

Title	ヒト以外の霊長類が音声によって伝える情報とそれを支える学習の要因：ヒト以外の霊長類の音声情報と学習
Author(s)	志澤, 康弘
Citation	大阪大学大学院人間科学研究科紀要. 2006, 32, p. 327-342
Version Type	VoR
URL	<a href="https://doi.org/10.18910/12181">https://doi.org/10.18910/12181</a>
rights	
Note	

*Osaka University Knowledge Archive : OUKA*

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

Osaka University

# ヒト以外の霊長類が音声によって伝える情報と それを支える学習の要因

ーヒト以外の霊長類の音声情報と学習ー

志 澤 康 弘

## 目 次

1. 音声によって伝える情報
  - 1.1 発声した個体がだれであるか
  - 1.2 外界の事象についての情報
  - 1.3 これから何を行おうとしているかについての情報
2. 多様な音声を支える学習の要因
  - 2.1 学習の要因
    - 2.1.1 音声の生成についての学習の要因
    - 2.1.2 音声を発する状況についての学習の要因
    - 2.1.3 聞き分けについての学習の要因
    - 2.1.4 学習の要因のまとめ
  - 2.2 音声レパートリー習得にあたっての生得的な制限
  - 2.3 瞬時での音声の変容
3. ヒト以外の霊長類の音声研究の現状



## ヒト以外の霊長類が音声によって伝える情報と それを支える学習の要因 ー ヒト以外の霊長類の音声情報と学習 ー

志澤 康弘

### はじめに

音声研究の序論で、「ヒト以外の動物は音声によって情動のみを伝えることしか出来ないと考えられていた. しかし, ……」というような書き出しをししばしば見かける (例えば, Green, 1975; Fischer, Hammerschmidt, Cheney, & Seyfarth, 2001). このように, ヒト以外の霊長類が発する音声は一般にはせいぜい情動を伝えるのが精一杯であろうと言われることがある. もちろん, ヒト以外の霊長類も音声によって情動を表出する (Gouzoules & Gouzoules, 2000), しかし, 例えばニホンザル (*Macaca fuscata*) は, 毛づくろいを行う, あるいは毛づくろいを受けるという個体の情動を相手に伝えることができる (Masakata, 1989). 本稿では, 特に多くの音声研究が多く行われているマカク属 (*Macaca*) とヒヒ属 (*Papio*), オナガザル属 (*Cercopithecus*) を主な対象として, ヒト以外の霊長類が音声によってどのような情報を伝えているのかについてまとめる. 次に, そうした音声の多様性を支える学習の要因についてまとめる.

### 1. 音声によって伝える情報

#### 1.1 発声した個体がだれであるか

ある程度成長した個体が音声を発声すれば, 音声を聞いただけで発声した個体がどの個体であるかを特定できることは多くの研究によって示されている (Cheney & Seyfarth, 1980; Hammerschmidt & Todt, 1995; Hammerschmidt & Fischer, 1998; Mitani, 1986; Pereira, 1980; Rendall, Cheney, & Seyfarth, 2000, Rendall, Rodman, & Emond, 1996). また, 生後半年に達する前のアカンボウであっても, 成体メスが血縁関係にない個体の音声を聞き分けることができることを示唆する研究がある (Shizawa, Nakamichi,

Hinobayashi, & Minami, 2005). 母親に限っては、生後1年に満たないアカンボウの音声でも自分のアカンボウの音声を他個体のアカンボウの音声と聞き分けることが確認されている (Hammerschmidt & Fischer, 1998; Jovanovic, Megna, & Maestripieri, 2000; Shizawa et al., 2005). このような、個体の特定と同時に、音声を発した個体がどの母系に属するか (Hauser, 1991) もわかることが知られている。

ある個体の音声の1つが識別できるからといって、その事からその個体が発した音声ならどんなタイプの音声でも聞き分けられるというわけではなく、音声のタイプによっては、どの個体が発したかわかる音声とそうでない音声がある (Gouzoules, Gouzoules, & Marler, 1984). どの個体が発した音声か比較的識別しやすいかそうでないかは、フォルマント成分 (母音様の音響成分) の有無によると考えられている。Coo や grunt と呼ばれる音声はフォルマント成分を持つが、この音声はフォルマント成分を持たない scream より識別が容易であり、フォルマント成分を持つ音声には、個体を識別するための同一の音響的手がかりがあると考えられる (Rendall, Owren, & Rodman, 1998).

## 1.2 外界の事象についての情報

ヒト以外の霊長類が音声を意味論 (Semantic) 的に利用できるものであろうか? 上にあげたような、音声を発した個体がどの個体であるかという情報の場合には、音声を発した個体は誰が音声を発したのかを伝えるために特別なことを行う必要がないと考えられる。誰が音声を発したのかを示すための特別の手がかりはなくとも、音声の聞き手が個々の音声についての音響的特徴から個体差を聞き分けることによって、発声した個体が誰であるかを特定している。一方、意味論的な利用を考えた場合は、まず音声を発する個体が外界の特定の事象に対応した音声を使い分け、次に聞き手がそれを聞き分けるという2つの段階が必要となり、より複雑な過程が要求される。

ヒト以外の霊長類が外界の物事についての情報を伝えることを始めて確認した研究は、ベルベットモンキー (*Cercopithecus aethiops*) の警戒声についての研究である。ベルベットモンキーには、ヒョウ、ワシ、ヘビの3タイプの捕食者がいる。ベルベットモンキーはそれぞれの捕食者に対してサウンドスペクトログラム (Sound spectrogram, 横軸に時間を取り、縦軸に周波数をとって音の強さを濃淡で表現した図) 上でも、観察者の聞き分けによっても明確に異なる警戒声を発する (さらに、ヒヒとヒトに対してもそれぞれ固有の警戒声を発するようではあるが、ヒヒとヒトに対する警戒声はまれにしか観察されない)。地上にいる場合に、ヒョウに対する警戒声を聞いたベルベットモンキーは木の中に走り、ワシに対する警戒声を聞いた場合は上を見上げるか茂みに走る。そし

て、ヘビに対する警戒声を聞いた場合は下を見るという行動を行う。こうした違いをふまえて、Seyfarth, Cheney, & Marler (1980a, 1980b) は、音声再生実験を行い、ベルベットモンキーが、スピーカーからヒョウに対する警戒声を再生した場合は木の中に走り、ワシに対する警戒声を再生した場合は茂みの中に走るか上を見上げる（もしくはその両方）、さらにヘビに対する警戒声を再生した場合は下を見るという行動が行われることを確認した。こうして、ベルベットモンキーが音声の情報だけを手がかりにどの捕食者が表れたかを伝えていることが確認されている。同様のことは原猿亜目に属するワオキツネザル (*Lemur catta*) とペローシファカ (*Propithecus verreauxi*) においても知られている (Macedonia, 1990; Oda, 1997; Oda & Masataka, 1996)。

### 1.3 これから何を行おうとしているかについての情報

前節では、ヒト以外の霊長類が外界の事象に 1 対 1 に対応した音声を使うことを紹介したが、ヒト以外の霊長類は、外界の事象だけではなく、自身がこれから何を行おうとしているかという意図 (intention) を伝えることもある。ニホンザルを含む旧世界ザルは、同種他個体と毛づくろいを行ったり、他個体のアカンボウに触れたり、単に接近したりする際に相対的に音量が少なくて穏やかな音声を発することがある (Bertrand, 1969; Cheney & Seyfarth, 1982; Cheney, & Seyfarth, & Silk, 1995; Hauser, Evance, & Marler, 1993, Hohmann & Herzog, 1985)。Mori (1975) は観察により、ニホンザルが主に自分より順位の高い個体でかつ血縁関係にない個体に向けて、毛づくろいを行う前に音声を発することを見出した。このことから、音声を発声することによって、他の何かではなく毛づくろいを行う、あるいは受けるという意図を相手に伝えているのであると考えた。その後、Masataka (1989) は、こうした場面で発せられる音声のうち、Tonal girney (Green, 1975) と呼ばれる音声に注目した。この音声は音響構造的に、周波数のピークが時間的に前半の 1/3 にある音声と、後半の 1/3 にある音声とに大別できる。分析を行ったところ、毛づくろいを行う個体は周波数のピークが時間的に前半の 1/3 にある音声を、毛づくろいを受ける個体は周波数のピークが後半の 1/3 にある音声を発する傾向があることが示された。つまり、ニホンザルは、この音声により、毛づくろいを行う、あるいは毛づくろいを受けるという個体の意図を相手に伝えていると考えられる (Masakata, 1989)。

## 2. 多様な音声を支える学習の要因

### 2.1 学習の要因

ここまでで紹介したような多様な情報伝達の実現は学習の要因によるところが大きい。一口に学習の要因といっても、細かく検討するといくつかの要因に分離できる。ベルベツトモンキーの警戒声を例にあげると、まず、3つのタイプの音声を明確に鳴き分けなければならない。つまり、ワシに対する警戒声とヒョウに対する警戒声を他個体がはっきり区別できる様に異なる音響的特性を持つ音声として発する必要がある。次にそれぞれのタイプの音声を正しい状況で発しなければならない。例えば、ワシが表れた場合にヒョウに対する警戒声を発しても信号として意味をなさなくなってしまう。このようにまず音声を発する側に2つの側面がある。同時に、音声の受け手に関しても2つの側面がある。すなわち、ワシに対する警戒声を聞いた個体は、その警戒声を他の2つの警戒声と区別できなければならず、さらに、その警戒声がワシが表れたことを示すことを知っていないなければならない。

このように、音声利用については、音声を発する個体の側面と聞き手の側面の2つの側面があり、同時に音響的特性についての側面と音声が利用される状況についての2つの側面がある。以下ではそれぞれの側面を取り上げるが、聞き手の側面については、例え聞き分けられないという証拠が得られても、音響的特性について聞き分けられないのか、それともその音声を示す内容を知らないのかを必ずしも明らかにできない事例もあるので、まずはまとめて論じることとする（すなわち、音声の生成、音声を発する状況、聞き手の問題の3つに分けて取り上げる）。

#### 2.1.1 音声の生成についての学習の要因

同じタイプの音声を同じ種の個体が発声しても、生息地域が異なれば、音響構造上異なる音声を発することがある。ニホンザルは *coo* と呼ばれる明瞭で比較的音量の大きな音声を発することがあるが、この音声は音響特性上の地域差があることが知られている。田中（1995）は、屋久島に生息するニホンザルと屋久島から大平山に移されたニホンザルとで *coo* の最小周波数を調べた。周波数は一般に成長するにつれ低くなる傾向がある（Inoue, 1988）。すなわち年齢によって違いがあることは確かであるが、年齢が同じもの同士を比較しても、どの年齢でも大平山の方が一貫して低い周波数であった。両集団は元々同じところに生息していた集団であるので、遺伝的な差異はほとんどないと見なせる。つまり、この違いは学習によるものと考えられる（田中, 1995）。さらに、

生後5～6 ヶ月, 8～9 ヶ月, 10～12 ヶ月とより年齢の若い時期を3 期間に分けて比較したところ, 生後5～6 ヶ月では両集団で周波数に差は見られず, その後8～9 ヶ月以降で差が見られることが明らかとなり, 両集団間の差は学習によるところが大きいことが確認された(杉浦・田中, 2000).

### 2.1.2 音声を発する状況についての学習の要因

特定の場合に音声を発しなければならないと言った社会的規則 (Social rule; Baueres, 1993, ここでは, 学習によって次の世代に伝わる社会的習慣を社会的規則と呼ぶことにする) と見られる音声の利用を示す例がある. ベニガオザル (*Macaca arctoides*) は, 他の個体のアカンボウへの興味行動 (アカンボウをのぞき込む, アカンボウに向かって前肢を伸ばす, 触れるなどの行動) を行う前に, staccato grunt と呼ばれる発声を行うことがある. Bauers (1993) によれば, この発声を行えば, 他個体のアカンボウへ興味行動を行っても攻撃を受けることは少ない (音声を発した場合に攻撃を受けた割合は成体で 4.5%, 準成体で 11.5%) が, 発声を行わずに他個体への興味行動を行わなかった場合は高い割合でアカンボウの母親から攻撃を受けた (攻撃を受けた割合は, 成体で 24%, 準成体で 43%). 成体メスがアカンボウの興味行動を行う場合には, この音声をほぼ必ずというほど発声するが, 準成体ではこの音声を発声する割合が低く, 発声を行う割合は 73% であった. つまり, 成体になると他個体への興味行動を行う場合は常にこの音声を発すること, 準成体ではまだこの音声を必ず発声するわけではなく, 音声を発しなければ攻撃されるという社会的規則が学習によって維持されていると推測されている. 興味深いことに, 同じマカク属に属するニホンザルでも, どの個体に対して音声を発するかについて地域差があるとする研究はある (Sakura, 1989) ものの, ベニガオザルのように社会的規則, すなわちある行動を行う前に必ず発しなければならないとまでの音声の使用は確認されていない (志澤, 2001).

### 2.1.3 聞き分けについての学習の要因

音声聞き分けられなかったからといって, それが音声そのものを識別ができないのか, それとも音声そのものを識別はできても, その音声が示す内容を知らないのかを分離して論じることが難しいことについては先に触れた. ただし, 音声そのものを識別できない場合を示すことはできる. 例えば母親が音声のみでアカンボウを識別できるかどうかについて考えてみると, この場合はある個体が発した音声を他個体の音声と区別できるかどうかの問題であり, 音声の示す内容を抜きにして音響的特徴から音声を区別で

きるかどうかという問題を扱うことができる。

母親が自身のアカンボウの音声を聞き分けられることはすでに紹介したが、初期の研究では母ザルはアカンボウの音声を他個体の音声と聞き分けられないとされていた (Simons & Bielert, 1973; Simons, Bobbitt, & Jensen, 1968, ただし、コモンリスザル *Cerphalus ursinus* では、早くから母ザルはアカンボウの音声を聞き分けられるとされていた [Kaplan, Winship-Ball, & Sim, 1978])。

Hauser (1993) や Maestripieri (1995) は、信号の進化についての対立する見解 (“操作的な [manipulative]” 視点と “正直な [honest]” 視点) について検討するためにアカンボウの音声を利用している。生後数ヵ月たった時期に母ザルから遠く離れた場所で活動し始めるアカンボウは明瞭でかつ後半にトリルの成分 (急激な周波数の高低のある成分) を持つ音声を発する (Bertrand, 1969; Green, 1975; Hauser, 1989; Hohmann & Herzog, 1985)。アカンボウはこの音声を母ザルから遠く離れて母ザルを見失ったと思われる時に発する (Rendall et al., 2000) が、母ザルを見つけたと見られるアカンボウはもっと強くてノイズ成分の多い音声 (Gecher や Scream と呼ばれる音声) を発しながら母ザルに駆け寄って行く。したがってアカンボウはこの音声を母ザルに迷子になったことを知らせるために利用していると考えられる。この音声はアカンボウと母ザルが互いに姿の見えない状況で発せられ、音声だけを頼りにすることが前提である初めての音声であり、また前述のような母ザルがこの音声によって自分のアカンボウを特定できることを前提とした研究もあったことから、母ザルがこの音声を聞いて自分の子ザルの音声かどうかかわかるかどうかは重要な問題であった。1998 年になって Hammerschmidt と Fischer は、観察データによって、母ザルは他個体のアカンボウの音声と比べて自分のアカンボウの音声により強く反応することを示した (Hammerschmidt & Fischer, 1998)。音声研究では観察で得られた知見を音声再生実験によって確認することが普通であるが、かれらも音声再生実験によってこのことを確かめている。しかし、音声再生実験には生後 1 年たった個体の音声も利用されていた。そのため、数年後には、別の研究グループが生後すぐからの音声再生実験を行った。その結果、母ザルはアカンボウが産まれてすぐは自分のアカンボウの音声と他個体のアカンボウの音声とを聞き分けることができないこと、そして、アカンボウの週齢がおおよそ 1 週間たった後になって次第に、自分のアカンボウの音声と他個体のアカンボウの音声とを聞き分けることができるようになることが示された (Jovanovic, et al., 2000)。この研究から、音声による個体の特定には、学習の過程が必要なこと、母ザルは非常に早い時期に自身のアカンボウの音声を特定できるようになることが示された。

#### 2.1.4 学習の要因のまとめ

先に述べたベルベットモンキーの警戒声についての最初の研究でも、学習の重要性についてすでにふれられていた (Seyfarth, et al., 1980a, 1980b). 例えば、成体ではワシに対する警戒声は最も捕食性の強いワシであるゴマバラワシ (Martial eagle; *Polemaetus bellicosus*) が表れた場合に発せられることがほとんどであるが、準成体では捕食者ではないヘビワシ (Secretary bird; *Sagittarius serpentarius*) やヘラサギ (Spoonbill; *Platalea alba*) など、さらに未成年体についてはキジバトの仲間 (Pigeon; *Streptopelia* spp.) や木の葉にさえワシに対する警戒声を発することがあった。次に述べるように、Seyfarth と Cheney の 2 人はその後もこの音声、さらには他個体との近接場面でベルベットモンキーが発する Grunt と呼ばれる音声も加えて、学習の問題をより詳細に研究した (Cheney & Seyfarth, 1990; Seyfarth & Cheney, 1986).

かれらの結果 (Cheney & Seyfarth, 1990; Seyfarth & Cheney, 1986) を要約すると、音声利用に対する学習の要因についていくつかの興味深い点が明らかになっている。まずは、正しい音響的特徴をもつ音声の生成に関して言えば、警戒声は未成年体の頃にすでに成体と同じような 3 つのタイプの音声を発するが、一方で Grunt は始め成体とは異なる音響的特徴をもつ音声を発する。ただし、17 週齢に達するとどのタイプの grunt も成体と同じと見なせる音声を発する。警戒声を正しい状況に発するという点に関して言えば、アカンボウ期を過ぎて準成体になってもまだ間違えた対象に警戒声を発してしまうことがある。最後に警戒声の聞き分けについては、生後 3 ヶ月から 4 ヶ月に達するまでの間には、成体と同じような反応は 25% にも満たなかったが、6 ヶ月を過ぎるとほぼ成体と同じ反応を示すようになり、間違った反応は全く見られなくなる。さらに、こうした反応が学習の成果であるかどうかを確認するために、周りの反応を見てから行動した場合と周りの反応を見ずに行動した場合で比較してみると、周りの反応を見てから行動した場合に成体と同じ反応 (≒正しい反応) をすることが多いことが示されている。

これらの結果をまとめると、1. どのタイプの音声を発するかについては少なくとも一部は生得的なものであるかもしれない (録音された警戒声のうち最も若い個体によって発せられた警戒声はすでに成体と区別できないほど分化していたから)。そして学習の要因があっても各タイプの音声を使いこなせるようになる時期は同時ではない。2. 音声を聞き分けることができるようになった後に始めて適切な使い方を学習して行くという 2 点が明らかになったと報告されている。

## 2.2 音声レパートリー習得にあたっての生得的な制限

ヒト以外の霊長類の音声レパートリーについては、例えば、ニホンザルの音声について、最初にサウンドスペクトログラムを用いた記述を行った Green (1975) は、ニホンザルの音声を10のクラス (1. Girneys, 2. Coos, 3. Whistles と Warbles, 4. Squawks と Squeaks, 5. Chirps と Barks, 6. Squeals と Screechs, 7. Shrieks と Screams, 8. Whines, 9. Geckers, 10. Growled sounds と Roars) にまとめている。さらに彼は、10のクラスを少なくとも41のタイプに分類した。同様の研究は (サウンドスペクトログラムによる記述のないものも含めて) 様々な種で行われており (ニホンザル, Itani, 1963; シンオザル, *M. silenus*, Hohmann & Herzog, 1985, ベニガオザル, Bertrand, 1969, ボンネットモンキー, *M. radiata*, バーバリーモンキー, *M. sylvanus*, Hohman, 1989; Fischer & Hammerschmidt, 2002; *Lemur catta*, Macedonia, 1993), いずれの種においても多様なレパートリーが認められている。こうした分類には研究者の恣意的な要素も含まれているが、おおむね完全に区別できる要素、例えばフォルマント成分とか音節とか言った要素の有無を基準にしている。前節まででは音声利用にあたっての学習の要因を強調してきたが、異なる要素を持つ音声の生成に関しては生得的な制限が示唆される。例えば小嶋 (1995) は、音声を対象としたオペラント実験にふれ「刺激に基づいて音声の種類を変えることは容易ではない」とまとめている。

学習による効果と生得的な制限がそれぞれどのような要因に対して見られるかをよく示す2つの研究がある。ニホンザルとアカゲザルはともに、*coo* と呼ばれる比較的遠くまで良く通る明瞭な音声を発する。ただし、アカゲザルに比べてニホンザルの方がより周波数の高い *coo* を発する。ニホンザルとアカゲザルの母子交換実験を行った Masakata & Fujita (1989) によれば、アカゲザルに育てられたニホンザルのアカンボウは、ニホンザルではなく育ての親であるアカゲザルと同じ周波数の *coo* を発するようになる。逆に、ニホンザルに育てられたアカゲザルのアカンボウは、育ての親のニホンザルと同じ周波数の *coo* を発するようになる。つまり、それぞれの種のアカンボウは、自分の種に特有の周波数ではなくて、育ての親と同じ周波数を学習したと結論できる。この研究に対して、Owren らのグループはニホンザルとアカゲザルの *coo* の周波数は互いにそれほど異ならず、Masakata & Fujita (1989) の研究は追試できないと主張した (Owren, Dieter, Seyfarth, & Cheney, 1992)。このような食い違いが生じた原因として、正高 (1991) は Owren, et al. (1992) が研究対象としたニホンザルの *coo* の周波数は Masakata & Fujita (1989) が研究対象としたニホンザルの *coo* の周波数よりも低い周波数であったことを指摘している。すなわち、Owren, et al. (1992) の研究対象となったニホン

ザルは様々な研究室を渡り歩いており、この過程で本来のニホンザルよりも低い周波数で coo を発するようになった。つまり、Owren, et al. (1992) の研究対象となったニホンザルは学習によって coo を変容させたと考えられると指摘している。結局のところ周波数は学習によって変化すると言える。

Owren, らのグループは、これらの種が近接場面で発する音声を対象に、音声タイプ間に見られる相違にも注目した (Owren, Dieter, Seyfarth, & Cheney, 1993)。かれらの研究によれば、ニホンザルは short low coo と呼ばれる音声を非常に多様な場面で使用する。一方、アカゲザルはニホンザルが short low coo しか利用しない場面で、short low coo と gruff と呼ばれる音声の 2 つのタイプの音声をを用いる。母子交換実験の結果、違う種の母ザルに育てられたニホンザルのアカンボウもアカゲザルのアカンボウもそれぞれ自分の種に特有な音声の利用の仕方を保持しており、レパートリーについては育ての親の影響、すなわち学習の影響が少ないことが示されている。

この例のように、各タイプの音声の周波数を一部変更するといったような変更は比較的容易であることが多くの研究によって示されている。一方、異なる音響上の要素を持つ音声を生得的にもっているものと別の状況で使用することはできないか、出来ても非常に難しいと考えられる。学習による要因とは対照的に生得的な制限を示した研究は多くないが、その理由は、生得的な制限がないからではなく、A と B に差がある、すなわち学習によって変化するということは比較的容易に示せるが、学習によって変化しなかったということを示すのは、変化したのに研究者がそれを見落としたのか、それとも本当に変化しないのか区別することが難しいからであると考えられる。

## 2.3 瞬時での音声の変容

ここまで述べてきたことから、生得的なものであるにしても学習だとしても、いずれにせよヒト以外の霊長類は成長するにしたがってある程度固定したレパートリーを持ち、音声の生成に関しては柔軟性に欠けるのではないかという印象をもつかもしい。しかし、ヒト以外の霊長類も各レパートリーを柔軟に変化させることができる。1 つの例として、ニホンザルは山中で互いに coo を 0.8 秒以内の間隔でやりとりしているが、返事を返す個体は、相手が直前に発した音声に似せた coo を発して答えることが示されている (Sugiura, 1998)。つまり、0.8 秒 (反応時間や音声が届くまでの時間を考えれば、もっと短い間) という短い時間内で聞き取った coo を評価し、それに似せた音声を返すことができることが明らかとなっている。このように、各レパートリーの音声を柔軟に変化させることができる。

### 3. ヒト以外の霊長類の音声研究の現状

ヒト以外の霊長類の音声研究は、まず音声を分類し各音声がどのような状況で利用されるのかを記述する研究から始まった。多くの場合、こうした研究を受けて（あるいはこうした研究はなくともそれぞれの研究者の予備観察の結果を受けて）次に行われる研究は状況ごとに音声を録音し、録音された音声を判別分析にかけるという研究である。判別分析とは質的な外的基準が与えられているとき、複数の量的な説明変数によって、外的基準をできるだけ判別できるように、各説明変数に対して重み付けをして外的基準をできるだけ判別できるような関数を作成する手続きである。この分析によって、各条件で用いられた音声 genuinely 異なるか、さらに、もしそうだとすると、異なる状況で生成された音声は音響特性上どのように異なるのかといった点が明らかになる。最後に各条件で得られた音声を用いて再生実験による反応が検討されることによって、対象となる霊長類が本当にそれらの音声を聞き分けているかどうかの確認が行われる。

このように、霊長類が音声によってどのような情報を伝えているのかについては、音声の分類と各音声が発せられる状況の記述、判別分析による各音声の音響パラメータの比較、音声再生実験による確認の大きく3つの手法を使って行われてきた。しかし、この10年の間に音声を対象とした行動を扱った研究は大きく様変わりしてきている。「ヒト以外の霊長類は音声を用いてどのようなことができるのか？」といったこと（例えばヒト以外の霊長類が外界の情報を音声によって他の個体に伝えることができるのか？）については多くのことがわかってきている。残された問題は、警戒声についてはわかったが、挨拶についてはどうかといったような個別の問題、そして確認がまだ不十分な部分についての確認作業であろう。もちろん、「音声を用いてどのようなことができるのか」についても、まだこれまでに指摘されなかった新しい問題が提起され研究されていくものと思われる。しかし、ヒト以外の霊長類の音声研究は、音声そのものの研究から、音声を利用して他の側面を探るという研究が増えてきている。もう1つは信号の進化についての研究である。信号の進化の研究については、現在「親と子の対立（Parent-offspring conflict, Trivers, 1974）」や「正直な信号（Honest signalling, Grafen, 1990; Maynard Smith, 1991; Zahavi, 1975）」といったトピックスについて活発な議論が行われている。ヒト以外の霊長類の音声を対象にして、こうした理論の検証が行われると同時に野外研究で得られた結果を基に新たな問題提起が行われている（例えば, Hauser, 1993; Maestripieri, 1995, Silk, Kaldor, & Boyd, 2000）。

## 引用文献

- Bauers, K. A. 1993 A functional analysis of staccato grunt vocalizations in the stumptailed macaque (*Macaca arctoides*). *Ethology*, **94**, 147-161.
- Bertrand, M. 1969 Bibliotheca Primatologica. Vol. 11. *The behavioral repertoire of the Stumptail macaque*. New York: S. Karger.
- Cheney, D. & Seyfarth, R. M. 1980 Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **28**, 362-267.
- Cheney, D. & Seyfarth, R. M. 1982 How vervet monkeys perceive their grunts: Field playback experiments. *Animal Behaviour*, **30**, 739-751.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. 1990 *How monkey see the world: Inside the mind of another species*. Chicago: University of Chicago Press.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., & Silk, J. B. 1995 The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour*, **50**, 249-257.
- Fischer, J. 1998 Barbary macaques categorize shrill barks into two call types. *Animal Behaviour*, **55**, 799-807.
- Fischer, J., & Hammerschmidt, K. 2002 An overview of the Barbary Macaque, *Macaca sylvanus*, vocal repertoire. *Folia Primatologica*, **73**, 32-45.
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. 2001 Acoustic features of female chacma baboon barks. *Ethology*, **107**, 33-54.
- 古井貞熙 1992 音響・音声工学 近代科学社
- Gouzoules, H. & Gouzoules, S. 2000 Agonistic screams differ among four species of macaques: The significance of motivation-structural rules. *Animal Behaviour*, **59**, 501-512.
- Gouzoules, S., Gouzoules, H., & Marler, P. 1984 Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour*, **32**, 182-193.
- Grafen, A. 1990 Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, **144**, 517-546.
- Green, S. 1975 Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): A field study. In L. A. Rosenblum (Ed.), *Primate Behavior*. New York: Academic Press. Pp. 1-102.
- Hammerschmidt, K. & Fischer, J. 1998 Maternal discrimination of offspring vocalizations in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*, **39**, 231-236.
- Hammerschmidt, K. & Todt, D. Individual differences in vocalizations of young Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): A multi-parametric analysis to identify critical cues in acoustic signalling. *Behaviour*, **132**, 381-399.
- Hauser, M. D. 1989 Do vervet monkey infants cry wolf? *Animal Behaviour*, **45**, 1242-1244.
- Hauser, M. D. 1991 Sources of acoustic variation in rhesus macaque (*Macaca mulatta*) vocalizations. *Ethology*, **89**, 29-46.
- Hauser, M. D., Evans, C. S., & Marler, P. 1993 The role of articulation in the production of rhesus monkey, *Macaca mulatta*, vocalization. *Ethology*, **45**, 423-433.
- Hohman, G. M., & Herzog, M. O. 1985 Vocal communication in lion-tailed macaques (*Macaca*

- silenus*). *Folia primatologica*, **45**, 148-178.
- Hohman, G. M. 1989 Vocal communication of wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates*, **30**, 325-345.
- Inoue, M. 1988 Age gradations in vocalization and body weight in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Folia Primatologica*, **51**, 76-86.
- Itani, J. 1963 Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates*, **4**, 11-66.
- Jovanovic, T., Megna, N. L., & Maestripieri, D. 2000 Early maternal recognition of offspring vocalization in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, **41**, 421-428.
- Kaplan, J. N., Winship-Ball, A., & Sim, L. 1978 Maternal discrimination of infant vocalizations in squirrel monkeys. *Primates*, **19**, 187-193.
- 小嶋祥三 1995 霊長類の音声とその知覚 - 文部省科学研究費補助金 重点領域研究 - 認知・言語の成立 論文集 219-232.
- Macedonia, J. M. 1990 What is communicated in the antipredator calls of lemurs: evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology*, **86**, 177-190.
- Macedonia, J. 1993 The vocal repertoire of the ringtailed Lemur (*Lemur catta*). *Folia Primatologica*, **61**, 186-217.
- Maestripieri, D. 1995 Maternal responsiveness to infant distress calls in stump-tail macaques. *Folia Primatologica*, **64**, 201-206.
- Masataka, N. 1989 Motivational referents of contact calls in Japanese monkeys. *Ethology*, **80**, 265-273.
- 正高信男 1991 言葉の誕生 - 行動学からみた言語期限論 - 紀伊國屋書店
- Masataka, N., & Fujita, K. 1989 Vocal learning of Japanese and rhesus monkeys. *Behaviour*, **109**, 191-199.
- Maynard Smith, J. 1991 Honest signalling: the Philip Sidney game. *Animal Behaviour*, **42**, 1034-1035.
- Mitani, M. 1986 Voiceprint identification and its application to sociological studies of wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*). *Primates*, **27**, 397-412.
- Mori, A. 1975 Signals found in the grooming interactions of wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates*, **16**, 107-140.
- Oda, R. 1997 The responses of verreaux's sifakas to anti-predator alarm calls given by sympatric ring-tailed Lemurs. *Folia Primatologica*, **69**, 357-360.
- 小田 亮 1997 音声研究から霊長類の心を探る 霊長類研究 **13**, 65-71.
- Oda, R., & Masataka, N. 1996 Interspecific responses of ringtailed lemurs to playback of antipredator alarm calls given by verreaux's sifakas. *Ethology*, **102**, 441-453.
- Owren, M. J., Dieter, D. J., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. 1992 'Food' calls produced by adult female rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques, their normally-raised offspring, and offspring cross-fostered between species. *Behaviour*, **120**, 218-231.
- Owren, M. J., Dieter, D. J., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. 1993 Vocalizations of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques cross-fostered between species show evidence of only limited modification. *Developmental Psychobiology*, **26**, 389-406.
- Pereira, M. E. 1986 Maternal recognition of juvenile offspring coo vocalizations in Japanese

- macaques. *Animal Behaviour*, **34**, 935-937.
- Rendall, D., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. 2000 Proximate factors mediating "contact" calls in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Journal of Comparative Psychology*, **114**, 36-46.
- Rendall, D., Owren, M. J., & Rodman, P. S. 1998 The role of vocal tract filtering in identity cueing in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *Journal of the Acoustical Society of America*, **103**, 602-614.
- Rendall, D., Rodman, P. S., & Emond, R. E. 1996 Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **51**, 1007-1015.
- Sakura, O. 1989 Variability in contact calls between troops of Japanese macaques: A possible case of neutral evolution of animal culture. *Animal Behaviour*, **38**, 900-902.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. 1986 Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **34**, 1640-1658.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. 1980a Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, **28**, 1070-1094.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. 1980b Monkey Responses to Three Different Alarm Calls: Evidence of Predator Classification and Semantic Communication. *Science*, **210**, 801-803.
- 志澤康弘 2001 ニホンザルによる発声と毛づくろいの関連性 動物心理学研究, **51**, 31-49.
- Shizawa, Y., Nakamichi, M., Hinobayashi, T., & Minami, T. 2005 Playback experiment to test maternal responses of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) to their own infant's call when the infants were four to six months old. *Behavioural Processes*, **68**, 41-46.
- Silk, J. B., Kaldor, E., & Boyd, R. 2000 Cheap talk when interests conflict. *Animal Behaviour*, **59**, 423-432.
- Simons, R. C., & Bielert, C. F. 1973 An experimental study of vocal communication between mother and infant monkeys (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Physical Anthropology*, **38**, 455-462.
- Simons, R. C., & Bobbitt, R. A., & Jensen, G. D. 1968 Mother monkeys' (*Macaca nemestrina*) responses to infant vocalizations. *Perceptual and Motor Skills*, **27**, 3-10.
- Sugiura, H. 1998 Matching of acoustic features during the vocal exchange of coo calls by Japanese macaques. *Animal Behaviour*, **55**, 673-687.
- 杉浦秀樹・田中俊明 2000 コミュニケーション - クーコールを通してニホンザルの心をのぞく 高畑由起夫・山極寿一(編著) ニホンザルの自然社会 京都大学学術出版会 Pp. 129-158.
- 田中俊明 1995 ニホンザルの発声行動における集団差 心理学研究, **66**, 176-183.
- Trivers, R. L. 1974 Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**, 249-264.
- Zahavi, A. 1975 Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

Information conveyed by non-human primates using  
vocalizations and learning factors that support non-human  
primate vocal communication

Yasuhiro SHIZAWA

On some occasions, monkey vocalizations are referred to as expressions of their emotion; however, researchers have revealed that monkey vocalizations are not that simple. Monkeys do not only convey information about their emotions, but also about external objects or events and their intentions. This paper surveys information conveyed by monkeys and how monkeys develop vocalization. As Seyfarth & Cheney (1986) have shown, some vocalizations by infants are not specialized, and young monkeys could not voice adequate vocalizations in some situations, and they could not recognize the difference between some vocal repertoires. Studies showing these results indicate that monkeys need to learn vocal usage; however, some limitations of vocal learning were also shown. Furthermore, monkeys do not only learn specific vocal repertoires, but can also modify each repertoire instantly.