mandibulae) である。さらに，有袋動物や胎盤動物では，頸括約筋が二層に分かれ，深層は頸括約筋で，浅層は広頸筋 (Platysma) である (van Hooff 1962) (図2参照)。

現存の両生類や爬虫類では，表層筋は首の部分に限られ，深層筋によって，耳，鼻，口の開閉のみが可能である。そして顔面においては全く皮膚に筋肉が結びついていない。

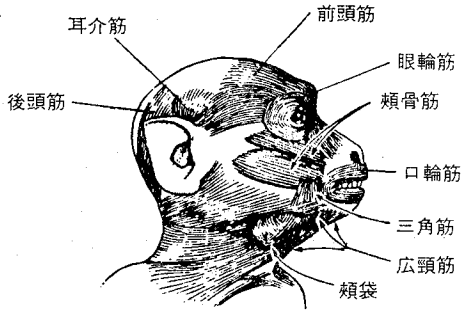
原始的哺乳類においては，首の部分の頸括約筋が顔面へ延びて先述したように二層に分かれる。このことは，脊椎動物の発生初期において頸部に現われる四対の軟骨性の高まりである鰓弓の第二節 (the segment of the hyoid arc) から発生した顔面神経つまり第七脳神経が首の部分を源にして顔面へ伸びていることからもわかる。このようにして，霊長類にお



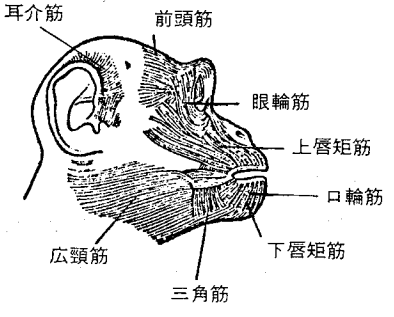
(1) 理論的原始的哺乳類



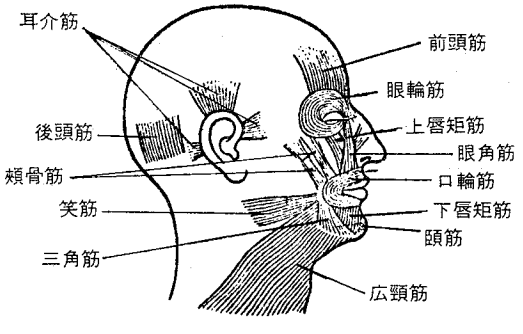
(2) イタチキツネザル



(3) マカカ



(4) チンパンジー



(5) 人 間

図2. 顔面筋の分布 (1, 3 : Chevarier-Skolnikoff. 1973 / 2, 4, 5 : Young. 1971 を修正)

ける表情筋はより原始的な脊椎動物の首の部分の表層筋から派生したのであった（Chevalier-Skolnikoff 1973）。

原猿類に属するキツネザルでは，顔面筋は発達していないが，かわりに音や臭いや触覚刺激の受容器が特殊化され，鼻の先端の濡れた敏感な部分や耳の優れた運動性を生み出す筋肉が発達している。例えば耳介筋（M. auricularis）が耳全体をおおい，しかも交叉しているために，耳をあらゆる方向へ向けることができる。このようなキツネザルの表情筋の特徴は，マングースのような食肉獣と非常に類似していることが強調されている（Bolwig 1964）。

Andrew（1963 a）は数種のキツネザルについて，grin に似ている開口時の口角の収縮を記述しているが，口輪筋（M. orbicularis oris）はキツネザルでは完全な円状をなしていないため（Clark 1959[18]と Hill 1953[19]を引用した Chevalier-Skolnikoff 1973），高度の表情は不可能である。キツネザルは昼間に活動することが多く，小集団で生活しているが，一方，同じキツネザル科に属する夜行性で単独生活者のイタチキツネザルでは，口輪筋は存在していない（Grasse 1955[20]を引用した Young 1971）。

高等な原猿類であるメガネザルでは，口輪筋が存在している。この種についての詳しい野外調査はないが，メガネザルは夜行性で，オス・メスの対で行動していると，生息地のフィリピンで言われている（河合他1968）。キツネザル科における筋肉分布の種間差から，昼行性と集団生活が，表情発達の大きな要因と考えられるが，夜行性のメガネザルにおける口輪筋の存在は，表情の役割が集団生活において重要であることを示すものであろう。

表情があまりみられないと言われる広鼻猿類でも高等なクモザルでは，口角を引き下げる三角筋（M. triangularis）が存在している。この種はもちろん昼行性で，樹上で集団生活をし，集団内外でも個体間の争いがしばしばみられるという。

狭鼻猿類オナガザル科に属するマカカでは音，臭い，接触刺激の受容は低下しているが，後述するように，口のまわりの筋肉分化が発達していて，表情筋の運動性が高められている。

またマカカでは耳の筋肉およびその運動性の低下が生じているが，前頭筋（M. frontalis）は良く発達し，前頭皮膚や耳の同時的収縮を可能にしている。特に，耳のひきつけは，聴覚のためではなく，視覚信号として機能している。キツネザル等と比べると，この変化の持つ意味は，明らかに，進化の過程において耳の適応機能が変化したことを示している（Chevalier-Skolnikoff 1973）。

マカカにおいて，口輪筋が円状をなし，高い口部運動性がみられるとともに，口や頬の筋肉が分化し拡大している。このため，マカカは多くの異った表情を，例えばvan Hooff（1967）や Chevalier-Skolnikoff（1973）が指摘したような中間表情の連続体を持った表情をも可能にしている。

このような表情筋の発達は他の感覚刺激から視覚刺激への依存度の増大を示しており，特

異な集団生活という形式的側面（Andrew 1963a, b）だけではなく，集団の質的側面も考慮されなければならないことを示すものである。つまり，集団内での個体の空間布置が分散している傾向を持つ多くの新世界ザルにくらべて，マカカ等の旧世界ザルは，個体の密集性とともに優劣関係あるいは順位関係による厳しい集団構造を持っている（Gartlan et al. 1968）ために表情の適応価が非常に高く，それゆえに表情筋が進化したと考えられる。

チンパンジーやゴリラのような類人猿では耳や頭皮に関する筋肉の退化による運動性の低下と，一方，口の周囲の筋肉の分化がみられる。耳の筋肉は耳の基部に付着しているのみで，前頭筋や後頭筋（M. ocippitalis）とともに縮少している。口のまわりの運動を高めたものとして，下唇では広頸筋から分かれた下唇矩筋（M. quadratus labii inferioris）や下唇直筋（M. rectus labii inferoris）があげられる。また上唇では，頬骨筋（M. zygomaticus）が分化して，上唇矩筋（M. quadratus labii superioris）や上唇直筋（M. rectus labii superioris）が現われている。このような口の周囲における筋肉増加が，van Lawick Goodal（1968）の記述した hoot face（あざけりの顔）や whimper face（すすり泣きの顔）等における特異な口唇運動を可能にしたと思われる。

人間においては，マカカや類人猿にみられた傾向が続いている。つまり，耳や頭皮の筋肉は，その大きさや領域が減少して，耳はすでに動かなくなり，頭皮の筋肉も大脳の拡大のために動かなくなっている。これらの退化に対比して，頬骨筋は，口唇や頬の多様な運動を可能にし，人間のほほえみにおけるように，口角を後上方へ引きつけることができる。一方，口角を下へ引き下げることができる三角筋から，口角を側面へ引き寄せる笑筋（M. risorius）と，下唇を前へ突き出す頤筋（M. mentalis）が分化している。このような三角筋の進化的変化が，人間に特有な sad face（悲しみの顔）や cry face（泣き顔）の表情を可能にしたと考えられている（Chevalier-Skolnikoff 1973）。

しかし Bolwig（1864）は Huber（1931）[15] をもとにチンパンジーとゴリラに笑筋を記載しており，一方では，Lubosh（1967）はRuge（1911）[22]をもとに，テナガザルに笑筋を認めていない。表情筋についての比較解剖学的データが少ないために確認できないが，チンパンジーやゴリラでは，人間の泣き笑いに類似した現象がみられることから，三角筋の進化が存在していると思われる。

しかしながら，人間における顔中央部の筋肉の分化が類人猿と異なるのは，口唇や鼻の大きさの減少と，口部の骨組織や歯の大きさの減少によってもたらされたことである。このような減少は，道具の使用（Washburn 1960）や言語の使用（Chevalier-Skolnikoff 1973）のために強い顎や歯や唇はもはや不要となり，会話において唇を操作する高等な筋肉を持つように陶汰圧が加えられたと考えられる。

以上述べたごとく，系統発生をさかのぼるにつれて，顔面中央部，特に口の周囲の筋肉の

分化，特殊化という発達とともに他の部分の退化がみられるという傾向は，霊長類における夜行性から昼行性への移行や樹上生活から地上生活への移行とともに，特に集団の高度な構造化，組織化と深く関係していて，情報伝達の主要器官が口部周辺へと移っていったことを示していよう。

また一方，その生活環境である物理的環境も考慮されねばならない。夜行性である多くの原猿類に表情が乏しいのは，多くが単独生活者であることと，視覚信号として表情が役に立たないことから理解されるとしても，集団生活をしている新世界ザルでは，数種を除けば，表情は少なく，かわりに多くの発声がなされている（Andrew 1964, Moynihan 1969)。このことは，彼等が樹上生活をしていることと関係しよう。そこでは，森林の照明は限られて，サルが相手を下から見上げる時，逆光になって相手の顔はシルエット化されてしまって，細かい表情は判別されにくいし，また，相手が近距離にいたとしても，枝や葉で認知が妨害されている（Chalmers 1968)。このような樹上生活では，視覚信号は，コミュニケーションの有効な手段とはなり得ない。かわりに彼等は，聴覚や嗅覚によるコミュニケーション手段を発達させている。これと同じことが，旧世界ザルの樹上性のサル（リーフモンキー等）にもあてはまるようである（Redican 1972)。

しかしながら，藤井他（1975）や Masataka et al.（投稿中）によると，表情は表情をかわしている両者間の距離に依存し，かつ表情は遠距離，中距離，近距離の三型に分けられると考えるならば，樹上性のサルでも個体間の接触が多い種では，接触を可能にする近距離の表情型があるのではないかと考えられる。現在においても，まだ多くの種について，表情類型の究明が求められている。

V. 表情の個体発達

これまで，系統発生における表情筋の発達をみてきたが，個体発生における表情の出現を簡単に見てみよう。

ほとんどの種において，新生体は表情が乏しく，かわりに発声が非常に多い。個体維持にとって不合理と思われる表情の貧弱性は，親の養育行動を解発するといわれる新生体特有の体型である幼児図式（Baby schema）によって補われていようし（Lorenz 1943, Rowell 1963），緊急の場合，発声は誕生直後では視覚信号より有効であると考えられる（Redican 1975)。

表情として最初に出現するのは，Hinde et al.（1964）によると，アカゲザルでは生後三日目位にサルや人間がのぞきこんだ時に lip-smack をし，遅くとも生後六週間までに，成体と同じ型の lip-smack をするという。ほぼ同じ頃に現われるのが play face で，その出

現は生後五，六週間といわれる（Hinde et al. 1964)。この頃は，rough-and-tumble play（あらっぽくころげまわる遊び）が現われる年令でもある（Harlow 1969)。

Grimace は，アカゲザルでは生後九～十週に現われ，遅くても二十二週であるという（Hinde et al. 1964)。また，Harlow（1969）は，生後九十日と報告している。Møller et al.（1968）の実験では，grimace は，生後十九カ月と三十九カ月とでは半減しているという。

最後に現われるのが威嚇表情で，Rowell（1963）は，生後五カ月としている。

Redican（1975）は，このような資料をもとに，表情の個体発達の第一段階として群居的あるいは社会的凝集性表情（lip-smack と play face）が現われ，第二段階で恐怖表情（grimace）が，第三段階で攻撃表情（威嚇とあくび）が現われると考えている。

このような考えは，恐怖反応は，個体発生の初期には，運動しないで発声するという型で現われた後，恐怖対象から後退する傾向へそして，さらに恐怖対象に対する攻撃反応へと発達するという仮説（Bronson 1968）に一致している。

しかしながら，子ザルの個体発達の初期において，普通，母親からの養育が保証されており，恐怖反応の生起する機会は，攻撃反応と同じく，特殊な対象の出現に依存しているため非常に少なく，これらの両反応は，幼体が母から離れ始める時期に，いかなる社会的経験をなしたかに依存し，その発生時期はほぼ同じではないかと考えられる。つまり，特定の心的傾向の発現は，その個体の経験内容とその時期に依存するため，特定の表情が出現する年令のみを正確に分析しようと試みても実り少ないかもしれぬ。むしろ，今後，与えられた社会的状況とそれに付随する表情の出現との関係をさまざまな実験によって分析していくことによって，個体発達における表情の発達と情動の発達に関する貴重な資料が得られるに違いない。

Ⅵ. 表情のコミュニケーション機能

Darwin は表情を情動の表出としてとらえ，そのような情動の表出としての表情はその有用性のために習慣によって不随意なものとなり，特に人間以下の動物では表情は情動をそのままあらわしていると考えた。集団生活を行なっている動物において，相手の表情が相手の情動の表出であるため，表情知覚者にとってその表情は相手の心的状態についての重要な情報源となる。この意味において，表情表出個体は情報の送り手であり，知覚者は受け手である。表情だけでなく行動を問題にする分野において，このようなコミュニケーション機能を持つ行動型はディスプレイと呼ばれる。

Andrew（1964）はディスプレイを「多くのあるいはすべての個体あるいは種において，情報を伝達する効果器の活動型であり，その個体にとってあるいはその個体の属している集

団にとって有利である情報の同種あるいは他種の他個体への通り道」と定義している。このような意味から表情をディスプレイとしてとらえることができる。

コミュニケーションにおいては，送り手から与えられた信号が受け手によって正確に認知されるかどうかが最も重要である。もし信号の意味が正確に認知されないならば，それは信号として意味を持ちえないし，淘汰されてしまうにちがいない。だから，先述したような生態学的環境が信号認知を妨害しているため別の手段が発達した例が原猿類や新世界ザルに見られるのである。

表情の意味が相手に正確に認知されたどうかは，その後の相手の行動によって判断されねばならない。また相手の行動が送り手に利益をもたらさなければその表情の機能的意義はないといえるし，送り手の次の行動が相手の行動によって規定されてくるからでもある。たとえば，マンガベイでは lip-smack に対する反応はすべて接近かその場所にとどまるという反応で，しかも lip-smack をしたサルは30回中21回そこそこにとどまっている。また，threat-stare（威嚇的凝視）に対しては，14回中12回において相手が逃走している（Chalmer 1968)。また，staring bared-teeth face や lip-smacking face やteeth-chattering face や crouch face によって，優位個体の攻撃行動は多くの場合中止されている（van Hooff 1962, 1969)。このように，特定の表情が特定の社会的調節機能をはたしており，個体維持及び集団維持にとって大きな利益をもたらしている。

また，協同的回避条件づけ（cooperative-avoidance conditioning）という実験操作によって表情が視覚的信号としての役割をなすことが Miller et al. (1963) によって証明された。彼等は，レバーを押して特殊な聴覚刺激を回避することを学習したサルを対にして，一頭は音を聞くことができるがレバーを押すことができなく，他の一頭は音は聞けないがテレビを通して相手の顔を見ることができレバーを押すことができる状態に置いた。なお，サルがレバーを押すのに失敗したら，ショックが与えられたが，後者のサルは89%ショックを回避することを学習した。前者のサルの表情を詳細に分析してみると，音刺激が与えられた時目が大きく開かれ，かすんだような焦点のはっきりしない目になることと，口の周囲に緊張が生じたことがわかり，これが視覚的手がかりとなったと Miller 等は考えた。彼等は特に目の変化を重視しているが，Redican (1975) も，表情のコンポーネントの中で目の周囲が最重要であると考えている。これに対して，Chevarier-Skolnikoff (1973) は，口の周囲を重要とみなし，開口の程度によって表情を分類している。このように，複合した表情においてどのコンポーネントが最優位であるかは今後の残された大きな課題である。

表情のコミュニケーション機能の発達において，特定の発声と結びついて進化したと考える立場もあるし（Andrew 1963 a, b)，さらには，多くの研究者が指摘するように特定の身体的姿勢や運動と結びついて表情がその機能をはたしているともいわれる。たとえば，

Chalmer (1968)によると，lip-smack のみを示したサルはその場から逃げないが，lip-smack とともに head-shaking（頭振り）をする場合，半数に逃走が生じている。このように表情と身体的姿勢や運動との関係も詳細に分析されねばならない。

視覚信号である表情のコミュニケーション機能が個体維持にとって大きな利益をもたらすために，エネルギー節約という経済効率の法則にもとづいてコミュニケーションにおけるロスを克服し，系統発生の長い歴史の中で進化，発達して，その機能と構造を変化させてきたと考えられる。各種の bared-teeth face や lip-smacking face 等は実際に敵対的状況だけでなく，接近する時にも見られている。たとえば，silent bared-teeth face は，逃走傾向としての恐怖の情動が優勢である敵対的状況だけでなく，遊びやグルーミング等の前段階で接近傾向としての社会的誘引の情動が優勢な時にも生じている。ここに，社会的分脈の転換とともに，その基礎となる情動の転換も考慮されねばならない。

Darwin は人間と人間以外の霊長類の表情は類似していると主張しているが，その根底には，人間の表情は霊長類としての人間の祖先の表情から進化したものであるという考えが存在している。van Hooff (1967) は，人間のほほえみと霊長類の silent bared-teeth face，人間の笑いと霊長類の relaxed open-mouth face をそれぞれ相同的 (homologous) とみなし，人間の二表情は対応する霊長類の二表情から進化したものであると主張する。たとえば，前者の対においては，口はかるく開かれ，口唇は垂直及び水平に収縮し（人間においては垂直の収縮は欠落している），歯が露出し，受身的運動が伴う。このような外型的類似として，この表情は①服従，②慰撫，③愛情の機能を持ち，人間では恐怖の情動と関係している①と②の機能は失なわれ，③の機能に限定されるようになったと van Hooff は考えている。

後者の対に関しても，口は広く開かれ，口唇は垂直，水平に収縮し，リズミックな低調子の断音的発声と大きな身体運動が伴うという外型的類似とともに，遊びの中に見られるという機能的類似ゆえに，相同的と考えている。ただし，人間の場合，ほほえみと笑いの文脈中における交替性を考慮して，ほほえみ—笑いの連続体 (smiling-laughing continuum) という概念を提出し，両表情が輻合していると考えている。これに加えて，Chevarier-Skolnikoff 1973) は，人間と類人猿との間で，怒り，悲しみそして泣きの四つの表情に類型化して，これらも系統発生的に相同的であると主張している。

これらのことは，表情が単なる表情に終らずに信号として発達し，系統発生の過程において，新しい機能や情動をそなえるようになったことを推察させるのである。このことは種の進化と大きな関連を持つと同時に，コミュニケーション機能の促進あるいは質的変化を意味している。また，このような変化は，人間の個体発生において，文化的伝統的枠組の中で学習されるものもあり，霊長類においても，それに類似したものがあるかもしれない。ともかく，このような系統発生的あるいは個体発生的表情発達に注目する立場から，儀式化 (ritu-

alization）に焦点をあててみよう。

Eibl-Eibesfeldt（1970）はHuxley（1923）[22]の提唱した儀式化について，次のように定義している。「ある偶発的行動が他個体によって理解されるということが動物にとって有利である時はいつも，淘汰はその行動型を顕著な信号へと転換させる。このような情報伝達機能として働く行動型の変容を儀式化という。」一方，Lorenz（1963）は，系統発生の経過をたどるうちに，もともとあった本来の機能を失って，単に象徴的な儀式になる過程を，Huxley（1923）[22]は儀式化と呼んだと述べている。Eibl-Eibesfeldt は，Huxley の儀式化を行動型の変容として，Lorenz は系統発生における機能変化として理解している。このような理解の相異は，両者において本質的な相異を生じさせている。Eibl-Eibesfeldt は，動物園において，報酬としての餌をもらうことによって学習される物ごい行動が，信号として効果性を高め，進歩していく過程をも儀式化とみなして，儀式化は，系統発生と同様に個体発生にも生じると主張する。これに対して，Lorenz（1963）は，儀式化とは，「いくつかの刺激によって引き起こされる可変的なある行動様式の型をまねたひとつの新しい本能動作が生じることであり，新たに生じるある遺伝的素因が表現型の上からみて，もともと非常にさまざまな環境の影響が集まって引き起こされていた行動の様式を模写する遺伝型模写（Genokopie）である」と主張する。

このように，Lorenz は儀式化のメカニズムを系統発生の上に位置づけている点が，Eibl-Eibesfeldt と大きく異なる。Lorenz においては，個体発生における学習の結果としての行動変容あるいは集団や社会のレベルで習得的に伝えられる文化的伝統的儀式と系統発生的儀式化とは，その機能的類似性は強調してもその形成メカニズムは明確に区別される。

本能行動の比較行動学的研究において，生得的とい用語を保持しようとする Lorenz（1965）においては，系統発生的立場は絶対のもののようである。一方，Eibl-Eibesfeldt は，情報伝達を促進する行動変容に注目しているといってよい。儀式化によってもたらされる変容について，Lorenz（1963）は，「その行動は儀式化されていない元型からはるかにかけ離れてくるとともに，その意味も原意から離れて，自律的な儀式として自己目的的となる」という。このような儀式化による変化について，Eibl-Eibesfeldt（1970）は，次のような九項目にまとめている。

1. 行動の機能変化が生じる。
2. 行動の動機づけに変化が生じる。
3. その行動の頻度と強度が増加し，ある構成要素が強調される一方で他のものは欠落してその行動は単純化される。
4. その行動型が容易に解発される程度に閾値がしばしば変化する。
5. 運動は姿勢にしばしば凝結する。

6. 定位の構成要素が変化する。
7. たとへ動物が強く動機づけられたとしても，行動は一定の強さで紋切型に生じる。
8. 運動連続は紋切型でより単純な連続へと圧縮される。
9. 行動の変化とともに，非常に特殊な体の構造の発達がしばしば生じる。

これらの変化の中で，第三項目は，Darwin の第二原則である相反性による表情の誇張化や単純化と通じるものであることや，staring open-mouth face における目の周囲の表情要素が欠落した表情である play face や，顔面筋の発達等から，表情と儀式化の間に深い関係があると考えられる。

ここで，顔面要素と表情要素について，儀式化との関係を考えてみよう。耳は外界の音刺激の受容器であり，原猿類ではあらゆる方向の音源に耳を向けることができたが，マカカでは視覚信号として働いており，オオカミでも聴覚のためばかりでなく，威嚇や服従をあらわす視覚信号として作用している。このような信号化はまさに儀式化されたものといえる。また，口は食べる，咬む，発声する，あくびをする等の行動をとる時に開口されるものであるが，それらに直接に関係していない文脈において，たとえば，威嚇時における開口行動は，ほとんどの獣類に共通に見られる。これも儀式化の特徴からいえば，儀式化された表情といえよう。同じことは，目やその他の器官についてもいえるであろう。ここで気付くべきことは，儀式化された表情がそのままとどまるのではなくして，儀式化をくりかえしてさらに発達していくということである。ともかく，止まることなき系統発生の流れの中で，顔面要素の本来の機能から逸脱して，新しい機能をそなえ，新しいモティベーションによって引き起こされているのが表情であり，それは儀式化によってもたらされたものであると考えられる。このような儀式化がくりかえされて，人間以外の霊長類から人間への表情発達があるといえるかもしれない。

あ と が き

本論文の執筆において，川口勇教授，前田嘉明教授，沢田昭助教授そして糸魚川直祐助教授に指導をいただきました。また，俣野彰三教授に解剖学的資料と助言をいただきました。ここに厚く感謝の意を表します。

注

1) Ghiselin, M.T. (1969).“The Triumph of the Darwinian Method.” Univ. of California Press, Berkeley.
2) Kohts, N. (1935). Infant ape and human child. *Sci. Mem. Mus. Darwinianum Moscow* 8.
3) Heinroth, O. (1910). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh.* 5 *Int. Orn. Kongr., Berlin.* 589–702.

4) Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Orn.* 83, 67-127.
5) Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. Orn.* 89, 194-294.
6) Leyhausen, P. (1956). Verhaltensstudien an Katzen. *Beih. Z. Tierpsychol.* 2.
7) Antonius, O. (1937). Über Herdenbildung und Paarungs-eigentümlichkeiten bei Einhufer. *Z. Tierpsychol.* 1, 259-289.
8) Eibl-Eibesfeldt, I. (1957). Ausdrucksformen der Säugetiere. *Handb. Zool., Berl.* 8 (8)10, 6: 1-26.
9) Tinbergen, N. (1952). Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* 27, 1-32.
10) Kennedy, J. S. (1954). Is modern ethology objective? *Brit. J. Anim. Behav.* 2, 12-19.
11) Hinde, R.A. (1958). Unitary drives. *Anim. Behav.* 7, 130-141.
12) McClelland, D.C., Atkinson, J.W., Clark, R.A., and Lowell, E.A. (1953). "The Achievement Motive". Appleton-Century-Crofts, New York.
13) Kellog, W.N. and Kellog, L.A. (1933). "The Ape and the Child." New York.
14) Yerkes, R.M. and Yerkes, A.W. (1945). "The Great Apes; A Study of Anthropoid Life". Yale Univ. Press.
15) Huber, E. (1931). "Evolution of Facial Musculature and Facial Expression." Oxford Univ. Press.
16) staring open-mouth face の項を見よ。
17) Huber, E. (1930). Evolution of facial musculature and cutaneous field of trigeminus. *Quart. Rev. Biol.* 5, 133-188 and 389-437.
18) Clark, W.E. LeGros. (1959). "The Antecedents of Man." Harper & Row, New York.
19) Hill, W.C.O. (1953). "Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy." Vol. 1, Strepsirhini. The Edinburgh Univ. Press, Edinburgh.
20) Grassé, P. P. (ed.) (1955). *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie.* Tome XVII. *Mammiferes. Les ordres: Anatomie, ethologie, systématique.* Second fasc. Masson, Paris.
21) Ruge, G. (1911). Morph. Jb. 44.
22) Huxley, J.S. (1923). Courtship activities in the red-throated diver (*Colymbus stellatus* Pontopp): together with a discussion of the evolution of courtship in birds. *J. Linnean Soc. London Zool.* 53, 253-292.

REFERENCES

Altmann, S. A. (1968). Sociobiology of rhesus monkeys. Ⅳ. Testing Mason's hypothesis of sex differences in affective behavior. *Behaviour* 32, 49-69.

Andrew, R. J. (1963a). The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20, 1-109.

Andrew, R. J. (1963b). Evolution of facial expression. *Science* 142, 1034-1041.

Andrew, R. J. (1964). The displays of the primates. *In* "Evolutionary and Genetic Biology of Primates" (J. Buettner-Janusch, ed.) Vol. 2, 227-309. Academic Press, New York.

Bertrand, M. (1969). "The Behavioral Repertoire of the Stumptail Macaque," Bibliotheca Primatologica, No. 11. Karger, Basel.

Bobbitt, R. A., Jensen, G. D., and Gordon, B. N. (1964). Behavioral elements (taxonomy) for observing mother-infant-peer interactions in *Macaca nemestrina. Primates* 5 (3/4), 71-80.

Bolwig, N. (1964). Facial expression in primates with remarks on a parallel development in certain carnivores (A preliminary report on work in progress). *Behaviour* 22, 167-192.

Bronson, G. W. (1968). The fear of novelty. *Psychol. Bull.* 69, 350-358

Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys, *Comp. Psychol. Monogr.* 10(2), 1-168.

Carpenter, C. R. (1971). Primate behavior and ecology. AAAS-NSF Fac. Semin. Univ. of California, Berkeley.

Castell, R., and Wilson, C. (1971). Influence of spatial environment on development of mother-infant interaction in pigtail monkeys. *Behaviour* 39, 202-211.

Chalmers, N. R. (1968). The visual and vocal communication of free living mangabeys in Uganda. *Folia Primatol.* 9, 258-280.

Chevalier-Skornikoff, (1973). Facial expression of emotion in nonhuman primates. In "Darwin and Facial Expression" (P. Ekman ed.) 11-89. Academic press, New York and London.

Darwin, C. (1872). "The Expressions of the Emotions in Man and Animals." John Murray, London. 村上啓夫訳(1948, 1949)「人間および動物の表情」改造社.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1970). "Ethology: The Biology of Behavior." Holt, New York.

Ekman, P., (ed.) (1973). "Darwin and Facial Expression: A Century of Research in Review." Academic Press, New York.

藤井尚教, 米川文雄, 小山高正 (1976). 中国・近畿の野生ニホンザル6集団の比較その3, 接近者に対する反応の研究. 日本心理学会第40回大会発表論文集 213-214.

Gartlan, J. S., and Brain, C. K. (1968). Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops* and *C. mitis*. *In* "Primates" (P. Jay, ed), 253-292. Holt, New York.

Hall, K. R. L., and DeVore, I. (1965). Baboon social behavior. *In* "Primate Behavior" (I. DeVore, ed.), 53-110. Holt, New York.

Harlow, H. F. (1969). Age-mate or peer affectional sysem. *In* "Advances in the Study of Behavior" (D. S. Lehrman, R. A. Hinde, and E. Shaw, eds.), Vol. 2, 333-383. Academic Press, New York.

Hinde, R. A., and Rowell, T. E. (1962). Communication by posture and facial expression in the rhesus monkey. *Proc. Zool. Soc. London* 138, 1-21.

Hinde, R. A., Rowell, T. E., and Spencer-Booth, Y. (1964). Behaviour of socially living rhesus monkeys in their first six months. *Proc. Zool. Soc. London* 143, 609-649.

Kaufman, I. C. and Rosenblum, L. A. (1966). A behavioral taxonomy for *Macaca nemestrina* and *Macaca radiata*: based on longitudinal observations of family groups in the laboratory. *Primates* 7(2), 205-258.

河合雅雄, 岩本光雄, 吉場健二 (1968). 〝世界のサル〟 毎日新聞社.

Lorenz, K. (1943) Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsychol.* 5, 235-409.

Lorenz, K. (1951). Ausdrucksbewegungen höherer Tiere. *Naturwissenschaften* 38, 113-116.

Lorenz, K. (1960). Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung. *Fortschr. Zool.* 12, 265-294.

Lorenz, K. (1963). "Das Sogenannte Böse: zur Naturgeschichte der Aggression." Borotha-Schoeler Verlag, Wien. 日高敏隆他訳 (1970). 〝攻撃—悪の自然誌—1〟 みすず書房.

Lorenz, K. (1965). "Evolution and Modification of Behavior." Univ. Chicago Press, Chicago.

日高敏隆, 羽田節子訳 (1976). 〝行動は進化するか〟 講談社現代新書.

Lorenz, K. (1974). Preface. *In* "The Expression of the Emotions in Man and Animals" by C. Darmin. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Lubosch, W. (1967). Muskeln des Kopts: Viscerale Muskulatur. *In* "Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere" (Hg., L, Bolk usw), Band Ⅴ. 1011-1106. Asher, Amsterdam.

Marler, P. (1968). Aggregation and dispersal: Two functions in primate communication. *In* "Primates" (P. Jay, ed.), 420-478. Holt, New York.

Masataka, N. & Fujii, H. Experimental study of facial expressions dependent on the distance in Japanese Macaques. (投稿中).

Miller, R. E., Banks, J. H., and Ogawa, N. (1963). Role of facial expression in "cooperative-avoidance conditioning" in monkeys. *J. Abnorm, Social Psychol.* 67, 24-30.

Miller, R. E., Caul, W. F., and Mirsky, I. A. (1967). Communication of affects between feral and socially isolated monkeys. *J. Pers, Social Psychol.* 7, 231-239.

Møller, G. W., Harlow, H. F., and Mitchell, G. D. (1968)· Factors affecting agonistic communication in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 31, 339-357.

Moynihan, M. (1969). Comparative aspects of communication in new world primates. *In* "Pri-

mate Ethology" (D. Morris, ed.), 306-342. Anchor Doubleday, Garden City, New York.
Redican, W. K., Kellicutt, M. H., and Mitchell, G. (1971). Preferences for facial expressions in juvenile rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Develop. Psychol.* 5, 539.
Redican, W. K. (1975). Facial expressions in nonhuman primates. *In* "Primate Behaviour" Vol. 4. "Developments in Field and Laboratory Research" (L. A., Rosenblum, ed.), 103-194. Academc Press, New York and London.
Rowell, T. E. (1963). The social development of some rhesus monkeys. *In* "Determinants of Infant Behaviour" (B. M. Foss, ed.). Vol 2, 35-49. Methuen, London.
Sackett, G. P., (1965). Response of rhesus monkeys to social stimulation presented by means of colored slides. *Percept. Mot. Skills* 20, 1027-1028.
Sackett, G. P. (1966). Monkeys reared in isolation with pictures as visual input: evidence for an innate releasing mechanism. *Science* 154, 1471-1473.
Schenkel, R. (1947). Ausdrucksstudien an Wolfen. *Behaviour* 1, 81-129.
Struhsaker, T. T. (1967). Behavior of vervet monkeys and other cercopithecines. *Science* 156, 1197-1203.
Tinbergen, N. (1951). "The Study of Instinct" Oxford Vniv. Press, London.
Tinbergen, N. (1959). Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15, 1-70.
van Hooff, J. A. R. A. M. (1962). Facial expressions in higher primates. *Symp. Zool. Soc. London* 8, 97-125.
van Hooff, J. A. R. A. M. (1967). The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. *In* "Primate Ethology" (D. Morris, ed.). 7-68. Aldine, Chicago.
Washburn, S. L. (1960) Tools and human evolution. *Scientific American* 203(3) 3-15.
八杉龍一 (1969). 〝進化論の歴史〟 岩波新書.
Young, J. Z. (1971) "An Introduction to the Study of Man." Clarendon, Oxford.
Zuckerman, S. (1932). "The Social Life of Monkeys and Apes." Harcourt, New York.

An Introduction to Studies on Facial Expression in Primates

Hisanori FUJII

This paper presents an introductive review of studies on facial expressions in primates. The importance of facial expressions in social communication between animals was emphasized in the beginning. The three principles presented by Darwin in his pioneering study on facial expressions were discussed, and influences of his study on behavioral sciences were examined. Four important works in initiating systematic researches on facial expressions following the Darwin's work were reviewed. The general patterns of facial expressions in terms of facial elements and expression elements by van Hooff were compared with those by other researchers. The development of the muscles characterizing facial expressions were illustrated on some primates and ontogenesis of facial expressions was examined. Finally, communicative function, homology and ritualization of facial expressions were discussed with regard to phylogenesis and ontogenesis of facial expressions.