

霊長類の音声コミュニケーション

Zuberbühler らの研究を中心に

小嶋祥三

主にフィールドでのヒト以外の霊長類の音声コミュニケーションの研究の進展を調べたら、無闇矢鱈と Zuberbühler らの論文に出くわした。論文が多い研究者に対してはその努力を評価するが、あまりに多いと疑問も感じてしまう。いくら共同研究者がいるとはいえ、1年に8本(それ以上か)は多すぎないだろうか。それはともかく、Zuberbühler らは同じことをサルの種をかえて報告しているので、論文の量ほどには情報量は多くない印象だ。同じこととは、音声が担う「意味」、音声の組み合わせ、状況による音声の使用の変化、すなわち可塑性についてである。以下、サルの種ごとにまとめてみた。なお、*J. Comp. Psychol.* の論文は入手が難しかったので、含まれていない。また、見逃した論文もいくつかあるだろうが、お許しいただきたい。

A. Diana monkey (*Cercopithecus diana*)

Diana monkey のオスは長距離音声 loud call をさまざまな状況で出す。その中に捕食者に対する警戒音としての使用がある。彼らを捕食するのは主にヒョウとワシで、それぞれに対して出す連続的な音声は長さやシラブル間隔などいろいろなパラメータで異なっている (Zuberbühler, 1997)。したがって、これらの音声は群れの仲間に特定の捕食者がいることを知らせる機能を持つ。その点で、対象指示、意味的な性質を持つと考えられる。さらに、これらの音声は捕食者(特にヒョウ)に対して発見したことを知らせ、狩りを断念させる機能を持つと考えられる (Zuberbühler et al., 1999)。Riede & Zuberbühler (2003) はヒョウとワシの音声の違いは、前者の音声でみられる音声の初頭でのフォルマントの下降で顕著であるとした。なお、Diana monkey が他種の動物 (Guinea fowl というトリ、チンパンジー) が出すヒョウに対する警戒音によりヒョウの存在に対応した行動をとることから、かれらがそれらの音声の underlying cause, すなわち意味を理解していることを示した (Zuberbühler, 2000a, b)。Stephan & Zuberbühler (2008) 捕食者に差がある 2 地域の警戒音声の同異を検討した。Tai ではヒョウとワシ、Tiwai ではヒョウはおらずワシが捕食者である。ワシへの警戒音は両地域で同じだったが、ヒョウに対しては違いがみられた。すなわち、Tai では音声連鎖内の音声数が Tiwai よりも少なく、経験による差がみられた。

Diana monkey のメスなどは近距離音声 clear call を出す。近距離音声は一般に contact call の機能を持つと考えられているが、Diana monkey では捕食者に対する警戒音的な機能を持ち、捕食圧が高まる状況で発せられることを報告した (Uster & Zuberbühler, 2001)。また、Candiotti et al. (2012) は非捕食状態でだされる 4 種類の音声 (H, L, R, A) と組合

せの音声 LA, RA が、様々な状況によって異なる頻度で発せられることを報告した。少数の音声を組み合わせることにより、状況をより詳細に「表現」することになる。

B. Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*)

Zuberbühler (2001) は Diana monkey と同様に、Campbell's monkey の loud call も警戒音声として機能があるか検討した。その結果、オスの Campbell's monkey もワシとヒョウに異なる警戒音を発することが分かった。Zuberbühler (2002) は Campbell's monkey が危険の程度が低い時には警戒音に boom 音を先行させることを観察した。Diana monkey は Campbell's monkey の警戒音を利用して自分たちの警戒音を発するが、boom 音が先行する場合は警戒音の頻度が減少した。これらの結果を統語的な能力の進化の観点からとらえている。その後の研究で Ouattara et al. (2009a, b) はオスの Campbell's monkey が 6 種類の loud call (boom, krak, hok, krak-woo, hok-woo, wak-oo) を持ち、その組み合わせで特定の対象を指示することを報告した。例えば、krak は主にヒョウに対して出されるが、接尾辞 oo が付加されると、対象が拡大される傾向がある。hok は主にワシに対して発せられるが、oo が追加されると canopy で起こる危険一般に拡大される。かれらはこれを proto-syntax と呼んでいる。

メスの Campbell's monkey には 3 種類の警戒音、wak-oo, hok, trill がある。trill には 4 種類 RRA1, RRA2, RRA3, RRA4 あり、異なる対象を指示する傾向がある (Ouattara et al., 2009c)。すなわち、ヒョウには RRA4、ワシには RRA3 が出されることが多かった。なお、RRA2 は飼育下の個体のみで観察され、環境の影響がみられた。なお、Ouattara et al. (2009d) はオス、メスの Campbell's monkey のヒョウ、ワシ、ヘビに対する行動を記述している。

C. Putty-nosed monkey (*Cercopithecus nictitans*)

オスの putty-nosed monkey も loud call を持ち、警戒音声としての機能を有している (Arnold & Zuberbühler, 2006a)。ヒョウに対しては pyow、ワシに対しては hack を主に出す。しかし、putty-nosed monkey はこの二つの音声の組み合わせ pyow-hack 連鎖も発し、それは捕食者の存在よりも移動に関係するようだった。Arnold & Zuberbühler (2006b) は pyow と hack の音声の連鎖を細かく分析した結果、両方の音声は両方の捕食者に対して発せられること、ただし、連鎖の開始の音声は上記の音声-捕食者の関係がみられることを報告した。したがって、単独の音声では対象を指示できていないが、音声連鎖で指示していると結論した。しかし、Arnold et al. (2008a) は音声の playback とヒョウ、ワシのぬいぐるみ? 提示の実験で、発声者はこれまで記述した音声行動を示したが、それらを聴取した個体はそれぞれの音声に対応した行動はみせず、対象指示の機能に関しては疑問視された。そして、Arnold & Zuberbühler (2008b) は pyow-hack 連鎖が群れの移動に関係するという初めの結論に戻った。Arnold & Zuberbühler (2012) は pyow-hack 連鎖を構成する

各音声は連鎖全体の意味に関連するか (compositional)、それとも一つのまとまりとして聴取するのか (idiomatic) を検討した。結果は後者で、ヒトの言語と異なり生成的ではないが、組合せでメッセージを増やすと考えた。

なお、Price et al. (2009) は pyow と hack の個性を比較検討したところ、pyowの方が個性を示すパラメータが多く、また、より多く個体を識別、同定することができた。

D. Blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*)

Price et al. (2009) によると、blue monkey のオスはワシには hack、ヒョウといろいろな混乱 disturbance には pyow という警戒音を出す。捕食者の音声の playback で対応した警戒音が出されるので、脅威の対象を指示していると考えられる。ただし、オスと群れのメスの距離、メスと playback のスピーカ (つまり、捕食者) の距離によって発声回数が異なり、加えて、それは pyow と hack で異なる。すなわち、hack はメスとの距離に関係なく、メスがスピーカのそばにいれば多数発声するが、pyow はメスとの距離が離れていて、メスがスピーカのそばにいるときのみ多数回なく。Murphy et al. (2013) は捕食者の位置によって、発声は影響を受けるとした。例えば、pyow はヒョウ (playback のスピーカ) が遠くにいる時によく出されるが、近いと hack も発声する。ワシにはもっぱら hack が出されるが、遠方の時の方が発声数は多い。また、playback を地上と林冠 canopy で行った場合、前者ではワシ、後者ではヒョウに対する音声が多かった。すでに主張されているが、これらの音声は群の仲間に危険を知らせるとともに、捕食者に狩りを断念させる効果があると考えられた。

E. Guereza colobus monkey (*Colobus guereza*)

Schel & Zuberbühler (2009, 2010) は Guereza colobus monkey がヒョウ、ワシに対して roaring 連鎖が異なる警戒音を出し、それを聞いた個体はヒョウに対しては下を、ワシに対しては上を見るなど、適切に行動することを報告した。興味深いことに、すでにヒョウが生息していない地域の個体はヒョウに対して、ヒョウを経験している地域の個体と同じ警戒音を出し、経験に依存しなかった。ところで、Guereza colobus monkey は夜明け時にも roaring 連鎖の音声を出す。その音声はワシへの音声に似るが、最初の roaring phase が長く、区別できた (Schel & Zuberbühler (2012))。

F. Black-fronted titi monkey (*Callicebus nigrifrons*)

Casar et al. (2012a, b) は black-fronted titi monkey が 2 種類の警戒音声 A, B を持っていることを示した。音声 A は猛禽類や capuchin monkey など空や樹上の天敵に、音声 B は陸上の天敵や混乱 disturbance にたいして出される。これらの音声や playback で彼らが適切に行動するかを検討した。その結果、音声 A では上を見上げる行動が多く、音声 B では下を見たり、スピーカを見るが多く、適切に行動していた。それ故、これらの音声

で意味的なコミュニケーションをしていると考えられた。

G. Chimpanzee (*Pan troglodytes*)

Slocombe & Zuberbühler (2005) は飼育下のチンパンジーがエサによって異なる **rough grunt** (food call) を出し、それを聞いた個体が声の違いを利用してエサを探すことを報告した。かれらはこの音声を **referential** と考え、言語の身振り起源説でなく音声起源説を唱えた。しかし、Slocombe & Zuberbühler (2006) はこれらの音声のエサの種類に対応しているのか、それとも好みを反映しているのかを検討した。結果は好みに対応して音声に変化していた。Slocombe et al. (2010a) はオスのチンパンジーの **food call** が周囲の状況によって変化することを報告している。**grooming** 関係から理解される社会的な絆が強い個体がそばにいと、より多く **food call** を出す傾向があった。

Slocombe & Zuberbühler (2007) は攻撃された個体が出す **scream** が攻撃の程度によっていくつかの音声パラメータで異なることを見出した。すなわち、強く攻撃されたときはピークの周波数が高く、音声は長く、時間当たりの音声数は少ない、などである。この傾向は周囲に攻撃者と同じ、あるいはそれ以上の順位の個体がいると協調される傾向があった。Slocombe et al. (2009) は攻撃の程度によって異なる **scream** を **playback** し、それを聞いた個体の反応を観察した。なお、**tantrum scream** という攻撃事態とは関係のない **scream** も **playback** した。その結果、これらの音声を聞いた個体は強く攻撃されたときにだされる音声を聞いた時にスピーカの方を長くみた。

Laporte & Zuberbühler (2010) はメスの出す挨拶的な音声 **pant grunt** の頻度が社会的条件により異なることを示した。第1位のオスへは **pant grunt** を多く出し、また、第1位オスがいる時には他のオスへの **pant grunt** が減少した。この現象は **social inhibition** の例と考えられた。Townsent et al. (2011) はメスのチンパンジーが出す **copulation call** について報告している。この音声の機能について、1頭のオスによる独占やメス間の競合の回避が考えられてきた。しかし、この音声は発情の程度とは関係なく、むしろ個性を表していた。

Herbinger et al. (2009) はチンパンジーの群内、隣接群、見知らぬ個体の **pant hoot** を **playback** したが、反応が異なっていた。群内や隣接群の個体に対しては音声応答が多くみられた。見知らぬ個体には、周囲にいるオトナオスが2頭以内の場合は沈黙することが多く、3頭いるときのみ音声で応答した。Slocombe et al. (2010b) は視界が効かない状況で、順位から考えてあり得ない音声交換（劣位個体が攻撃の **aggressor scream** を、優位個体が **victim scream** をだす）、あり得る交換（このような音声交換にさらに上位の個体の **pant hoot** が加わる）を聞いた時に、スピーカの方を見る時間を計測した。その結果、あり得ない音声交換の方があり得る音声交換よりも長く見た。この結果は、チンパンジーは音声だけで2つの **scream** を区別し、音声交換の状況を適切に推測していることを示す。Kojima et al. (2003) はチンパンジーが非常に高い確率で **pant hoot**, **pant grunt**, **scream** の発声者を

同定できることを示した。当然の結果と思われる。

以上が Zuberbühler らの論文の簡単な紹介である。筆者も含めて、ヒトのスピーチや言語の起源を考える時身振りの存在を考慮する傾向が強いが、Zuberbühler (2005) は以上の結果をもとに音声面をクローズアップさせている。ヒトの音声言語の特徴は少数の音素を組み合わせることで音節を作り、音節を組み合わせることで大量の語を作り、語を規則に従って組み合わせることで無限の文を生成する点にある。Zuberbühler らが示した音の組み合わせにより別の事象を指示することや、場面により音声を変化させる可塑性はヒトの音声言語につながったと考えている。しかし、あまりにも原初的であり、また、かれらの研究の中ですらその進化の道筋を辿ることができない。かれは大型類人猿の研究に期待しているが、この点に関してチンパンジーが他のサルよりも格段の進化を示したか疑わしい。音声は化石として残らない。化石人類の音声を辿るのは容易でないだろう。Zuberbühler の共同研究者の Slocombe がやはり言語の進化について論じている (Slocombe et al., 2011. Zuberbühler は共著者でない)。この論文では従来の身振り/音声/表情といった unimodal でなく、それらを統合した multimodal なアプローチの必要性を強調している。まっとうな意見と思われる。

引用文献

- Arnold, K. et al. (2008) *BESB*, 62:549-559
Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2006a) *Nature*, 441:303
Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2006b) *AB*, 72:643-653
Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2008) *CB*, 18:R202
Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2012) *BL*, 120:303-309
Cäsar, C. et al. (2012a) *AB*, 84:405-411
Cäsar, C. et al. (2012b) *BESB*, 66:653-667
Candiotti, A. et al. (2012) *AC*, 15:327-339
Herbinger, I. et al. (2009) *AB*, 78:1389-1396
Kojima, S. et al. (2003) *Primates*, 44:225-230
Laporte, M.N.C. & Zuberbühler, K. (2010) *AB*, 80:467-473
Murphy, D. et al. (2013) *AB*, 85:119-125
Ouattara, K. et al. (2009a) *PNAS*, 106:22026-22031
Ouattara, K. et al. (2009b) *POne*, 4:e7808
Ouattara, K. et al. (2009c) *AB*, 78:35-44
Ouattara, K. et al. (2009d) *Behaviour*, 146:1687-1708
Papworth, S. et al. (2008) *BLett*, 4:472-475
Price, T. et al. (2009) *Behaviour*, 146:871-888

Riede, T. & Zuberbühler, K. (2003) *JASA*, 114:1132-1142
Schel, A.M. et al. (2010) *AB*, 80:799-808
Schel, A.M. & Zuberbühler, K. (2009) *Behaviour*, 1709-1737
Schel, A.M. & Zuberbühler, K. (2012) *BP*, 91:41-49
Slocombe, K.E. et al. (2009) *AC*, 12:441-449
Slocombe, K.E. et al. (2010a) *BESB*, 64:1959-1966
Slocombe, K.E. et al. (2010b) *POne*, 5:e11473
Slocombe, K.E. et al. (2011) *AB*, 81:919-924
Slocombe, K.E. & Zuberbühler, K. (2005) *CB*, 15:1779-1784
Slocombe, K.E. & Zuberbühler, K. (2006) *AB*, 72:989-999
Slocombe, K.E. & Zuberbühler, K. (2007) *PNAS*, 104:17228-17233
Stephan, C. & Zuberbühler, K. (2008) *BLett*, 4:641-644
Townsent, S.W. et al. (2011) *IJPrim*, 32:914-923
Uster, D. & Zuberbühler, K. (2001) *Behaviour*, 138:741-756
Zuberbühler, K. (2000a) *AB*, 59:209-220
Zuberbühler, K. (2000b) *Cognition*, 76:195-207
Zuberbühler, K. (2001) *BESB*, 50:414-422
Zuberbühler, K. (2002) *AB*, 63:293-299
Zuberbühler, K. (2005) *CDISP*, 14:126-130
Zuberbühler, K. et al. (1997) *AB*, 53:589-604
Zuberbühler, K. et al. (1999) *Ethology*, 105:477-490

雑誌の略称

AB: Animal Behaviour

AC: Animal Cognition

BESB: Behavioral Ecology and Sociobiology

BL: Brain and Language

BLett: Biology Letters

BP: Behavioural Processes

CB: Current Biology

CDISP: Current Directions in Psychological Science

IJPrim: International Journal of Primatology

JASA: Journal of the Acoustical Society of America

PNAS: Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.

POne: Plos One