

霊長類の聴覚

小嶋 祥三

聴覚の機能は、音響刺激を受容し、それが何であるか、それはどこからくるのかを理解することにある。一般に霊長類は視覚の動物と云われているが、音声-聴覚系は、さまざまな社会的場面、視界のきかない森林でのコミュニケーション、遠距離間の交信などで重要な役割を演じている。とくにヒトの言語は基本的には音声言語であり、その起源や進化を考えると、ヒト以外の霊長類の聴覚に関する知見は重要である。

霊長類の聴覚の行動的な測定について述べる前に、音響刺激の性質、聴覚系の構造と機能についてごく簡単に触れておく。

A. 音の性質

1. 音響刺激の特徴

音響刺激は一般に障害物に強く、明暗に関係なく伝播する。方向や距離にも強く、伝播のスピードも比較的高速である。受容面から考えると、音源に注意を向ける必要が必ずしもないことは極めて有利である。様々な行動を行ないつつ音響刺激を受容することができる。ただ、音声言語のような音響刺激は系列的に提示され、次々に消失してしまう。それゆえ刺激の保持と、複雑かつ高速の処理系が必要になってくる。

2. 周波数、波長、振幅

音の基本的な性質について簡単に述べる。音叉の音をマイクロフォンで記録し、オシログラフに表示してみると正弦波形をみることができだろう。周期 T (単位: 秒) と周波数 f (単位: ヘルツ[Hz]) は

$$f = 1/T$$

の関係にある。例えば1周期0.001秒の純音(正弦波音)の周波数は1000 Hz (1 kHz) である。音はおよそ340 m/sで伝播する。したがって1 kHzの純音の1周期はおよそ34 cmである。

3. フーリエ分析

純音は一つの周波数のみでできている特殊な音で、日常生活では殆ど聴かれない。われわれが多く聴く複雑な音は様々な周波数成分を持つ。音波を含めて周期性のある波は、基音(その周波数を f_0 とする: 基本周波数)とその整数倍の周波数をもつ倍音($2f_0, 3f_0, \dots$)

からなる複数の正弦波に分解できる。これをフーリエ分析という。一般に音響刺激に含まれる周波数成分を明らかにすることを、音響スペクトル分析という。

B. 聴覚系の構造と機能

聴覚系は外耳、中耳、内耳、聴覚神経系よりなる。

1. 外耳

環境の音響刺激はまず外耳に到達する。外耳は耳介と外耳道よりなる。耳介は音源定位に関係する。外耳道は一端が鼓膜により閉じられた筒なので、特定の周波数で共鳴が生じ音圧が上昇する。ヒトではおよそ 2.5 kHz で共鳴が最大となり、それは聴感度に影響を与える。

2. 中耳

外耳道の音響刺激はその周波数にしたがって鼓膜を振動させる。中耳にはツチ骨、キヌタ骨、アブミ骨の耳小骨連鎖がある。ツチ骨は鼓膜に、アブミ骨は内耳の蝸牛の前庭窓に接続している。これにより鼓膜の振動が内耳に伝えられる。それゆえ中耳は伝音機能を持つ。耳小骨には筋がついており、強い音響刺激が入ってきたときには、耳小骨筋反射により伝音機能を低下させ、内耳を保護する。

3. 内耳

内耳には渦巻状をした蝸牛がある。蝸牛には前庭階、中心階、鼓室階の3室があり、リンパ液によって満たされている。前庭階と中心階はライスネル膜、中心階と鼓室階は基底膜によって仕切られている。基底膜上にはコルチ器があり、コルチ器には1列の内有毛細胞、3列の外有毛細胞がある。

耳小骨連鎖を介して前庭窓に到達した音響刺激はリンパ液や基底膜に進行波を発生させる。この波が有毛細胞を変位させ電気を発生させる。これが聴神経を興奮させ、興奮が聴覚神経系を通過してを大脳へと上行する。内耳は身体の機械的な振動を神経の電氣的な信号に変換する機能（変換機能）を有する。

蝸牛では場所により担当する周波数が異なっている。蝸牛の入口の基底膜上にあるコルチ器の有毛細胞は高い周波数を、渦巻の先端の有毛細胞は低い周波数を受容する。

4. 聴覚神経系

1次ニューロンである聴神経は蝸牛神経核へ向かう。そして上オリーブ核、下丘、内側膝状体、さらに聴放線を通して大脳皮質聴覚野、聴覚連合野へと上行してゆく。それぞれ

のレベルで音響刺激の分析が施され、その感覚、知覚、認知が成立する。

以上は上行性の聴覚神経路であるが、類似した経路を下行するものもある。この下行性の聴覚神経路は、聴覚を上位中枢から制御する機能を持つと考えられている。

C. 霊長類の聴覚の基本特性

1. 測定法

ヒト以外の霊長類では、教示を口頭で与えることはできないので、条件づけなど様々な行動的測定法が開発されている。ここではそれらの測定法について簡単に述べておく。くわしくは Blough & Blough (1977)、Stebbins (1970)などを参照されたい。

a. 反射などの非訓練法

一般に訓練が困難なときに用いられる。音源への様々な指向反射や、心拍などの自律神経反応が利用される。ヒトの乳幼児でしばしば行われている、慣れ—脱慣れの手続きによる音響刺激の弁別には、ある種の「訓練」が含まれるが、ここに入れてよいだろう。アフリカに棲むマンガベイは、同種個体の発するある音声を聞くと、音源に接近する習性を持っている。Waser (1977)はこの反応を利用して、音声のプレイバックにより野外での音源定位の実験を行った。

この方法の長所は、長期間の訓練なしに、結果を得ることができる点にある。しかし十分に精度の高いデータをとることが難しいことが多いと思われる。

b. 条件反射

バブロフ型の条件反射のパラダイムは、当然感覚・知覚の研究にも適用されている。この方法で最もポピュラーなのは、条件抑制 (conditioned suppression) を利用した測定法である。変動間隔 (VI) スケジュールで安定したキイ押し (あるいは licking) を行っている被験体に音響刺激を提示し、その後電撃を与える。訓練が進行すると、被験体は音の提示中にキイ押しを行わなくなる。この反応の抑制を指標にして、霊長類の聴覚が調べられている (Heffner et al., 1969a, b)。

この条件抑制の利点は訓練が容易なことである。問題は有害刺激を用いることにあり、動物福祉との関連で、今後この手続きを採用することはますます困難になるだろう。

c. オペラント条件づけ

i. 同時弁別

2つあるいはそれ以上の刺激が同時に提示され、その中の1つが正刺激である。その刺激を選択することにより、被験体は報酬を得ることができる。視覚では3、4の選択肢のオディティ (oddy) 課題がしばしば採用され、視力などが測定されている。この方法は他の刺激次元に容易に転移し、チャンス・レベルが低く位置固執がでにくいので、有力な方法である。

聴覚実験では、音響刺激を同時に提示することに問題があることが多いので、同時弁別は使用されることが少ない。

ii. 継時弁別

継時弁別では複数の刺激が同時に提示されることはない。単一の刺激が提示される。GO/NO GO 法と YES/NO 法の 2 つのタイプがある。

GO/NO GO タイプの継時弁別として、自由反応事態の多元 (multiple) スケジュールがある。音響刺激の存在下での反応を VI スケジュールで強化し、不在下では消去することにより (mult VI EXT) 反応を分化させ、高い消去抵抗を利用して、被験体の感覚、知覚が検討される。

試行事態でも、一方の刺激に対する反応は強化し、もう一方の刺激に対する反応は消去することにより反応を分化させ、感覚、知覚を検討している。反応時間法は GO/NO GO 型の継時弁別の一種だが、有力な方法である。音響刺激の提示や刺激の変化を検出する反応時間により、刺激閾、弁別閾、さらには音声知覚などが測定されている。

これら GO/NO GO 法では、通常、操作体 (反応の対象) は単一である。一般に NO GO 刺激の下で反応が出現しやすいのが問題である。また多元スケジュールでは報酬の提示が手がかりになる可能性があり、その点の考慮が必要である。

YES/NO タイプの継時弁別は一般に条件性位置弁別の形式になっていることが多い。継時的に提示される一方の音響刺激では左 (YES)、他方の刺激では右 (NO) キーへ反応することにより、被験体は報酬を得ることができる。

このタイプの継時弁別の問題点は、とくに音響刺激を用いた場合、霊長類には訓練が難しく、しばしば弁別が成立しないことである。

2. 精神 (心理) 物理的測定法

ヒトの実験で使用される恒常法、極限法は霊長類でもしばしば採用される。しかし調整法を動物で行うのは容易でないだろう。ヒトの場合に比べて、動物ではトラッキング (上下) 法が多い。恒常法、極限法では、たとえば閾値の決定に直接に関わるデータは全体の僅かであるが、トラッキングでは大部分のデータが閾値の決定に関係する。加えて時間的な変化を追うこともできる。しかし被験体が強化率 (時間当りの強化数) を上げるために、閾値が高くなる心配がある。

Stebbins (1970) は、これらの異なる精神物理学的方法により、聴感度曲線がどのように変化するかを検討している。それによると、方法による閾値の違いは、無視し得る程度であった。

3. 刺激閾、聴感度

以下に各種霊長類の聴感度曲線を示す。異なる研究機関、異なる装置、異なる被験体、異なる刺激提示法 (ヘッドホンか自由音場か)、異なる行動的測定法 (反射かオペラント行

動か、正の強化刺激を用いるか有害刺激を用いるか) による結果をまとめることには、当然問題がある。その点は考慮にいられて見ていただきたい。なお一部のデータについては Fay(1988) を参考にした。また、Stebbins (1971) なども参考になる。

a. 原猿類

図1にキツネザル、スローロリス、ポッター、ガラゴ、それにツパイの聴感度曲線を示す。かれらは高音を聴くことができる。64 kHz の純音の閾値はおよそ 65 dB SPL である。250 Hz における刺激閾は約 40 dB SPL である。最適周波数は 8-20 kHz にあることが多い。

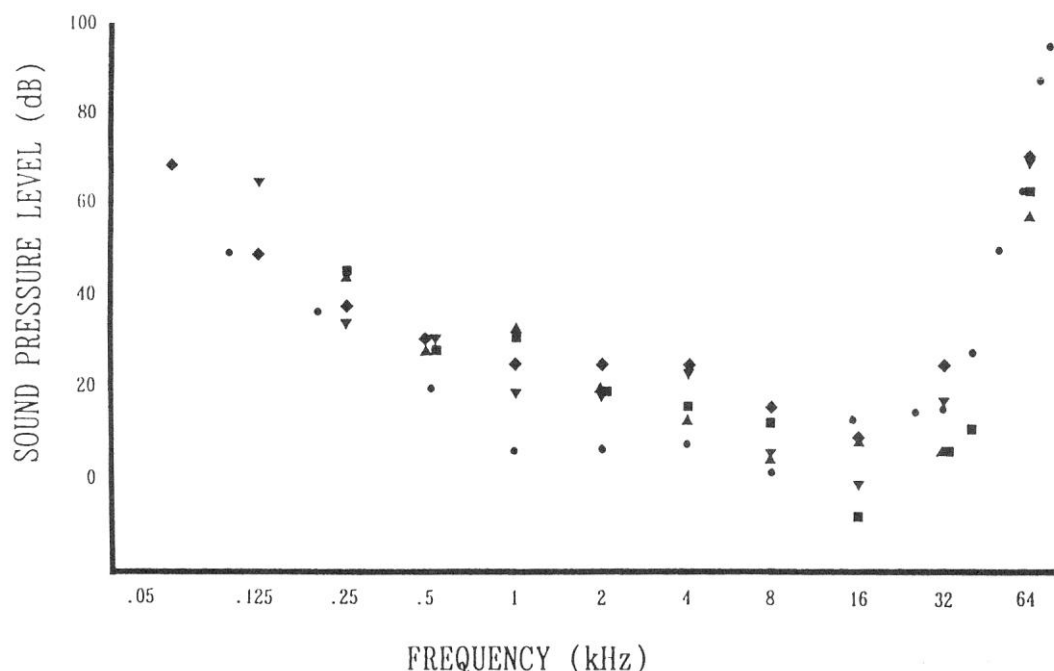


図1 原猿の聴感度曲線。5種 of 原猿のデータを重ね書き。Fay (1988) に基づく。

b. 新世界ザル

図2にヨザル、リスザル、オマキザル、クモザルの聴感度曲線を示す。原猿ほどではないが、新世界ザルも高音を聴く。32 kHz の閾値は 16 dB SPL である。最高可聴周波数は 40 kHz 台後半と思われる。250 Hz での閾値は 30 dB SPL 前後と考えられる。最適周波数は 8-10 kHz である。なおヨザル、リスザルの一部、オマキザル、クモザルで 4 kHz あるいはその周辺で感度が低下し、W字型の聴感度曲線を示している。

c. 旧世界ザル

i. マカク

図3にマカク (アカゲザル、ニホンザルなどの属) を中心とした旧世界ザルの結果を示す。マカクの最高可聴周波数は新世界ザルのそれとほぼ同じである。しかし感度は新世界ザルよりもやや劣り、32 kHz の閾値は 27 dB SPL である。8 kHz 前後に最適周波数がある。

低音への感度は新世界ザルより優れており、250 Hz の閾値は 20 dB SPL 前後である。多くの研究が 4 kHz 前後（2-6 kHz）での感度の低下、すなわち、新世界ザルでみられたW字型の聴感度曲線を報告している。

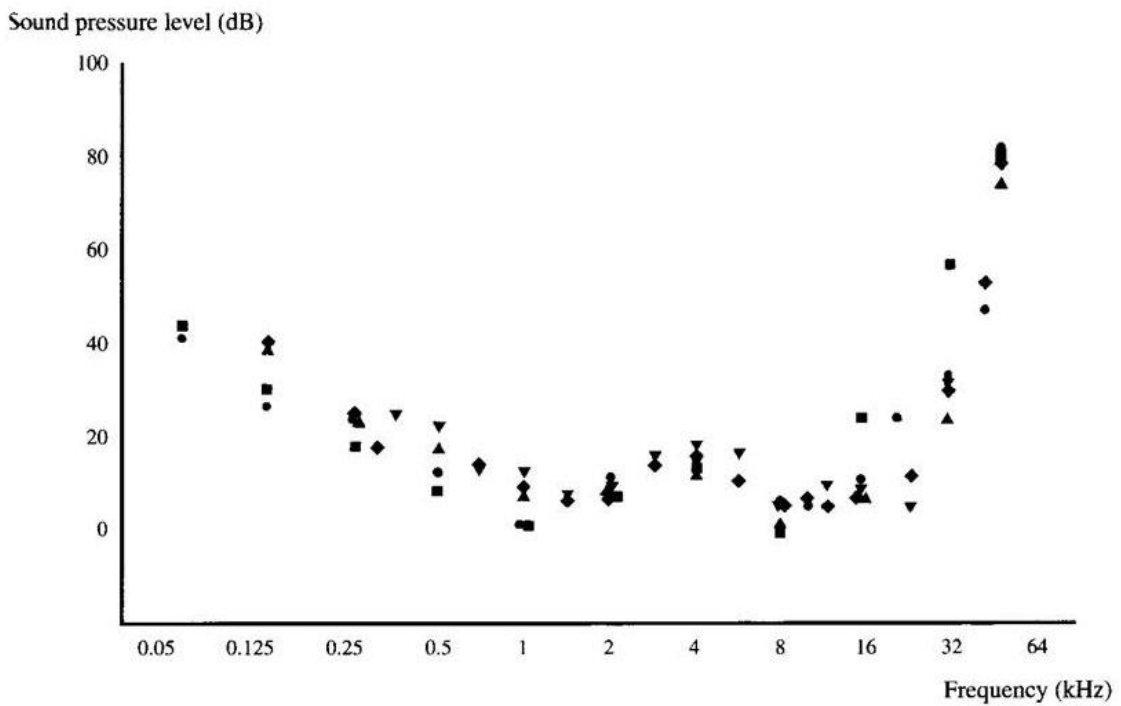
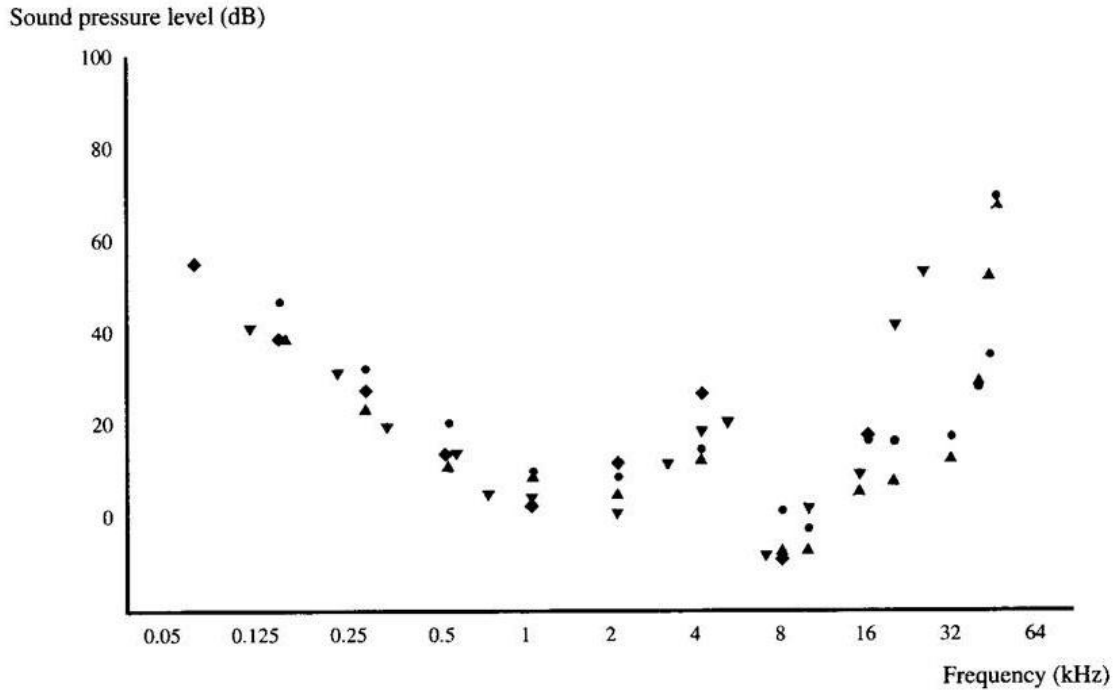


図 2 (上), 図 3 (下) それぞれ新世界ザルと旧世界ザル各 4 種の聴感度。同じく、Fay (1988) に基づく。

ii. その他

その他の旧世界ザルはまだ十分に研究されていない。オナガザル属のブルーモンキー、ベルベットモンキー、ブラッサモンキー、パタスモンキー属のパタスモンキー、マンガベイ属のシロエリマンガベイなど、ヒヒ属のアヌビスヒヒなどの聴感度が測定されている。マカクのそれと基本的に類似した結果がえられているが、細かくみると、ベルベットモンキーの高音への感度 (Owren et al., 1988)、ブルーモンキーの低音への感度 (Brown & Waser, 1984) が良く、パタスモンキーの感度が周波数全般にわたって低い (Smith et al., 1987)。今後確認する必要があるだろう。

d. 類人猿とヒト

図4にチンパンジーとヒトの聴感度曲線を示す (Kojima, 1990)。チンパンジーもヒトよりは高音への感度が優れており、30 kHz 前後の音を、それが十分に強ければ、聴くことができるようだ。また、4 kHz あたりで感度が低下し、新、旧世界ザルに類似したW字型の曲線を示す。低音に対する感度は研究によって異なり、ヒトよりも優れている結果 (Elder, 1934) と、劣る結果 (Kojima, 1990) がある。同一の装置、手続きで両種を比較する必要がある。

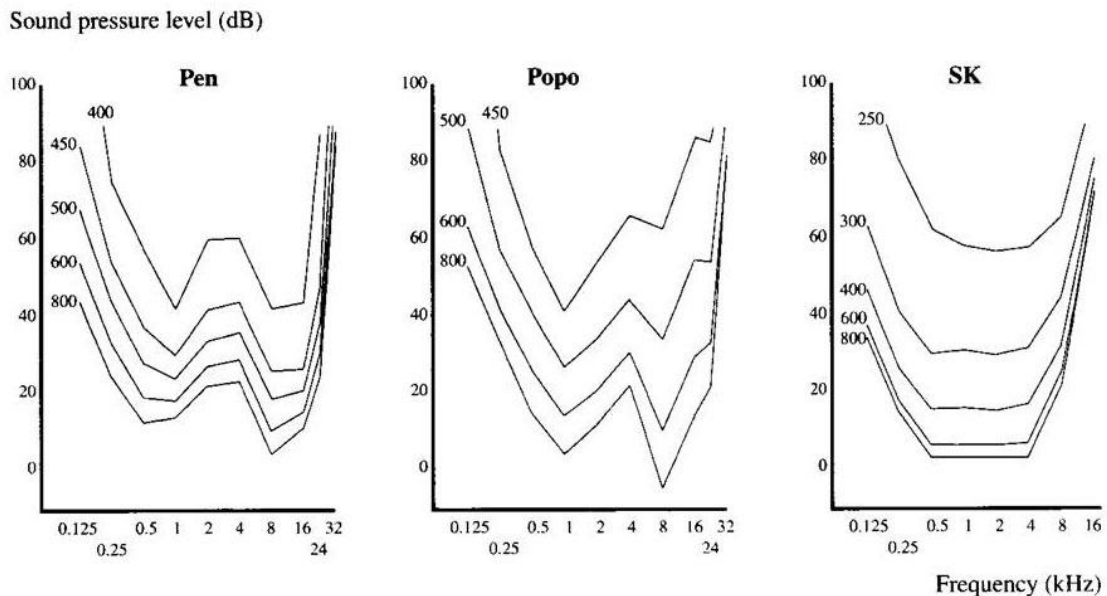


図4 2頭のチンパンジー (Pen, Popo) と一人のヒト (SK) のラウドネス曲線を示す。もつとも下の曲線が聴感度曲線。

e. 霊長類の聴感度の比較

以上の結果は次のようにまとめることができる。(論文末尾の表1は各種霊長類の聴感度研究の一覧である。ご参照ください。)

i. 高音に対しては、原猿がもつとも優れ、新世界ザル、旧世界ザル、類人猿、ヒトにな

るにしたがって、感度が低下する。

ii. 低音に対しては、原猿はその他の霊長類に比べて感度が低い。新世界ザル、旧世界ザル、類人猿、ヒトでは結果は一定せず、ほぼ同程度の感度と考えておく。

iii. 中程度の周波数（2－6 kHz）に対しては、新世界ザル、旧世界ザルでしばしば感度の低下がみられた。なお、チンパンジーも新、旧世界ザルと同じような感度低下がみられた。

このうち高音に対する感度は、Masterton et al. (1969) により、音源定位に関連するとされた。すなわち、音源定位は両耳間の音の到達の時間差や強度差を手がかりに行われる。両耳間の距離は、ヒトから原猿へ向かうにしたがって、短くなる。それゆえ頭部の小さな原猿は時間差を利用しにくい。高音は障害物によって減弱するので、両耳間の強度差がしやすい。かれらの音源定位は強度差、すなわち高い周波数の音に依存せざるを得ない。このために高音への感度が増加したと考えられる。なお、音源定位については稿を改めて論じたい。

低音に関する感度は、原猿を除くと、研究によって異なるので、結論はだしにくい。ただ同一の装置、手続きによる筆者の研究では、ヒトはチンパンジーやニホンザルよりも、低音に対する感度が優れていた。これは音声言語の知覚に関係すると考えた。

中程度の周波数への感度は、新、旧世界ザル、チンパンジーで低下することがあった。なぜこのような感度低下が生じるのか分かっていない。この周波数帯域はヒトの音声言語が使用しているので、ヒトの言語音の知覚はヒトとチンパンジーでは異なる (Kojima & Kiritani, 1989)。ニホンザルの誘発電位による Kamada et al. (1991) の研究によると、感度低下は蝸牛マイクロホン電位、聴神経集合電位、聴性脳幹反応のすべてにみられる。すなわち末梢でみられる。そして外耳道の共鳴はこの感度低下に直接に関与しないことが分かっている (Fukuda, 1959 ; Kojima, 1990) ので、感度低下の起源は鼓膜から蝸牛の有毛細胞の間にあると思われる。

なお、Clack (1966) や Brown & Maloney (1986) は刺激の持続時間が聴感度に与える影響を検討し、マンガベイとヒト、アカゲザルとブルーモンキーがそれぞれ類似した持続時間－閾値の関係を持つことを明らかにした。後者ではこの側面における種差と音声レパートリーの関係が論じられている。

4. 弁別閾

a. 強度弁別

霊長類の音の強度弁別の研究は多くない。Stebbins (1970, 1973) のブタオザルなどの研究によると、閾上 60 dB (60 dB SL) では、0.5 kHz-8 kHz で 2 dB 前後、40 dB SL では、4 dB 前後である。また、Sinnott et al. (1985) のニホンザル、ベルベットモンキーの研究では、1 kHz (50 dB SL) で上昇閾値が 1.7 dB、下降閾値が 5.7 dB であった。同じ装置、手続きによるヒトの結果がそれぞれ 1.32 dB、1.35 dB である。下降閾値で種差が大きい。アカゲ

ザルを用いた Clopton (1972) のノイズ刺激の強度弁別閾は、30 dB-60 dB SL で 1.2 dB- 1.7 dB であった。

チンパンジーの強度弁別閾は Kojima (1990) によって測定された。1 kHz、50-90 dB SPL (約 40-80 dB SL) での結果を、同時に測定されたヒトの結果と合わせて、図 5 左に示す。弱い強度ではチンパンジーも他のサルと同じように上昇閾値の方が値が小さい。ただし 70 dB SPL での上昇閾値は平均 1.28 dB、下降閾値は 1.75 dB であるので、後者がサルほど上昇することはない。かれらとヒトとの差は 1 dB 以内で僅かである。

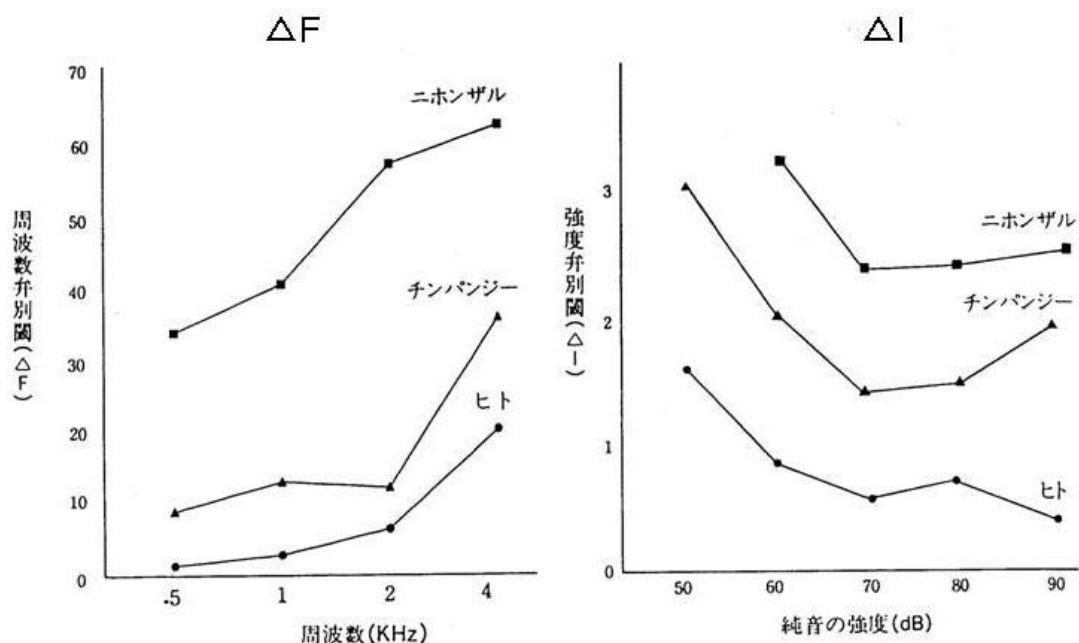


図 5 ヒト、チンパンジー、ニホンザルの周波数弁別閾 (左) と強度弁別閾 (右)

b. 周波数弁別

Masterton et al. (1969a, b) がツパイ、ガラゴの周波数弁別閾を測定している。ツパイでは 0.5 kHz から 2 kHz までは 12 Hz から 42 Hz と比較的緩やかな閾値の上昇がみられるのに対して、4 kHz、8 kHz ではそれぞれ 124 Hz、360 Hz と急激に閾値は上昇する。ガラゴの周波数弁別はツパイのそれよりも優れており、0.5 kHz で 7 Hz、2k、4k、8k Hz でそれぞれ 24 Hz、48 Hz、48 Hz である。

新世界ザルではリスザルのデータがある (Capps & Ades, 1968)。それによると 1 k、8 kHz でそれぞれ 150 Hz、333 Hz と異常に閾値が高い。今後さらに研究が必要だろう。

旧世界ザルについては、主としてマカクの研究であるが Stebbins (1970) が標準刺激の周波数を変えて検討している。Sinnott et al. (1985, 1987) の研究では標準刺激の周波数を固定し、強度を変化させて周波数弁別閾を測定した。弁別閾は実験条件の違いなどにより研究による変動が大きい、1 kHz で 6-31 Hz である。この値は同一の条件で測定したヒ

トのそれよりも常に大きい。

類人猿については Kojima (1990) のチンパンジーのデータがある。標準刺激は 0.5-4 kHz (70dB SPL) であった。それによると、2 kHz までは比較的一定でおよそ 10 Hz、4 kHz で急激に 35 Hz に上昇した。図 5 右にヒトの結果と合わせて示す。ヒトの弁別閾がチンパンジーのそれよりも 1 kHz でおよそ 10 Hz 優れていることが分かる。

なお周波数弁別のメカニズムについては、位相同期的な聴神経の発射に依存する時間コードと、異なる周波数に応答する聴神経の発射率に依存する発射率一場所コードが考えられている。Prosen et al. (1990) はいろいろな動物種の最高可聴周波数と蝸牛の基底膜の長さとの関係（一般に小さい動物は、したがって蝸牛も小さい動物は、高い周波数の音をきくことができる）から、場所コードの重要性に言及している。Sinnott & Brown (1993a, b) は信号-雑音のレベル、刺激の持続時間が周波数弁別に与える影響をヒトとニホンザルで検討した。高い周波数 (4 kHz) ではヒトもサルも同じように発射率一場所コードを利用するが、低い周波数 (500 Hz) ではコードの利用に種差があり、ヒトの方が容易に時間コードを利用できるのに対し、サルではそれが困難で高い周波数の場合と同様に、発射率一場所コードを利用すると考えている。

c. その他の弁別閾

Sinnott et al. (1987) はヒトおよびニホンザル、アカゲザル、ベルベットモンキー、ブラザモンキーで、2 kHz の音の長さ（持続時間）の弁別閾を測定した。標準刺激の長さは 25 ms から 400 ms (5 段階) である。刺激の強さも 30 dB から 70 dB SPL まで変化した。ヒトとサルではヒトの方が弁別閾は小さい。100 ms の標準刺激の場合、ヒトの弁別閾 (+ ΔT) は 16 ms、サルのそれは 31 ms である。またウェーバー比は標準刺激 200-400 ms で最小になった。刺激強度の影響は少なく、もっとも弱い刺激で弁別閾がやや上昇した。

5. マスキング

Gourevitch (1970) はブタオザルの臨界帯域を純音と帯域雑音によるマスキングにより測定した。マスクされる純音の周波数は 0.6 kHz から 17 kHz である。結果はヒトの臨界帯域と類似していた。

Serafin et al. (1982) は 0.125 kHz から 16 kHz でブタオザルの周波数選択性を、同時および先行マスキングで測定した。チューニングカーブは両手続きで類似しており、プローブが高音の時には低音に比して周波数選択性が高く、またプローブよりも高い周波数でスロープが急峻であった。Q10 dB 値を求めると、同時マスキングでは周波数が増大するにつれその値も増加したが、先行マスキングでは 1 kHz から 4 kHz の間で最大となった。両マスキング法を比較すると、先行マスキングでより高い選択性が測定された。

Smith et al. (1987) はパタスモンキーの周波数選択性を 2 kHz、4 kHz、8 kHz で測定しているが、プローブ刺激の強度を操作した。その結果刺激のレベルが増すと選択性が低くなることを見いだした。また背景のノイズレベルを操作し、それが高くなると選択性が低

くなることを見いだした。

なお、論文末尾の表2に弁別閾などの研究一覧があるので、参考にされたい。

D. ヒトの聴覚系と音声言語

ある種のコウモリはこだま定位に使用する周波数を容易に受容できる聴覚系を持っている。それは末梢の蝸牛においてすでに実現している。このような音響刺激の生成と受容の一致は昆虫から哺乳類まで、多くの生物で見られる。ヒトの聴感度は霊長類としては例外的である。真猿類（原猿以外の霊長類）ではW字型の聴感度が一般的であり、中程度の周波数で感度の低下が見られる。ところがヒトではそれらの周波数帯域に対する感度がもっとも優れている。このようなヒトのみが持つ聴覚の特徴は、音声言語がこれらの周波数帯域をしばしば使用することを考え合わせると、ヒトのみが持つ音声言語と関係しているのではないだろうか。

ヒトの聴感度には外耳道の共鳴が貢献している。ヒト以外の霊長類では逆に外耳道の共鳴が生ずる正にその周波数（チンパンジーではヒトと同じ2.5 kHz、ニホンザルでは6 kHzである）で感度が低下する。これは何を意味するのか。一つの可能性は騒音難聴に類似した現象を考えることである。ヒト以外の霊長類では遠距離交信などに強い音声がかたがた使用される。またチンパンジーの発する悲鳴は耳をふさがねばならないほどの強さである。中程度の周波数における感度の低下は、そのような強い音声により蝸牛の有毛細胞が損傷を受けた結果かも知れない。別の可能性としては、この感度低下は強い音から内耳を保護することに関係するのかも知れない。すなわち外耳道の共鳴によって音圧が高くなりすぎるのを防ぐ可能性がある。これらはヒトの音声言語が近距離交信で利用される平静な音声から進化したとする Itani (1963) の説と整合的である。ヒトは平静な音声を頻繁に使用するようになるとともに、中程度の周波数への感度を獲得したのかも知れない。いずれにせよ、有毛細胞の組織学的検索や中耳の伝音機能の周波数特性の種差を検討する必要があるだろう。また、ヒトの周波数、強度、持続時間の弁別閾は他の霊長類よりも小さく、優れていた。これも短時間のうちに周波数や強度が次々に変化するヒトの音声言語を適切に知覚することと無関係でないだろう。霊長類の音声知覚については改めて論じたい。

文献

- Beecher,M.(1974a) Pure tone thresholds of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*).
J.Acoust.Soc.Am. 55:196-198.
- Beecher,M.(1974b) Hearing in the owl monkey (*Aotus trivirgatus*):Auditory sensitivity.
J.Comp.Physiol.Psychol. 86:598-601.
- Behar,I.,Cronholm,J.N. & Loeb,M.(1965) Auditory sensitivity of the rhesus monkey.
J.Comp.Physiol. Psychol. 59: 426-433.
- Blough,D. & Blough,P.(1977) Animal psychophysics. In Honig,W.K. &
Staddon,J.E.R.(eds.) Handbook of operant behavior,pp.514-539. Englewood
Cliffs:Prentice-Hall.
- Bragg,V.C. & Dreher,D.E.(1969) A shock-avoidance technique for determining
audiologic thresholds in the Cebus monkey. J.Aud.Res. 3:270-277.
- Brown,C.H. & Maloney,C.G.(1986) Temporal integration in two species of Old World
monkeys: Blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) and gray-cheeked mangabeys
(*Cercocebus albigena*). J.Acoust. Soc.Am. 79:1058-1064.
- Brown,C.H. & Waser,P.M.(1984) Hearing and communication in blue monkeys
(*Cercopithecus mitis*). Anim.Behav. 32:66-75.
- Capps,M.J. & Ades,H.W.(1968) Auditory frequency discrimination after transection of
the olivocochlear bundle in squirrel monkey. Exp.Neurol. 21:147-158.
- Clack,T.D.(1966) Effect of signal duration on the auditory sensitivity of humans and
monkeys (*Macaca mulatta*). J.Acoust.Soc.Am. 40:1140-1146.
- Clack,T.D. & Herman,P.N.(1963) A single-lever psychophysical adjustment procedure
for measuring auditory thresholds in the monkey. J.Aud.Res. 3:175-183.
- Clopton,B.M.(1972) Detection of increments in noise intensity by monkeys.
J.Exp.Anal.Behav. 17: 473-481.
- Dalton,L.W.(1968) Auditory sensitivity in the rhesus (*Macaca mulatta*) and the white
throated capuchin (*Cebus capuchinus*) monkeys: A comparison of three techniques.
6571st Aeromedical Research Laboratory Final Report, ARL-TR-68-14:1-55.
- Dalton,L.W.,Taylor,H.,Henton,W. et al.(1969) Auditory thresholds in the rhesus
monkey using a closed-system helmet. J.Aud.Res. 9:178-182.
- Elder,J.H.(1934) Auditory acuity of the chimpanzee. J.Comp.Physiol. Psychol.
17:157-183.
- Elder,J.H.(1935) The upper limit of hearing in chimpanzee. Amer.J. Physiol.
112:109-115.
- Farrer,D.N. & Prim,M.M.(1965) A preliminary report on auditory frequency threshold
comparisons of humans and pre-adolescent chimpanzees. Technical Report of the

- 6571st Aeromedical Research Lab. ART-TR-65-6:1-13.
- Fay,R.R.(1988) Hearing in vertebrates: a psychophysics databook. Chicago: Hill-Fay Associates.
- Fujita,S. & Elliot,D.N.(1965) Thresholds of audition for three species of monkeys. *J.Acoust.Soc.Am.* 37:139-144.
- Fukuda,O.(1959) Measurements of auditory structures of vertebrates. Pt.I. *J. Otolaryngol.Japan* 62:1846-1862.
- Gillette,R.G., Brown,R., Herman,P. et al.(1973) The auditory sensitivity of the lemur. *Am.J.Phys.Anthrop.* 38:365-370.
- Gourevitch,G.(1970) Detectability of tones in quiet and in noise by rats and monkey. In Stebbins,W.C. (ed.) *Animal psychophysics: The design and conduct of sensory experiments.* New York:Appleton-Century-Crofts, pp.67-97.
- Green,S.(1975) Auditory sensitivity and equal loudness in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J.Exp. Anal.Behav.* 23:255-264.
- Harris,J.D.(1943) The auditory acuity of preadolescent monkeys. *J.Comp. Physiol.Psychol.* 35:255-265.
- Heffner,H. & Masterton,B.(1970) Hearing in primitive primates:slow loris (*Nycticebus coucang*) and potto (*Perodicticus potto*). *J.Comp.Physiol. Psychol.* 71:175-182.
- Heffner,H. & Masterton,B.(1978) Contribution of auditory cortex to hearing in the monkey (*Macaca mulatta*). In Chivers,D.J. & Herbert,J.(eds.) *Recent advances in primatology, Vol I.* New York: Academic Press, pp.735-754.
- Heffner,H.E.,Ravizza,R.J. & Masterton,B. (1969a) Hearing in primitive mammals III: tree shrew (*Tupaia glis*). *J.Aud.Res.* 9:12-18.
- Heffner,H.E.,Ravizza,R.J. & Masterton,B. 1969b) Hearing in primitive mammals IV: bushbaby (*Galago senegalensis*). *J.Aud.Res.* 9:19-23.
- Hienz,R.D.,Turkkan,J.S. & Harris,A.H. (1982) Pure tone thresholds in the yellow baboon (*Papio cynocephalus*). *Hear.Res.* 8:71-76.
- Itani,J. (1963) Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates.* 4:11-66.
- Kamade,T.,Kameda,K. & Kojima,S. (1991) Auditory evoked potentials in the Japanese monkey. *J.Med. Primatol.* 20:284-289.
- Kojima,S.(1990) Comparison of auditory functions in the chimpanzee and human. *Folia Primatol.* 55:62-72.
- Kojima,S. & Kiritani,S. (1989) Vocal-auditory functions in the chimpanzee: vowel perception. *Int.J.Primatol.* 10: 199-213.
- Lonsbury-Martin,B. & Martin,G.(1981) Effects of moderately intense sound on

- auditory sensitivity in rhesus monkeys: Behavioral and neural observations. *J. Neurophysiol.* 46:563-586.
- Massopust, L., Wolin, L. & Frost, V. (1971) Frequency discrimination thresholds following auditory cortex ablations in the monkey. *J. Aud. Res.* 11:227-233.
- Masterton, B., Heffner, H. & Ravizza, R. (1969) The evolution of human hearing. *J. Acoust. Soc. Am.* 45:966-985.
- Moody, D.B. (1979) Partial masking in the monkey: Effect of masker bandwidth and masker band spacing. *J. Acoust. Soc. Am.* 66:107-114.
- Moody, D.B., May, B., Cole, D. et al. (1986) The role of frequency modulation in the perception of complex stimuli by primates. *J. Exp. Biol.* 45:219-232.
- Owren, M.J., Hopp, S.L., Sinnott, J.M. et al. Absolute auditory thresholds in three Old World monkey species (*Cercopithecus aetiops*, *C. neglectus*, *Macaca fuscata*) and humans (*Homo sapiens*). *J. Comp. Physiol. Psychol.* 102:99-107.
- Pfingst, B.E., Hienz, R., Kimm, J. et al. (1975) Reaction-time procedure for measurement of hearing. I. Suprathreshold functions. *J. Acoust. Soc. Am.* 57:421-430.
- Pfingst, B.E., Hienz, R. & Miller, J. (1975) Reaction-time procedure for measurement of hearing. II. Threshold functions. *J. Acoust. Soc. Am.* 57:431-436.
- Pfingst, B.E., Laycock, J., Flammino, F. et al. (1978) Pure tone thresholds for the rhesus monkey. *Hear. Res.* 1:43-47.
- Prosen, C.A., Moody, D.B., Sommers, M.S. et al. (1990) Frequency discrimination in the monkey. *J. Acoust. Soc. Am.* 88:2152-2158.
- Samenoff, W.A. & Young, F.A. (1964) Comparison of the auditory acuity of man and monkey. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 57:89-93.
- Seiden, H.R. (1957) Auditory acuity of the marmoset monkey (*Hapale jacchus*). From Fay, R.R. (1988).
- Serafin, S.V., Moody, D.B. & Stebbins, W.C. (1982) Frequency selectivity of the monkey's auditory system: Psychophysical tuning curves. *J. Acoust. Soc. Am.* 71:1513-1518.
- Sinnott, J.M. & Brown, C.H. (1993a) Effects of varying signal and noise levels on pure-tone frequency discrimination in humans and monkeys. *J. Acoust. Soc. Am.* 93:1535-1540.
- Sinnott, J.M. & Brown, C.H. (1993b) Effects of varying signal duration on pure-tone frequency discrimination in humans and monkeys. *J. Acoust. Soc. Am.* 93:1541-1546.
- Sinnott, J.M., Owren, M.J. & Petersen, M.R. (1987a) Auditory duration discrimination in Old World monkeys (*Macaca*, *Cercopithecus*) and humans. *J. Acoust. Soc. Am.* 82:465-470.
- Sinnott, J.M., Owren, M.J. & Petersen, M.R. (1987b) Auditory frequency discrimination

- in primates: Species differences (Cercopithecus, Macaca, Homo). *J.Comp.Psychol.* 101:126-131.
- Sinnott,J.M.,Petersen,M.R, & Hopp,S.L. (1985) Frequency and intensity discrimination in humans and monkeys. *J.Acoust. Soc.Am.* 78:1977-1985.
- Smith,D.W.,Moody,D.B. & Stebbins,W.C. (1987) The effects of changes in absolute measurement level on psychophysical tuning curves in quiet and noise in patas monkeys. *J. Acoust.Soc.Am.* 82:63-68.
- Smith,D.W.,Moody,D.B.,Stebbins,W.C. et al.(1987) Effects of outer hair cell loss on the frequency selectivity of the patas monkey auditory system. *Hear.Res.* 29: 125-138.
- Stebbins,W.C.(1966) Auditory reaction time and the derivation of equal loudness contours for the monkey. *J. Exp.Anal.Behav.* 9:135-142.
- Stebbins,W.C.(1970) Studies of hearing and hearing loss in the monkey. In Stebbins,W.C.(ed.) *Animal psycho-physics*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Stebbins,W.C.(1971) Hearing. In Schrier, A.M. & Stollnitz,F.(eds.) *Behavior of nonhuman primates*. Vol.3, pp.159-192. New York:Academic Press.
- Stebbins,W.C.(1973) Hearing of Old World monkeys (Cercopithecinae). *Am.J.Physic. Anthropol.* 38:357-364.
- Stebbins,W.C.,Green,S. & Miller,F.L. (1966) Auditory sensitivity in the monkey. *Science* 153:1646-1647.
- Stebbins,W.C.,Pearson,R.D. & Moody,D.B. (1969) Hearing in the monkey (Macaca): Absolute and differential sensitivity. From Fay,R.R.(1988)
- Waser,P.M. (1977) Sound localization by monkeys: a field study. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 2:427-431.
- Wendt,G.R.(1934) Auditory acuity in the monkey. *Comp.Psychol.Monogr.* 10:1-51.

表1 各種霊長類の聴感度の研究

原猿類

ツパイ (一般に霊長類には入れない)

Heffner, Ravizza & Masterton, 1969a

ロリス

Heffner & Masterton, 1970

ポットー

Heffner & Masterton, 1970

ガラゴ

Heffner, Ravizza & Masterton, 1969b

キツネザル

Gillette, Brown, Herman et al., 1973

Mitchell, Vernon & Herman, 1971

新世界ザル

ヨザル

Beecher, 1974b

リスザル

Beecher, 1974a

Fujita & Elliot, 1965

Green, 1975

オマキザル

Bragg & Dreher, 1969

Dalton, 1968

クモザル

Wendt, 1934

マーモセット

Seiden, 1957

旧世界ザル

ベルベットモンキー

Owren, Hopp, Sinnott et al., 1988

Stebbins, 1973

ブルーモンキー

Brown & Maloney, 1986

Brown & Waser,1984
ブラッサモンキー
Owren,Hopp,Sinnott et al.,1988
パタスモンキー
Smith,Moody,Stebbins et al.,1987
Stebbins,1973
アヌビスヒヒ
Wendt,1934
キイロヒヒ
Hienz,Turkkan & Harris,1982
ギニアヒヒ
Stebbins,1973
シロエリマンガベイ
Wendt,1934
ホオジロマンガベイ
Brown & Maloney,1986
アカゲザル
Behar,Cronholm & Loeb,1965
Clack,1966
Clack & Herman,1963
Dalton,1968
Dalton,Taylor,Henton et al.,1969
Harris,1943
Lonsbury-Martin & Martin,1981
Pfungst,Hienz,Kimm et al.,1975
Pfungst,Hienz & Miller,1975
Pfungst,Laycock,Flammino et al.,1978
Stebbins,1973
ベニガオザル
Fujita & Elliot,1965
Stebbins,1973
ブタオザル
Stebbins,1973
Stebbins,Green & Miller,1966
トクモンキー
Harris,1943

カニクイザル

Stebbins,1973

Stebbins,Green & Miller,1966

ニホンザル

Owren,Hopp,Sinnott et al.,1988

類人猿

チンパンジー

Elder,1934

Elder,1935

Farrer & Prim,1965

Kojima,1990

表2 各種霊長類の弁別閾測定の研究など

強度弁別閾

ベルベットモンキー

Sinnott,Peterson & Hopp,1985

アカゲザル

Clopton,1972

ニホンザル

Sinnott,Peterson & Hopp,1985

(マカク)

Stebbins,1970

チンパンジー

Kojima,1990

周波数弁別閾

ツバイ

Heffner,Ravizza & Masterton,1969a

ガラゴ

Heffner,Ravizza & Masterton,1969b

リスザル

Capps & Ades,1968

ベルベットモンキー

Sinnott, Owren & Petersen, 1987b

Sinnott, Petersen & Hopp, 1985

ブルーモンキー

Sinnott & Brown, 1993b

ブラッサモンキー

Sinnott, Owren & Petersen, 1987b

ホオジロマンガベイ

Sinnott & Brown, 1993b

アカゲザル

Sinnott, Owren & Petersen, 1987b

Heffner & Masterton, 1978

Massopust, Wolin & Frost, 1971

ベニガオザル

Moody, May, Cole et al., 1986

Stebbins, 1970

Stebbins, 1973

ニホンザル

Sinnott & Brown, 1993a

Sinnott & Brown, 1993b

Sinnott, Owren & Petersen, 1987b

Sinnott, Petersen & Hopp, 1985

(マカク)

Stebbins, 1970

(?)

Prosen, Moody, Sommers et al., 1990

チンパンジー

Kojima, 1990

その他の弁別閾

持続時間

Clack, 1966

Sinnott, Owren & Petersen, 1987a

マスクングなど

Clack, 1966

Gourevitch,1970

Serafin,Moody & Stebbins,1982

Smith,Moody & Stebbins,1987

Smith,Moody & Stebbins et al.,1987