



Title	ゲルディモンキーの音声伝達行動に関する比較行動学的研究
Author(s)	正高, 信男
Citation	大阪大学, 1982, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/2323
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

ドルディミニキーの音声伝達行動に

関する比較行動学的研究

正高信男

目 次

頁

第一 章 — 1

第二 章 — 25

第三 章 — 37

第四 章 — 71

第五 章 — 111

第六 章 — 139

References — 147

第一章 序論

1) ゲルディモンキーの比較行動学的研究

ゲルディモンキー (*Callimico goeldii*) は、南アメリカ大陸アマゾン河上流域に生息する靈長類真猿の一種である。真猿類は、アジア・アフリカに生息する旧世界ザルと、アメリカ大陸に生息する新世界ザルに二分され、両者はまことに独立して進化してきた。

ゲルディモンキーは現生する新世界ザルの中でも形態上、かなり原型に近い種であると考えられている。新世界ザルは、キヌザル科とオマキザル科によって構成されているが、ゲルディモンキーは両者の特徴をあわせもつていて、Hill (1957) の記述によれば、頭骨の形状はヨザルに、頭骨にある聴道や頬ひげの配列はティティに、下顎骨の全体はゴールディライオンタマリンに、そのつけ根の突起はピグミーマモセットに、下顎の切歯と犬歯はニグロタマリンに、歯の内側に生ずる帶状

突起はリスザルに、眼球を包む強膜の色素の沈着はウーリークモザルにそれぞれ酷似しているという。

従来、現生の新世界ザルのなかでの系統的位置づけも定まっていたとはいひにくく。その理由の一つとして、今までこの種の野生状態での観察がある。たく行なれてこなかつたことがあげられる。もちろん今日まで、ゲルディモンキーの野外調査が無視されてきたわけでは、まったくなく、むろ逆に多くのアメリカの研究者が調査をくわだてたにしかかねらず、このザルに出会うことさえできなかつたのが実状である。

それは、この種の分布様式、特殊性に起因していると考えられる。ゲルディモンキーはアマゾン上流域の広大な熱帯降雨林のなかでほんの小さなポピュレーションを単位として不連続に、相互に大きな距離をへだてて孤立的に点在している。しかも生息密度の低さは人為的な自然破壊や高い狩猟圧に起因するも

のとは考えられない。分布域はカケタ河とブレス河に囲まれた三角地帯あたり。それは約4000万年前南アメリカ大陸が大地殻変動を経験した際、唯一残った安定陸塊として、新世界ザルの最初の分化が発生した地域と考えられている (Hershkovitz, 1977)。キヌザルはその後、新しい環境へと分布域を拡大し、その中心を現在のブラジル東部海岸へと移した。ここでゴールデンライオンタマリンが分化しさらにマーモセット属の放散が生じた。マーモセット属のひとつのがループは西に向かって今度は移動し、タマリン属を産毛ニコにはる。マーモセットヒタマリンは、それ以前に分化した種より効果的な生息様式を獲得した。食性を拡大し、運動様式を変化させ、社会行動を多様化させた。ゲルディモニキーが森林の下層部を棲み場所としてより好む傾向(habitat preference)をもって食性を主に木の樹液にとり、非常に小規模な集團を単位として限られた遊動域のなかで生活しているのに付し。

タマリン・マーモセットは昆虫や果実などへと食性を拡大し、樹上性四足歩行を行つてゐる。集団の規模を前者の3~4倍にすることを可能とし、一日の遊動距離も数倍に及ぶ。特にセマダラタマリンは、ついに種分化の過程でゲルディモンキーと分布域を重複させる地域にまで達し、す、ほりと覆いながら後者を駆逐しつゝあると考えられる。

そしてマーモセット・タマリンは、かつての起源の古い種が開拓しえなかつた環境への進出に対応して、当然、行動をも変容させていかざるを得なかつた。このことは、言いかえれば、ゲルディモンキーの行動を近縁種と比較することによつて、新世界ザルの行動変容の絶時的過程を追跡する可能性があることを示唆している。

2) ゲルディモンキーの音声研究の意義

本論文はゲルディモンキーの音声伝達行動に関する実験と考察から成つてゐる。伝達行

動は社会的な現象であり、人間と同様、動物の社会も情報の交換を基礎として成立している。とりわけ、霊長類のように高度に複雑な集団を形成する種では、個体間で共有される信号と、それらを表出し、受容する機構が発達している。それは、比較行動学における releaser-IRM 図式に対応し、個体間の生得的な認知様式の総体を意味している。具体的に個体の欲求を充足する行動は遺伝協応 (Erbbkoordination) と呼ばれるが、衝動行動は前述の認知様式の枠内においてのみ、適応的に機能するのである。

現実に情報として伝達される信号としては、個体の飢えや痛みなどの内部状態のあらわれが一次的に用いられてきたが、社会が分化するにつれて、より高次的内容、すなわち、個体性、血縁、順位、社会的役割などに関する複雑な伝達機構が進化してきた。この過程は儀式化と呼ばれる (Hinde & Tinbergen, 1958)，伝達過程のほかの表出系 - 受容系 のどちらかに

変異が生じることによってひきよこされる。

伝達手段としては、視覚・聴覚・嗅覚をはじめ様々な感覚様相がかかりあっていろいろな情報量の多様さという点では、聴覚による伝達が卓越していることは否定できないだろう。

動物の音声研究は、まず鳥類において発達し、次いで霊長類を対象として行われるようになってきた。ソナグラフと呼ばれる特殊な周波数スペクトル分析器の開発が、研究に革命をもたらした。Thorpeがその潜在的可能性を認めて、スズメ目の鳥のさえずりの研究に応用したのが最初であった。観察者の耳による音声レパートリーのカテゴリーキュレーションがまず為され、それに伴う発声時の行動と受け手の反応を同時に記録して、当該の音声の伝達機能を推定する方法が確立された。

3) 音声の実験的発達研究

次いで音声の発達過程の追跡が行われるようになつた。発達を詳細に研究するためには

正常な音声発達を、野生下と実験室内的两条件下の個体について考察する必要がある。室内実験の多くは、発達に果す聴覚フィードバックの役割を扱っている。

初期の行動研究者や心理学者たちの本能対遺伝の論争に対し、これらの研究は成果をあげる分野であると考えられた。当初、鳥のさえずりは完全に、あるいは圧倒的に生得的であると考えられていて、音響隔離して養育されたとしても、成鳥になれば、またく正常にさえずるようになると考えられた。しかし厳密な実験条件下で、卵の発生の初期から音響隔離のもとで理想的に育てられたスズメ目のひな鳥の研究は、学習と経験の重要性を指摘している (Marler 1957)。

すなわち、幼鳥は発達段階の限られたある時期に、同種個体のさえずりのみを、選択的に学習することが明らかとなり、遺伝的に仕組まれた制約を備えた学習機構が進化してきたと考えられているのである。

さらに、同種内のある地域個体群内では、さえずりが同一であるのに対し、これと交雑が可能な近隣の地域個体群では、さえずりが異なる現象が見出され、人類の言語とのアナロジーから方言と呼ばれています。しかも方言の特性は世代を超えて保存され、音声発達の可塑性の適応的な表現であると考えられています。

4) 音声と個体認知

同種個体が音声を手がかりとして、個体識別を行っていることは、ある特定の音声レパートリーに個体特性が顕著にあらわれていることからも容易に想像できるが、録音した音を実験者が人為的に被験体へ向けて再生するテクニック (playback technique) の発達によって確実なものとなつた。

孵化後、数日間でヒナは明らかに親鳥の音声がスピーカーを通じて流された時にのみ、遙かに反応し、親子の絆の形成の促進に寄

与している (Immelmann, 1979)。

繁殖期になわばりを形成する種では、なわばりを所有する個体が独自の音声を発し、個体間の分散に役立っている (Emlen, 1971)。隣接してなわばりを所有する個体は、その地域をはじめて占有するときには、かなりはげしく互いに攻撃的にふるまう。各個体は、占有しようと予定している区域から音声を発することによって、その所有権を主張する。ライバルが現れて、この新しく形成されたなわばりの境界近くで音声を発する場合には、たちに応じて音声を発し返し、あるいは接近して追い返そうとする。しかし、なわばりの境界が確定するや、近隣の所有個体の音声に攻撃的に反応することはなくなり、逆に識別がすすむ。安定した空間的な関係に対して、時間とエネルギーを無駄にさくことを防ぐ適応的戦略といえる。ところが再生実験を行ってみると、なわばりの所有個体は未知の個体の音刺激には依然激しく反応し、また、たとえ

近隣個体の音声である場合でも、それが通常彼らのなればりでない場所で再生されたときには、非常に興奮することを示している。

5) 音声と種認知

さらに音声は、単に同種個体内の識別だけではなく、同所的に生息する異種個体関係にも機能を果している。

パナマに生息するコウモリ (*Trochops cirrhosus*) の常食はカエルであり、一頭につき一時間あたり 6.3 匹をつかまえるという。手がかりとなるのはカエルの鳴き声で、池全体で彼らが騒がしくないいろいろときの捕獲成功率は 56 % であるのに対し、数匹のカエルしかないといふときは 29 % におち、一匹もないといふときは、わずか 2 % である (Fulland & Barklay, 1980)。再生実験を行うと、コウモリは明らかにカエルの声を聞きわけていろいろことがわかる。食べられるカエルの声を流すと急速に接近して、スピーカーへ止まることさえある。

に、有毒なカエルのものには、ほとんど反応しない。さらに体長35ミリのカエルと体長200ミリのものを弁別し、捕えても運ぶことでのきない大きなカエルには反応しなかった。

また、ヒトリガ科のある種のガには逆に捕食するコウモリの反響定位する音声を聞きとることができるものがいる。コウモリの接近を認知して逃げ出し、あるいは至近距離で超音波を出して、コウモリを混乱させることができる(Austin, 1977)。

種認知の研究には、音声を人工的に合成する技術が導入されてい。音声構造上の要素を抽出し、人為的に操作したのちに被験体へ再生して反応を観察することによって、種認知にとって音声のいずれの要素が手がかりとなるのかが、コマドリなどでも調査されてい。る。

6) 靈長類における音声研究

靈長類における音声研究の進歩は、つねに

鳥類における研究に深く影響を受けてきたといつてよい。

霊長類の音声研究は、まずRowell(1962)によってアカゲザルを対象として行われた。彼女は、アカゲザルの威嚇音や恐怖の表出の際に発せられる音声が互いに連続的に変化(grading)していく現象を、ソナグラフを用いて示し、音声パターンとそれに応する情動との関連を考察した。

次いで、音声発達の可塑性の問題が注目された。Green(1975)は、ニホンザルの音声を嵐山、宮島、幸島の3つの地域個体群で収録し、エサ場でエサが与えられる際にのみ発せられる音声(feeding call)が、各地域個体群に独特であることを見出した。彼は、それを鳥類に沿って方言と呼んだ。マカク属に属する種の個体が共通して発する“COO”音は、一般に個体間の定位音(location call)と考えられているが、隔離飼育を行うと、他の音声レパートリーには著しい異常が生じないのに

対し、この音は、変容を被るという。location call はその機能上、もっとも個体認知と深くかかわった音声であり、またそれゆえに、発達上の可塑性にも富んでいふと考えられてゐる。

7) 単雄群の音声

一般に脊椎動物のなかで、単雄群を単位として生活をしている種では、性的二型が明確であるといわれてゐるが、これは音声についてもあてはまる事実である。

南アメリカ大陸に生息するホエザルは、その典型例であり、その名の通りのよく響く音声をオスのみが発する。アフリカでは、マンガベイ (*Cercopithecus*) が、それにあたる。彼らは、かほりなわほり性が高く、他の地域個体群と遊動域が重複することがなく、むしろ明確な境界線がひかれている。各集団のアルファオスは、互いに近隣のオスの音声を認知している。Waser (1975) は、森林内にスピーカーを設置して、オスの音声を再生し、他個

体の反応を観察した。その結果、同一集団内のオスの音声はメンバーをスピーカーの方向へ近づけるという積極的な反応を引き起こす一方で、他の集団のメンバーには、正反対の反応を解発することが明らかとなつた。またたく同一の音声パターンであっても、癒し手の認知がなされた時には、反応は両義的であるという興味深い知見が示唆された。

またピグミーマーモセットを用いた実験によると (Snowdon & Cleveland, 1980) 各個体が発する接触を求める音声 (contact call) は、構造上、個体差が明瞭であるが、再生実験を行ってみると、スピーカーを、その刺激音の實際の癒し手が、平常生息している場所に設置して音声再生を行ったときのみ、被験体に有効な反応を引き起こすらしい。

単に音声パターンや個体性だけではなく、他の様々な物理的・社会的条件が加味されることで、音声伝達行動が担う情報量は加速度的に増加していくことが示唆されている。

8) 警戒音の認知

多くの動物では、捕食動物に遭遇した際に発せられる、非常に強い音で、他個体を分散させる効果をもつ音声が存在する。一般に警戒音と言われているこの音声を実験的に再生すると強い逃避反応が発現される。アフリカのサバンナに生息するベルベットモンキーは、3種の異なる警戒音がきかれ、それらはそれぞれ特定の対象、すなわちヒョウ・ワシ・ニシキヘビに対応している (Seyfarth et al. 1980)。

再生実験を行うと、個体は「ヒョウの警戒音」を聞くと、いっせいに木の上へ逃げる。「ワシの警戒音」には上空を見上げて茂みに隠れ、「ニシキヘビの警戒音」を聞くと地表を見渡し、敵の姿を見つけようとする。ベルベットモンキーは自己の周囲の事物を範ちゅう化して音声を飛ばしていると考えられる。

さうに発達的に検討すると、幼体時には、大型獣すべてに対し「ヒョウの警戒音」を、空を飛翔するものに対し「ワシの警戒音」を

あらゆる種類のヘビに対し「ニシキヘビの警戒音」を飛していふのが、したがいに社会化をとげるにつれて分化していく過程が明らかとなつた。

9) 灵長類の音声の特徴

灵長類の音声が他の動物ときわめて異なる点は、一つ一つの表出されるパターンが互いに明確に異って、非連続的(discrete)であるのではなく、連続的に変化しうるということにある。

Marler(1975)は、この音声のgrading現象がヒトの言語の進化への第一歩ではなかつたかと推測しているが、その妥当性はともかく、このことは、同種個体が音声をどう分類していくかではなく、研究者の知覚システムにもとづく音声レパートリーに依存して研究をすすめていかざるを得ない状態をつくりあげてきたり。しかし、gradingしている運動パターンが同種個体にどのような形で入力されていくの

かを問うことなしに分類された音声カテゴリ一は、ヒトの知覚システムが異種個体の音声を入力として受けつける時に、どのような反応を示すかということを、たかだか示唆するにすぎないであろう。異種間で音声レパートリーを比較して、一方の種では他よりレパートリーが多様であると論じたとしても、それほどのなく根拠の弱いものにはなってしまうふれがある。

この問題を解決するための糸口は Snowdon & Pola (1978) のピグミーマモセットにおける研究によって与えられた。ピグミーマモセットは“trill”と命名された。規則的な周波数変調を繰り返す音声をひんぱんに発する。それは、持続時間、中心周波数値、周波数の変調帯域幅などにおいて、かなり多様な変異を示し、複数の機能を担っていると考えられた。

音声合成の技法を用いて再生実験を行ってみると、個体は音声の持続時間にのみ依存し

て反応を変化させていくことが明らかになった。すなはち、持続時間の短い音刺激は定位音として受けとられるのに対し、長くなるにつれて、他個体に接触をうながす音声(contact call)として知覚されるようになつた。他の音声要素の変化は、何ら反応に有意な差をもたらさなかつた。しかも二つの反応の生起の様式は、わずかに値の変化に対応して急激に生じ、ヒトが言語に対して行つているのと類似した範ちゆう的知覚が行われていると推定された。

一方、同一のピグミーマモセットの音声をヒトの被験者に再生して弁別実験を行つところ、上述のような知覚はまったくなされず、すべての刺激をひとつのかテゴリーにまとめる結果となつた。同種個体と異種個体としては、音声知覚の様式がまったく違うことが如実に示された。

10) 音声の知覚様式に関する研究の意義

従来伝達行動を研究する時には、行動を表出する側のメカニズムがより注目されるきらいがあった。運動パターンの同定とそれに対応する情動との関係が考察の対象となり、伝達行動の進化を論ずるさいにも、この関係に変異が生じる例が儀式化と命名されてきた（Hinde & Tinbergen, 1958）。

しかし、伝達過程とは表出系と知覚系の双方から構成されていることは当然のことである。Snowdon と Pola の研究は動物、とりわけ靈長類においては、知覚する側のメカニズムを調べる必要の高いことを示唆している。進化の過程においては、表出のメカニズムが同一のままであるにもかかわらず、その知覚のメカニズムに変異が生じたために伝達行動のシステム全体が変化してしまう可能性も存するのである。

1) 本研究のねらい

本論文は、ゲルディモンキーの音声伝達行

動に見られる種特異的な認知様式とその進化に関する考察からなっている。

Lorenz の理論が形成される上で、非常な貢献をなした Uexküll (1934) の環境世界論によれば、生体は各自種固有の知覚世界を有している。ヒトが他種の動物行動を研究することは、彼らの知覚世界をヒトの世界へと翻訳することを意味している。しかし、それは先驗的にヒトの知覚システムに依拠した分析ではなく、該当する行動がその種の所有している機能環の全体の中の部分としていかに作動していかるかを探ることである。行動の表出型の変化がどのように内面活動の変化と対応しているのかということと、それが入力として、行動の受け手の中にどのような変化となって立ち現れるのかをまず知る必要がある。すなわち、單に運動型にとどまらず、個体間の伝達過程全体を視野に入れたなかで、さらに近縁種間における比較の作業が行われねばならない。この過程のどの部位で変異が見られる

かを分析して、どのような選択圧が原因となつているかを適応価との関連から因果論的に分析することによって、行動の進化の過程に対する分析が初めて可能となるのである。

行動のはかでも、特に音声伝達行動はヒトの言語の進化を考えていいく上で興味深い主題である。それにもかかわらず、音声伝達行動の近縁種間における比較研究は行われてこなかった。音声パターンを伝達過程全体のなかで把握することすら余りなされてこなかつたといつてよい。動物の音声研究は初期における観察者の文章表記による分析から、音響分析器(spectral analyzer)によるソナグラムでの表示へと移行することによって、飛躍的な進歩をとげた。しかし、ソナグラムに示される单一の音声の構造特性のみに注目しつつ、それを単に種の生息する環境要因と一緒に的な関連で論ずることに終始し、Marler(1957)は音声パターンの相同意性の研究は不可能であるとさえ断言している。

すでに叙述してきたことから明らかになつたに、比較行動学が現在解決しなければならぬ問題点としては、第一に研究者が従来、社会的な行動の研究に際して、まず最初に行ってきた常套手段として行動パターンのカテゴリゼーションが、伝達過程という機能環全体のなかの部分としての行動であるという認識を軽視して為されてきにということがあげられる。第二に社会的行動の適応的変容過程について、焦点を行動の送り手の側にのみあてることで、もう一方の受け手の側の知覚機構に関する分析が御座成りにされてきたことである。第三に、近縁種間に見られる行動形質の変異に時系列概念を導入するための規準に関する方法論が多くの問題をかかえていふことであろう。

本論文はこれらの問題意識に対応するかたちで繰り広げられる。まず第二章で、ゲルディモンキーの形態、生態、行動全般にわたり知見の概略が述べられたあと、第三章では、

spectral analyzerによる分析にもとづく音声レパートリーの作成という、従来なされてきた常套手段の研究パラダイムによる結果が示され、統合て次の三つの問題点について詳細に議論が展開される。

(1) 伝達行動の分析をヒトの知覚システムによる先駆的な行動パターンの分類に終始させてはならず、同種個体がそれを如何に知覚しているかを問題としあげばならぬ。具体的には、ゲルディモンキーは連続的に変化する一連の音声群に対し、常にそれらと線形的に対応させる形での連続的な知覚を行っていののか、それとも範ちゆう的に知覚しているのか。(第三、四章)

(2) 近縁種において、類似したパターンの音声が記録されるが、その知覚機構はゲルディモンキーの場合と同一なるのか。また、それらの機構はそれぞれの種において同一の機能システムに所属しているのか。(第五章)

(3) 2において、近縁種間に変異が明らかにならねば、それら変異の間に時系列概念を導入するためには、形態学・生態学の知見をどのように活用すべきなのか。(第五章)
最後に、これまでの結果の総括が行われ、ヒトを含めた音声伝達行動の進化についての研究への展望によって、しめくくられていく。

第二章 ゲルディモンキーの系統関係と 社会行動の概略

リ 霊長類におけるゲルディモンキーの系統的 位置

ヒトを除く霊長類は系統上、類人猿、真猿原猿に大別される。類人猿はゴリラ、チンパンジー、オランウータン、テナガザルを含む。一方、系統上もっとも古い起源を有するのが原猿にあたり、約8000万年前に適応放散が生じたが、現在ではマダガスカル、東南アジア、アフリカの一部にきわめて特殊化した種が生存するのみである。

真猿はアジア、アフリカに生息する旧世界ザルと中南米に分布する新世界ザルに二分され、両者はまったく独立に分化してきた。新世界ザルは従来、分類学上オマキザル科 (Cebidae) とキヌザル科 (Callithricidae) という二つの科 (family) によって構成されてきた

(Hill, 1957)

Napier & Napier, 1967

Simons, 1972)。

オマキザルは $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$ の歯列式をもち、形態を大型化の方向へ進化させてきた種から成り、尾紋を有する文字どおり転総性のある長い尾を特徴としている。他方、キヌザルは小型化の方向へ二次的に特殊化したと考えられ、 $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}$ の歯列を所有している。新世界ザルの起源については、アフリカの旧世界ザルからの分歧説、旧世界ザルとは独立に北米にいた原猿から真猿化した説等が考えられているが、いずれも決定的証拠を欠いている。また鍵となる化石も発掘されていない。そしてこういう現況のもとで、ゲルディモニキーの形態が近年注目されてきた。それは、この種のオマキザルとキヌザルの双方の形態的特徴を有する唯一の例であることによっている。

2) ゲルディモニキーの形態的特徴

ゲルディモニキーは Thomas (1903) によって最初に報告された。彼はこの種を、体型、四肢の体幹に対する比率、四肢の形態の類似

性を根拠にオマキザル科に分類したが、実際には両科の中間に位置することに既に気づいていた。すなはち、歯列式 $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$, M $\frac{3}{3}$ の退化、下顎切歯の直立性という特徴をオマキザルと共有しつつも、前腕の筋構造、頭骨の湾曲度、かぎつめを持つ点でキヌザルと共通している。但し、つめ自体の湾曲度はキヌザルとも異なり独特である。また下顎の形態や体毛の分布はキヌザルのなかでも特にゴールデンライオンタマリンに似ている。最近では上顎第三臼歯ハイポコンの、リスザルとの類似性があげられている。

従って、どの形質に基準を置くかによって分類学者の評価は分かれることになり、Hill (1957) や Napier & Napier (1967) は、キヌザル科に属すると考え、一方 Simons (1972) は Thomas (1903) と同じく、オマキザル科に分類している。Hershkovitz (1977) は、ゲルディモンキー一種のみが属するゲルディモンキー科 (Callimiconidae) を設けている。

3) ゲルディ モンキーの野外調査の意義

第二次世界大戦後、活発となつた靈長類の野外研究は、靈長類の進化を単に形態学からにとどまらず、多面的なアプローチの可能性を切りひらいてきたが、ゲルディ モンキーの進化史上の位置づけをめぐるこの問題は、それを解く鍵が、生態・行動の研究者にゆだねられた典型例となつた。

新世界ザルのうちホエザルヒモザルの生態は、古く 1934 ~ 1935 年に Carpenter によってパナマで調査されていた (Carpenter, 1934, 1935)。しかしその後、靈長類学者の主要な関心が旧世界ザルに集中したため、新世界ザルは長い間ほとんど調査されずにいた。1960 年前半、Mason がコロンビアでティティの野外調査を行い (Mason, 1968), ここ 10 年間にリスザル (Baldwin & Baldwin, 1972) ウーリーモンキー (Nishimura & Izawa, 1970) セマダラタマリン (Izawa, 1978), シロガオオマキザル (Defler, 1979) などに代表され

る詳細な報告によつて、オマキザルとキヌサルの代表種については、ほぼその社会行動の全容が把握された状態となつた。

ところが、ゲルディモンキーについては、その例外にあたり、右くから、その重要性が認識されていたにもかかわらず、動物園や研究所での飼育が非常に困難なため（Lorenz, 1972）、行動上の基礎的資料に欠け、また従来、現地獵師以外の研究者による観察がほとんど行われてこなかつたことから、いわば謎の動物と考えられてきた。1970年よりアメリカの調査隊が数回にわたりアマゾン上流域において広域調査を行、たものの、ついに生息地域を見出せなかつた。

Izawa (1979) はコロンビアからボリビアにいたる分布調査を行い、ゲルディモンキーの地域個体群は、アマゾン上流域において互いに孤立した点状に分布していることをみいたし、生息密度が異常に低いのは、狩猟圧等の人為的影響によるものではなく、同所的に

生息する他のキヌザルとの競合において、生態学的な適応度の点で劣るためであると考えた。

4) ゲルディ モンキーの集団構成と繁殖周期

著者は1979年6月より1980年1月にかけて、文部省科学研究費による京都大学南アメリカ衣類猿類学術調査隊（隊長：近藤四郎教授）の一員として、伊沢絢生（現、宮城教育大）、米田政明（北海道大学）両氏と共にボリビア北部においてゲルディ モンキーの生態、行動の調査を行い、一集団の餌づけに成功した（Masataka, 1981a Masataka, 1981b）。

1979年7月には集団メンバー全頭の個体識別が完了し、その後著者による延べ100時間の観察が餌場で行われた。

集団は観察当初、1頭の成体オス、2頭の成体メス、および6頭の未成熟体から成り、生後2-3ヶ月の当才個体2頭を含んでいた。2頭の成体メスは9月末から10月はじめに7日間の間隔で統々て出産した。出産後、7~

10日で母親は発情し、成体オスとの性行動が観察された。

また、調査開始時の2頭の当オ個体も、行動上明らかに、おのおの成体メスの子供であると確定できたため、ゲルディモンキーのメスは、1年に2度出産可能であり。(polyestrous)しかも単一集団が繁殖可能なメスを複数含むことが可能であると考えられた。調査期間中、調査地より約40キロ離れた地域に生息する他の二つのゲルディモンキーの集団について、断続的な短期調査を並行して行ったが、その一つにおいても、4頭の個体からなる小集団が、成体メス2頭を含み、しかも一時期に彼らが連続して出産するのが記録された。両集団とも出産時期は3月末から4月初め、9月末から10月初めに集中しており、これは当地における乾期と雨期の移行期にあたる。ゲルディモンキーの妊娠期間は150-180日であり、出産後約1週間で受胎すると仮定すると、規則的な繁殖サイクルが通年にわたりて繰り返

されていると考えられる。

集団は成体メスを核とする。二つのサブグループを単位として遊動を行っており、各サブグループには常時固定したメンバーの未成体が加わっていた。同一サブグループに属する未成体と成体メス間の個体関係はきわめて親密であった。成体メスが出産したことが明らかである個体が必ず含まれていることから類推して、彼女が各サブグループのメンバーである未成体の母親であると考えられた。すなわち血縁関係にもとづいて集団が分節化していると推測された。

5) ゲルディモンキーにおける個体発達

グルーピングパターンは新生体の誕生時にのみ例外的にコンパクトになり、全グループメンバーがまとまって遊動して、幼体に関心を示した。新生体は生後約10日間をもっぱら母親にしがみついて生活するが、母親の発情の終息と一致して、突然激しく母親に攻撃され、引き離される。かなり唐突に母親は背中

の子を引き離しにかかる。手を伸ばして毛をつかみ、木に背をこすりつけ、ついには咬みつく。幼体はただ悲鳴をあげるばかりだが、母親以外のメンバーが接近し、彼らによつて養育行動を受ける段階へと移行する。

この時期に、集団メンバーの幼体への関心はピークを迎える。幼体受け渡し行動 (infant-transferring) が見られる。子どもを抱いている個体へ、子どもに接触する意図をもつた他の個体が接近し、手をさしのばすと幼体が乗りうつる。子どもを手渡す意図がない時には、接近個体が拒絶され、時には攻撃を受ける個体もある。採食中には、子どもに食物を分け与える食物受け渡し行動 (food-transferring) も観察された。

infant-transferring と food-transferring の頻度は生後 4 週にピークに達し、またグルーミングも頻繁に行われる。しかしその後、幼体への養育行動は減少傾向をたどり、生後 6 週頃には、かって母親が幼体に向けたのと

同様の攻撃的な拒絶行動が、全てのメンバーによって、子どもが抱きついている時には行われるようになる。これ以後、幼体は他個体から離れて生活することを強制されるので、運動能力が急速に発達し、そして生後50日頃には、完全に独立を獲得する。

独立前後から、幼体同士の interaction が頻繁に見られるようになり、特に初期には、vento-ventral contact (腹部ぶおりを接触させたまましがみつくような行動) が生じた。しかし後には、レスリング遊び (rough-and-tumble play) が、それに取ってかわるようになつた。また遊動時にも他のメンバーよりも幼体同士が、互いに近接を求めるように変化していった。

それにつれて集団全体は、コンパクトな遊動から、再び新生体誕生前のサブグループ別のパターンへと戻つていつた。新生体はもちらんのこと、新生体を抱いた個体は、極端に動きが鈍くなり、捕食動物にとつては格好の

目標になると考えられる。よくまとまつた形式での遊動は、彼らを外敵から保護するという機能を果すうえで、非常に有効であると思われる。

6) ゲルディモンキーの社会構造の特色

また、子どもの独立と前後して、推定年令4才のメスが姿を見せなくなり、調査終了時点まで再び観察されることは、ついになかつた。姿を見せなくなる以前、彼女の母親と推定される成体メスから数回にわたり激しく攻撃されたこと、それには彼女自身が性的に成熟して成体オスに接近し始めたことが関係していることなどから、彼女が自発的に集団を離脱した可能性が非常に高い。

集団の年令構成を考えるとき、出産率の高さに比した成体の全体に占める比率の低さを狩猟圧や若年個体の死亡率の高さからだけて解釈するのは困難に思われる。ゲルディモンキーでは、オスだけでなくメスも出自集団を離脱するのが、彼らの生活史の中ではごく

通常のことなのであろうと推察される。

従来の調査結果による限り、キヌザルはすべて成体オス一メスのペアと、その子どもから成る社会構造を有することが知られている。ゲルディモンキーは、繁殖可能なメスが複数含まれているという点で、例外的であり、一種の単雄群を形成するといつてよいだろう。

しかし、他の単雄群を形成する靈長類に比べて、集団のサイズは非常に小さく、わずか四頭さえ集団が維持されるという点に、この種の特殊性が見られると考えられる。

第三章 野生集団において記録された ゲルディ モンキーの音声レパート リー

1) 灵長類における音声研究の概略と問題点

Rowell (1962) によって、アカゲザルを対象として行なわれた研究を契機として、野生の灵長類のさまざまな種について音声の分析がなされてきている。新世界ザルのタマリンやマーモセットもその例外ではなく、Moynihan (1970) によるショフロイタマリン (*Saguinus geoffroyi*) の研究、或いはそれに引き続くピグミーマーモセット (*Cebuella pygmaea*) (Pola & Snowdon, 1975)、セマダラタマリン (*Saguinus fuscicollis*) (Moody & Menzel, 1976) の調査があげられる。しかしながら、ゲルディモンキーに関しては、Epple (1968) によって断片的な情報が、キヌザルの研究の副次的な産物として記載されているにすぎない。Eppleはゲルディモンキーが他の種に

比べて、多様な音声のレパートリーを有することを指摘しながらも、それ以後研究者が、この動物を観察する機会が極端に少ないことが、調査の進展を妨げてきた。それ以上にそもそも、熱帯降雨林における動物の音声の野外収録自体が、高温多湿という環境条件の悪さによって、従来困難なものとされてきたともいえる。

しかし、飼育下という条件は野外調査と違ひ長時間にわたる録音が許されるという利点を持つ反面、限定された空間内では個体の発する音声のレパートリーの全てが観察しうることは限らないといいうハンドイキャップを荷うことになる。特に長距離をもいた個体間においてとり交される音声について、このことがあてはまり、また音声伝達行動に見られるそれがその種の特異性を、彼らの生息環境への適応様式への特性と結びつけるためにも、音声の録音と同時に、集団の遊動、採食様式、種間関係、社会行動全般についての観察を行

うことが不可欠であると考えられる。

以下の記述は、第二章で概説した筆者自身のゲルディモニキーの野外調査において行われた録音にもとづく音声レパートリーとそれが生起する状況の記載であり、調査期間中に誕生した二頭の幼体の音声発達についても述べられる。

2) 方法

研究対象となつたのは第二章で概略を述べたゲルディモニキーの集団である。約65時間の録音を6ヶ月間にわたり行い、同時に音声の発し手の同定、付随して生じる行動、音声の受け手の反応を記録した。Sony F-150マイクロフォンを装着したSony TC-5500テープレコーダーとSony TC-5000テープレコーダーを併用した。Sony TC-5500については、Sony ULH-5テープを毎秒19cmのテープスピードで使用し、Sony TC-5000テープレコーダーにはMaxell UD 60テープを用いた。マイクロフォンは食場にあるバナナ

を置いたテーブルから 60 cm 離れた木の 1.5 m の高さに固定し、8.5 m 離れた観察小屋の中に入音機を設置した。

音声の分析には、KAY Spectral Analyzer 7030 A を用い、狭帯域フィルターを使用して、160-16000 Hz の幅で再生した。16 kHz を越える音声に關しても、毎秒 9.5 cm の速さに変換して 160-16000 Hz の幅で再生した。

3) 結果

A. Long-distance location call (Fig. 1)

(長距離をおいた個体間の定位音)

集団のメンバー間の個体間距離が約 20 m を越える時、このカテゴリーに属する音声が聞かれた。最も顯著に響く音声 (A1 call) は、メンバーが食場外を遊動時、互いに約 100 m 以上別れた時に発せられ、観察者には口笛のようにつきこえた。単音節の四層から成る倍音で、エネルギーは 4-15 kHz の間に分布し、持続時間は 0.9-1.2 秒である。メンバーの個体間距離が狭まるにつれて、この音声のエネルギー

41

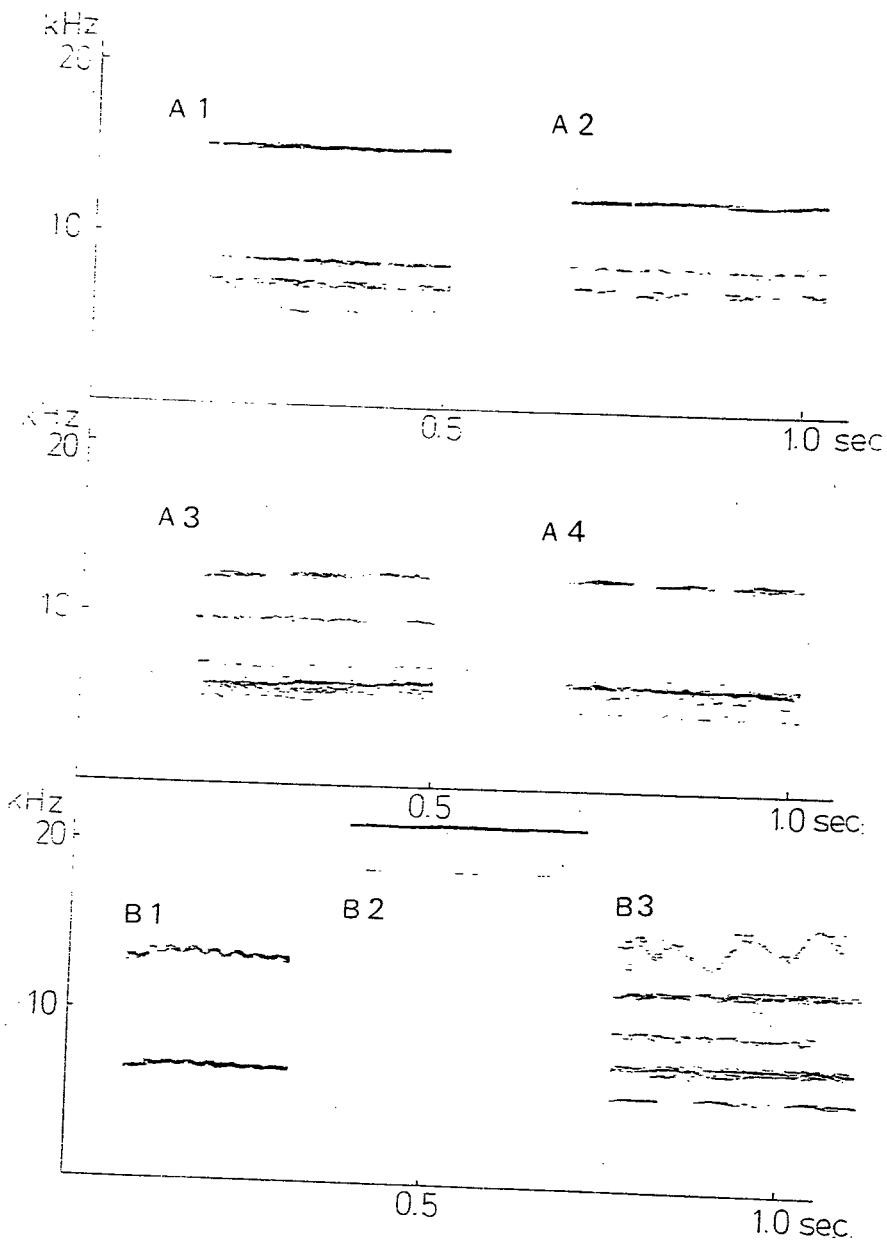


Fig.1. Sonographs of long-distance location calls
 (A1-4) and long-distance contact calls (B1-3).

Sonogram

一の上限は 11.5 kHz にまで減少し、それが A 2 call として示されている。

しかも、このような A 1 call から A 2 call への音声構造上の変化は餌場外の集団のメンバーと餌場にいる個体間に生ずる dialogue (問答形式の音声の交換) において連続的に生起した。dialogue が生じている時に、運動中の個体を追跡し、その位置と餌場との距離を算出することによって、long-distance location call の連続的に変化する様式と個体間距離の関係を追跡したところ、個体どおしが約 30 m にまで接近すると、A 2 call はさらに再び他の音声 (A 3 call) へと変化することが明らかとなつた。この音声は 0.1 秒間隔に生じる多音節音であり、個体間距離が約 20 m にまで縮まるにつれて漸次、音は低くはっていき (A 4 call) 。そして個体どおしが互いに視覚的に完全に識別できる距離に達すると、これらの音声は聞かれなくなつた。

B. Long-distance contact call

(長距離をおいた個体間の接触を求める
音声)

B 1 call は二層からなる単音節の倍音である。エネルギーは 12 - 6 kHz に分布し、持続時間は 0.6 - 0.8 秒、リズミカルな変調を繰り返す。発射率の興奮が増すにつれて B 2 call へと、連続的に変化するが、この音は観察者には聞こえない。周波数が 21 kHz のヒトの可聴域を上回るものである。発射率の興奮が低下する時には、B 1 call は、周波数が周期的に変調する音要素とする B 3 call へと変化した。

これら 3 種の音声は、比較的長い個体間距離を保つて他のメンバーとの身体接触を欲求するような場合に発せられた。典型例としては、ある個体が遊動中に他個体を見失、その時があげられる。そして、これらの音声が発せられると、ほとんどの場合他のメンバーは発射率を検査する試みを行った。

C. Short-distance contact call (Fig. 2)

(短距離をもとに個体間の接触を求める
音声)

個体間距離が約10m以内に存在する相手に
対して、C1 call が発せられた。これは、“
tsog + sog” といふように記述しうる。周波数
が、5 - 12 kHz の中で分布し、約0.15秒の間隔
で頻繁に反復されるパルス様の音といえる。
この音声のとり交しが個体間に観察された。21
例中、三分の二の場合、引き続々グル - 三
ングが見られ、またそうでない場合のほとんど
どにおいでも、個体間距離は非常に短くなる
ことが多かった。この点で後述される、類似
した状況で聞かれる定位音 (Short-distance
location call) と区別される。

音声に恐怖の情動の要素が混在すると、C
2 call に見られるよう、C1 の音声構造に
ノイズ様の要素が加わる。エネルギーの分布
の中は狭まり、“chyat chyat” といふように
響いた。C1 call と同様に個体間距離を縮め

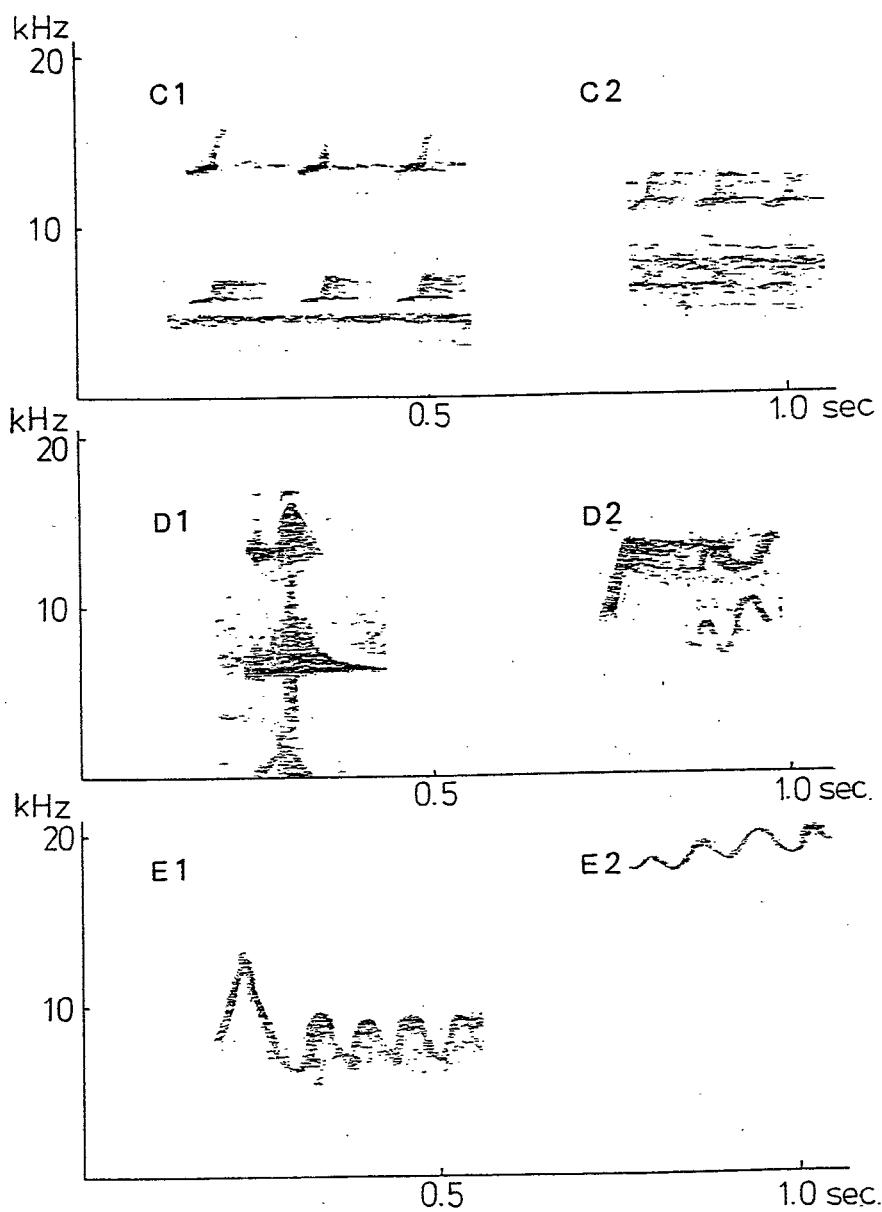


Fig. 2. Sonographs of short-distance contact calls (C1 and 2), alarm calls (D1 and 2) and warning calls (E1 and 2).

られることが多かったが、それに引き続いて
グルーミングが生じることは、稀れであった。

D. Alarm call (警戒音)

ゲルディモンキーが、捕食動物、例えばイタチの類やオセロットに出会った際には、この alarm call が聞かれた。D1 call は 0 - 2, 5 - 7, 11 - 13 kHz の巾の周波数帯を示す三つの部分から成り、持続時間は 0.15 秒である。D2 call は、周期的に変調する要素が明確に見られる点で D5 call と顕著に異なるが、両者は連続的に変化し、いつの場合にも、短期的且持続時間に、広汎な周波数帯に分布する 11 種類の要素と、リズミカルに変調する要素が存在するという共通点をもつている。

これらの音声が発せられた時には、二つの逃避反応が観察された。一つは森林の最上層部にかけあがり、そこで次に叙述する warning call を発し、それから木の幹の裏側へ垂直にしがみついて身を隠す行動である。もう一つ

は地表部へ降り、そこで凍えたようになじつとしてうづくまる、いわゆる freezing 反応である。すべてのメンバーが沈黙を守り 1 ~ 3 分後に地表部を走り出し、やがて再び木にかけ上るのである。走行距離は時として約 20m にも達する。しかしながら、これら明確に異なる二つの反応が各々どのような alarm call の音声構造上の差異に対応して解釈されるのは、野外観察だけからは、区別できなかつた。この問題については次章で詳述する。

E. Warning call (逃避的警報音)

この音声は、一般に trill と呼ばれている。0.20 - 0.40 秒続く、リズミカルに変調する多音節音で 5 - 12 kHz の中にエネルギーが分布する。類似した音声は、ゲルディモニキーと同所的に生息するセマダラタマリンやムネアカタマリンでも、同様の文脈で聞かれらが、後者では、同一個体によつて 4 分以上にもわたつて発せられることがあるのに対し、ゲルディ

モンキーでは、セイゼイ 30秒止まりであった。

個体がきわめて興奮した場合には、E I call は観察者の可聴域を越える E 2 call へ移行した。この音の構造上の特徴には、19 - 21 kHz の中にエネルギーが分布する以外、E I call と余り差は存在しなかった。alarm call が、集団のメンバーのいつれかが、突然捕食動物に出会った時最初に発せられるのに対し、これららの音声はそれに引き続く逃避反応。1 パターンとしての mobbing (逃避的混乱) に伴って聞かれた。ある単独個体によて alarm call が発せられた後、メンバーが樹冠部の最上層という最も捕食動物に対して安全なところへかけのぼり、全員が合唱するような形でけにたましく、この音声を発した。発し手が常に捕食個体を視覚的に定位し、時には sham attack (偽りの攻撃動作) を示す点でも特徴的であった。

F. Short-distance location call (Fig 3)

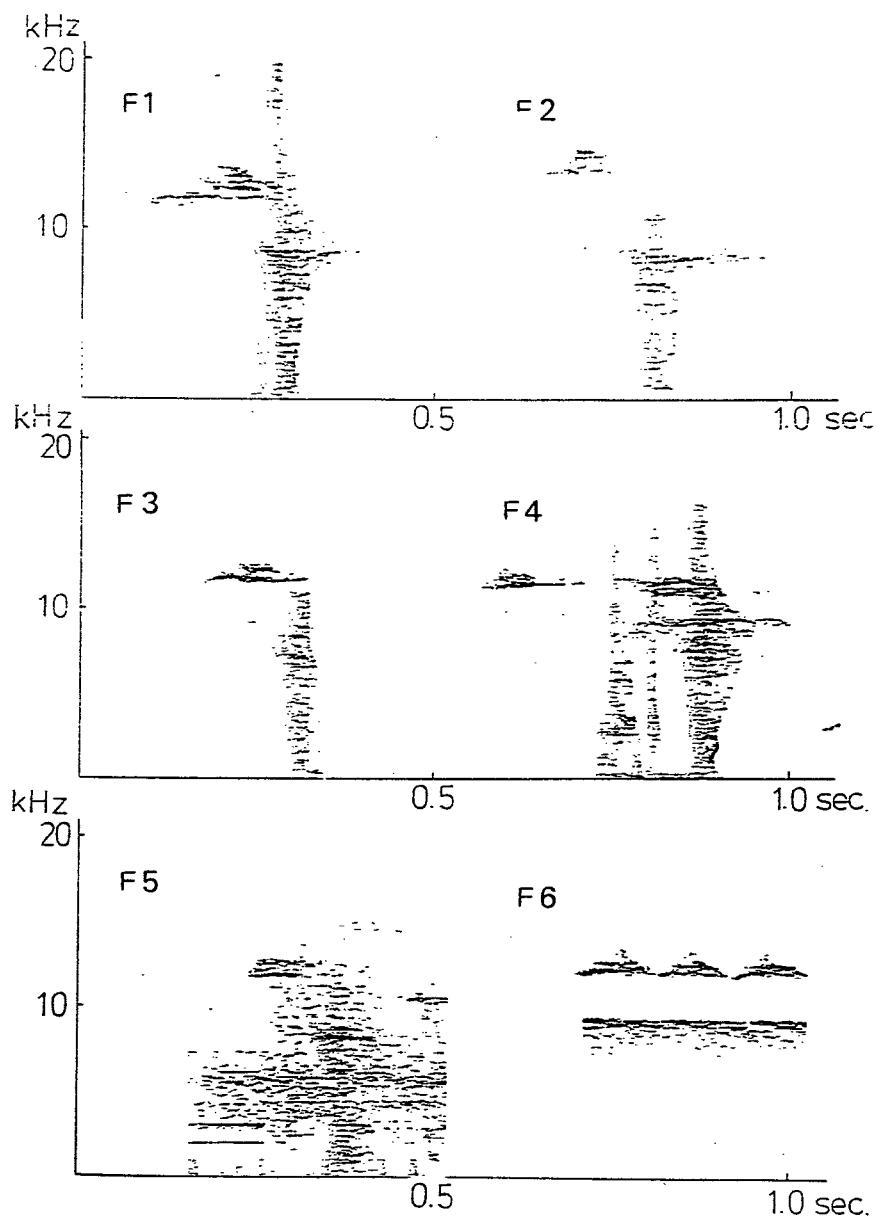


Fig.3. Sonographs of short-distance location calls (F1-6).

(短距離をおいた個体間の定位音)

この音声はレパートリー中、最も頻繁に聞かれるものであり、クリック音に酷似している。音声構造は二つの部分から成り、最初に 0.05 - 0.07 秒続く 10 - 12 kHz のエネルギーの上昇的変化、次にパルス状の要素が出現する。しかし、音声の個体性が非常に顕著であり、各二つの部分のエネルギー分布の様式はメンバーそれぞれに特徴をもつている。慣れ親しんで初めて観察者は、たゞこの音声のみを手がかりとして個体識別をすることが可能なほどであり、特に集団のアルファオス（集団間の順位第一位のオス）の声は独特に響き、ソナグラムもそれを裏づけている (A4 call)。

Short-distance location call は個体間距離が 10 m 以内の時にメンバーによって発せられた。個体当たり 1 分間に 4.5 回の比率で記録された。特にゲルディモニキーが餌場に入退場する際、或いは急速な遊動中に、頻繁に発せられた。音声の聞き手は、同一の音声を

答へ返すことによって応答すること (antiphonal response) が多く、またしかしあたたかく応答したことによって個体間にグルーミングが引き起こされたり、個体間距離が変化したりしない点で、Short-distance contact call と異なる。もっぱら互いの位置の定位、或いは確認のために作用していた。

個体が威嚇され、或いは恐怖を表出した直後には、この音声は悲鳴状の音と混在し (F5 call)，音声構造上は F1 - 4 call の特徴を保持しつつも、恐怖音の特徴 (以下に記述) が併存している。また、メンバーが互いに、からうじて視覚的に認知できる位置に居る時には、A4 call と F1 - 4 calls の中間型の音声が聞かれた (F6 call)。クリック音の要素が単音節音の要素と重なり、スタッカート音の混じる口笛のように聞こえた。

G. Agonistic call (拮抗的な音声) (Fig.4)

個体が他のメンバーに対し攻撃的にふるま

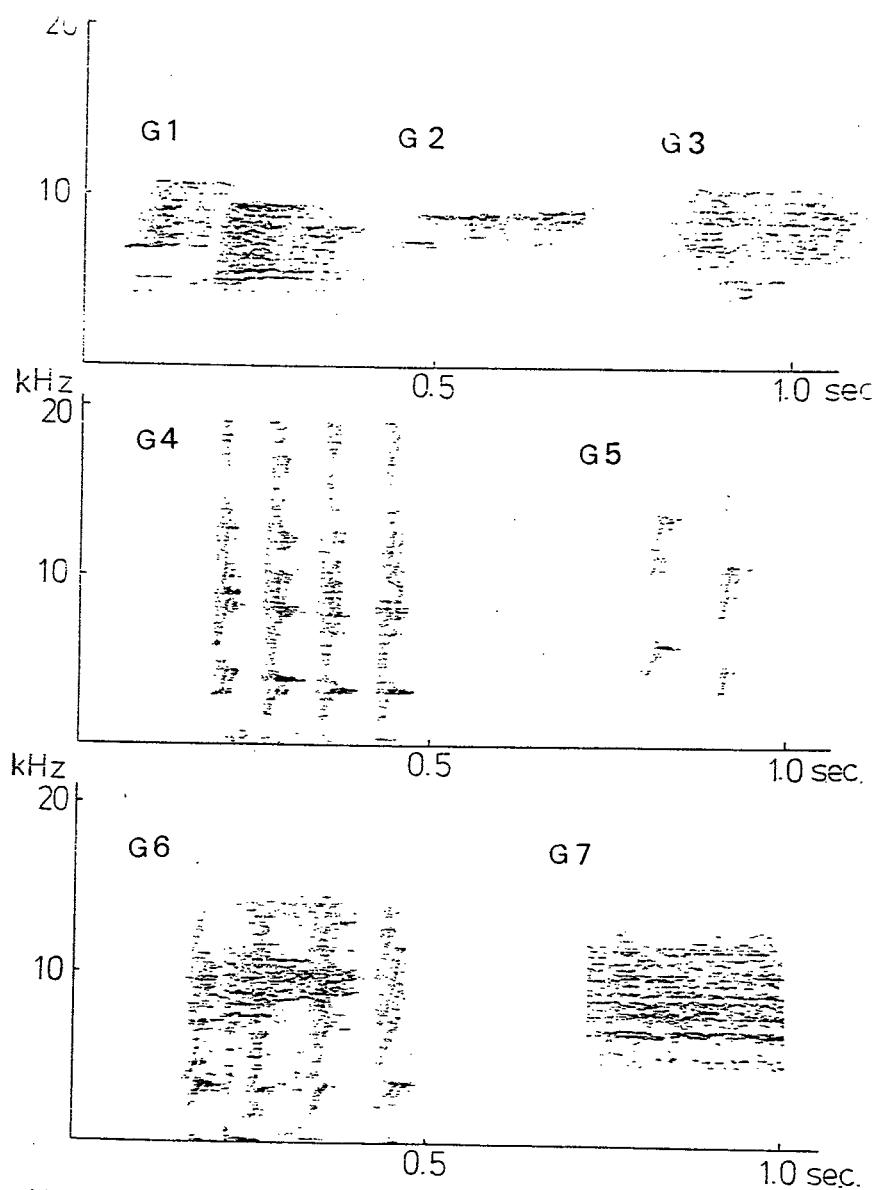


Fig.4. Sonographs of agonistic calls (G1-7).

う時には G 1 - 5 の音声が記録された。G 1 call は、0.02 - 0.04 秒続く丁字型のエネルギーの立ち上がりとそれにひきつづく 1 イズ様の要素から成る。5 - 10 kHz に分布する音が、0.015 秒の間隔で連続する。強度が下がると G 2 call、逆に増加すると G 3 call へと移行する。G 4 call では広域にエネルギーの分布する (1 ~ 20 kHz) リバーブ状音が 0.06 - 0.07 秒間隔で反復して、2.0 - 2.5 秒持続する。一音節が単独に発せられると G 5 call となる。G 4, G 5 call は G 3 call に比べて、攻撃性の情動の強度が低く、それにひきかえ恐怖の要素が高い。個体間の順位差が上り接近している場合に、前者の音声が発せられる傾向がより高い。また後者の音声が、接触を現実に伴う攻撃行動に付随するものに対し、前者は mouth-open face (口を開いた威嚇の表情) や arch posture と呼ばれるネコのように背を曲げる攻撃の intention movement (意図動作) のような実際の身体接触を伴わない visual display (視覚

的な誇示行動)に際して、よく聞かれた。

攻撃の情動と恐怖の情動がコニフリクトに陥る時に G 6 call が発せられ、次の恐怖を表す音 (G 7, G 8 call) との中間型を示す。mouth-open-grimace (歯をむき出し、口を開ける表情) の表出を伴うことが多く、激しい攻撃を受けたメスが、防御的ない攻撃を逆に向けられる場合によく記録された。

個体が攻撃を受けた、攻撃性を含まない恐怖を表す時には、G 7, G 8, G 9 call が聞かれた。G 8 call は威嚇の display に対して grimace (口を横に収縮させ、歯を露出させる表情) を伴って発せられたが、G 7 と G 9 call は身体接触を伴う攻撃行動に向け表された。特に後者は、bite (かむ) が行われた後で相手から逃避する際に聞かれた。いつもも 0.6 - 0.9 秒持続する 1 1 ズ" 状の音で、エネルギーの分布 12.8 - 9 kHz から 5 - 11 kHz へと拡大した。

H. 幼体：固有の音声 (Fig. 5, 6, 7)

幼体が誕生後最初に発し、かつ初期三ヶ月を通じて最もよく聞かれるのは、低い口笛のような丁音声である (H1 call)。2.5 - 10.0 kHz にエネルギーが分布する二層。单音節音で、成体の long-distance location call に類似して、いろが、より低くかつ持続時間が短い (0.4 - 0.5 秒)。個体当たり 1 分間に 1.5 回の比率で記録され、主として "グルーミング" を受けたり、他個体への接近を企てる際によく聞かれた。また、"グルーミング" が第三者の介入によって中断されるような軽度のフラストレーション的丁音場面では H2 call が出現して、单音節音から複音節音へと連続的に変化した。

幼体が積極的に他個体との接触を求める時には、高い "hoe hoe" と響く音声が繰り返された。ソナグラムでは、左向きの長い丁字型の構造を示し、幼体が母親の胸へ帰ろうとしていた。或いは食物の共有を企てる際に生じた。母親が反応して、しばしば養育行動を開始し

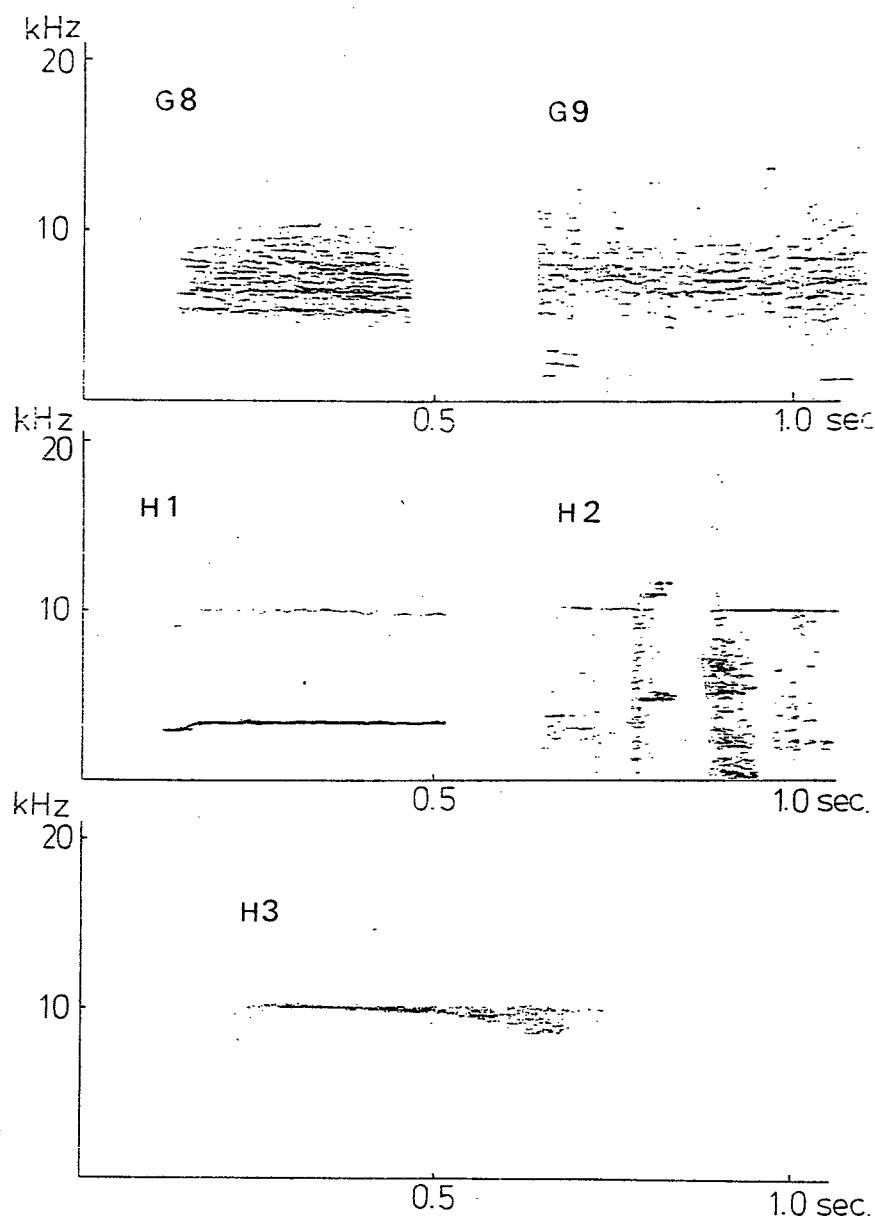


Fig. 5. Sonographs of agonistic calls (G8 and 9) and specific calls of infants (H1-3).

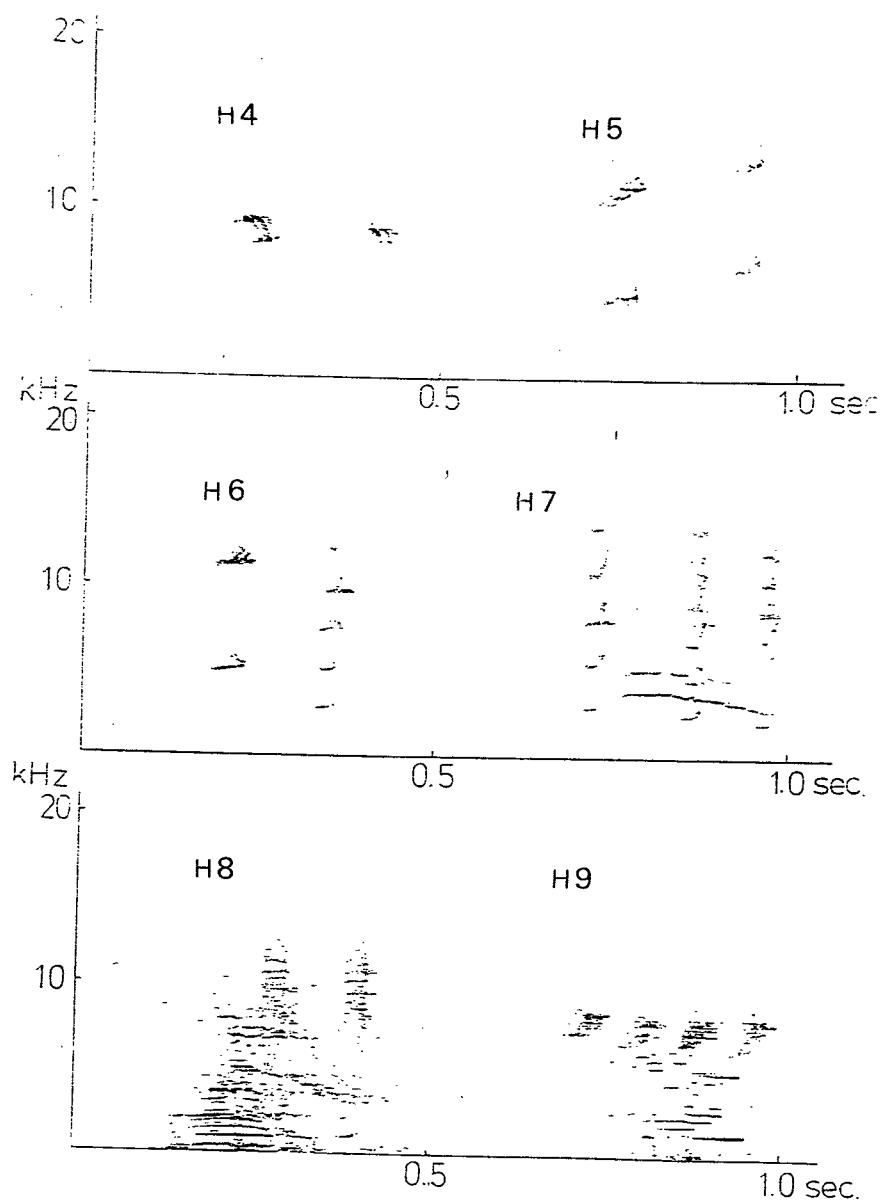


Fig. 6. Sonographs of specific calls of infants
(H4-9).

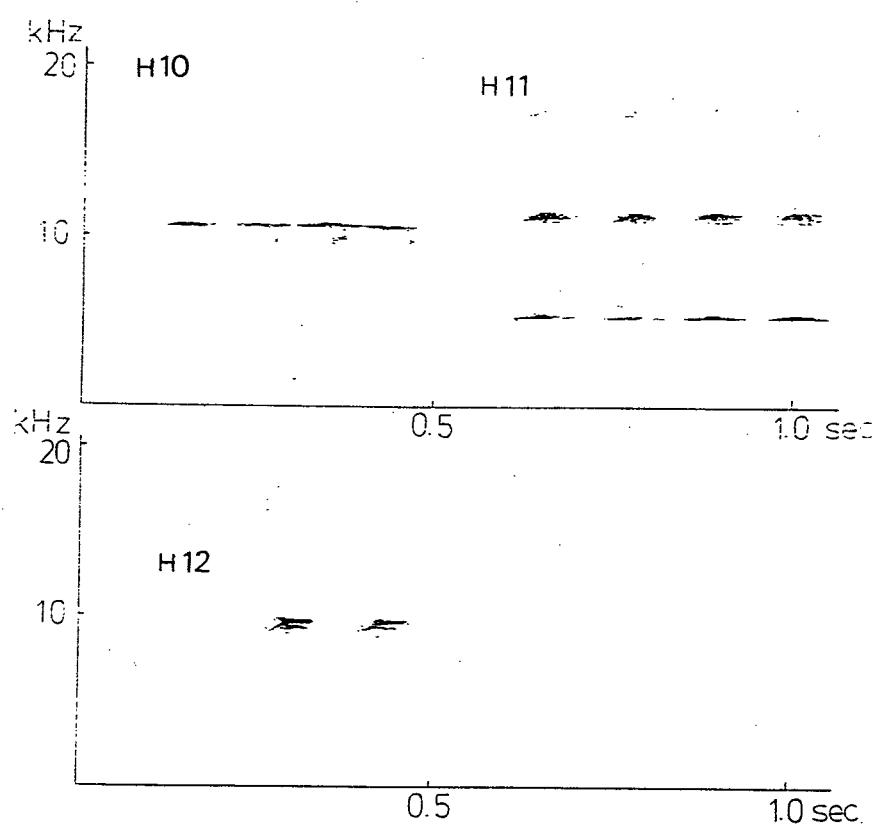


Fig.7. Sonographs of specific calls of infants
(H10-12).

またそれ以外の個体も、音声の発し手に注意を払うのが観察された。

成体の発する short-distance location call が幼体から聞かれることはなく、ほぼ類似した文脈では H4 call が聞かれた。およそ 8 kHz のあたりでエネルギーの分布が始まり、0.1 秒後に 2 kHzほど低下する音で、この音声が発せられた時、成体は short-distance location call に対するのと同様、クリック音で反応していた。興奮が高まるにつれて H4 call は、H5 call へと変化することがあり、見慣れない小鳥等の新奇性をも、た対象に幼体が出会った時などには、若干の緊張を表しながら発せられた。2 音節から成り、周波数が高くかつ後半エネルギーが上昇する点で、H4 call と異なっていた。

幼体がより緊張し、convulsive jerk (けいれん的な動作) や驚愕反応が観察された時には H6 call が聞かれた。各音節はソナグラム上で 12 から 5 の三角形の形態を示す部分か

ら成り、持続時間は 0.03 - 0.04 秒、エネルギー
 - は 2.0 - 13.0 kHz に分布する。母親による retrieving(幼体とりもどし) 行動や、手荒い扱い全般によって引き起こされることがある。また幼体受け渡し行動 (infant-transferring)
 時に、手や足を引っぱって幼体を引き寄せようとする動作も、この音声を解説した。H6
 call が発せられると、周囲の個体は幼体に向かって行動を中断するのが常であり、それによって幼体の心理的混乱 (distress) は解消されることが多かったが、稀れに、ほお同様の状況が継続する時には H7 call が出現した。
 この音声は構造上 H6 call に単音節音の要素が加わったパターンを示し、より強く周囲の個体に発し手の内的な distress を伝える機能を有していた。

成体と同様の恐怖を表す音声 (G7, G8 call) は幼体が生後 7 - 10 週令に達し、母親から拒絶された際に記録されたが、構造上成体の音声と差は見られなかつた。H7 ca-

H1 と G7 call の中間型 (H8 call) は、成体からの軽度の威嚇に対する反応として表され、その場にうつ伏せになり硬直して動かがくする幼体の反応を伴って観察された。母親への接触や食物の共有を拒絶された際にも、この音声は聞かれた。また G7, G8 call が幼体によって飛せられた時にも、同様の反応が観察された。

幼体によって攻撃性が表される時には、低い多音節音 (H9 call) が記録された。成体の威嚇音 (G1 call) と共通の要素を有するが、持続時間がより短く、より低音であり、また常に / イズ状の要素が併存する点で異なっている。この音声が出現する頻度は幼体の成長につれて増加し、母親の拒絶的な振舞いに対して向けられるようになつた。また幼体どおりの interaction, 特に rough-and-tumble play (レスリング遊び) において、相手を追いかけたりかんだりする際に、非常に頻繁に聞かれるようになつた。

成体の発する long-distance location call が、幼体から発せられるることは全くなかつたが、同様に個体間距離に依存して音声自体は幼体からも記録された。H 10 call は多音節音で 0.7 - 0.8 秒の間隔で反復され、各音節の終結部で "エネルギー" - がやや下降気味の傾向を示す。母親が約 15 m 以上幼体から離れていた際に、この音声が記録された。

個体間距離が狭まるにつれて、音は全体として低くなり、約 10 m で H 11 call が現われた。これはスタッカート音のように響き、母親がさらには 5 m まで幼体に接近すると、次に 2 音節音 (H 12 call) が H 11 call にとつてかわった。H 11 call は 5.0 - 19.0 kHz の巾でエネルギーが分布し、各音節は三つの要素から成立している。一方 H 12 call は H 11 call の中央の要素のみが取り出された形を示し、両者の間には連続的な移行型が見られた。H 10 ~ 12 call は受け手の成体に直ちに発射手への接近行動を誘発することが多く、特にグルーミングが、こ

の音声の聞かれた直後にみられることが頻繁であった。もし接近行動を引き起こさなかつた際には、発射手の幼体は、その場にうずくまり、H8 call を続けて発するのが常であつた。

I. 幼体の音声の発達

Table 1 に示したように、幼体が誕生後最初に発した音声は H1 call であり、12 週令に達するまで記録され続けた。次に H2 call が出現したが、4 週令で消失し、さらには H3 ca-

Table 1. Ontogeny of the vocalizations of infants.*

Call	Age in weeks											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
H1		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
H2	x	x	x									
H3				x	x	x	x	x	x	x	x	x
H4		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
H5		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
H6			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
H7							x	x	x	x	x	x
H8						x	x	x	x	x	x	x
H9					x	x	x	x	x	x	x	x
H10					x	x	x	x	x	x	x	x
H11					x	x	x	x	x	x	x	x
H12					x	x	x	x	x	x	x	x
G7	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x
G8	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
A2							x	x	x	x	x	x

*The infants' ages at which each call was heard are indicated by multiply mark.

H1が現れた。infant-transferring や food-transferring の頻度が増すにつれて H3 call はますます頻繁に聞かれるようになり、続いて H10 call と H11 call が発せられ始め、幼体が自発的に母親から移動できるようになると、H4 call、さらには H5 call が現れた。

agonistic TS 音声に関しては、G7 call と G8 call は 3 週令で発せられ、次いで H8 call が 6 週令で、H8 call と H5 call の中間型 (H6 call と H7 call) は 8 週令でそれぞれ出現した。一方、H3、H10、H11 call は幼体が 10 週令に達し、運動能力が十分に成熟した時期に消失した。逆に成体のレパートリーである A2 call が、この時期に現われ、また H12 call も幼体が活発に動き回りだすにつれて、頻繁に聞かれるようになった。その頻度は幼体の独立や仲間との interaction の程度と正の相関をもっていた。幼体とおし間の伝達行動としては、初期の、互いに抱きつき合いが多く見られる時期には、H12 call が発せ

られたが、9週令以後、rough-and-tumble play が interaction の内容の主要なものはとなりについて、H 9 call がそれに取って代わるようになつた。

4) 議論

Epple (1968) が既に指摘しているように、
ゲルディモンキーの音声レパートリーは非常に
多様であるといえる。従来のマーモセット
・タマリンに関する研究 (Moody & Menzel,
1976, Pola & Snowdon, 1975) が飼育下であ
るという環境条件の違いはあるものの、ゲル
ディモンキーは、それらよりはるかに豊富
な音声レパートリーを有している。

音声の種間比較という観点から見ると、ゲ
ルディモンキーの Warning call と恐怖を表出
する G 7, G 8, G 9 call の音声は、セマダ
ラタマリン・コモンマーモセット・ゴールデ
ンライオンタマリン・ピグミーマーモセット
によって共有され、かつ同様の文脈で発せら
れる。

れると思われる。また威嚇時の G 4 call も、セマダラタマリン以外の前述の 3 種における聞くことが可能である。さらに、G 4 call は Pola & Snowdon (1975) が記述した “chatter call”, Christen (1974) の言う “rage call” と音声構造上同一である。short-distance location call としての click sound についても、ゲルディモニキー・ピグミーマモセットと、非常に多くの共通点を持っていりと/orえる。後者における “J-call”的変異型もまた前者と共有されている。

一方、ゲルディモニキーが他のキヌザルと著しく異なる点は、観察者によってカテゴライズされた音声パターンが、それぞれ非連続的 (discrete) に発せられるのではなく、しばしば連続的に移行、変化する (grading) という、いわゆる音声体系が grading system を形成する点にある。Marler (1975) は、この音声の grading が靈長類に特有のもので、また靈長類の中でも、集団の規模がより大き

く、もしくはより地上性の程度の高い種において、顕著に見出されると論じている。

結果において分類された各カテゴリー内の音声の連続的移行は当然のこと、カテゴリー間においても、long-distance location call と short-distance location call, long-distance location call と long-distance contact call, agonistic call と warning call, short-distance contact call, short-distance location call の間にそれを頻繁な移行が生じており。Alarm call のみがカテゴリー間の grading と無縁であるといえる。音声の grading は伝達される情報の量を増加させる一方で、その質的内容の知覚精度を低下させるという犠牲を払っていると考えられ。Alarm call のように可能な限り明確にメンバー間に伝達される必要なある音は、その意味で grading system から除外されたのである。

ゲルディモンキーの音声のもう一つの特徴

1) long-distance location call の個体間距離に依存した変化という。従来の靈長類についての音声研究では見出されなかった事実と、short-distance location call に見られる顕著な個体性である。location call の個体性については、既にタラボウニ (Gautier & Gautier, 1977) とピグミーマモセット (Pola & Snowdon, 1975) で指摘されていながら、いづれの種についても、小型であり、見通しの悪い森林低層部に生息している点で共通している。また、同体型の他種に比べると遊動域が相対的に広く、集団がより広域にわたって分散する傾向が見られる。移動時に集団メンバー間のまとまりを維持するために聽覚様相を媒介とした伝達に、より大きく依拠しなければならないのだ"と考えられる。靈長類としては、特異的にヒトの可聴域を上回るような高い音が聞かれるのも、また集団の規模が小型であるにもかかわらず、音声の grading の程度が高いのも、やはりこの点から

解釈できるだろう。また、short-distance location callにおいて、ヒリわけアルファオスの音が特徴的に響くという事実は、音声上に性的二型が生じている可能性が高く、ゲルディモンキーが単雄群という社会構造をもつことを併せ考えると、sexual selection（雌雄選択）が強く作用した結果であると推測しうる。

ゲルディモンキーの幼体に特異な音声の特徴は、構造上ノイズ状の要素が頻繁に見られることがあるといえよう。これが、音自体から観察者が幼児性の印象を受ける結果をもたらしている。情動の面から言えば、これは恐怖として表現するようなものと深く結びつき、成体にとって養育行動を容易に引き起こし得る機能を荷っている。音声は幼体の運動能力と共に多様化し、infant-transferring, food-transferring が頻繁に見られる時期にピークを迎えると言える。それ以後は幼体特有の音声は消失し始めて、代わりに成体と同じ

じ音声の出現が始まると考えると、初期の成体-幼体間に見られる非常に特異的な相互作用と、音声発達は深く関連しているといえる。養育行動の減少と共に、幼体特有の音声は余り聞かれなくなり、幼体どおしの相互作用が活発化するにつれて、*agonistic call*の出現に代表されるように、成体の音声発達が促進されていくと考えられる。

第四章 ゲルディモンキーのalarm callに対する範ちゆう的知覚

1) 音声知覚についての研究の問題点

靈長類において種に固有な音声が同種個体によってどのように知覚されていらかという問題は、他の動物に比べて特に関心を集めてきた。動物行動の研究では、運動パターンの分類とその生起する文脈の同定という作業が不可欠な第一歩である。音声研究も、もちろんその例外ではなく、spectral analyzerが開発されて以来、第三章で記述されていようのは、この装置を用いた音声のカテゴリ的分類は、研究の常套手段として固定化してきた。動物の音声研究は、その出発点より、主として鳥類や昆虫類を対象として行はれてきたが、靈長類の音声がそれらと極めて性質を異にする点は、先に見たように音声が連続的に変化、移行し、grading systemを形成する点にある。Marler (1975)は、この靈長類

の音声のgrading 現象がヒトの言語の進化への第一歩ではなかつたかと推測しているが、その妥当性はともかく、靈長類では音声の分類は、ひ、きょう研究者の知覚システムに基づかざるを得ない状態になつてゐる。gradin-gしている運動パターンが同種個体にどのような形で入力されていくのかを問うことなしに分類された音声カテゴリーは、ヒトの知覚システムが異種個体の音声を入力として受けつけた時に、どのような反応を示すかということを、たかだか示唆するにすぎないであらう。しかもヒトは同種個体のgrading する入力を範ちゆう化して知覚する。いわゆる言語能力の一部であるといわれる範ちゆう的知覚を行つてゐる。知覚様式は、それぞれの種に固有のメカニズムにもとづいてゐる。同一の音声入力が、ある種においては、線形的に対応する応答をひきおこし、別の種ではヒト以上に分化した範ちゆうによって認知され、またある種ではヒトよりは未分化な形で範ちゆ

う的に知覚されている可能性がある。

状況は、近縁種間ににおいて運動パターンの比較を行い、その進化のプロセスを追跡しようとする比較行動学の研究にとって、いわば致命的なアホリアともなりかねないと思われる。

この点を克服しようとする試みとして最も普及しているテクニックは、音声再生と音声合成の技法である。初期の音声再生実験(Green, 1975, Waser, 1975)における重大な弱点は、音声構造上の要素の効果を、その音声の発声者の個体的特性の影響から切りはなし得ない点にある。しかし、最近の音声合成の進歩(Peters, Searcy & Marler, 1980, Zoloth, Dooling, Miller & Peters, 1980)は後者と独立的に前者のみを操作することを可能にした。音声構造の4つのパラメーターを体系的に操作した合成音をplay backすることによって Snowdon & Pola (1978) は、

ピグミーマーモセットがgradingする音声の

单一のパラメーターのごくわずかな変化に対し、極めて異なった反応を行うと報告している。機能的に異なりながらも連続的に移行する音声群が存在する時には、そのような非連続的な知覚の存在は必須であると想定されよう。

第三章において、ゲルディモンキーは連続的に移行する alarm call に対して異なる 2 つの反応を行うと述べた。それぞれの行動に対する音声構造上の差違け、先の研究方法では把握不可能であったが、音声を成立せしめているパラメーターを様々に変えながら、この反応の規定因を探るのが本章の目的である。

2) 方法

実験方法としては、まず野外調査において録音され、かつ録音時に受け手の反応が明瞭に観察された自然音を、再生して、その音に対する反応が飼育下においても野生個体と近似的であることを確認する。同時に、反応の

指標として最も頻繁に行われ、そして計量化の容易な逃避行動の運動要素を選択する。次に、自然音の音声構造上のある要素を除去する方法によつて、反応解発に不可欠に関わつている要素を抽出する。その上で、抽出された要素の人工合成を行い、それを構成していくパラメーターを漸次、操作・変化させていくという手段を採った。

○ゲルディモニキーのalarm callについて
 第三章ではalarm callとしてカテゴライズされた一連の変異型のパターンのうち、互いに可能な限り形態的特徴の違う二例のソナグラムを示したが、Fig.8には、それらを含む5つのパターンが提示され、その4つのパラメーターについてTable.2に計量化されている。野外観察、特に二次林のようは見通しの悪い場所においては、捕食動物に遭遇した際の反応を詳細に記録し、音声の差し手を同定。同時に他のメンバーの行動を観察することは

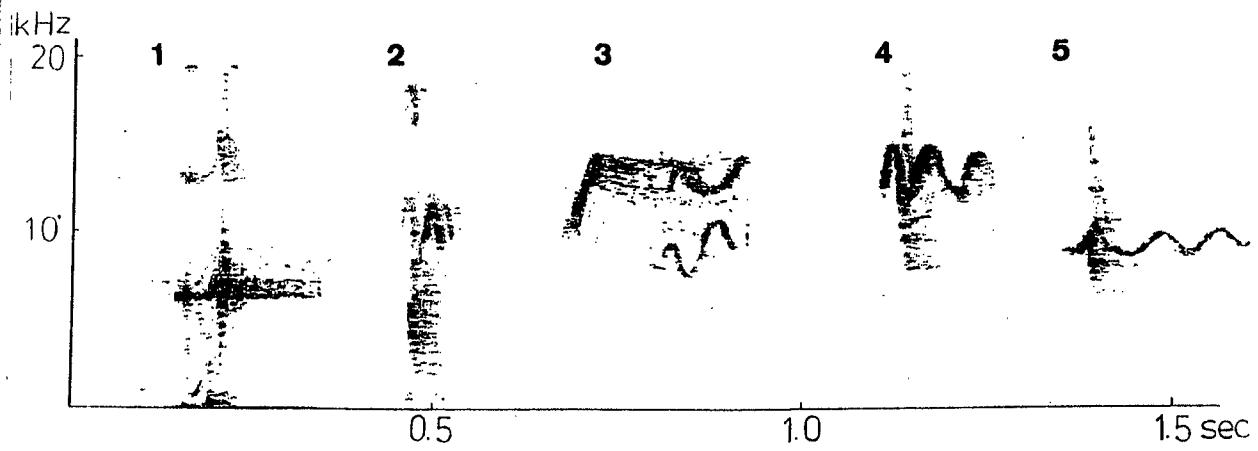
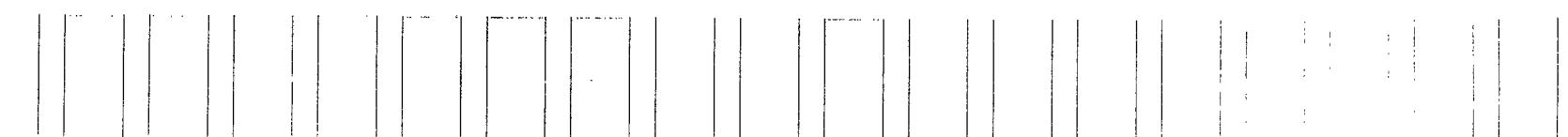


Fig. 8. Sonographs of five types of natural alarm calls.

Table 2. Four acoustic parameters of five natural alarm calls.

Call type	Duration (sec)	Center frequency (kHz)	Frequency range of a modulating sweep (kHz)	Band width of a noise burst (kHz)
1	.25	7.8	3.3	20.0
2	.09	8.2	1.8	19.4
3	.27	11.4	2.6-0.5	7.2
4	.16	13.2	3.0	11.9
5	.26	9.5	1.6	11.7



かなり困難である。タイプ1から5の音声は、話しが識別され文脈が明確に判明している数少しばサンプルであり、録音精度も再生実験に耐えうる高さを保っていた。

alarm callは、規則的な周波数変調を繰り返すsweepと、短時間に広汎な周波数帯にエネルギーの分布を示すnoise burstから構成されるという点ですべて共通している。sweepの持続時間は0.09 - 0.27秒の間で変異をもつ一方、noise burstのそれはほぼ一定である。noise burstの帯域中は、7.2から20.0kHzの間を変化し、中心周波数値は7.8から13.2kHzの間の値をとっている。

タイプ1の音は、0 - 2, 5 - 7, 11 - 13kHzの間の周波数を変動する3つのsweepをもち、持続時間は0.25秒である。タイプ3の音では、sweepの数は2つである一方、それ以外の音では单一のsweepが1.6から3.0kHzの間を変調している。

第三章において、ゲルディモンキーはalar-

*m call*への反応として2つの反応を示すと述べたが、それらのうち、樹冠部上層へかけ上り、*warning call*を発する行動が観察されたのは、71フ°2と5の音の反応としてであり、71フ°1と3と4は、地表部へ降りてfreezingを行う反応を解説したのが確認された。

○被験体

被験体は日本モンキーセンターに飼育されている成体オス一メスのペアと彼らから繁殖したオス2頭、メス1頭の計5頭からなる集団である。成体2頭は野外調査が行われたのと同じボリビアで捕獲され、1973年日本へ送られてきたが年令は不詳である。他の3頭のうち最高令個体は、実験開始当時29月令のオスで、次いで20月令のメス、6月令のオスが最も若令であり、いづれも日本モンキーセンターで誕生した。ケージは $8 \times 7 \times 6$ mのoutdoorの個室とindoorの個室の2つの部分が 60×50 cmのスライニグドアによって連絡された。

形式のものであり、双方の間を被験体は自由に移動できるが、視覚的には遮断されるようになつてゐる。

○ 音声の人工的合成

音声は Zoloth et al. (1980) によって開発された方法で合成された。自然音が DEC 11 / 10 ミニコンピューターのアナログ・デジタルコンバーターを通じて入力され、20 kHz の比率でサンプルされた。デジタル化されたサンプルはディスクファイルに貯蔵され、fast fourier transformation (FFT) (高速フーリエ変換) によって変換された。さらに、適当な fourier 係数を操作することで、音声のパラメーターを変化させたあと、inverse fourier transformation (逆フーリエ変換) によって出力した。

実際に変化されたパラメーターとその数値は以下のとおり。^① sweep の周波数変調の帯域中；
^② 0.8 ~ 5.6 kHz, 中心周波数値；^③ 6.0 ~ 15.0 kHz, 持続時

間；0.05～0.40秒、11ズの帯域；3.0～14.0 kHz。

なお各パラメーターは、それを別個に操作された。なおエネルギー量は、音源と被験体との距離の関数として変化するパラメータであり、統制すること 자체が困難なこと、また従来の鳥類や哺乳類の研究でも音声認知上、重要性が低いこと（Pola & Snowdon, 1975, Snowdon, 1979）より操作の対象から除外された。

○ 実験手続き

刺激提示の各試行は、目標を集団内のそれ1頭に対象を絞って、その個体のみが他のメンバーと別れて、一方の個室に居る時をねらって行い、対象個体は5頭のうちからランダムに選択した。

被験体が再生音に馴化し、それを見無視するようになることを極力防ぐため、2個のスピーカーをケージの外3mに隠蔽し、音はどちら

らか一方からランダムに流すように工夫した。またスピーカーの位置も平均4試行に一度の比で変えた。一日の最大試行回数は15回として、刺激音も全くランダムな順序で提示した。同一刺激は1頭あたり通算4回再生を行ない、提示後15秒以内の被験体の行動を反応として記録した。

刺激に対する反応の差は、平均の差の検定 (Ferguson, 1959) によって検定された。

3) 結果

実験1. 自然音に対する反応
まず、飼育下のゲルディモニキーが再生実験において、野外で観察されたのと同じ反応を示すかどうかを検討するため、Fig. 8に示された5種の自然音が再生された。

Type 1, 3, 4の刺激に対する反応として、被験体は突然下方部へと移動し、多くの場合床へ降りて、そこで凍えによううにうずくまる行動(freezing)が見られた。体の腹部

を常に基質に接しつつ、背を丸め頭を内部へ抱えこむようにして沈黙を守り、過度の緊張による不動状態 (tonic immobility) と類似した状態が、約 5 秒から、長い時には 30 秒くらいまで続いた。一方、type 2, 5 の刺激に対する対応では、上方部へと移動し、warning call を発して一種の興奮状態に陥るのが常である。先の時とは対照的に、毛を逆立てて頻繁に走り回りながら、しきりに音源の方向を視覚的に定位した。この結果は野外での観察結果と一致している。また実験時の反応の指標としては、計量化ということを考慮に入れた。野外での行動と共通の要素である、5 秒以上持続する tonic immobility と warning call の発声がふさわしいと判明した。Table 3 に見られるおり、type 1, 3, 4 の刺激に対する freezing は 75% 以上の生起率を示し、type 2, 5 に対して 80% 以上の比率で warning が発せられた。また反応の個体差は見られなかつた (Table 4)。

Table 3. Occurrence ratios of freezing and warning call responses (%)
to natural calls when they were presented with full spectrum (Experiment
1), and when some of their components were filtered out (Experiment 2).

Response	Experiment 1					Experiment 2		
	Call type					Call type		
	1	2	3	4	5	1	2	4
Freezing	80	5	75	85	5	80	5	75
Warning call	10	85	0	5	80	5	90	5

Table 4. Distribution of responses to stimuli among subjects in Experiment 1 and 2. (m;male, f;female)

Response	Subject	Exp. 1					Exp. 2		
		Call type					Call type		
		1	2	3	4	5	1	2	3
Freezing	m1	1	4	0	0	4	1	4	0
	m2	0	3	0	1	4	0	3	0
	m3	1	4	0	0	3	0	4	0
	f1	0	3	0	0	3	0	4	1
	f2	0	3	0	0	3	0	3	0
Warning call	m1	3	0	3	4	0	4	0	2
	m2	4	0	3	4	0	3	0	3
	m3	3	1	3	4	0	3	0	3
	f1	3	0	2	3	1	4	1	3
	f2	3	0	4	2	0	2	0	4

実験2. 音声の要素の一部が除かれた自然音に対する反応

5例の自然音にすべて共通の要素に加えて、Type 1, 2, 3の音声では、他のパラメーターが付加されていることは既に前述された。ゲルディモニキーに種固有な逃避反応を説明する上で、これらの要素が何か効果を持ちうるのかどうかを検証するため、それらを除去した刺激が提示された (Fig. 9)。しかし、Table 3に見られるように、実験1の結果と比べて何ら差はなく、5種の自然音に共有されてい各パラメーターの中に、逃避反応を説明するために不可欠の要素が含まれていると推測された。

実験3. sweep の周波数変調の帯域中に変異をもつた合成音に対する反応 (Fig. 12)

周波数変調の帯域中の差が反応に及ぼす効果を調べる目的で合成音が使われた。Type 4と5の音は形態上他の自然音より単純で、か

つすでに述べたように反応を解説する上では、何ら劣っていないので、これらが音声合成の際の標準音として用いられた。(Fig. 10) 持続時間は 0.16 秒、中心周波数値は 13.0 kHz、また noise burst の帯域巾は 11.0 kHz に固定された。

4.8 から 2.6 kHz の間で変異する帯域巾をもつた刺激は freezing を 60 ~ 80 % の比率で引き起こし、各条件間に有意差はなかった。しかし、5.6 kHz の刺激は、それらと有意に freezing を引き起こした ($P's < 0.05$)。

一方、0.8 から 2.4 kHz の刺激は他の刺激より有意に freezing を解説せず ($P's < 0.01$)、代わりに 1.6 と 2.4 kHz の刺激は有意に warning call を導いた ($P's < 0.01$)。但し、この 2 つの刺激間の反応生起に関しては有意差はなかった。2.4 kHz と 2.6 kHz の間の 0.2 kHz の違いが、ドラステイックな反応の差となって出現した。

また各被験体間について反応の生起率に関して統計的な有意差はなく、反応の個体差は

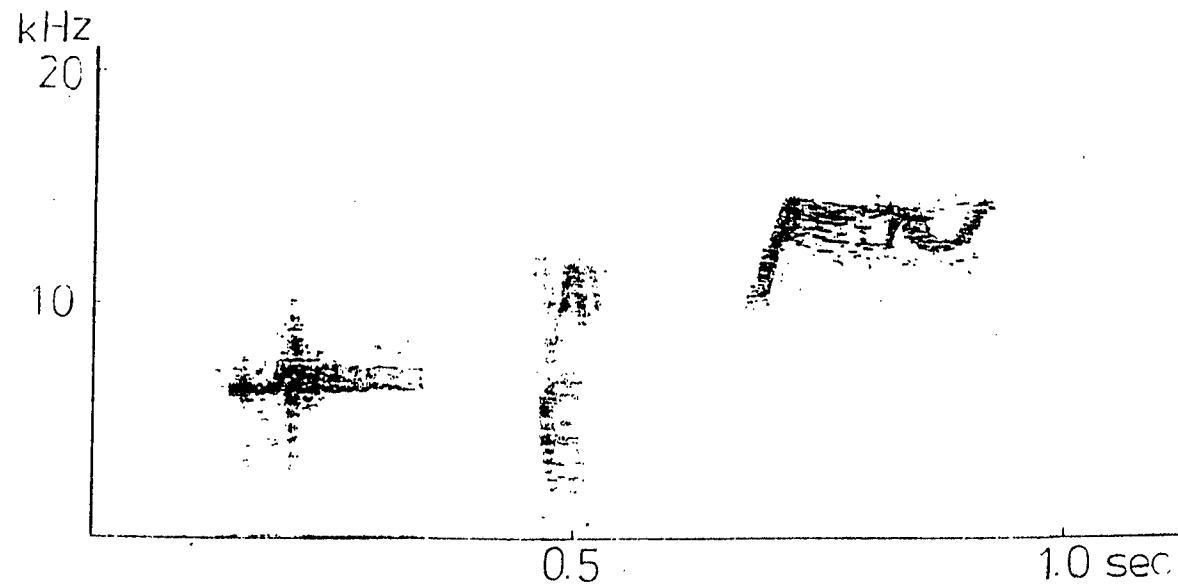


Fig. 9. Sonographs of the calls filtered out from natural calls.

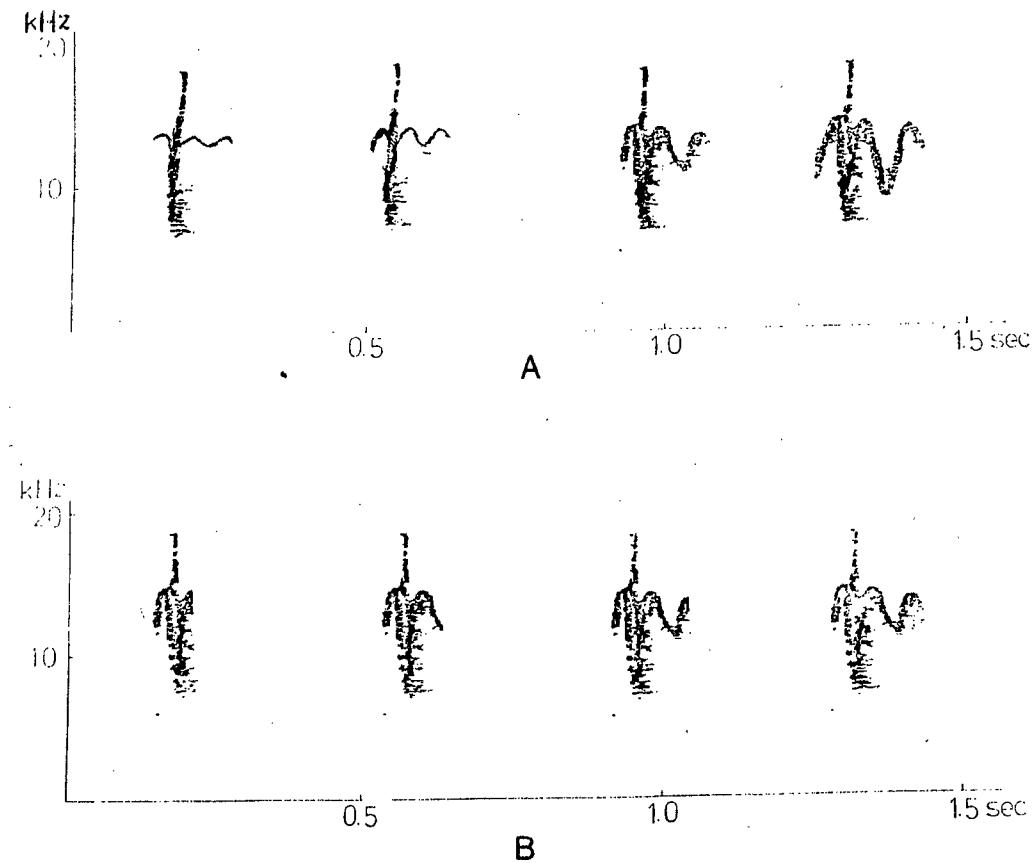


Fig.10. Representative samples of synthesized versions varying in
(A) frequency range of a modulating sweep and (B) duration.

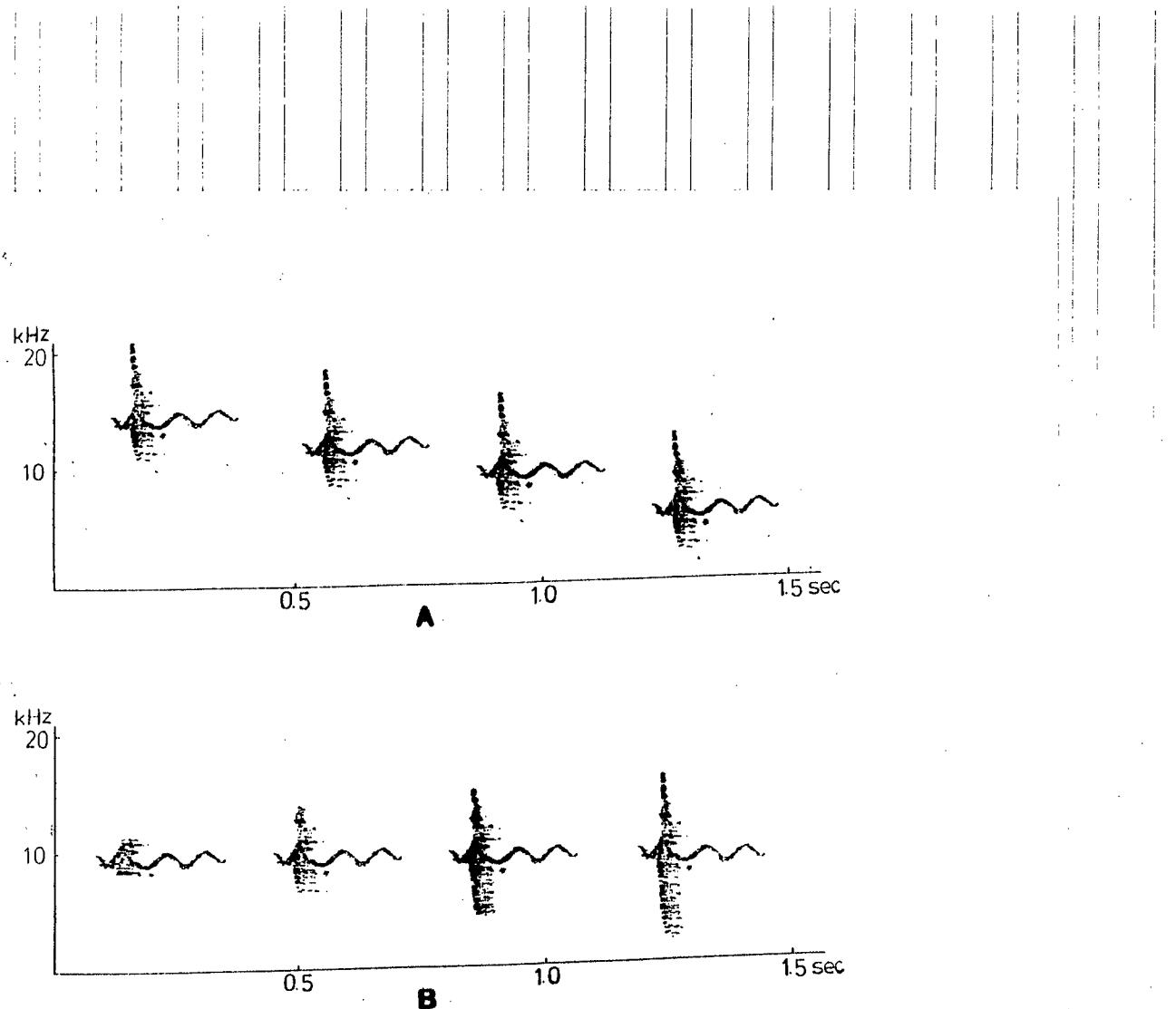


Fig.11. Representative samples of synthesized versions varying in
(A) center frequency and (B) band width of a noise burst.

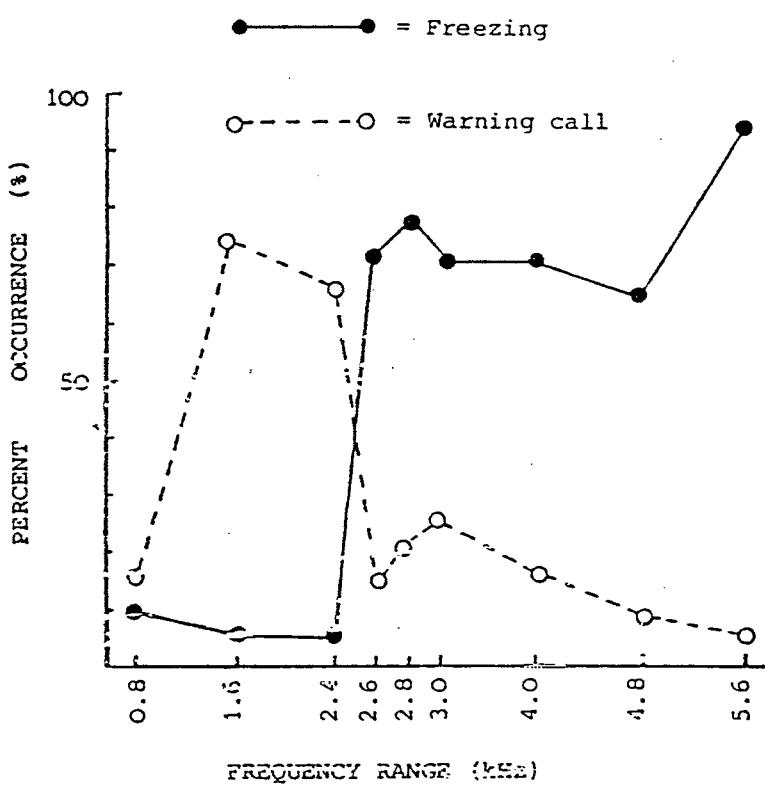


Fig. 12. Response rates to synthesized versions varying in frequency range of a modulating sweep.

Table 5. Distribution of responses to stimuli among
subjects in Experiment 3. (m;male, f;female)

Response	Subject	Stimulus (kHz)									
		0.8	1.6	2.4	2.6	2.8	3.0	4.0	4.8	5.6	
Freezing	m1	0	0	0	4	4	3	4	4	4	
	m2	0	0	0	3	3	3	3	3	4	
	m3	1	0	1	3	3	3	3	2	3	
	f1	0	1	0	2	3	2	3	3	3	
	f2	1	0	0	3	2	4	3	3	4	
Warning call	m1	0	3	3	1	0	1	1	0	0	
	m2	1	3	2	0	1	0	0	1	0	
	m3	1	4	2	0	1	1	0	1	1	
	f1	0	3	3	1	1	1	1	0	0	
	f2	1	2	3	1	1	1	1	0	0	

見られなかった (Table. 5)。

実験 4. 持続時間に変異をもつた人工合成音に対する反応 (Fig 13)

持続時間が反応に及ぼす影響を調べるためにこれらの中の刺激が提示された。sweep の帯域中は、1.6 kHz と 3.0 kHz の二条件が設けられ、中心周波数値は 13.0 kHz, noise burst の帯域中は 11.0 kHz に固定された。

sweep の帯域中が 3.0 kHz の条件下では、0.40 秒の持続時間を持つ音以外の刺激が高い比率で freezing を解説し ($P' < 0.01$)、特に 0.05 秒の持続時間の音は最高の比率を示して、0.07 から 0.30 秒の刺激とも有意差が生じた ($P' < 0.05$)。

逆に、sweep の帯域中が 1.6 kHz の条件下では、warning call が頻繁に観察されたが、やはり 0.40 秒の持続時間を持つ刺激のみが、有意に反応を引き起こさなかった ($P' < 0.01$)。各被験者間について反応の生起率に有意差はなか

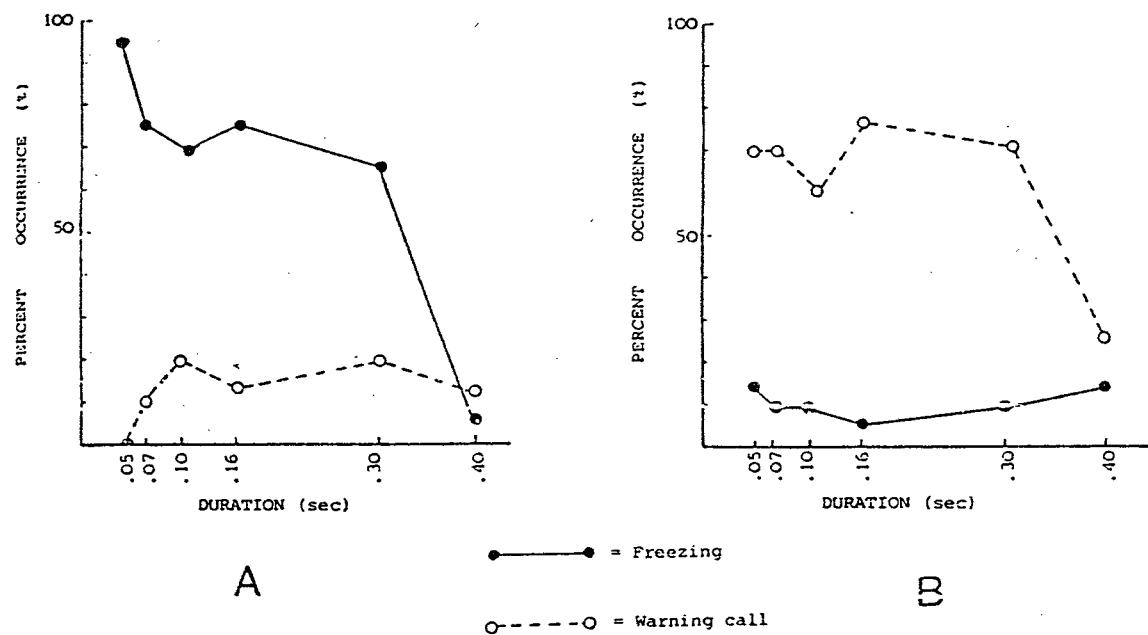


Fig. 13. Response rates to synthesized versions varying in duration, having frequency range of a modulating sweep of (A) 3.0 kHz and (B) 1.6 kHz.

Table 6. Distribution of responses to stimuli among subjects in Experiment 4.
(m;male, f;female)

Response	Subject	Stimulus (3.0 kHz)						Stimulus (1.6 kHz)						.	
		.05	.07	.10	.16	.30	.40	(sec)	.05	.07	.10	.16	.30	.40	
Freezing	m1	4	3	3	3	3	0		1	0	1	0	0	0	
	m2	4	3	3	4	3	0		0	0	0	0	0	0	
	m3	3	3	2	3	3	1		1	1	0	0	1	1	
	f1	4	3	3	3	2	0		0	1	1	1	0	1	
	f2	4	3	3	2	3	0		1	0	0	0	1	1	
Warning call	m1	0	1	1	1	0	0		2	3	2	4	3	2	
	m2	0	0	2	0	0	0		3	2	2	3	3	2	
	m3	0	0	0	0	2	1		3	3	3	3	2	1	
	f1	0	1	0	0	1	1		3	3	2	2	2	0	
	f2	0	0	1	1	0	0		3	3	3	3	4	0	

った (Table 6)。

実験5. 中心周波数値に変異のある合成音に対する反応 (Fig 14)

sweep の帯域中に 1.6 kHz と 3.0 kHz の 2 つの条件を設け、持続時間を 0.16 秒、noise burst を 11.0 kHz にそれぞれ固定しつつ、中心周波数値を操作した音が再生された (Fig 11)。

sweep の帯域中が 3.0 kHz の条件下では、freezing が頻繁に生じ、 1.6 kHz の条件下では逆に、warning call が聞かれた。各刺激間の反応生起率には有意差はなく、被験体間においてもまた有意差は見られなかった (Table 7)。

実験6. noise burst の周波数帯域中に変異のある合成音に対する反応 (Fig 15)

noise burst の周波数帯域中が反応に及ぼす効果を調べるために、これらの音が提示された。sweep の周波数変調の帯域中は 1.6 kHz と 3.0 kHz の 2 条件が設けられ、持続時間は 0.16 秒

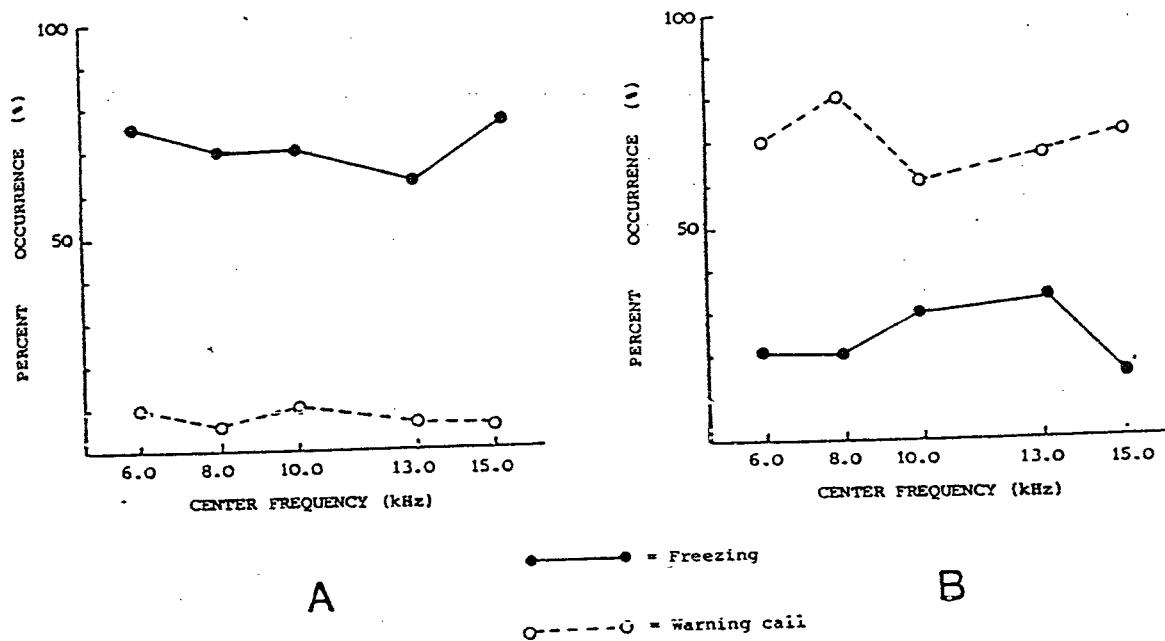


Fig. 14. Response rates to synthesized versions varying in center frequency, having frequency range of a modulating sweep of (A) 3.0 kHz and (B) 1.6 kHz.

Table 7. Distribution of responses to stimuli among subjects in Experiment 5.
(m;male, f;female)

Response	Subject	Stimulus (3.0 kHz)					Stimulus (1.6 kHz)				
		6.0	8.0	10.0	13.0	15.0 (kHz)	6.0	8.0	10.0	13.0	15.0, (kHz)
Freezing	m1	3	2	2	3	3	1	0	1	1	0
	m2	2	3	3	2	4	1	1	2	1	1
	m3	3	2	3	2	3	0	1	1	1	0
	f1	4	4	3	2	3	0	1	1	2	1
	f2	3	3	3	4	3	2	1	1	1	0
Warning call	m1	1	1	0	1	0	3	3	2	2	2
	m2	0	0	0	0	1	2	3	2	2	2
	m3	0	0	0	0	0	2	2	2	3	3
	f1	1	0	1	0	0	3	3	3	3	3
	f2	0	0	1	0	0	4	4	2	2	3

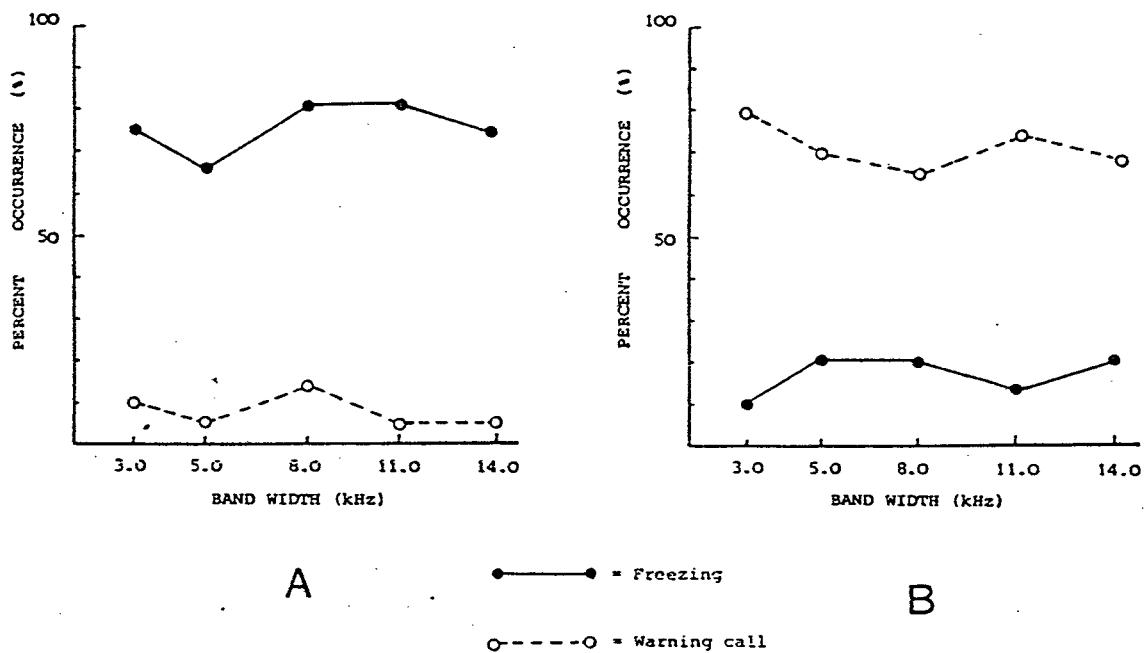


Fig. 15. Response rates to synthesized versions varying in band width of a noise burst, having frequency range of a modulating sweep of (A) 3.0 kHz and (B) 1.6 kHz.

Table 8. Distribution of responses to stimuli among subjects in Experiment 6.
(m;male, f;female)

Response	Subject	Stimulus (3.0 kHz)					Stimulus (1.6 kHz)				
		3.0	5.0	8.0	11.0	14.0 (kHz)	3.0	5.0	8.0	11.0	14.0 (kHz)
Freezing	m1	3	2	3	4	3	1	2	0	0	1
	m2	2	2	3	3	3	0	1	0	1	0
	m3	3	3	3	3	2	0	0	1	1	1
	f1	4	3	3	2	3	1	1	1	1	2
	f2	3	3	4	4	4	0	0	2	0	0
Warning call	m1	0	0	1	0	0	3	2	2	3	3
	m2	1	0	1	0	0	3	2	2	2	3
	m3	0	0	0	1	0	4	3	2	3	2
	f1	1	1	1	0	1	3	3	3	4	3
	f2	0	0	1	0	0	3	4	4	3	3

中心周波数値は 11.6 kHz に固定された。 freezing は sweep が 3.0 kHz の帯域中を示す刺激に顯著に見られ、 warning call は 1.6 kHz の刺激に対して発せられることが多かった。各刺激間、被験体間の反応生起率に有意差は存在しなかつた (Table 8)。

実験 7. 持続時間 0.05 秒、 sweep の周波数変調の帯域中が 5.6 kHz の合成音に対する反応
 実験 3 と 4 より全ての刺激のなかで、持続時間が 0.05 秒の合成音、あるいは周波数変調の帯域中が 5.6 kHz の音声が、最も freezing を効果的に解消し、しかもパラメーターのこれら
 の値は、自然音が示していない数値であるので、それらの両方の要素を併せもつた合成音
 がより反応を促進するかどうかを調べる目的
 で、この実験が行われた。

結果は、反応率が 100% を示し、かつてのどの刺激よりも効果的であった。

4) 議論

結果より、sweepにおける周波数変調の帯域中に生じた、わずか0.2kHzの変化に対応して反応型には劇的な変化が生じ、生体内にはそれに対応する知覚の基本的構成の境界が存在することが示唆される。この現象はヒトの言語に対する範ちゆう的知覚と類似しており。

またSnowdon & Pola (1978)によれば、ピグミーマーモセットにおいても、contact callの認知において主として音声の持続時間に基づく同様の行動があるといわれている。

異なった反応型がそれを別個のalarm callに対応するという事実は Seyfarth et al. (1980) によってベルベットモンキー (*Cercopithecus oetiposse*)において観察されており、3つの違う音声があのちの受け手に対し木に登る、ブッシュに駆け込む、地表部へ降りるという行動を解説する。この行動上の分化は彼らの主な捕食動物の種類、すなわちヒョウ、タカ、ヘビと対応している。しかし、

ゲルディ モンキーの場合には、反応型の違いは、むしろ音声の発し手が危険度の高さを、どの程度のものと認知しているかに依存していると考えられ、捕食動物の如何にかかわらず、より事態が切迫している時には、地表部へ降りる様式をとる。状況の認知にもとづく情動の強度の差が音声上、sweep の周波数変調における帯域中に如実に表出され、それがさらに受け手に範ちゅう的に知覚され、2つの反応型を別個に引き起こすように仕組まれていると考えられる。

中心周波数値や noise burst の帯域中は、反応の解説に何ら効果を得なかつた。また、sweep の周波数変調の帯域中が 0.8 kHz の刺激や、持続時間 0.40 秒の音もほとんどの場合反応されず、それらは alarm call として被験体に知覚されておらないと推測される。事実、自然音ではそのような音声は記録されておらず、ゲルディ モンキーに比べては現実に发声することが不可能な、存在し得ない刺激であるた

と思われる。そして生体は発声能力の身体構造上の限界を越えた合成音に対しては反応しなかったのであろう。

ところが一方で、sweep の周波数変調の帯域中が 5.6 kHz の刺激や、持続時間が 0.05 秒の音声は、これもまた實際には生体が発し得ない音でありながら、遂に全刺激中最も効果的に freezing をひきおこしており、いわゆる supernormal releaser (超正常解発体) と考えられる (Fig. 16)。releaser は、さきの限り複雑で種に固有な性質を保持しつつ、かつ物理的特性は可能な限り単純に形成されていると考えられ (Lorenz, 1937)，それに対しては自然場面で他の刺激と混同することが決して起らえないような特徴抽出にもとづく知覚のメカニズムが対応している。それゆえ時には通常の特性が強調された刺激が、より反応解発に効果的に作用することが知られ、Koechler と Zagarus によって、ハジロコチドリが自分の卵よりも大きくて目立った卵を抱くこと

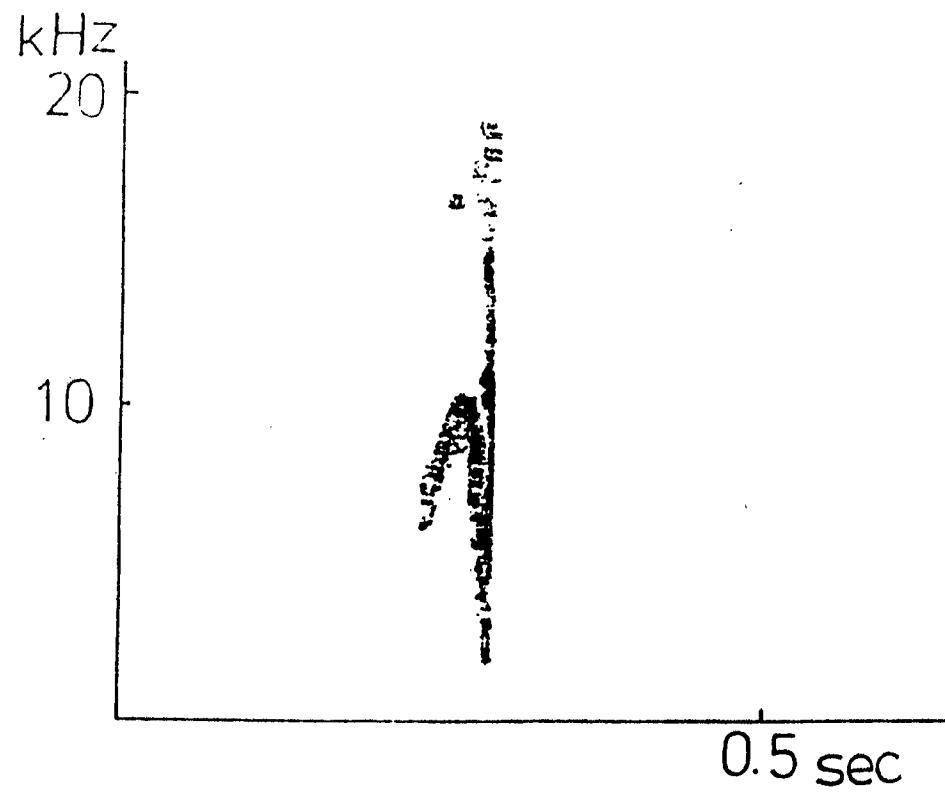


Fig.16. A sonograph of a synthetic sound functioning as a supernormal releaser.

から見いたされた (Koehler & Zagarus, 1937)。supernormal releaser は、聴覚系においてはマヒワで最初に見出され (Schubert & Oehler, 1971)。この種の個体は仲間の発する contact call の要素の一部が除去された時、自然な音声以上により強くその音に反応するという。

ゲルディモンキーでは、音の持続時間が短くなればなるほど、また sweep の周波数変調の帯域巾が広くなればなるほど、より効果的に freezing が解発されるようになり、さらに双方の要素は刺激全体の解発価を決定する上で互換性をもつ。両方の手がかりが結合すると、実験で見られるように効果はさらに増幅され、いわゆる刺激加算の法則 (Seitz, 1941) があてはまる。

ところがゲルディモンキーから離れて、やはり南アメリカで同様の環境に生息する小型の近縁種に目を転じてみると、それらの alarm call の音声構造は、必ずしも共通している。

とは限らない。ピグミーマモセットのalarm callは、このsupernormal releaserと類似しているものの、ゲルディモンキーと同所的に生息するセマダラタマリンでは、それは極端に異なってきている。Moody & Menzel (1976) の記述するalarm call, "Sudden Call"は、直後にmobbing & warning callを引き起こす効果を持つていて、その構造はきわめて不明瞭なエネルギーの立ち上がりと終息を示す、周波数変化や強度変化に欠ける音声である。

alarm callはその受け手に対し、さし迫った危険の存在を知らせるという機能上、まず最初に捕食動物の存在に気づいた発信個体に他個体が注意を払うために、発信個体自身の迅速な音源定位を可能にしなければならない。この機能を効果的に成就する一つの手段は、できるだけ長い時間、音声を発し続けることであるが、持続時間の長さは音声の発射手の位置自身が捕食動物に露見する危険度と正の

相関をもつ。この不利を克服するには、音声構造上の位相や強度に差異が生ずるのを極力押えることによって、捕食動物が両方の耳に音が到達する時間差の比較から音源を定位することを困難にする方策が講じられている。

音源に近い方の耳は、音の始まりと終わりをわずかに早くうけとめ、また音の持続中は両方の耳の間で到達する音の波形のタイミングがわずかにずれることによって時差が生じる。この時差が生体の聴覚野において音源定位に作用しているのであり、従って位相差が少なく、音の開始と終息があいまいであればあるほど時差が不明確になる。つまり、音声要素内の非連続性という性質を可能な限り抑制しつつ、かなり長時間发声を行うという妥協策が規定され、事実それが、セマグラタマリンのalarm callの音声構造に反映されてい る。

それとは全く正反対の、しかしあやはり妥協的な手段は、構造上は受け手にとって極めて

定位が容易な音を、しかしどきりだけ短い時間発するというもので、この機能を最も効果的に遂行するのが、ゲルディモニキーの supernormal releaser に見られる音声構造にあたると考えられる。すなわち、鋭いエネルギーの開始と終息は、短時間で音源定位が最も容易な性質の音なのであり、位相の違いが受け手の両方の耳に到達する時間の差として、非常に顕著になる (Eisenberg, 1978)。

この方策に比べて、前者の方策は主に空からの捕食者に対して有利であると言われている。鳥類は音声パラメーターがなめらかに変化する音に対して一般に感受性が高い (Marler, 1957, Catchpole, 1979)。

セマダラタマリンはピグミーマーモセットやゲルディモニキーと同所的に生息しているものの、より森林の高層部に棲み分けており (Masataka, 1981a, Kinzey et al., 1975), 鳥による狩猟圧は後者の種に比較してより高いと推定される。このことが、彼らが前者の方策

を取ったことと深く関連してあり、一方、ゲルディモンキー やピグミーマーモセットでは哺乳動物からの狩猟圧が相対的に高いことが後者の方策と結びついたのであろう。

音声が飛せらるる環境の要因と密接にかかわって信号の形態が規定され、それが、本章で見られた alarm call の種差に表現されてい るのだと考察された。

第五章 再生実験 (playback 実験) による
 ゲルディモンキー・タマリン・
 マーモセットの種固有な音声に対する
 同種間、異種間反応

1) 音声の種間比較の問題点

すでに見てきたように、第三章ではゲルディモンキーの音声レパートリーが作成され、その近縁種との類似点が指摘された。また、第四章では alarm call に焦点がしづられ、ゲルディモンキー・ピグミーマーモセットとセマグラタマリンとの間に見られる音声構造上の差異が、双方の生息様式の違いとの関連で論述された。

しかし、spectral analyzer による分析によって得られたソナグラムのみをもとにして、音声の類似性や相異を論することは、信号の受け手の側の認知様式を捨象し、表出された音の物理的特性の部分的な一面のみを扱うという危険を犯すことになる。事実 Marler (1957)

は、鳥類の音声研究の初期の段階で、ソナグラムにもとづく音声レパートリーを近縁種間で比較することは不可能であると述べている。そのうえ、音声の表記方法は研究者によって異なり、表出される文脈から機能にもとづいて命名する方法、観察者に知覚された音を忠実に表現する方法などの多様性も種間比較の立場からの考察を困難にしている。しかし、諸論文に例示されたソナグラムを通覧してみると、明らかに同一ではないのかと推測される音声が複数種間で、しかも類似した状況で飛せられていてことに気がつく。

本論文第四章の結果を含む最近の比較行動学の音声研究は、単に表出される運動パターンとして音声をとらえる立場から、その認知メカニズムの解明へと進歩してきている。単に音声構造の物理的特性を問題にする立場からは、表出パターンと種の生息環境の特性との関連のみが关心の核を成していく。しかし伝達過程全体を視野において生体内の認知様

式と取り組む場合には、進化論的視点、すなわち相同性の概念の導入が不可欠となる。

この問題へのアプローチの第一歩として、本章では複数近縁種間ににおいて、それぞれの種の有する特有の音声を同種個体のみならず異種個体にも刺激として提示し、後者の反応を前者の反応と比較するという手段を講じた。すなわち、A、B、Cという近縁の3種において、類似した文脈で表出される音声がそれぞれa、b、cであると仮定すると、それらの刺激を3種の個体にすべて提示する実験を行う。音声Cに比してaとbの音声構造がソナグラム上似かよっており、かつ両者ともA、Bに対しては同一の反応を解発する一方で、Cの種に対しては効果がなく、かつ音声Cが種Cにのみ有効であるという状況において、音声aとbの表出一知覚の様式は系統的に深い関連を持っていると結論する論法である。

再生実験は、実験者が提示する刺激に対し、被験体が明確な反応を示しうる音声に限って

有効であるという限界をもつ。従来の再生実験についての報告より、その資格を十分にみたすと考えられる音声は、agonistic は個体間の spacing を促す音声 (Waser, 1975), location call (Green, 1975), contact call (Snowdon & Cleveland, 1980), alarm call (Seyfarth et al., 1980) の 4 種に限られてきた。

現在にいたるまで、キヌザルについては、主な代表種について音声レパートリーがすでに明らかとなっている (ピグミー・マーモセット; Pola & Snowdon, 1975, ゴールデンライオンタマリン; McLanahan & Green, 1977, コモンマー モセット; Winter & Rothe, 1979, セマダラタマリン; Moody & Menzel, 1976, クタボウシタマリン; Moynihan, 1970)。Pook (1977) はコモンマー モセットとセマダラタマリンの contact call に対する認知の共通性を指摘し、また第四章? supernormal releaser として記述された人工合成音の構造がコモンマー モセットの location call と酷似

していることは注目に値する。

以下では、ゲルディモンキーと近縁の5種のキヌザルを被験体として、それぞれの種固有の上記4種の音声を用いた再生実験を行った。

2) 方法

○ 被験体

被験体は日本モンキーセンターに飼育されている、ゲルディモンキー (*Callimico goeldii*)・ピグミーマーモセット (*Cebuella pygmaea*)・ゴールデンライオンタマリン (*Leontopithecus rosalia*)・コモンマーモセット (*Callithrix jacchus*)・セマダラタマリン (*Saguinus fuscicollis*)・ワタボウシタマリン (*Saguinus oedipus*) の6種である。ゴールデンライオンタマリン以外の5種はいづれも成体オス一メスと彼らから繁殖したオス2頭・メス1頭から成る5頭の集団を対象とした。ゴールデンライオンタマリンでは成体オス一メスのペアと、彼らから繁殖したオス1

頭から構成される3頭の集団に実験を行った。被験体の年令は、最若年個体においても実験開始当初24ヶ月令にすでに達しており、性的に成熟していた。ケージは第四章の実験で使用したものと同じ構造のものを使用した。

○ 使用した音声刺激

本実験に先立ち、2年間にわたり約100時間の音声録音を行った。本実験に用いられた個体以外を用いて予備実験を行い、contact call, alarm call, agonistic な文脈で相手を遠ざける機能を積極的に果している threat call (威嚇音) の範囲に属する音声のうち、最も顕著で一定した反応を被験体に引き起こすことのできる刺激を選択した。

従来の報告による記載に従えば、threat call, alarm call, contact call はゲルディモニキーでは G4 call, Type 5 call, C1 call (本論文第三章・第四章), ピグミーマーモセットでは chatter call, warning call, J-call (Pola & Snowdon, 1975),

ゴールデンライオンタマリンでは squeal, cluck burst, contact cluck (McLanahan & Green, 1977), コモンマーモセットでは kecker-Laute, phii-Laute, tsii-Laute (Winter & Rothe, 1979), セマグラタマリンでは Mew, Sudden call, Short call (Moody & Menzel, 1976), ワタボウシタマリンでは threat call, alarm call, contact call (Moynihan, 1970) に対応している。

また目的で述べたように、第四章で用いた人工合成音の supernormal releaser は音声構造上、Winter & Rothe (1979) に記載されたコモンマーモセットの tsik-Laute と類似しているので、これらの音声も実験に使用した。

○ 実験手続き

刺激提示の各試行は、目標を各集団内の一頭に絞り、その個体のみが他のメンバーと別れて一方の個室に居る時をねらって行った。対象個体は集団全メンバーの中からランダムに選択した。

被験体が再生音に馴化し、無視するようになるのを極力防ぐため、2個のスピーカーをケージの外3mに隠し、音はどちらか一方からランダムに流すように工夫した。またスピーカーの位置も平均四試行に一度の比で変えた。一集団当り一日の最大試行数は15回として、刺激音は全くランダムな順序で提示した。同一刺激は1頭当り通算四回再生を行ったが、ゴールデンライオンタマリンのみは、被験体数が他と異なるため1頭あたり6ないし7回とし、各刺激の集団あたりの総試行回数が他集団と一致するように配慮した。刺激音は、被験体が発したものではなく、かつ彼らの聞いたことのない音を用いた。

刺激に対する反応の生起の差は、平均の差の検定(Ferguson, 1959)によって検定された。

3) 結果

1. threat callに対する反応

threat callを刺激として提示した時、被験体

の示す反応のはほとんどは、同様の威嚇音あるいは scream, shriek として表示される音声を発することであった (Table 9)。ゲルディモニキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリン・コモンマー モセットの音声がおのおのこれら 4 種の被験体に前述の反応をひきおこす比率と、セマダラタマリン・ワタボウシタマリンの同種間における反応の生起比率が相対的に高く、他の刺激と被験種の組み合わせにおける反応生起率と有意な差を示した ($P's < 0.01$)。また双方のグループ内では、統計的に有意差はなかった。

これら以外の顕著な行動が反応として観察される比率は最大 10% 以下であり、被験体間で反応生起率に有意差が生ずることもなく、反応の個体差は見られなかった。

2. alarm call に対する反応

alarm call が刺激として提示された時、被験体の示す主な反応は freezing を行うか、あるいは

Table 9. Occurrence ratio of responses to playback sounds of threat calls in six species.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C.jacchus</i>	<i>S.fuscicollis</i>	<i>S.oedipus</i>
<i>Callimico</i>	.30	.25	.35	.20	.05	.00
<i>Cebuella</i>	.35	.35	.30	.20	.05	.05
<i>Leontopithecus</i>	.40	.45	.30	.25	.05	.10
<i>C.jacchus</i>	.25	.20	.30	.35	.00	.15
<i>S.fuscicollis</i>	.00	.05	.00	.05	.40	.15
<i>S.oedipus</i>	.10	.05	.00	.00	.20	.35

(N=20 in each cell)

Table 10. Occurrence ratio of responses to playback sounds of alarm calls in six species.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C.jacchus</i>	<i>S.fuscicollis</i>	<i>S.oedipus</i>
<i>Callimico</i>	.90	.85	.60	.25	.30	.25
<i>Cebuella</i>	.80	.55	.70	.40	.20	.05
<i>Leontopithecus</i>	.85	.80	.75	.35	.30	.10
<i>C.jacchus</i>	.20	.15	.05	.80	.75	.60
<i>S.fuscicollis</i>	.05	.10	.25	.70	.60	.55
<i>S.oedipus</i>	.00	.05	.15	.60	.65	.50

(N=20 in each cell)

1は warning call を発するかであった (Table 10)。ゲルディモンキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンの刺激がそれをそれ同様の 3 種の被験体に反応を解発する割合と、残りの 3 種の刺激が当該の 3 種に対して反応をひきおこす比率が高く、他の刺激一被験種の値との間に有意差を示した ($P < 0.01$)。かつ双方のグループ内での有意差はなかった。

また反応の指標として用いられた行動のうち、ゲルディモンキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンでは freezing が多く生ずるのにに対し、他の 3 種では warning call がしばしば観察されて、両者のグループ間で反応のタイプに関して有意差が生じた ($P < 0.01$)。反応の指標となる行動の生起率が被験種によって、タイプに応じて異なる例は、本実験中他では見られなかった。

これら以外の顕著な行動としては、コモンマーモセットとセマダラタマリンで location call が飛せられるのがしばしば記録されたが

その生起率は20%以下であり、反応上の個体差も統計的に見られなかった。

3. contact call に対する反応

contact call が刺激として提示された時、被験体が示す主な反応は、各々の種に固有な contact call を飛ぶることであった (Table 11)。

ピグミーマーモセットとゴールデンライオニタマリンの刺激が、同種個体とゲルディモンキーの被験体にこの反応を解説する比率。コモンマーモセットとセマグラタマリンが互いに同種間・異種間で反応をひきおこす割合それにゲルディモンキーとワタボウシタマリンの刺激に対する同種間反応の生起率が非常に高く、他の刺激一被験種の生起率との間に有意差を示した ($p < 0.05$)。かつ双方のグループ内に有意差はなかった。

また、これら以外の顕著な行動が観察されら比率は5%以下であり、反応上の個体差も統計上見られなかった。

Table 11. Occurrence ratio of responses to playback sounds
of contact calls in six species.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C.jacchus</i>	<i>S.fuscicollis</i>	<i>S.oedipus</i>
<i>Callimico</i>	.40	.15	.15	.05	.10	.00
<i>Cebuella</i>	.35	.30	.35	.10	.15	.05
<i>Leontopithecus</i>	.30	.35	.25	.00	.15	.05
<i>C.jacchus</i>	.00	.05	.10	.50	.40	.10
<i>S.fuscicollis</i>	.00	.00	.05	.35	.45	.10
<i>S.oedipus</i>	.00	.05	.05	.10	.05	.35

(N=20 in each cell)

4. 音声構造上の一部の要素を除去したゲルディモニキーの contact call に対する反応

第三章で示されたゲルディモニキーの contact call (C1call) をピグミーマーモセット (Pola & Snowdon, 1975) とゴールデンライオンタマリン (McLanahan & Green, 1977) と比較すると、前者の音声構造は、後者二種に共通の構造に付加的な要素が加わっていることが明らかとなる。また、上述の contact call に対する反応の実験より、ゲルディモニキーは後者二種の音声に対し、同種個体の音声に対するものと同程度の高さの比率で反応したのに比べて、後者の種はゲルディモニキーの音声にそれほど反応しないという興味深い結果が得られた。

そこでゲルディモニキーの自然な音声の付加的な一部の要素を除去し、ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンと共通の構造のみを残した形に変えて再生実験を行った。

Table 12 に示された結果のとおり、刺激はゲ

Table 12. Occurrence ratio of responses to playback sounds of contact calls of *Callimico* whose some acoustic components were filtered out.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C.jacchus</i>	<i>S.fuscicollis</i>	<i>S.oedipus</i>
Filtered-out contact call	.60	.30	.35	.10	.10	.15

(N=20 in each cell)

Table 13. Occurrence ratio of flight responses to synthetic version of alarm calls used in Chapter IV and natural location calls of *C.jacchus*.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C.jacchus</i>	<i>S.fuscicollis</i>	<i>S.oedipus</i>
Synthetic version	.95	.75	.80	.10	.05	.15
<i>C.jacchus</i>	.80	.80	.75	.10	.10	.05

(N=20 in each cell)

ルディ モンキーに対して、完全な自然音より効果的に反応を解発し ($P'<0.05$)、またピグミーマーモセットとゴールデンライオンタマリンに対しても同様であった ($P'<0.01$)。

また被験体には反応として、contact callを発する以外の行動は観察されず、反応上の個体差も見られなかった。

5. ゲルディ モンキーの supernormal releaser、コモンマーモセットの location callに対する反応

第四章でゲルディ モンキーに対する super-normal releaser として記述した合成音の構造がコモンマーモセットの location call の構造と類似していることに注目し、両者間に反応を解発する上での互換性が存在するかどうかを検討する目的で本実験を行った。

Table 13 に示されたとおり、二通りの刺激ともゲルディ モンキー・ピグミーマーモセット、ゴールデンライオンタマリンには高い比率で freezing ないしは warning call の発声という反応

Table 14. Occurrence ratio of antiphonal responses to synthetic version of alarm calls used in Chapter IV and natural location calls of *C. jacchus*.

Stimulus	<i>Callimico</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Leontopithecus</i>	<i>C. jacchus</i>	<i>S. fuscicollis</i>	<i>S. oedipus</i>
Synthetic version	.00	.05	.00	.65	.70	.20
<i>C. jacchus</i>	.00	.05	.10	.75	.85	.10

(N=20 in each cell)

を解説し、三種間で生起率に有意差はつかなかった。とりわけ freezing の比率が各種とも全体の 80% 以上を占めた。しかし他の三種の被験体には、まれにしか逃避反応を引き起こさず、前者三種との間に統計的に有意差が生じた ($P < 0.01$)。

他方コモンマーモセットとセマダラタマリンは、この location call と supernormal releaser に対し、antiphonal response をひんぱんに行なう (Table 14)。他の四種に類似の反応が観察されるることは少なく、前者との間に有意差が見られた ($P < 0.01$)。

刺激に対して、これ以外の行動が反応として見られることはなく、反応上の個体差もなかつた。

5) 議論

同種個体の発する音声に対する反応率と統計的に有意差を生じさせない程度に積極的に反応を引き起こす異種個体の音声は、被験体

に同種個体音と等しく知覚され、統計的に有意に低い反応率を伴はう異種個体音とは別に識別されていると推測される。

結果より threat call に関してゲルディモニキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリン・コモンマー モセットでは刺激は互換可能であった。同様のことは、alarm call について、ゲルディモニキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンの三種と、コモンマー モセット・セマダラタマリン・クタボウシタマリンのグループにおいてもそれぞれあてはまり、また contact call に関してピグミーマーモセットとゴールデンライオンタマリンの二種間およびコモンマー モセットとセマダラタマリンの二種間にについてもあてはまる。

これらの互換可能な音声は、互いにソナグラムに例示された音声構造においても類似している。共通の音声を有する種は、それらの音声の表出から認知に至る過程全体を共有し

ているのだと考えられる。

ゲルディ モンキーにおいては contact call の音声構造の要素の一部が除去され、ピグミーマーモセットとゴールデンライオンタマリンと共通の要素のみが取り残された時に、自然音より、より効果的に反応を解発することが可能であった。また後者二種では、刺激は同種個体と同程度に反応をひきおこすことができた。刺激音はゲルディ モニキーにとって supernormal releaserとして機能しているということができる。この事実は、ゲルディ モニキーによって表出される contact call の要素の一部は認知機構にとって不要であり、不可欠な部分は、ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンと共に通していふことを意味している。換言するならば、ゲルディ モンキーはピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンと contact call 表出の機構においては相違点を有しつつも、知覚機構は共有しているといえるのである。

さらに、ゲルディモンキー・ピグミーマーモセット、ゴールデンライオンタマリンでは alarm callとして認知されている人工合成音が他の種では、その機能を果さず、コモンマーモセットの発する構造上は、その合成音と似ていろいろ location call が前者三種には alarm callとしての反応を解発した。第四章の実験から明らかのように、この人工合成音はゲルディモンキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンが自然に発する alarm call のほかの知覚のための必須の要素から構成されており、彼らにとっての alarm call 認知のための一種のいわば鑄型を表現している。ところがコモンマーモセットにとっては、同じ鑄型が location call の認知のために用いられている。この location call とゲルディモンキーなどの alarm call の音声構造との間には現実には相違点が存在するにもかかわらず、同一の音声知覚のための鑄型が、各々まったく異なる機能システムと結びついていると考えられる。

ただし再生実験によって得られた結果を考察する際に考慮しなければならない点は、自然是状況の個体間で行われている反応パターンが、人為的な刺激呈示によって再現された場合には、その刺激と反応との因果性は実験的に証明されたこと結論づけられる反面、逆に人為的な刺激に反応したからといって、その結果から個体の知覚様式を議論することは著しく困難であるという点にある。再生実験を行うときには、常に自然場面での行動の知見が優先する。すなわち、たとえ実験的に反応をひきおこさる刺激を同定したとしても、それが自然場面の観察からは推定しにくい刺激と反応との因果関係ならば、その考察には慎重になる必要がある。

このことは、同種間の伝達行動を扱う限りにおいてはさほど重要ではないが、通常、野外では生じにくく異種間の音声伝達を考察するときには、深刻な問題となると考えられる。

本実験に対する反論として、ゲルディモンキーが近縁種の non-alarm call に反応したのは彼らにとって今まで経験したことのない音声が刺激としての新奇性を有していることによるのではないかという考えが予想される。つまり同種個体の alarm call と構造上ある程度の類似性をもちながらも、かつある程度の差異を示すため、今まで被験体が馴化してきた音声から適度に逸脱した刺激として、脱馴化をひきおこしたのではないかという考え方があり、鳥の territory song の効果に関する研究のなかで、理論化されてきた (Emlen, 1971)。この事実の検証手段としては、やはり鳥類に関する研究のなかで、極めて高頻度に刺激音を再生して馴化の影響を見るのが有效であるとされてきている (Patterson & Petrino-vich, 1979)。本研究においても全実験が終了後、ゲルディモンキー、ピグミーマーモセット、ゴールデンライオンタマリンを対象に、彼らの同種個体が発した alarm call、合成音、

コモンマーモセットの location call を刺激として同様の実験を行った。

いわゆる Massed Stimulus Presentation (集中刺激提示) の方法を用い、刺激を 10 秒間隔で 20 回連続提示することを一試行として、60 秒の間隔で 8 試行くりかえす実験をそれぞれの音について 5 日くりかえした。刺激の提示は、同種個体の alarm call、人工合成音、コモンマーモセットの location call の順とした。

刺激提示の間の 10 秒間に生ずる反応を指標としたが、全スケジュール終了後、同種個体の音声については著しく生起率が低下し 35% 以下の値を示したのに対し、他の 2 種の刺激は依然 60% 以上の高比率のままであった。この刺激提示の頻度が、音声の新奇性を消失させるために未だ不十分であると仮定することは困難であり、むしろ反応差が刺激間の新奇性の差に起因するものではないと結論づけることの方が妥当であると考えられる。

新世界ザルの小型種の系統進化を形態学の立場から研究している Hershkovitz (1977) によれば、Callitrichidae, Callimiconidae の現生種のなかでゲルディモニキーとピグミーマーモセットは最も初期に分化し、現在なお種分化初期の形質を有している種であるという。この二つの種と近縁であった祖先型からゴールデンライオンタマリンとコモンマーモセットが次いで種分化し、さらに次にマーモセットの祖先型からセマダラタマリンが分化をとげたといふ。一方、ワタボウシタマリンはもっとも最近に分化した種の一つとして位置づけられている。

実験結果における、音声が互換性をもった種のまとめは、この系統進化の理論とよく対応している。ゲルディモニキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンが密な関連をもつた一つのグループを形成し、コモンマーモセットはセマダラタマリンと最もよく結びつき、六種の中ではワタボウシ

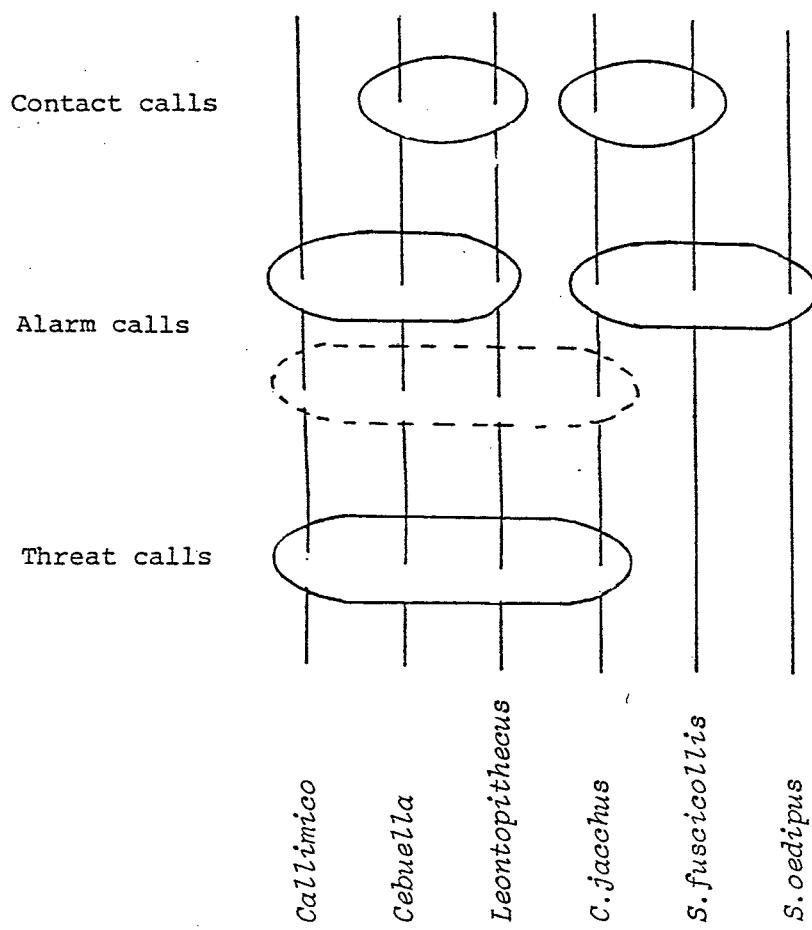


Fig. 17. Schematic representation of vocal repertoires commonly heard among six species. Vertical lines; species, a circle; common vocalizations, a circle of broken lines; exceptional differentiation of a call.

タマリンが一番かけ離れている(Fig. 17)。近縁種を対象に本実験で用いた実験操作を行ったときに、音声が互換性をもつならば、その表出一知覚様式は系統的に相同であるのではないかという仮定は、妥当であつたといえよう。

ゲルディ モンキーの contact call の場合、その知覚機構のみがピグミーマーモセットとゴールデンライオンタマリンと相同であり、表出のメカニズムには双方の間に分化が生じたのだと考えられる。

また、ゲルディモンキー・ピグミーマーモセット・ゴールデンライオンタマリンにおいては alarm call の属する機能システム下で存在する知覚の雛型がコモンマーモセットでは別のシステムに支配されているという事実も、前者三種が後者に系統上もっとも近く、かつ時間的に先行して種分化したことを考えると、当該の雛型が後者において現在の機能システムへと二次的に転用されたと考えるのが妥当

であろう。

両者間において、表出パターンが同一ではないため、行動の遺伝子模写 (Lorenz, 1963) が生じたとは言えないまでも、知覚機構における儀式化が生起したことによってもさしつかえはないであろう。

かつて Marler (1957) は音声の相同意性を論ずることは不可能であると書いた。しかし、本章で用いた実験パラダイムを近縁種間に順次適用していくことにより、たとえ現在は予備的であるにせよ、音声の表出－知覚システムの進化へのアプローチのための門戸はひらかれていくと考えられる。

第六章 要約

本論文では、まず序論において問題として次の三点が指摘された。

(1) 伝達行動の分析をヒトの知覚システムにもとづく先駆的な行動パターンの分類に終わらせるのではなく、同種個体がそれを如何に知覚しているのかを問題となければならない。具体的には、ゲルディモニキーは連続的に変化する一連の音声群に対し、常にそれらと線形的に対応する形での連続的な知覚(continuous perception)を行っているのか、それとも範ちゅう的に知覚(categorical perception)しているのか。

(2) 近縁種において、類似したパターンの音声が記録されるが、その知覚機構はゲルディモニキーの場合と同一なのか。また、それらの機構はそれぞれの種において同一の機能システムに属しているのか。

(3) 2において、近縁種間に変異の存在する

ことが明らかとなつたならば、それらの変異の間に時系列概念を導入するにあたって、形態学・生態学の知見をどのように活用すべきなつか。

第二章では、ゲルディモンキーの形態・生態・行動全般にわたる特性の概略が展望されたのち、つづいて、これらの問題意識に対応するかたちで実験結果と考察が展開された。

1979年から1980年にかけて、ボリビア北部のアマゾン河上流域において、餌づけと個体識別によるゲルディモンキーの野外調査を行い、同時に60時間以上にわたって音声を収録した。第三章では、研究方法として常套化しているソナグラムにもとづく音声レパートリーの作成が行われた。

その結果、ヒトの可聴域を上回る高周波の音声を発すること、個体間距離が比較的近接しているメンバー間で交われる定位音 (location call)には個体性が顕著に反映されていること、個体間距離が離れた、ていくにつれて定位音は

連続的に変調し、そのため音声のみを手がかりとして発し手の位置を把握することが可能であることが指摘された。ゲルディモニキーは二次林の低層部という非常に見とおしの悪い環境に生息しており、その物理的条件がこれら特徴と深くかかわっていると考えられた。

第四章では、音声伝達行動の問題を単に表出する音声パターンの分析に矮小化してきた従来の傾向を批判して、受け手の知覚機構、とりわけ警戒音に対する認知様式に焦点がしほられた。イタチの類やジャガーに遭遇した際にゲルディモニキーの示す逃避行動には、明確に異なる二つのパターンが見受けられる。一方は地表部へ降りて、そこにじっとうずくまる反応(freezing)であり、他の一方は逆に樹冠部上層へとかけ上がる行動である。ところが表出される警戒音のパターン自体は、それをこの逃避行動に対応して互いに非連続的に(discrete)発せられるのではなく、観察者の知覚

システムにもとづく限り、单一のカテゴリーにまとめざるを得ないものであった。そこでゲルディモニキーが警戒音の音声構造上のどのような要素にもとづいて、二通りの反応を選択的に用いているのかを調べる目的で、人工合成音による再生実験(playback experiment)を行った。自然音を特徴づけている四つのパラメーターを抽出し、それらを体系的に統制した人工合成音を飼育下の被験体に再生して反応を観察した。

ゲルディモニキーの警戒音は規則的な周波数変調をくりかえす要素と、短時間にエネルギーが広汎な帯域にわたって分布するノイズ状の要素から構成されている。逃避行動の生起パターンは、このうち前者の要素に依存していることが明らかとなつた。すなわち、周波数変調の帯域巾が一定の値を超えた時、被験体は樹冠部へかけ上る行動を示さなくなり、逆にfreezingが観察されるようになつた。しかもこの変化は、ごくわずかな値の変動に対応

してドラマティックに生じたため、ヒトが言語に対して行っているのと類似の範ちゅう的知覚がゲルディモニキーにおいても見られていると考えられた。

しかも最も効果的に反応を解説する音は、自然音ではないほど周波数変調巾の広い、すなわち極度に要素の一部が誇張された刺激であり、いわゆる超正常解説体(supernormal releaser)と見なされる。その物理特性が警戒音の発せられる状況の環境要因との関連で、さらに論じられた。

第五章では、ゲルディモニキーと近縁の五種を対象に音声反応の種間比較を行った。それぞれの種に固有の威嚇音・警戒音、それに接触を求める音声(contact call)を同種個体に対してだけではなく、異種個体に向けても再生した。その結果、ゲルディモニキーは多くの場合、ピグミーマーモセット(*Cebuella pygmaea*)ゴールデンライオンタマリン(*Leontopithecus rosalia*)の音声に対して、同種個体の音声が再生され

たときと同様の反応を示した。後者二種の音声も前者に反応を解発する上で有効であり、双方は刺激としての互換性を有していると考えられた。

また、超正常解発体もピグミーマーモセットとゴールデンライオンタマリンにとっては効果があったが、他の種には反応を引きおこさなかつた。逆に、コモンマーモセットにおいて定位音として機能している音声が構造上超正常解発体と類似の形態を示しているために、刺激として呈示したところ、前者三種に逃避行動を解発した。

互換可能な音声刺激は、その構造においても共通点が多く、表出機構においてはたとえ多少の変異が見られたとしても、知覚機構はそれぞれの種の間で共有されていると推測された。ゲルディモニキーほか二種にとっての超正常解発体は、警戒音として認知されるための必須の要素をとりだして構成されたものであり、彼らにとっての警戒音知覚のための

いわば鋳型を表現しているといえる。ところがコモンマーモセットにおいては、同じ鋳型が定位音の知覚のために用いられており、表出パターンには差違があるにとかかわらず、同一の音声認知の鋳型が近縁種間で異なる機能システムと結びついていることが指摘された。

本研究の意義は、まず人間である研究者の知覚システムに基づいて作られてきた、動物に関する行動カテゴリーの先駆的妥当性に疑問を投げ、その解決策としての実験パラダイムを示したことである。今まで等閑に付されてきた個体間の伝達様式における信号の受け手の側の知覚のメカニズムに、近縁種間においてどのような変異形が存在するのかを明らかにし、次いで形態学・社会生態学の知見と輻湊させることによって、着目した変異の間に時系列概念を導入した。そして、さらにその適応的意義が、種の分化に伴う生活様式全体の変容の文脈で明らかにされた。欧米にお

ける動物の音声研究の代表的存在である Marler (1957) によれば、音声伝達行動における種間比較は不可能である。とされてきたが本研究の結果は、こうした前提に対する反証例となり、音声伝達行動の進化への洞察を導くものであるといえよう。

R E F E R E N C E S

- Baldwin,J.D. & J.I.Baldwin,1972. The ecology and behavior of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedi*) in a natural forest in Western Panama. *Folia Primatol.*,18;161-184.
- Carpenter,C.R.,1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp.Psychol.Monogr.*,10; 1-168.
- Carpenter,C.R.,1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *J. Mammal.*,16;171-180.
- Catchpole,C.K.,1979. Vocal Communication in Birds, Eduard Arnold, London
- Christen,A.,1974. Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei *Cebuella pygmaea* und Tamarin tamarin. *Fortschritte der Verhaltensforschung*, Beiheft 14, *Z.Tierpsychol.*
- Defler,T.R.,1979. On the ecology and behavior of *Cebus albifrons* in Eastern Colombia. I. Ecology. *Primates*,20;475-490.
- Eisenberg,J.F.,1978. Communication mechanisms in New World primates with special reference to vocalizations in the black spider monkey (*Ateles fusciceps robustus*). In. Aggression, Dominance and Individual Spacing, Advance in the Study of Communication and Affect. Vol.4. (eds.) L.Kraus, P.Pliner & T.Alloway, Plenum, New York, pp.31-48.
- Emlen,S.T.,1971. The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. *Z.Tierpsychol.*,28;241-246.
- Epple,G.,1968. Comparative studies on vocalizations in marmoset monkeys (Hapalidae). *Folia Primatol.*,8;1-40.
- Ferguson,G.A.,1959. Statistical Analysis in Psychology and Education. McGraw Hill, New York.
- Fullard,J.H. & R.M.R. Barklay, 1980. Ultrasonic detection of bats in moth. *Can.J.Zool.*,55:1745-1750.
- Gautier,J-P. & A.Gautier,1977. Communication in Old World monkeys.. In. How Animal Communicate, T.Sebeok (ed.) Indiana Univ. Press, Bloomington,-pp.890-964.

- Green,S.,1975. Variations of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): a field study. In. Primate Behavior Vol.4. L.A.Rosenblum (ed.), Academic Press, New York, pp.1-102.
- Hershkovitz,P.,1977. Living New World Monkeys (Platyrrhini), Vol.1.. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Hill,W.C.O.,1957. Primates : Comparative Anatomy and Taxonomy, III. Pithecoidea, Platyrrhini, Hapalidae., Univ. Edinburgh Press, Edinburgh.
- Hinde,R.A. & N.Tinbergen,1958. The comparative study of species-specific behavior. In. Behavior and Evolution,A.Roe & G.G.Simpson (eds.) Yale Univ. Press, New Haven, pp.251-268.
- Immelmann,K.,1979. An Introduction to Ethology. Plenum, New York.
- Izawa,K.,1978. A field study of the ecology and behavior of the black-mantle tamarin (*Saguinus nigricollis*). Primates,19;241-274.
- Izawa,K.,1979. Studies on peculiar distribution pattern of *Callimico*. Kyoto Univ.-Overseas. Res. Reports of New World Monkeys, Primate Research Institute, Kyoto Univ., Inuyama, pp.1-20.
- Kinzey,W.G., A.L.Rosenberger & M.Ramirez,1975. Vertical clinging and leaping in a neotropical anthropoid. Nature,255;327-328.
- Koehler,O. & A.Zagarus,1937. Beitrage zum Brutverhalten des Halsbandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula L.*). Beitr.Fortphl.Biol.Vögel, 13;1-9.

- Lorenz, R., 1972. Management and Reproduction of the Goeldi's monkey *Callimico goeldii* (Thomas, 1904) Callimiconidae, Primates. In. Saving the Lion-Marmoset, D.D.Bridgwater (ed.), Wild Animal Propagation Trust, Ogleby Park, pp.92-109.
- Marler, P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour 11;13-39.
- Marler, P. 1975. On the origin of speech from animal sounds. In. The Role of Speech in Language. J.F.Kavanaugh & J.E.Cutting (eds.), M.I.T. Press, Cambridge, pp.11-37.
- Masataka, N., 1981a. A field study of the social behavior of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in North Bolivia. I. Group composition, breeding cycle and infant development. In. Kyoto Univ. Overseas Res. Reports of New World Monkeys. II. Primate Research Institute, Kyoto Univ., Inuyama, pp.23-32.
- Masataka, N., 1981b. A field study of the social behavior of Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in North Bolivia. II. Grouping pattern and intragroup relationship. In. Kyoto Univ. Overseas Res. Reports of New World Monkeys. II. Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, pp.33-41.
- Mason, W., 1968. Use of space by *Callicebus* groups. In. Primates : Studies in Adaptation and Variability, P.Jay (ed.), Holt Rinehart & Winston, New York, pp.47-55.
- McLanahan, E.B. & K.M. Green, 1977. The vocal repertoire and an analysis of the context of vocalizations in *Leontopithecus rosalia*. In. The Biology and Conservation of the Callitrichidae, O.G.Kleiman (ed.), Smithsonian Institution-Press, Washington D.C., pp.271-280.
- Moody, M. & E.W.Menzel, 1976. Vocalizations and their behavioral context in the tamarin *Saguinus fuscicollis*. Folia Primatol., 25;73-94
- Moynihan, M., 1970. Some behavior patterns of platyrhine monkeys: II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. Smith. Cont. Know., 28;1-77.
- Napier, J.R. & P.H.Napier, 1967. A Handbook of Living Primates. Academic Press, New York.
- Nishimura, K. & K.Izawa, 1975. The group characteristics of wooly monkeys (*Lagothrix lagothrica*) in the upper Amazonian Basin. In. Contemporary Primatology, S.Kondo, M.Kawai & A.Ehara (eds.), Inuyama, pp.351-357.

- Peters, S.S., W.A. Searcy & P. Marler, 1980. Species song discrimination in choice experiments with territorial male swamp and song sparrows. *Anim. Behav.*, 28; 393-404.
- Peterson, T.L. & L. Petrinovich, 1979. Field studies of habituation: II. Effects of massed stimulus presentation. *J. Comp. Psychol. Psychol.*, 93; 351-359.
- Pola, Y.V. & C.T. Snowdon, 1975. The vocalizations of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). *Anim. Behav.*, 23; 826-842.
- Pook, A.G., 1977. A comparative study of the use of contact calls in *Saguinus fuscicollis* and *Callithrix jacchus*. In. *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*, -D.G. Kleiman (ed.), -Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 271-280.
- Schubert, M. & J. Oehler, 1971. Zur Reaktionsweise eines Zeisigs (*Carduelis spinus* (L.)) auf gefilterte Kontaktrufe. *Experimentia*, 27; 898-899.
- Seitz, A., 1941. Die Paarbildung bei einigen Zichliden. II. *Z. Tierpsychol.* 5; 74-101.
- Seyfarth, R.M., D.L. Cheney & P. Marler, 1980. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primates. *Anim. Behav.*, 28; 1070-1094.
- Simons, E.L., 1972. *Primate Evolution*. MacMillan, New York.
- Snowdon, C.T., 1979. Response to nonhuman animals to speech and to species specific sounds. *Brain Behav. Evol.*, 16; 409-429.
- Snowdon, C.T. & Y.V. Pola, 1978. Interspecific and intraspecific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. *Anim. Behav.*, 26; 192-206.
- Snowdon, C.T. & J. Cleveland, 1980. Individual recognition of contact call by pygmy marmosets. *Anim. Behav.*, 28; 717-727.
- Tuttle, M.D. & M.J. Ryan, 1981. Frog eating behavior of bats (*Trachops cirrhosus*). *Science*, 214: 677-678.
- Thomas, O., 1904. New *Callithrix*, *Midas*, *Felis*, *Rhipidomys* and *Proechimys* from Brazil and Ecuador. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, 14; 188-195.
- Uexküll, J., 1933. *Strefzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen*. Fischer, Frankfurt a.M.
- Waser, P.M., 1975. Experimental playbacks show vocal mediation of intergroup avoidance in a forest monkey. *Nature*, 255; 56-58.

Winter, M. & H. Röthe, 1979. Darstellung des Lautrepertoire handaufgezogenen Weissbüschelaffen (*Callithrix j. jacchus*) unter besonderer Berücksichtigung der fliessenden Übergänge zwischen den einzelnen Lautgruppen. *Primates*, 20; 259-276.

Zoloth, S., R.J. Dooling, R. Miller & S. Peters, 1980. A minicomputer system for the synthesis of animal vocalizations. *Z. Tierpsychol.*, 54; 151-162.

謝 辞

本論文を作成するにあたり、これまで長年にわたり御指導を賜わりました大阪大学人間科学部川口勇教授、糸魚川直祐助教授に厚く感謝申し上げます。筆者が南アメリカで野外調査を行うことができましたのは、京都大学霊長類研究所南アメリカ広鼻猿類学術調査隊に参加が許され、隊長である近藤四郎教授、隊員である日本モンキーセンター研究員伊沢紘生博士（現：宮城教育大学助教授）、京都大学霊長類研究所渡辺毅助手より御指導いただいたおかげです。深く感謝します。また北海道大学農学部米田政明博士には、野外調査に際し、御協力と援助をいただいたことに感謝します。日本モンキーセンターにおける実験については、同所長四手井綱英先生（現：京都府立大学学長）の御指導と御教授をたまわりましたことに厚く感謝しています。また、音声の合成にあたりましては、大阪大学工学部産業科学研究所角戸収教授、柳田益造博士

の御指導を賜わりました。まことにありがとうございました。