ゾウの認知能力研究

東京大学 入江尚子

Study on Elephant Cognition

NAOKO IRIE

The University of Tokyo

Abstract Cognitive abilities of elephants had not been studied so much until recently despite many anecdotal evidence of their enormous potentialities. But today, more and more researchers are becoming interested in studying their cognition, especially their general intelligence, memory, and numerical cognition. Genetically elephants are more closely related to the small-brained aardvarks and manatees than to primates, but a few evidence indicate that their cognitive ability is comparable to that of apes. We aim to introduce series of recent work on elephants and some suggestions for future studies. Especially, we would like to point out the importance of studying their cognition from the point of view of field of human language evolution and animal welfare in captivity.

Key words : Elephant cognition, evolution, communication, memory, numerical cognition

動物心理学の分野において頻繁に研究されている動物種はラットやハトなどを除くとその多くは霊長類に属する。彼らを対象とした研究から、ヒトのどの認知能力が進化の過程のどの時点で獲得され、あるいは失われたかなどについて、多くの知見が得られてきた。しかし最近では、系統的に離れた種であるイルカやゾウなど多様な種での認知研究が徐々に進められてきた。その中で今回はゾウに関する研究を紹介し、当該分野における意義について述べたい。

ゾウの進化系統分岐と現存するゾウ

ゾウが属する長鼻目 (Proboscidea) は共通祖先が誕生した暁新世 (6500万年–5500万年前) から更新世 (200万年–1万年前) にかけて、160種ほどが世界中で繁栄していた (Sukumar, 2003)。その生息環境は、湿地帯、ツンドラ、亜寒帯の森林、砂漠、サバンナ、熱帯雨林、川の流域や高山地帯と、多岐に渡った。長鼻目は南極大陸とオーストラリアを除くすべての大陸に生息していたとされる。しかし環

境の変化などが原因で徐々にその数を減少させ、他の巨型動物類と共に更新世の終盤までに絶滅し、現在ではアフリカ大陸とアジアの一部に生息するのみとなった。そして現在、長鼻目は絶滅の危機に瀕している。

現存するゾウは、アジアゾウ (*Elephas maximus*) とアフリカゾウ (*Loxodonta africana*) の2種であるとされてきた。しかし2007年の Rohland らの報告で、アジアゾウ系統とアフリカゾウ系統は約760万年前に分岐したのち、これまでアフリカゾウとされていた1種は、実際は約400万年前にアフリカサバンナゾウ (*L. africana*) とアフリカマルミミゾウ (*L. cyclotis*) の2種に分岐したことがミトコンドリアゲノム (mtDNA) の解析により明らかにされた (Rohland, Malaspinas, Pollack, Slatkin, Matheus, & Hofreiter, 2007)。したがって現在では、現存するゾウはアジアゾウ、サバンナゾウ、マルミミゾウの3種であるとされている。このうちアジアゾウとマルミミゾウは森林に生息し、サバンナゾウはサバンナに生息している。3種は系統分岐の時期や生息環境が異なることから、種間での詳細な比較研究が望まれる。しかし特に森林に生息する2

種は、野生における観察が困難であることから研究例は未だ数少ない。

ゾウの社会性

ゾウが高い認知能力を持つ動物であるという事例報告は数多くある。例えば、血縁関係になくとも同種他個体に対し、起き上がるのを支える行動や、同種個体の死体に対し他の動物の死骸とは異なる特別な行動がとられることが、同情や共感の証拠として報告されている (Douglas-Hamilton, Bhalla, Wittemyer, & Vollrath, 2006)。また、ゾウはチンパンジーなどと同じく離合集散型 (fission-fusion) の群れを形成するが、ゾウの社会における離合集散は血縁度だけでは説明されないことが示された (Wittemyer, Okello, Rasmussen, Arctander, Nyakaana, Douglas-Hamilton, & Siegismund, 2009)。つまりゾウは血縁度だけではなく、各状況下において群れ編成の最適な形を判断し、群れの構成を変えていると考えられる。霊長類の離散集合についてチンパンジーとクモザルのそれを比較した研究報告がある (Symington, 1990) が、そのような報告を参考に、霊長類と長鼻類、また長鼻類内での社会構造の比較など、社会行動に関する研究には検討すべきトピックが数多く残されている。

ゾウの脳

ゾウは陸上動物最大の脳を持ち (平均4,783 g ; Shoshani, Kupsky, & Marchant, 2006), 神経細胞の数は100億個とされている (cf. チンパンジー : 65 億個 ; ヒト : 200 億個 ; Hart, Hart, & Pinter-Wollman, 2008)。さらにゾウの脳は、体重との相対的な値 (脳化指数 Encephalized Quotient = (脳

容量/体重)^{3/4}) も、霊長類に匹敵する (アジアゾウ : 2.3 ; アフリカゾウ : 1.7 ; チンパンジー : 2.49 ; ヒト : 7.44 ; Jerison, 1974)。また、ゾウは脳が未熟な状態で産まれてくる。Douglas-Hamilton and Douglas-Hamilton (1975) によるとゾウの脳は生まれてくるとき大人ゾウの約50%とされるが、34%とする報告もある。一方、ヒトは約25%とされている。このことからゾウの脳は後天的な学習に適していると言える (Shoshani, Kupsky, & Marchant, 2006)。ゾウの大腦新皮質は前頭葉、頭頂葉、側頭葉がよく発達しているが、後頭葉は比較的小さい。特に、ゾウの側頭葉は驚くほどに肥大化している。ゾウの脳がなぜこれほどに大きく発達しているのかという疑問については、彼らの高い社会性 (社会脳仮説)、長寿 (約80歳)、比較的最長い脳の発育期間といった特徴が関係すると推測されるが、不明な点が多い。また側頭葉の局所的発達についてもその理由は不明である。今後、このような神経解剖学的知見と認知実験データを照合していく必要があるだろう。

ゾウの自己認識能力

神経解剖学的な側面からは、ゾウがかなり高度な知能を持つと推測される。そこで、研究者の興味は彼らの持つ高次認知機能に向けられることになった。その一つのテーマが自己認識能力である。ゾウを対象にその鏡映像自己認識能力を検討した最初の研究は Povinelli (1989) によるものである。当時、鏡映像自己認識能力を有する種はヒト、チンパンジーなどの大型類人猿、バンドウイルカなどの一部の鯨類に限られていると考えられていた。Povinelli は、アジアゾウが鏡を使用し、視覚的に直接確認不可能

Figure 1. The elephant responded to the target only when it was visually available through mirror image (left) and not when he could not use mirror (right).

な位置に提示された餌を見つけることができるということを示した。その一方で、マークテストも行なわれたが、ゾウはマークに向かって定位するという自己指向性反応を示さず、鏡映像自己認識能力はないとされた。しかし、この実験にはいくつかの問題点があると考えられた。まず1点は鏡がゾウの体の大きさと比べるとあまりに小さいということと、もう1点が、ゾウがマークを無視する可能性を加味していない点である。以上2点を考慮した上で、近年再度マークテストが実施された (Plotnik, de Waal, & Reiss, 2006)。このマークテストではゾウの体全体を映すのに十分な大きさの鏡を使用し、またマークの他にダミーのマーク (マークと同じ成分で同じ臭いがするが透明のインクで描いたマーク) も用いた。3頭の飼育下アジアゾウをテストした結果、明らかに1頭においてマークに向かっての自己指向性行動が確認され、アジアゾウは鏡映像自己認識能力を有することが示された。私たちの研究チームで行った未発表のデータからも、ゾウが鏡を理解していることが示されている (Figure 1 参照)。

ゾウの音声コミュニケーションとヒトにおける言語進化の研究

コミュニケーション能力は、ゾウの最も注目すべき能力の一つである。まずゾウの聴覚についてであるが、ヒトの可聴域は20Hzから20,000Hzであるのに比べ、ゾウは15Hz以下の音声でもコミュニケーションをとることが報告されている (Payne, Langbauer Jr., & Thomas, 1986)。ゾウの最も聞き取りやすい音は1,000Hz (可聴閾 8 dB SPL) であるが、20Hzの音でも50dB SPL 以上あれば聴こえる (Heffner & Heffner, 1980)。森林では1,000 Hzの音は100m毎に15dB 減衰するが、30Hz以下の音はほとんど減衰しない (Payne, Langbauer Jr., & Thomas 1986)。ゾウの祖先は視界を遮る障害物の多い森林に生息していたことから、植生による減衰がほとんどない低周波音を利用することは適応的であったと言える。また、低周波音は遠方個体間でのコミュニケーションにも利用される。数km離れた位置にいる複数のアフリカゾウの群れの動きが同調しているのが衛星から観測されたが、これは遠方個体間が低周波音コミュニケーションを取っていることの裏付けである (Garstang, 2004)。さらに、アフリカゾウが推定約100頭の他個体の低周波音声を弁別し、さらに他個体の音声を少なくとも12年間記憶していることが、野生ゾウを対象としたプレイバック実験で示されている (McComb, Moss, Sayialel, & Baker, 2000)。

このようにゾウの音声弁別が長期間保持されるこ

とから、ゾウの長期記憶が優れていることが考えられる。ゾウの長期記憶を認知実験により検討した報告が一つある。Rensch (1957) は5歳の飼育下アジアゾウに20対の無意味図形刺激を弁別することを訓練した。訓練完了後、1年の期間を置いて再度テストしたところ、弁別成績は80%以上で、記憶が保持されていたことが示された。ただし Rensch の研究からゾウの記憶能力が他種と比較してどの程度かについて言及することはできない。例えば Fagot and Hook (2006) によるヒヒとハトを対象とした弁別課題と比較すると Rensch の研究では提示した図形の数に極端に少ない。Fagot らの研究ではヒヒには5,000もの刺激を記憶させ、ハトにも1,200の刺激を記憶させている。したがってゾウの記憶能力を他種と単純に比較することは現時点ではできない。ゾウの脳は記憶を司るとされる側頭葉や海馬が大きく発達していることから、ゾウの記憶能力が発達していることが推察されるが、今後さらに検討を進める必要がある。

これまでのゾウの音声に関する認知能力の報告の中で、注目すべきものは、Poole, Tyack, Stoeger-Horwath, and Watwood (2005) による、ゾウが音声模倣能力を有するとするものである。長年アジアゾウとともに飼育されてきたアフリカゾウが、アジアゾウ特有の鳴き声を発声するようになったという事例と、野生のアフリカゾウがトラック音を模倣する事例が確認されている。この音声模倣能力は、ヒトが言語を獲得する上で不可欠な能力とされるが (Hauser, Chomsky, & Fitch, 2002)、この能力は哺乳類においてはヒト、鯨類各種、そしてゾウにのみ報告されており、ヒト以外の霊長類では確認されていない。

ヒトの言語がどのように進化し獲得されてきたのかを探るには、比較認知科学的研究が不可欠である。しかし、これまでに十分な研究データは蓄積されてきたとは言いがたい。ここで、ヒト以外の動物を対象に数量認知を研究することは、言語進化を探る一つの手段と言える (Hauser, Chomsky, & Fitch, 2002)。次節で数量認知研究について言及する。

数量認知と言語の関係

ヒトの数量認知は言語に依存する認知と言語から独立した認知の二種類があるとされている (Hauser, Chomsky, & Fitch, 2002)。言語に依存する数量認知 (たとえば verbal counting) は数量の絶対的な値を把握することができるため、異なる数量の大小判断などが正確である上、数量を情報として他者へ伝達することができる。この数量認知はヒトに特有であるとされるが、言語に依存しない数量認知は

ヒト以外の動物種も共有するとされている (Hauser, Chomsky, & Fitch, 2002)。言語に依存しない数量認知では数量は量的に表象される (Dehaene, 1997)。この場合、だいたいの大小弁別は可能であるが、数量の差が小さくなるにつれ、あるいは弁別する数量の総量が大きくなるにつれて弁別が困難になると報告されている。このように言語能力は数量認知を発展させるのに重要な能力とされ、共進化の関係にあるとする説がある (Hauser, Chomsky, & Fitch, 2002)。従ってヒトの数量認知と他種の数量認知を比較検討することは、ヒトの言語進化を明らかにする上でも重要な課題である。

相対的数量判断

(Relative numerosness judgment)

数量認知の研究はこれまで多くなされてきたが、中でも頻繁に用いられる課題に相対的数量判断課題が挙げられる。相対的数量判断 (Relative numerosness judgment) とは、2つの異なる数量を提示されたとき、その大小を弁別することを行う (e.g., Davis & Perusse, 1988; Dehaene, 1997; Tomasello & Call, 1997)。相対的数量判断研究はこれまでに多くの種を対象に行われてきた。Beran (2001) はチンパンジーに、2つの容器にそれぞれ1から8つの報酬 (干しぶどう) を一つずつ入れていく様子を見せ、どちらか一方を選択させた。結果、2匹のチンパンジーは70%以上の確率でより多くの数量が入れられた容器を選択した。またゴリラやオランウータンに2つの容器に異なる数量のレーズンを入れたものを提示したところ、訓練後、やはり70%以上の確率でより多くの数量が入れられた容器を選択できることが示された (Anderson, Stoinski, Bloomsmith, Marr, Smith, & Maple, 2005; Anderson, Stoinski, Bloomsmith, & Maple, 2007)。同様の研究はリスザル (Terrell & Thomas, 1990; Thomas & Chase, 1980) などの霊長類のほか、イヌ (Ward & Smuts, 2007) やハト (Olthof & Roberts, 2000) など多くの種を対象に行われてきた。またチンパンジーを対象にCRT画面上に2つの異なる数量の視覚刺激を提示し、その大小判断を課す実験方法も報告されている (Tomonaga, 2008)。

いずれの研究においても着目すべき点は、提示された2つの数量の差が大きいほど弁別成績が高く、また総量が小さいほど弁別成績が高いが、差が小さくなるか、あるいは総量が大きくなるにつれて、徐々に成績は低下するという成績傾向である。こういった成績傾向は差の効果と総量の効果といわれ、これまでに対象とされたすべての種に共通に見られた。

さらに絶対的な差ではなく、相対的な差の効果を検討するのにしばしば相対比 (提示した数量のうち小さい値を大きい値で割った値) が用いられる。先行研究ではこの相対比と成績の間に負の相関が見られることがしばしば報告される (e.g. Tomonaga, 2008)。

動物の弁別成績がこれらの要素に影響されるしくみは、彼らの数認識の方法にあると考えられている。つまり、「動物は数量を量的に認識している」というのである (the accumulator model; e.g., Dehaene, 1997; Gallistel & Gelman, 2000; Wynn, 1998)。私たちヒトは数に「1, 2, 3, ...」というようにラベル付けして認識するため、たとえば「5と6」の差も「99と100」の差もいずれも「1」という確定的な数として認識できる。しかしラベル付けの手段を持たない動物は、数を量的なあいまいなものとして認識するため、相対的な差が小さい「99と100」の弁別よりも、相対的な差が大きい「5と6」の弁別の方が容易だろうと考えられる。このように総量の効果が説明できる。同様に、ヒトのように「1と6」の差は「5」、「5と6」の差は「1」というように、確定的な数で認識できれば、その量的な違いに弁別の難易度は左右されない。一方それらを曖昧にしか認識できない動物にとっては差が大きい「1と6」の方が弁別は容易になるのである。これが差の効果である。また、これまでの研究により、動物には弁別が比較的正確に行える数量の限界があり、その値は「4」程度とされている。これはヒトの幼児にもあてはまり、言語獲得以前の幼児の相対的数量判断にも差や総量の効果が見られた (Feigenson, Carey, & Hauser, 2002; Kobayashi, Hiraki, & Hasegawa, 2005; Uller, Carey, Huntley-Fenner, & Klatt, 1999; Xu & Spelke, 2000)。

アジアゾウの相対的数量判断研究

私たちはアジアゾウを対象に相対的数量判断の研究を行った (Irie-Sugimoto, Kobayashi, Sato, & Hasegawa, 2009)。先にも述べたように、ゾウは多様な音声コミュニケーションが報告されており、数量認知が言語と数量認知が共進化の関係にあるとするならば、ゾウや鯨類のように音声模倣が報告されている種を研究することは重要である。

実験ではアジアゾウに何も入っていないバケツを2つ提示し、それぞれのバケツに好物であるバナナやりんごなどの報酬を1つずつ異なる数量分落として入れる様子を見せた。その後、どちらか一方を選択し、中の報酬を消費することを許可すると、ゾウは70%以上の確率で数の多いバケツを選択した (Figure 2 参照)。ここで着目すべき点は、ゾウの成績が差

Figure 2. Two empty buckets were filled with baits while the subject was watching. The subject was allowed to consume the baits from one of the buckets after the presentation.

や総量の影響を受けなかったことであった。すなわち、ゾウは提示された2つの数量の差が小さくなくても、また総量が大きくなっても、その弁別成績は影響されなかったのである。したがって、ゾウの数量認識の方法が他種と異なることが示唆された。

しかしこの実験方法には問題点も挙げられる。この実験方法では提示される刺激に「数情報」（報酬がパケツにおとされる回数。）と「量情報」（報酬が入られるのにかかる提示時間）の両方が含まれると考えられる。量情報に関しては報酬を落とす間隔をランダムにするなどの対処をとったが、確実に統制されたとは言いきれない。今後は量情報をより確実に統制できる実験方法で追試していく必要がある。そこで現在、視覚的図形の数量情報を再生するようゾウにオペラント訓練を施している。具体的には、描かれた図形の数だけ、ハンコを押すという動作である。この実験が成功すれば、ゾウの数量表象をより具体的に検討することができるだろう。

おわりに

これまでヒトと同様の言語および数量認知を持つ動物種は報告されていない。しかし近年、言語獲得に必要な不可欠とされる音声模倣能力をゾウが有すると報告され、そのコミュニケーション能力についても注目を集めている (Poole, Tyack, Stoeger-Horwath, et al., 2005)。また、ゾウは先行研究において鏡映像自己認識能力 (Plotnik, de Waal, & Reiss, 2006) や高い記憶能力を有すること (McComb, Moss, Syialel, & Baker, 2000; Rensch, 1957) が報告されているほか、神経解剖

学的にも陸上動物最大の脳を持ち (Jerison, 1974)、さらに霊長類の手と同等の物体操作が可能な鼻を持つなど、認知能力が高度に発達している可能性が指摘されている (Irie & Hasegawa, 2009; Sukumar, 2004)。以上のことからゾウが他の動物種と比較して、より発達した数量認知を持つと予測され、それを実証的に検討することの意義は大きい。

ゾウは世界各国の動物園やサーカスで飼育されている。しかしその飼育方法は安全上確立されているとは言えず、どの国においても飼育員がゾウの攻撃を受けるといふ事故が絶えない。ゾウは成長するとメスでも3トンを超える巨体を持つため、安全に飼育するためにはよく馴致して、号令を聞くように訓練しなければならない。

ゾウの飼育方法には直接飼育法と間接飼育法の2種がある。直接飼育法は、飼育員がゾウと同じ空間に入り、ゾウの体に直接触れながら馴致の訓練を行うものである。一方、間接飼育法は、柵越しにターゲットを提示し、そのターゲットと号令に対してゾウが要求された行動を示すように訓練する方法である。飼育員の安全を考えると後者がより好ましいとされる一方、直接飼育法ではより細かにゾウをコントロールすることが可能なほか、群れで生活するゾウにとってヒトと触れ合う機会を増やすことは精神衛生上有益ではないかとする意見もある。

ゾウの飼育法は日本国内においても各園間で異なり、どの飼育法が最適かの検討はされていない。また、ゾウの飼育下における繁殖成功例は数少なく、特にアジアゾウにおいては過去3例である。そのうち1例では母ゾウによる育児が成功しているが、他2例は人工保育で、1例では子ゾウは2歳未満で死亡した。その原因の1つは、ゾウという種について、生態学的にも行動学的にも未解明の部分が多いことがあげられる。したがって、ゾウの認知能力を対象とした基礎研究は、ゾウを種として理解し、その飼育環境を最適化させる上でも重要であると言える。

謝辞

本論文は日本学術振興会特別研究員奨励費の助成を受けたものである。多くの貴重なアドバイスを下さった友永雅己編集委員長と2名の匿名の査読者、また指導教員の長谷川寿一先生に感謝いたします。

引用文献

- Anderson, U. S., Stoinski, T. S., Bloomsmith, M. A., & Maple, T. L. 2007 Relative Numerosity Judgment and Summation in Young, Middle-Aged, and Older Adult

- Orangutans (*Pongo pygmaeus ablii* and *Pongo pygmaeus pygmaeus*). Journal of Comparative Psychology, **121**, 1-11.
- Anderson, U. S., Stoinski, T. S., Bloomsmith, M. A., Marr, M. J., Smith, A. D., & Maple, T. L. 2005 Relative Numerousness Judgment and summation in young and old Western Lowland Gorillas. Journal of Comparative Psychology, **119**, 285-295.
- Beran, M. 2001 Summation and numerosness judgments of sequentially presented sets of items by chimpanzees (*Pan troglodytes*). Journal of Comparative Psychology, **115**, 181-191.
- Davis, H. & Perusse, R. 1988 Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. Behavioral and Brain Sciences, **11**, 561-615.
- Dehaene, S. 1997 The Number Sense. New York, Oxford University Press.
- Douglas-Hamilton, I. & Douglas-Hamilton, O. 1975 Among the Elephants. Viking Press.
- Douglas-Hamilton, I., Bhalla, S., Wittemyer, G., & Vollrath, F. 2006 Behavioural reactions of elephants towards a dying and deceased matriarch. Applied Animal Behaviour Science, **100**, 87-102.
- Fagot, J. & Cook, R. J. 2006 Evidence for large long-term memory capacities in baboons and pigeons and its implications for learning and the evolution of cognition. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **103**, 17564-17567.
- Feigenson, L., Carey, S., & Hauser, M. 2002 The representations underlying infants' choice of more: Object Files Versus Analog Magnitudes. Psychological Science, **13**, 150-156.
- Gallistel, C. R. & Gelman, R. 2000 Non-verbal numerical cognition: from reals and integers. Trends in Cognitive Sciences, **4**, 59-65.
- Garstang M. 2004 Long-distance, low-frequency elephant communication. Journal of Comparative Physiology A, **190**, 791-805.
- Hart, B. L., Hart, L. A., & Pinter-Wollman, N. 2008 Large brains and cognition: Where do elephants fit in? Neuroscience & Biobehavioral Reviews, **32**, 68-98.
- Hauser, M. D., Chomsky, N., & Fitch, W. T. 2002 The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? Science, **298**, 1569-1579.
- Heffner, H. & Heffner, R. 1980 Hearing in the Elephant (*Elephas maximus*). Science, **208**, 518-520.
- Irie-Sugimoto, Kobayashi, Sato, & Hasegawa 2009 Relative quantity judgment by Asian Elephants (*Elephas maximus*). Animal Cognition, **12**, 193-199.
- Jerison, H. J. 1974 Evolution of the brain and intelligence. Academic Press.
- Kobayashi, T., Hiraki, K., & Hasegawa, T. 2005 Auditory-visual intermodal matching of small numerosities in 6-month-old infants. Developmental Science, **8**, 409-419.
- McComb, K., Moss, C., Syialel, S., & Baker, L. 2000 Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants. Animal Behaviour, **59**, 1103-1109.
- Olthof, A. & Roberts, W. A. 2000 Summation of Symbols by Pigeons (*Columba livia*): The Important Number and Mass of Reward Items. Journal of Comparative Psychology, **114**, 158-166.
- Payne, K. B., Langbauer, W. R., & Thomas E. M. 1986 Infrasonic calls of the Asian elephant (*Elephas maximus*). Behavioral Ecology & Sociobiology, **18**, 297-301.
- Plotnik, J. M., de Waal, F. B. M., Reiss, D. 2006 Self-recognition in an Asian elephant. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **103**, 17053-17057.
- Poole, J. H., Tyack, P. L., Stoeger-Horwath, A. S., Watwood, S. 2005 Animal Behaviour: Elephants are capable of vocal learning. Nature, **434**, 455-456.
- Povinelli, D. J. 1989 Failure to find self-recognition in Asian Elephants (*Elephas maximus*) in contrast to their use of mirror cues to discover hidden food. Journal of Comparative Psychology, **103**, 122-131.

- Rensch, B. 1957 The intelligence of elephants. *Scientific American*, **196**, 44-49.
- Rohland, N., Malaspinas, A. S., Pollack, J. L., Slatkin, M., Matheus, P., & Hofreiter, M. 2007 Proboscidean Mitogenomics: Chronology and Mode of Elephant Evolution Using Mastodon as Outgroup. *PLoS Biology*, **5**, 1663-1671.
- Shohani J., Kupsky, W. J., & Marchant, G. H. 2006 Elephant brain Part I: Gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, **70**, 124-157.
- Sukumar, R. 2003 *The Living Elephants; Evolutionary Ecology, Behavior, and Conservation*. Oxford University Press.
- Symington, M. M. 1990 Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, **11**, 47-61.
- Terrell, D. F. & Thomas, R. K. 1990 Number-related discrimination and summation by squirrel monkeys (*Saimiri sciureus sciureus* and *S. boliviensis boliviensis*) on the basis of the number of sides of polygons. *Journal of Comparative Psychology*, **104**, 238-247.
- Thomas, R. & Chase, L. 1980 Relative numerosness judgments by squirrel monkeys. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **16**, 79-82.
- Tomasello, M. & Call, J. 1997 *Primate Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Tomonaga, M. 2008 Relative numerosity discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence for approximate numerical representations. *Animal Cognition*, **11**, 43-57.
- Uller, C., Carey, S., Huntley-Fenner, G., & Klatt, L. 1999 What representations might underlie infant numerical knowledge. *Cognitive Development*, **14**, 1-36.
- Ward, C. & Smuts, B. B. 2007 Quantity-based judgments in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition*, **10**, 71-80.
- Wittemyer, G., Okello, J. B. A., Rasmussen, H. B., Arctander, P., Myakaana, S., Douglas-Hamilton, I., & Siegismund, H. R. 2009 Where sociality and relatedness diverge: the genetic basis for hierarchical social organization in African elephants. *Proceedings of the Royal Society B*, published online, doi:10.1098/rspb.2009.0941
- Wynn, K. 1998 Psychological foundations of number: numerical competence in human infants. *Trends in Cognitive Sciences*, **2**, 296-303.

(2009. 8. 31 受稿, 2010. 2. 17 受理)