慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	サルは話をするか
Sub Title	Do non-human primates speak?
Author	脇田, 真清(Wakita, Masumi)
Publisher	三田哲學會
Publication year	2013
Jtitle	哲學 No.130 (2013. 3) ,p.105- 126
JaLC DOI	
Abstract	The vocal communication of non-human primates appears to havesome commonalities with human speech. Here, to investigate linguisticabilities in non-human primates, two preliminary experimentswere carried out by using a common marmoset (Callithrix jacchus).In Exp. 1, the marmoset was trained to discriminate pulse trains ofeither 0.5 or 2kHz frequencies that were repeated with intervals ofeither 50 or 200ms. Consequently, the marmoset successfully identifiedthe target train out of four stimuli. In Exp. 2, the marmoset wastrained to discriminate patterned repetition of A (0.5kHz, 50ms) and B(2kHz, 200ms) elements arranged into ABAB and AABB sequenceson absolute and relative discrimination procedures. Duringthe absolute discrimination training, the ABAB and AABB sequenceswere presented for positive and negative trials, respectively. Duringthe relative discrimination training, there was a transition fromthe AABB to the ABAB sequences during the positive trials whileonly the AABB sequence was presented in the negative trials. Consequently,the marmoset could achieve relative discrimination butfailed at absolute discrimination. These findings imply that the marmoset'sability to process auditory signals is sufficient for the memoryof physical properties of sounds and the online segmentation of anauditory stream but is not sufficient to build a representation of anauditory sequence in long-term memory. Such restricted ability ofauditory sequence processing may be due to a less developed language-related brain structures in non-human primates.
Notes	特集：渡辺茂君・増田直衛君退職記念 投稿論文
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara

_id=AN00150430-00000130-0105

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

投稿論文

サルは話をするか

脇　田　真　清*

Do Non-Human Primates Speak?

Masumi Wakita

The vocal communication of non-human primates appears to have some commonalities with human speech. Here, to investigate linguistic abilities in non-human primates, two preliminary experiments were carried out by using a common marmoset (*Callithrix jacchus*). In Exp. 1, the marmoset was trained to discriminate pulse trains of either 0.5 or 2 kHz frequencies that were repeated with intervals of either 50 or 200 ms. Consequently, the marmoset successfully identified the target train out of four stimuli. In Exp. 2, the marmoset was trained to discriminate patterned repetition of A (0.5 kHz, 50 ms) and B (2 kHz, 200 ms) elements arranged into ABAB and AABB sequences on absolute and relative discrimination procedures. During the absolute discrimination training, the ABAB and AABB sequences were presented for positive and negative trials, respectively. During the relative discrimination training, there was a transition from the AABB to the ABAB sequences during the positive trials while only the AABB sequence was presented in the negative trials. Consequently, the marmoset could achieve relative discrimination but failed at absolute discrimination. These findings imply that the marmoset's ability to process auditory signals is sufficient for the memory of physical properties of sounds and the online segmentation of an auditory stream but is not sufficient to build a representation of an auditory sequence in long-term memory. Such restricted ability of auditory sequence processing may be due to a less developed language-related brain structures in non-human primates.

* 京都大学霊長類研究所行動神経研究部門

はじめに

およそ6500万年前に現れた霊長類は多様に分化した．キツネザル，マーモセットやニホンザル，チンパンジー，ヒトなど約350種が現存し，多くの霊長類で音声によるコミュニケーションをすることが確認されている．ヒトでは少数の音素を組み合わせて任意の音列を作ることで，無数に単語や文を作る．しかし，ヒト以外の霊長類では，ほとんどの音声コミュニケーションが単音のコールからなる．コールを組み合わせることはあるが，その音列のパターンは定型的である．したがって，ヒト以外の霊長類では，音声によって伝えられる情報に豊かさはないだろう．こうした音声行動の違いは，ヒトとヒト以外の霊長類の間に音列知覚など聴覚知覚の違いにも表れると考えられる．そこで，ヒト以外の霊長類における音列知覚などの聴覚処理能力を調べるため，1個体のコモンマーモセットを用いて二つの実験を行った．

実験1　コモンマーモセットにおける聴覚弁別

序論

サルによっては，他個体が補食者を発見したときに発する音声を聴くだけで，その音声を聞いたサル自身がその補食者を発見したかのような振る舞うことがある．例えば，ベルベットモンキー（*Chlorocebus aethiops*）は，ヒョウなどの肉食動物，ワシなどの猛禽，ヘビなどに対して異なる音声を発する（Seyfarth et al., 1980a）．さらに，それらの警戒音をプレイバックすると，実際には補食動物が存在しないにもかかわらず，肉食動物への警戒音を聴くと木に登り，ヘビへの警戒音には立ち上がって足下を見回し，猛禽への警戒音には藪に逃げ込むといった，それぞれの捕食者から逃れるのに適当な行動が引き起こされる（Seyfarth et al., 1980b）．原猿のワオキツネザル（*Lemur catta*）も同様に，聴いた警戒音が指示する猛禽

や肉食動物といった補食者のカテゴリーに対応した反応することが知られている（Macedonia, 1990）．つまり，聴覚信号に表象をもつサルがいることを示している．

樹上生活では視界がよくないため，樹上性のサルにとって音声コミュニケーションは特に重要であろう．新世界ザルの音声は捕食者のカテゴリーに関連するだろうか．クロオマキザル（*Cebus paella nigritus*），クロガオティティ（*Callicebus nigrifrons*）セマダラタマリン（*Saguinus fuscicollis*）やクチヒゲタマリン（*Saguinus mystax*）などの新世界ザルで調べたところ，猛禽に対する音声は猛禽以外の林冠の捕食者にも発せられ，肉食動物に対する音声は肉食動物でない陸生動物や他のグループの個体にも発せられていた．つまり発せられる音声は，必ずしも特定の捕食者を指示する警戒音として機能していなかったといえる．また，猛禽に発せられる音声をプレイバックすると，すべてのサルが高い確率で上方を見たが，肉食動物に対して発せられる警戒音には，ほとんどのサルで音源に注目する確率が高かった（Cäsar et al., 2012a；Kirchhof and Hammerschmidt, 2006；Wheeler, 2010）．つまり，補食者に対して発せられる音声は，必ずしも補食者を指示するように知覚されていないといえる．しかも，どちらの警戒音が呈示されても音源の方を向く種が多かったことは，音源（警戒音を発した個体）の方を見ることで，音声以外の情報を獲ているのかもしれない（Wheeler, 2010）．つまり，新世界ザルは聴覚信号に表象をもたないように思われる．

聴覚の主要な機能が，音源を視覚的に定位させることであるならば（Heffner, 2004），音声の意味は最終的には視覚によって判断するのであって，音声の音響特性と意味との連合は強固ではないのであろうか．あるいは，サルの音声は反復頻度や持続時間などの時間情報や周波数情報など複数の次元の特徴の組み合わせで定義されるが，多くの新世界ザルは，例えば，聴覚信号の周波数が高いか低いかの次元にしか敏感でなく，音声の違

いを認識できないのだろうか.

そこで，新世界ザルに聴覚信号の表象が形成できるか，すなわち聴覚信号を長期記憶に貯蔵し信号どうしを弁別できるかどうかを調べることにした．そのために，新世界ザルのコモンマーモセット（*Callithrix jacchus*）を用いて，二つの周波数の純音を二つの時間間隔で反復させた刺激の弁別訓練を行った.

方法

被験体

実験歴のないオスのコモンマーモセット（*Callithrix jacchus*）を 1 個体用いた．この個体は，ヒト飼養者によって人工飼育された．飼育ケージでは，同腹個体とともに 2 個体で飼育されていた．実験開始時に 2 歳齢で体重は 400 g であった．研究目的で給餌や給水を制限しなかった.

研究は京都大学動物実委員会および京都大学霊長類研究所動物実験委員会の承認を得て，「サル類の飼育管理及び飼養に関する指針（第 3 版）」に従って行った.

装置

弁別訓練には実験装置 [45（h）×30（w）×75（d）cm]（Fig. 1）を用いた．装置内部には，床面から 5 cm の高さに，光センサの付いた 2 本の止まり木があり，刺激呈示と刺激判断のために用いた．正面パネルには床面から 10 cm の高さに直径 3 cm の窓があり，通常は閉じられていたが，報酬の呈示の際にはシャッターが開きマーモセットは報酬を獲ることができた．正面パネルの裏には刺激呈示用のスピーカーが置かれた．装置後部には水ボトルがあり，実験中は自由に摂水ができた．天井灯は点滅が制御可能であった.

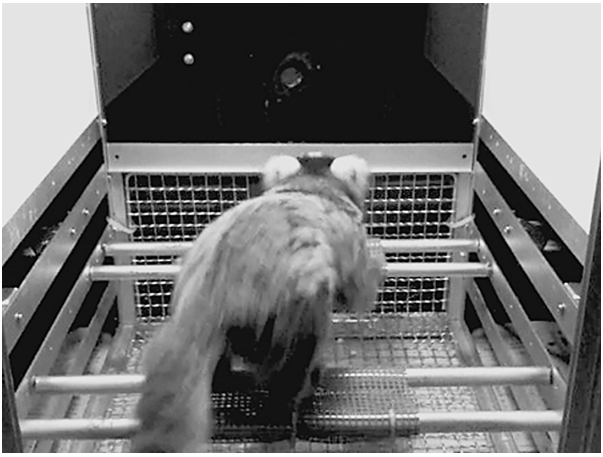

Fig. 1.　Apparatus. The marmoset is shown moving from the stimulus perch to the response perch.

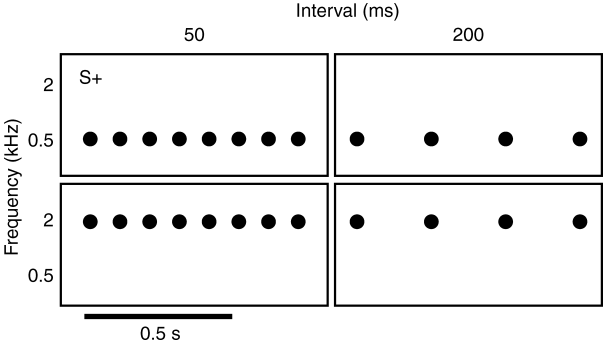

Fig. 2.　Schematic representation of stimuli in Exp. 1.

刺激

弁別刺激には，0.5 kHz か 2 kHz の純音のパルス（持続時間 50 ms で 10 ms の立ち上がりと立ち下がり時間）を 50 ms か 200 ms の間隔で反復させた，計 4 種類のパルス列を用いた．S＋は，0.5 kHz の周波数パルス音を 50 ms の間隔で呈示するパルス列とした（Fig. 2）．

手続き

1日1セッション100試行（25試行×4刺激）行った．どの刺激も連続する4試行に1度ずつ呈示されるよう，刺激は疑似ランダムな順序で呈示した．

試行は，マーモセットが刺激呈示用の止まり木に3–5秒間滞在すると開始した．その後，4刺激のうちどれかの刺激が，マーモセットが刺激判断用の止まり木に移動する（go反応）まで最長で5秒間呈示された．S＋の呈示中に刺激判断用の止まり木に移動する（HIT）と，刺激の呈示を終了し，1秒間報酬を獲ることが出来た．移動しなければ反応をMISSとした．S－の呈示中に刺激判断用の止まり木に移動すると（FA: false alarm），天井灯を3秒間消灯した．移動しなければcorrect rejection（CR）とした．CR反応には食物報酬を呈示しなかった．MISSとFAの反応の後には1試行に限り矯正試行として同一条件の試行を反復したが，矯正試行での反応は結果の分析には含めなかった．

訓練の成績は，S－試行の数がS＋試行の数の3倍であったため，［(HIT率×3)＋(3条件のS－でのCR率の合計)］／6として算出した．成績が連続する3セッションで0.70以上であった場合に訓練を終了した．

結果と考察

マーモセットの弁別の成績はセッションの経過とともに向上し，17セッションで基準を達成した（Fig. 3）．課題は手がかり刺激を用いない絶対弁別であったため，マーモセットが任意の聴覚刺激を長期記憶に貯蔵し，その刺激に対して適切な行動選択をする，すなわち聴覚刺激に意味付けができることが明らかとなった．

また，本研究で用いた刺激に関して，理想的には，50 msと200 msの時間の差と0.5 kHzと2 kHzの周波数の差が主観的に等価に揃えるべきであったであろう．しかし，セッションの後半のgo反応を比較すると，S

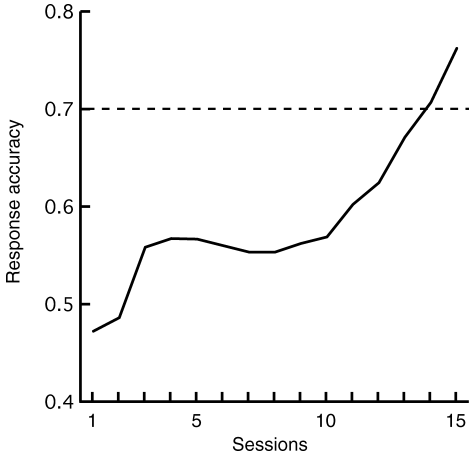

Fig. 3.　Learning curve. The plots are averaged over three sessions to eliminate the daily fluctuation of the results. The horizontal dashed line indicates the learning criterion.

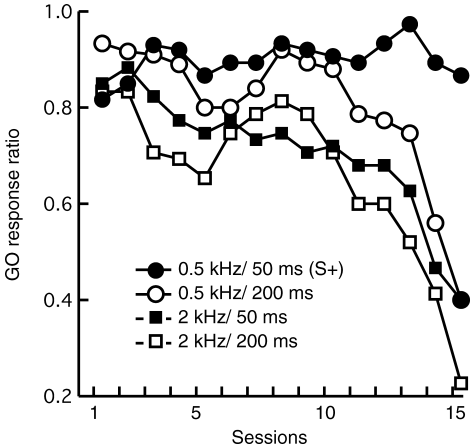

Fig. 4.　GO response ratio for each stimulus.

＋と周波数や時間情報を共有するパルス列どうしの go 反応の出現率は同等であり，S＋と周波数も時間情報も共有しないパルス列への go 反応の出現率は最も低かった（Fig. 4）．つまり，マーモセットが，周波数か時間

のどちらかにより依存することなく，両方の次元を等しく処理していたことが示唆される．用いた刺激パルス列の周波数次元と周波数次元の主観的な差は十分に大きく，次元ごとの感受性の違いを最小弁別域によって補正する必要はなかったかもしれない．

本研究の結果から，コモンマーモセットが聴覚信号を弁別できるばかりでなく，刺激の生態学的な意義や文脈とは無関係に，視覚や嗅覚など他の感覚モダリティから独立した聴覚信号のみによって適当な行動を選択する能力があることは明らかとなった．つまり，コモンマーモセットのような新世界ザルも，ベルベットモンキーのように補食者に対応した警戒音に対して，それぞれに適応的な反応を選択できる可能性があることになる．

それでは，なぜ野生の新世界ザルは，猛禽などの補食者に発せられる音声が飛翔する補食者を指示する警戒音として機能することがあっても，ネコなどの肉食動物に発せられる音声は警戒音として機能しないのであろうか．特定の対象を指示する音声をもつベルベットモンキーやワオキツネザルのような地上性のサルが棲む環境では，補食者から逃れられる空間が限られる．したがって，補食者から逃れるためには，警戒音を発した動物からの距離など緊迫性に関わる情報は妥協することになっても（Macedonia, 1990; Seyfarth, 1980），警戒音によって補食者のカテゴリーを特定できる情報を知覚できた方が良いかもしれない．一方で，新世界ザルのような樹上性のサルの警戒音は，補食者のカテゴリーよりも，危険が上方にあるのか地上にあるのか，警戒音を発した個体から補食者までの距離などに関連した緊迫性などの情報を含んでいる（Cäsar et al., 2012b; Wheeler et al., 2010）．樹上性のサルには，補食者から逃れられる空間が地上の他，樹間に広くあるため，捕食者を指示するよりも，場所や距離などを知ることができる警戒音の方がよいのかもしれない．

しかし，樹上性であっても旧世界ザルの警戒音は，捕食者のカテゴリーを指示している．例えば，クロシロコロブス（*Colobus guereza*）もキャ

ンベルモンキー（*Cercopithecus campbelli*）も補食者に特定的に発せられる個別の音声を持たないが，音声レパートリーの組み合わせを変えたり，音列に含まれる音声レパートリーの頻度を変えたりすることで，捕食者のカテゴリーを指示する警戒音として機能させている（Ouattara et al., 2009；Schel et al., 2010）．さらに，キャンベルモンキーではヒョウが視覚的に呈示されたときと聴覚的に呈示されたときでは，発せられる音声の組み合わせが異なる．すなわち，補食者のタイプと緊迫性を同時に表現できる．外界の事象を記述するための音声レパートリーを多く持たない動物にとっては，複数の音声を組み合わせたり，同じ要素の反復速度を変えたりすることは有効であろう．

これまでは，単一音声のプレイバックによって引き起こされる反応を観察した結果，新世界ザルの音声が必ずしも捕食者を指示しないと考えられてきた．しかし，新世界ザルのコミュニケーションも音声の組み合わせによって行われることが分かっている．例えば，クロガオティティでは上方からの脅威に対して発せられる音声は，木に止まっているワシを見たとき，ワシの声を聴いたとき，オマキザルを見たときなど，緊迫性の高さに応じて，音列に含まれる割合が高くなる．また，下方の動物に対して発せられる音声の割合も，ネコには高く，シカには低い（Cäsar et al., 2012b）．クロオマキザルの発する音声にも同じことが言える（Wheeler et al., 2010）．したがって，新世界ザルが音声を組み合わせて警戒音を発しているならば，単音ではなく音列をプレイバックして，その警戒音に対する反応を調べるべきだろう．しかし，コモンマーモセットなどの新世界ザルが警戒音を音列として発しているとしても，実際に音列全体を信号として知覚しているかどうかは不明である．

実験 2　コモンマーモセットにおける音列弁別

序論

ヒト言語は，限られた数の音節やモーラを組み合わせることで，無数に単語を作り出せる．さらに，その単語を組み合わせることで文を作ることができる．つまり，ヒト言語知覚の主要な能力は，それ自体に意味のない音要素の系列処理を行い，単語を知覚することであろう．その結果，同じ要素が含まれていても順序が異なる音列には違う意味を知覚する．例えば，「ワシベルナゲタ（わし，ベル投げた）」と「ワタナベシゲル（渡辺茂）」とでは違う意味を知覚する．さらに極端な例では，ヒトは，2 種類の音と 2 種類の時間間隔を組み合わせることでモールス信号による単語も文章も作る事ができる．しかし，ヒト以外の霊長類が，ヒト同様の音列知覚をするかどうかは明らかでない．

概して，ヒト以外の霊長類の音声コミュニケーションは単音のコールか同じコールの反復で行われるが，いくつかのコールが組み合わされることもある．例えば，ワタボウシタマリン（*Saguinus oedipus*）のロングコールなどは，それぞれの要素音に対する反応と音列全体に対して異なる反応を引き起こす（Ghazanfar et al., 2001）．しかし，音声の組み合わせ方は定型的であり，同じ要素を並べ替えて，違う意味が知覚されるかどうかは不明である．ダスキィティティ（*Callicebus moloch*）やアジルテナガザル（*Hylobates agilis*）において，彼らが発する音列の順序を実験的に変えてプレイバックしたところ，順序を変えた音列には，あたかも未知のオスが縄張りに近づいたかのような反応を示した（Mitani & Merler, 1989; Robinson, 1979）．つまり，これらの種では音列の弁別ができることを示唆している．しかし，Arnold and Zuberbühler（2012）が，オオハナジログエノン（*Cercopithecus nictitans*）の音列に含まれる音声の割合を変えてプレイバックしたところ，グループのメンバーはどの音声系列にも同じ

ような反応を示した．つまり，オオハナジログエノンは音列の違いに敏感でないことを示唆している．

ヒト以外の霊長類は聴覚モダリティの認知能力が低く，とくに聴覚記憶の成績が悪いことで知られる（チンパンジー，*Pan troglodytes*, Hashiya & Kojima, 2001; ニホンザル，*Macaca fuscata*, Kojima, 1985; アカゲザル，*Macaca mulatta*, Wright, 1998）．また，アカゲザルでは，入力された音は後続する音に記憶が干渉され（Scott et al., 2012），聴覚リストが呈示されてから2秒以上経つと，最後に呈示された項目しか再認されず（Wright et al., 2000），フサオマキザル（*Cebus apella*）は，弁別の手がかりがない場合は，音列全体ではなく，最後の音の周波数を音列弁別の手がかりとしていた（D'Amato and Salmon, 1984）．つまり，前述の例では，最後の音声が標準的な音列と違う音列は弁別が可能（ダスキィティティとアジルテナガザルの場合）で，音列の最初の音声も最後の音声も同じ音列は弁別が不可能（オオハナジログエノンの場合）であった可能性が否定できない．

Fitch and Hauser（2004）は馴化－脱馴化法によって，ワタボウシタマリン がABAB と AABB 系列を弁別できるかどうかを調べた[注]．結果，ABAB系列に馴化したタマリンは，AABB系列が呈示されると，馴化刺激が呈示された時よりも長くスピーカーの方に顔を向けていた（脱馴化した）．しかし，AABB系列に馴化したタマリンはABAB系列の刺激が呈示されてもスピーカーの方に顔を長く向けなかった（脱馴化は起こらなかった）．タマリンは連続した音列の中から規則性のある系列を抽出でき

[注] 彼らは，サルに文法処理の能力を調べようとしていた．ところが，例えば，$A_1B_1A_2B_2$ や $A_1A_2B_2B_1$ における A_1-B_1，A_2-B_2 の間の排他的な連合も，カテゴリー間カテゴリー内の要素の弁別（例えば，A_1-B_1 など以外に A_1-A_2 などの弁別）も確認されていないため，彼らの用いた系列刺激は $A_0B_0A_0B_0$ や $A_0B_0A_0B_0$ と差がないだろう．したがって，彼らは文法理解の能力を調べたことにはならない．本稿では，控えめに，彼らが「サルの系列の処理能力を調べた」と解釈した．

ることから（Tincoff et al., 2005），抽出した聴覚系列どうしを十分に弁別できないことを示唆している．

しかし，上述の研究結果は動物の自発的な反応の観察に基づいているため，共通の要素が異なる順序で並んだ音列の違いを無視しているのか，弁別できないのかは不明である．動物を訓練することで音列を弁別できるようになるだろうか．そこで，ヒト以外の霊長類が共通の要素からなる音列の弁別が可能かどうかを調べるために，コモンマーモセットを用いて音列の弁別訓練を行う．訓練には絶対弁別課題と相対弁別課題を行う．これらの課題は，認知的負荷が異なり（Elliot and Trahiotis, 1972），絶対弁別課題では，1 試行にひとつの刺激しか呈示されず，試行間には刺激の呈示されない期間があるため，刺激を対比させるための手がかりがない．したがって，この課題では，刺激どうしの違いを認識するだけではなく，刺激を長期記憶に貯蔵しておく必要がある．一方，相対弁別課題では，呈示されている刺激の変化に反応すればよいため，変化前の刺激を弁別のための手がかりにできる．すなわち，これらの課題における成績を比較することで，マーモセットが音列処理のどこまでが可能であり，どこからが困難なのかを調べることができる．

方法

被験体と装置は実験 1 と同じであった．

刺激

弁別刺激には，共通の 2 要素の配列の違う音列を用いた（ABAB と AABB）．要素 A（0.5 kHz/50 ms）と要素 B（2 kHz/200 ms）物理的な強度は同一であったため，聴感度（Osmanski and Wang, 2011）と時間加算を考慮すると，マーモセットには要素 B が要素 A よりも約 10–15 dB 強かったと考えられる．各要素音の立ち上がりと立ち下がり時間は 10 ms

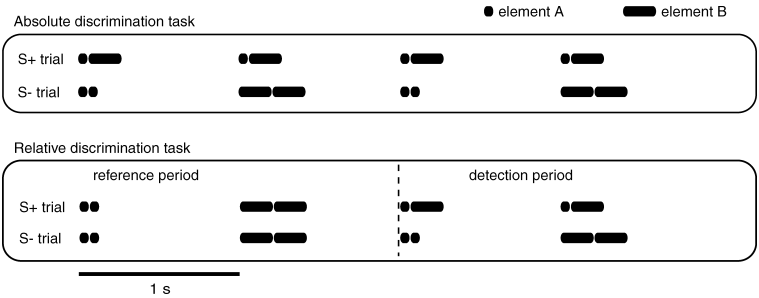

Fig. 5.　Schematic representation of stimulus sequences in Exp. 2. The vertical line in the lower panel represents the timing of the stimulus change.

とした．まず，各要素をギャップなしに連結し，AA，BB，AB の 3 系列を作り，さらに AB 系列を 1 Hz の頻度で反復させることで ABAB 音列刺激を作成した．また，AA と BB の系列を交互に 1 Hz の頻度で反復させることで AABB 音列刺激を作成した（Fig. 5）．

したがって，会話やモールス信号の知覚のように，これらの音列刺激の弁別には音要素の順序に基づく音列知覚の能力を調べられる．

手続き

マーモセットには 2 種類の訓練を行った（絶対弁別課題と相対弁別課題）．どちらの課題も，1 日 1 セッション 60 試行（30 試行×2 刺激）行った．始めの 10 試行はウォームアップ試行とし，結果の処理からは除外した．S＋試行と S－試行の順序は，どちらかが 2 試行を超えて連続しないよう疑似ランダムに決定した．

まず，マーモセットを絶対弁別訓練から始め，続いて相対弁別課題を行うが，相対弁別課題の結果から訓練歴の影響を取り除くために，絶対弁別課題を再度行う．絶対弁別課題では，マーモセットを S＋音列（ABAB）には止まり木を移動し，S－音列（AABB）には止まり木を移動しないよ

うに訓練した（Fig. 5）．試行は，マーモセットが刺激呈示用の止まり木に3–5 秒間滞在することによって開始した．その後，S＋かS－の音列が，マーモセットが刺激判断用の止まり木に移動しないかぎり最長で5 秒間呈示された．

相対弁別課題では，マーモセットを参照刺激（AABB）から標的刺激（ABAB）への変化を検出するように訓練した．試行は，マーモセットが刺激呈示用の止まり木に乗ることによって開始した．2，4，6 秒のいずれかの長さの参照刺激呈示期には参照刺激を反復呈示した．その後の反応期には，S＋試行では標的刺激を反復呈示したが，S－試行では反応期にも参照刺激を反復呈示した（Fig. 5）．反応期はマーモセットが刺激判断用の止まり木に移動しないかぎり最長で5 秒間とした．もし，参照刺激呈示期に，反応期に移行する前にマーモセットが刺激呈示用の止まり木を降りた場合，手がかり刺激の呈示を終了し，試行を繰り返した．

どちらの課題も，ABAB 音列の呈示中に刺激判断用の止まり木に移動すれば（HIT），刺激の呈示を終了し，1 秒間報酬を獲ることができた．移動しなければ反応を MISS とした．AABB 音列（相対弁別課題では刺激判断期の AABB 音列）の呈示中に，刺激判断用の止まり木に移動すると（FA: false alarm），天井灯を 3 秒間消灯した．移動しなければ correct rejection（CR）とした．CR 反応には食物報酬は呈示しなかった．MISS と FA の反応は 1 試行に限り強制試行として同一条件の試行を反復したが，強制試行での反応は結果の分析には含めなかった．反応潜時は，絶対弁別課題では刺激の呈示，相対弁別課題では反応期の開始から止まり木の移動までの時間とした．

訓練の成績は HIT と CR 試行数の合計の総試行数に対する割合として計算した．　成績が連続する 3 セッションで 0.70 以上であった場合に訓練を終了した．成績が向上しなかった場合は，30 セッション（刺激音列の要素の特徴を用いた弁別訓練の完了に要したセッション数の 2 倍）で打ち

切った．

結果と考察

訓練の学習曲線をFig. 6に示した．最初の絶対弁別課題は30セッションで達成しなかったが，相対弁別課題は21セッションで完了した．しかし，再度導入した絶対弁別課題も達成できなかった．したがって，相対弁

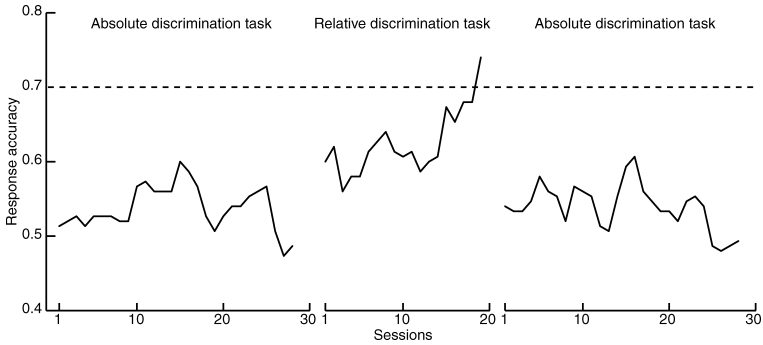

Fig. 6.　Learning curves. The results are averaged over three sessions to eliminate daily fluctuations. The horizontal dotted line indicates the learning criterion.

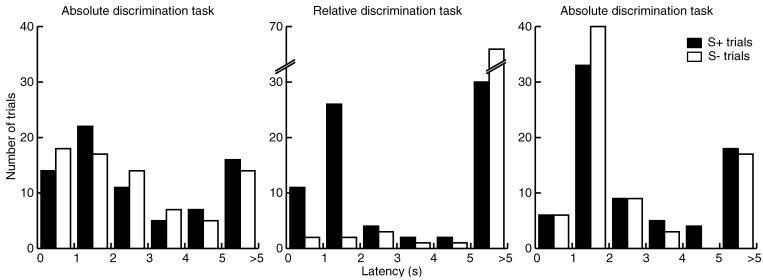

Fig. 7.　Distribution of response latencies during the criterion sessions. The number of trials in which the marmoset moved to the response perch (i.e., HIT and FA) in the identification task (a and c) and the change-detection task (b) are shown. The rightmost columns (> 5 s) indicate the number of trials in which the marmoset did not move between perches (i.e., MISS and CR).

別課題での結果は，絶対弁別課題を経験したことによる実験歴の効果だけでは説明できない．訓練課題による結果の違いは，二つの課題に必要な認知過程の違いを示唆しているだろう．

最終3セッションにおける反応潜時の分布をFig. 7に示した．図が示すように，反応潜時の頂点はすべての課題で1–2 秒に現れていた．つまり，ほとんどの試行で，マーモセットが反応するまでに刺激音列の4音を聴いていたことになる．また，相対弁別課題における反応潜時の分布のパターンからも，マーモセットが刺激を弁別していたことが示されている．S＋試行の60％で正しく止まり木を移動していたが，S－試行の88％で移動を抑制できていた．対照的に，絶対弁別課題では，反応潜時の分布のパターンは，2回の訓練で異なるが，どちらの訓練においても，S＋試行とS－試行とで差がないように見える．つまり，絶対弁別課題では，二つの音列の弁別に，止まり木の移動では評価できないような潜在的な差を見つけることは出来なかった．

実験の結果，マーモセットが要素の順序に基づいて音列の弁別をするには，手がかりが必要であることが明らかとなった．つまり，現在聴こえている聴覚信号からABABやAABBなどの音列の規則性を抽出は出来るが，ABABやAABBなどの音列を長期記憶に貯蔵できないことを示唆している．また，マーモセットが，0.5 kHz と 2 kHz の周波数や50 ms と200 ms の時間を絶対弁別が可能であったことから，AかBの要素のどちらか一方に従っていれば二つの音列の絶対弁別が可能だったはずである．言い換えれば，課題中にはマーモセットが音列を全体のパターンとして知覚していたことになる．

マーモセットは音列の相対弁別は可能であった．しかし，S＋試行の60％にしかHIT反応を示さず，HIT反応の80％が，参照刺激から標的刺激への変化から2秒以内に起こっていた．このことは，マーモセットがHIT反応を起こせるのは，刺激音列が変化した時点で，刺激刺激に注意

を向けていたときに限られると考えられる．これは，音列の表象を持たないため，音列の変化を聞き逃すと，その後に標的刺激であるABAB音列が呈示され続けても，その音列を同定できなかったと考えられる．

ヒト以外の霊長類では音列知覚の成績が悪いことはよく知られる．見本リストに含まれない刺激を正しく判断できるにもかかわらず，見本リストに含まれる刺激は，遅延期間の長さによって系列位置の最初か最後の音しか正しく再認できなかった（Wright, 2002）．同様に，二つの音列の弁別は困難で，それぞれの音列が固有の要素を含んでいても，音列の最初か最後の音を手がかりにすることが知られている（D'Amato & Colombo, 1988; D'Amato & Salmon, 1984）．つまり，サルは音列を全体として知覚できないことを示している．一方，Wright ら（2000）は，サルがメロディーのオクターブ般化を示したことから，音列の輪郭を知覚すると主張した．しかし，サルは周波数の上昇下降など音どうしの相対関係を理解できる（Brosch et al., 2004; Izumi, 2001）にも関わらず，調の違うメロディーに移調したメロディーには般化しなかった．つまり，サルは，ヒトのようにメロディーの輪郭全体を知覚せず，周波数などの局所的特徴に依存して音列を判断していることが明らかである．マカクザルの聴覚認知能力がどの程度マーモセットの聴覚認知能力に当てはまるかは不明であるが，マーモセットには，音列にどの要素が含まれていたかを認識できたとしても，どの順序で配列されていたかまでは記憶することは困難なのかもしれない．

また，マーモセットの音列弁別の成績が悪いのはヒトとヒト以外の霊長類での「聴覚言語」神経機構の違いで説明できるかもしれない．ヒト言語には前頭側頭葉間の神経回路，特に弓状束，が重要である．例えば，音素に基づく単語の分節化には下前頭野と上側頭野との連絡が関わる（Cunillera et al., 2009; Saur et al., 2008）．さらに，単語の意味や文構造の理解には下側頭野と語彙を表現する中側頭野との連絡が関わる（Saur et

al., 2008)．しかし，マカクザルでは，弓状束の下前頭野からの連絡の主要な標的は下頭頂野であり，チンパンジーでも上側頭野との連絡はあるものの，中側頭野にまで延びている例はほとんどない（Rilling et al., 2008)．したがって，ヒト以外の霊長類は，辛うじて音韻レベルの音列処理が出来る程度なのかもしれない．ワタボウシタマリンは単語のような音列の分節化がきることが知られているが（Tincoff et al., 2005)，ヒト以外の霊長類には音素の集合としての単語の意味が表現される領域をもたないため，音列を長期記憶に貯蔵できないのであろう．とくに，音列が共通の要素で構成されている場合は弁別がいっそう困難であろう．

弓状束はヒト乳児でも未熟である（Perani et al., 2011)．ヒト乳幼児は単語のような分節を連続的な音列から抽出できることがわかっている（Friederici et al., 2007; Kudo et al., 2011; Lew-Williams and Saffran, 2012; Saffran et al., 1996; Teinonen, et al., 2009; Nazzi et al., 2006; Yoshida et al., 2010)．これらの研究は生後間もない乳幼児であっても「パパ」や「ママ」などの分節を会話から抽出できることを示唆しているが，それらの意味の弁別は 12 か月齢以降にならないと不可能である．つまり，サルと同じようにヒト乳幼児も，音列をオンラインで分節化するための能力はあるが，音列の表象は持たないことになる．

本研究では，1 個体のマーモセットしか訓練できなかった．今後は，個体数を増やし，マーモセットあるいはヒト以外の霊長類一般に当てはまる音列処理能力を提案しようと考えている．このような比較研究は，ヒト以外の霊長類の音声コミュニケーションに関する知見を広げるのみならず，ヒト乳幼児の言語能力の理解にも貢献するだろう．

まとめ

ヒト以外の霊長類は，ヒト言語における音韻のレベルの記憶が可能でも，音列には敏感でないようである．音列（特に順序）の違いに気づきは

しても音列を記憶することができず，共通の音要素でできた音列は，順序が異なっていても，意味の違いを知覚しない．また，サルとチンパンジーとでは程度に差はあるが，ヒトで言語処理に必須な前頭葉と側頭葉との連絡する弓状束が未発達で，ヒトで聴覚信号の意味処理に関わる中・下側頭皮質が，視覚処理に関わる．つまり，ヒト以外の霊長類では聴覚処理に関わる脳領域が限定されることが，聴覚記憶の成績が劣ることなどを含め，ヒトの聴覚認知能力との違いの原因であると考えられる．すなわち，ヒト言語に関わる中枢神経系の構造は霊長類種間に連続性があるかもしれないが，ヒト音声言語に必須な聴覚認知能力は，ヒトとヒト以外の霊長類で大きな隔たりがあるようである．聴覚認知に関して，ヒト以外の霊長類で種間に差が無いことから，ヒト言語は，500万年前にチンパンジーと分化した後に，ヒトが誕生する過程で獲得した能力なのであろう．

References

Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2012). Call combinations in monkeys: compositional or idiomatic expressions? *Brain and Language*, **120**, 303–309.

Brosch, M., Selezneva, E., Bucks, C. & Scheich, H. (2004). Macaque monkeys discriminate pitch relationships. *Cognition*, **91**, 259–272.

Cäsar, C., Byrne, R. W., Hoppitt, W., Young, R. J. & Zuberbühler, K. (2012a). Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. *Animal Behaviour*, **84**, 405–411.

Cäsar, C., Byrne, R., Young, R. J. & Zuberbühler, K. (2012b). The alarm call system of wild black-fronted titi monkeys, *Callicebus nigrifrons*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**, 653–667.

Cunillera, T., Camara, E., Toro, J. M., Marco-Pallares, J., Sebastian-Galles, N., Ortiz, H., Pujol, J. & Rodriguez-Fornells, A. (2009). Time course and functional neuroanatomy of speech segmentation in adults. *Neuroimage*, **48**, 541–553.

D'Amato, M. R. & Colombo, M. (1988). On tonal pattern perception in monkeys (*Cebus apella*). *Animal Learning and Behavior*, **16**, 417–424.

D'Amato, M. R. & Salmon, D. P. (1984). Processingof complex auditory stimuli

(tunes) by rats and monkeys (*Cebus apella*). *Animal Learning & Behovior,* **12**, 184–194.

Elliott, D. N. & Trahiotis, C. (1972). Cortical lesions and auditory discrimination. *Psychological Bulletin*, **77**, 198–222.

Fitch, W. T. & Hauser, M. D. (2004). Computational constraints on syntactic processing in a nonhuman primate. *Science*, **303**, 377–380.

Friederici, A. D., Friedrich, M. & Christophe, A. (2007). Brain responses in 4-month-old infants are already language specific. *Current Biology*, **17**, 1208–1211.

Ghazanfar, A. A., Flombaum, J. I., Cory T. Miller, C. T. & Hauser, M. D. (2001). The units of perception in the antiphonal calling behavior of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): playback experiments with long calls. *Journal of Comparative Physiology A*, **187**, 27–35.

Hashiya, K. & Kojima, S. (2001). Acquisition of auditory–visual intermodal matching-to-sample by a chimpanzee (*Pan troglodytes*): comparison with visual–visual intramodal matching. *Animal Cognition*, **4**, 231–239.

Heffner, R. S. (2004). Primate hearing from a mammalian perspective. *Anatomical Record Part A*, **281A**, 1111–1122.

Izumi, A. (2001). Relative pitch perception in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology*, **115**, 127–131.

Kirchhof, J. & Hammerschmidt, K. (2006). Functionally referential alarm calls in tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*): evidence from playback experiments. *Ethology*, **112**, 346–354.

Kojima, S. (1985). Auditory short-term memory in the Japanese monkey. *International Journal of Neuroscience*, **25**, 255–262.

Kudo, N., Nonaka, Y., Mizuno, N., Mizuno, K. & Okanoya, K. (2011). On-line statistical segmentation of a non-speech auditory stream in neonates as demonstrated by event-related brain potentials. *Developmental Science*, **14**, 1100–1106.

Lew-Williams, C. & Saffran, J. R. (2012). All words are not created equal: expectations about word length guide infant statistical learning. *Cognition*, **122**, 241–246.

Macedonia, J. M. (1990). What is communicated in the antipredator calls of lemurs:evidence from playback experiments with ring-tailed and ruffed lemurs? *Ethology*, **86**, 177–190.

Mitani, J. C. & Marler, P. (1989). A phonological analysis of male gibbon singing behavior. *Behaviour*, **109**, 20–45.

Nazzi, T., Iakimova, G., Bertoncini, J., Frédonie, S. & Alcantara, C. (2006). Early segmentation of fluent speech by infants acquiring French: emerging evidence for crosslinguistic differences. *Journal of Memory and Language*, **54**, 283–299.

Osmanski, M. S. & Wang, X. (2011). Measurement of absolute auditory thresholds in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Hearing Research*, **277**, 127–133.

Ouattara, K., Lemasson, A., & Zuberbühler, K. (2009). Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **106**, 22026–22031.

Perani, D., Saccumann, M. C., Scifo, P., Anwander, A., Spada, D., Baldoli, C., Poloniato, A., Lohmann, G. & Friederici, A. D. (2011). Neural language networks at birth. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **108**, 16056–16061.

Rilling, J. K., Glasser, M. F., Preuss, T. M., Ma, X., Zhao, T., Hu, X. & Behrens, T. E. (2008). The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nature Neuroscience*, **11**, 426–428.

Robinson, J. G. (1979). An analysis of the organization of vocal communication in the titi monkey *Callicebus moloch*. *Zietschrift für Tierpsychology*, **49**, 381–405.

Saffran, J. R., Aslin, R. N. & Newport, E. L. (1996). Statistical learning by 8-month-old infants. *Science*, **274**, 1926–1928.

Saur, D., Kreher, B. W., Schnell, S., Kummerer, D., Kellmeyer, P., Vry, M. S., Umarova, R., Musso, M., Glauche, V., Abel, S., Huber, W., Rijntjes, M., Hennig, J. & Weiller, C. (2008). Ventral and dorsal pathways for language. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **105**, 18035–18040.

Schel, A. M., Candiotti, A. & Zuberbühler, K. (2010). Predator-deterring alarm call sequences in Guereza colobus monkeys are meaningful to conspecifics. *Animal Behaviour*, **80**, 799–808.

Scott, B. H, Mishkin, M. & Yin, P. (2012). Monkeys have a limited form of short-term memory in audition. *Proceedings of the National Academy of Science*

of the United States of America, **109**, 12237–12241.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. & Marler, P. (1980a). Monkey responses to three different alarm calls-evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, **210**, 801–803.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. & Marler, P. (1980b). Vervet monkey alarm calls-semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behavior*, **28**, 1070–1094.

Teinonen, T., Fellman, V., Näätänen, R., Alku, P. & Huotilainen, M. (2009). Statistical language learning in neonates revealed by event-related brain potentials. *BMC Neuroscience*, **10**, 21.

Tincoff, R., Hauser, M., Tsao, F., Spaepen, G., Ramus, F. & Mehler, J. (2005). The role of speech rhythm in language discrimination: further tests with a non-human primate. *Developmental Science*, **8**, 26–35.

Wright, A. A. (1998). Auditory list memory in rhesus monkeys. *Psychological Science*, **9**, 91–98.

Wright, A. A. (2002). Monkey auditory list memory: tests with mixed and blocked retention delays. *Animal Learning and Memory*, **30**, 158–164.

Wright, A. A., Rivera, J. J., Hulse, S. H., Shyan, M. & Neiworth, J. J. (2000). Music perception and octave generalization in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology: General*, **129**, 291–307.

Wheeler. B. (2010). Production and perception of situationally variable alarm calls in wild tufted capuchin monkeys (Cebus apella nigritus). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 989–1000.

Yoshida, K. A., Iversen, J. R., Patel, A. D., Mazuka, R., Nito, H., Gervain, J. & Werker, J. F. (2010). The development of perceptual grouping biases in infancy: a Japanese-English cross-linguistic study. *Cognition*, **115**, 356–361.