総説

チンパンジーの聴覚、音声知覚、発声
—ヒトの音声言語の起源を求めて

小 嶋 祥 三

ABSTRACT. Audition, speech perception and phonation of the chimpanzee were studied to understand the course of evolution of human speech. (1) The chimpanzee showed W-shaped auditory sensitivity which is similar to that of monkeys and different from that of humans. The origin of the 4 kHz dip was discussed. (2) The discrimination of vowels and consonants was studied using a reaction time task. The chimpanzee required long latencies in discriminating [i] from [u] and [e] from [o]. The relationship between the auditory sensitivity and the perception of vowels was discussed. The chimpanzee was reported to make use of the pitch and the 3rd and the 4th formants to normalize vowels. The chimpanzee showed categorical perception of the voicing and the place-of-articulation features of stop consonants. (3) The chimpanzee did not utter [i] and [e]. The small pharynx was suggested to be responsible for this repertoire of vowel-like sounds. The relationship between perception and production of vowels was discussed and it was suggested that the evolution of audition was matched to that of phonation. The difference in the vocal development between chimpanzees and humans was also discussed. (4) Auditory cortical neuronal responses of the Japanese monkey to conspecific coo sounds were reported. The neural lateralization of vocal reception in primates was discussed.

はじめに

音声言語を操ることはヒトのみが持ち得た真に素晴らしい能力である。これはヒトと他の動物を分けるものであるが、進化の結果と考えられる。それゆえヒト化の研究の中で、音声言語の起源や進化は、もっとも重要なテーマの1つである。この問題には2つのアプローチがある。その1つは化石人類による研究で、もう1つは類人猿とヒトの比較研究である。前者についてはLiebermanら

の研究(Lieberman, 1975; 1984)が有名であるが、発声や聴覚に関わる構造は化石として残り難いので、その復元には困難がつきまとう。また音声言語は単なる声道の問題ではないので、化石人類の身体のみならず、生活のあらゆる面の復元が必要であるという意見は納得できる。

筆者は後者の類人猿(チンパンジー)とヒトの比較研究のアプローチをとってきた。無論この2つのアプローチは補足的な関係にあり、何れも必

Audition, Speech Perception and Phonation of the Chimpanzee: A Search for the Origin of Human Speech
Shozo KOJIMA, Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi, 484 Japan.

〒484 犬山市官林 京都大学霊長類研究所

要である。比較という立場からは、チンパンジーなどサルとヒトの音声コミュニケーションとヒトの音声言語の関係が当然問題になる。Noback (1982)によると、それについては3つの立場がある。第1はヒトの音声言語はサルの発声行動から進化したとする立場、第2はヒトの音声言語はサルの身振りや身体の運動から進化したものであり、発声からではないとする立場、第3はヒトの音声言語はヒトで新たに成立したものであり、サルとは殆ど関係ないとする立場である。無論この中のある立場が正しいとする決定的な証拠があるわけでない。筆者としては、音声言語の起源や進化を検討する手がかりの豊富さから、第1と2の立場を念頭において研究を進めてきたし、今後も研究を続けるつもりである。

ヒトの音声言語の起源や進化の理解という大問題を遠い目標にして、主としてチンパンジーの聴覚、音声知覚、発声（ここでは調音に対立するチームではなく、一般的な意味で使用する）の実験的研究を行ってきた。ここでは今までに得た結果を簡単に紹介し、主に現在行っている実験と今後行うべき研究等について、つまり短、中期的な目標について実験計画の形で述べたい。この様に書くと、大問題を前にして自らの立場を限定し過ぎているという批判を受けることになるだろう。その批判は正当である。音声言語の起源といった大問題の理解については総合的なアプローチが絶対に必要である。その点を忘れたことはないつもりである。筆者にとって問題はテーマにあり、個々の研究方法にはない。解決に少しでも役立つならば、あらゆることを利用したいと考えているし、またそうしなければならない。したがって××学的××学といった研究上の立場を強調することでこの問題が解決すると考えていない。霊長類学は総合科学であり、成熟した総合科学では立場の相違は小さな問題である。そのような立場からヒトの音声言語の辿った道を跡づけたいと思っている。ただ、一人であらゆる側面に等しく関わることは難しい。フィールドでの研究や解剖学的な研究、または70年代から80年代前半にかけて隆盛を極めたチンパンジーの「言語」研究等については共同研究を指向しており、今回は触れず別の機会に論

じたい。ここでは主として音声学的な、あるいは音声科学的なアプローチについて述べる。

ヒトと音声言語

ヒトにとって音声言語が重要であることはいくまでもない。音声言語によりヒトは短時間に多くの情報を伝達することが可能になった。この点は余り強調されないので、ここでLieberman (1975)の考えを紹介しておく。ヒトが話す場合1秒間に20-30の音素が含まれるという。ところが個々の音を同定出来るもっとも速い率は1秒間に7-9要素である。したがってヒトの音声言語では短時間に大量の情報伝達が行われる。これを可能にするのがencodingとdecodingの能力で、音素同士が融合し音節が交信の単位となる。たとえばbatという語で、どこまでが[b]、どこからが[æ]の音であるかは特定できないという。

音声言語はヒトのコミュニケーションに使われるばかりでなく、認知や思考などあらゆる面で重要な役割を演じている。ヒトは音声言語を話し、また理解するようにプログラムされており、適切な環境の下でそれは発現する。適切な環境が必要なのは、オオカミが育てたヒトの幼児の例などが示している。世の親にとって最大の関心事の一つは子供の音声言語の発達である。このようにヒトの言語は基本的には音声言語であり、音声言語はヒトという種の特感、運動、認知能力に根ざしており、これなしに少なくとも現生のヒトを考えることは難しい。筆者が聴覚—音声という交信のチャンネルにこだわる理由は正にその点にある。

コミュニケーションは任意の刺激の体系によっても成り立つと考えがちであるが、そうではない。モールス信号は確かに機能したが、スピードが遅く、発信—受信には極度の注意の集中が必要で、とても日常の使用には耐えないという。その刺激の生成、受容の容易さといった側面の考慮は不可欠である。チンパンジーの「言語」研究の一部では、この点が全く抜け落ちているので、ここで強調しておく。言語音が任意のものでなく、ヒトという種に根ざしている証拠として次のことがいわれている。どの様な言語の下で育とうとも、獲得

される言語音には万国共通の順序があり、初めは [m], [p], [a] であるという。また使われる音には階層性があり、ある音は大部分の言語にみられるが、他の音はその様なことがない。母音でいえば [a], [i], [u] は基本母音で、ほとんどすべての言語に共通してあるが、[e], [æ] を持たない言語はある。この様な階層性は言語音が任意に選択されるということからは考えにくいだろう。

前置きはこれぐらいにして本題にはいる。筆者の得た実験事実を紹介するが、その手続きなどの詳細は文献のところに挙げてある論文（小嶋，1986，1987，印刷中の2論文；小嶋他，1987；Kojima，1987）を参照されたい。

チンパンジーの聴覚の基本特性

聴覚の基本特性は、刺激（絶対）閾、弁別閾の測定などにより明らかにされる。刺激閾は刺激の存在を知覚できるもっとも弱い刺激の強さをいい、弁別閾は、例えば周波数弁別であれば、二つの純音の周波数の違いを区別できる最小の差をいう。つまり分解能を意味するが、強度、時間、空間（音源定位）などいろいろな次元が考えられる。また音の高さ、大きさは、それぞれ物理的な刺激の周波数、強度への感覚面の対応をいう。ここで紹介する実験結果は殆ど反応時間法で得られたものなので、課題を簡単に説明しておく。反応時間法の刺激には背景刺激と標的刺激がある。刺激閾の測定では、背景刺激はランプ、標的刺激は純音である。先ず背景刺激のランプがつき、チンパンジーはキイを押しさげる。ランダムな時間（2－6秒）の後に標的刺激が提示される。標的刺激を知覚したらできるだけ早くキイから手を離すように訓練されている。標的刺激を検出する潜時（反応時間）が音の大きさの感覚を表す。弁別閾や音声知覚の測定では、背景刺激は共に聴覚刺激である。キイを押すと1秒毎に背景刺激（たとえば母音の [a]）が2－6回提示され、その後標的刺激（たとえば母音の [i]）に変化する。チンパンジーはこの変化を知覚したらできるだけ早くキイから手を離すように訓練されている。背景、標的刺激の相違の検出に要する反応時間が、この2つの刺激の類似度を表す（図1参照）。

図1 弁別閾の測定や音声知覚の研究で用いられる反応時間課題。Tb：背景の聴覚刺激。Tt：標的の聴覚刺激。RT：反応時間。（小嶋他，1987より。）

図2は反応時間法で測定された2頭のチンパンジーとヒトの音の大きさの等感曲線である。つまり同一線上の点は等しい音の大きさの感覚を持つ。反応時間800ミリ秒を刺激閾と定義すると、各グラフのもっとも下の線は、各周波数での刺激閾を結んだもの、すなわち聴感度曲線である。

このグラフからは次のことが分かる。1.チンパンジーは32KHzの音を聞くことができるが、ヒトの上限は16KHz程度である。2.チンパンジーは低い周波数（250Hz以下）への感度がヒトに比べて劣る。3.チンパンジーでは1K，8KHzの音に対する感度はよいが、2K，4KHzへの感度は低下する。したがってW字型の聴感度を示す。W字型の聴感度はサルに広くみられる（筆者のニホンザルでの測定では感度低下のピークが6KHzになった）。これに対してヒトは一般にU字型の聴感度を持ち、2K，4KHzでもっとも感度がよい。

図3に1頭のチンパンジーの周波数弁別の実験結果を示す。標準刺激1KHz，70dB SPL（音圧レベル）での結果である。差の検出率50%をもって弁別閾とすると、その値はおよそ10Hzである。同じ条件でヒトのデータを得ていないが、一般に2,3Hz程度なので、チンパンジーの周波数分解能はヒトより劣る。しかしながら Sinnott et al., (1985, 1987)の報告するマカクのそれよりは小さな値である。

Masterton et al., (1969)によると、高い周波数への感度は音源定位に関係し、両耳間の距離と相関する。つまり両耳間の距離がないと音の到達の時間差が小さく、音源定位にそれを利用できない。高い周波数の音では両耳間で強度差がでや

図2 チンパンジー（左2つ）とヒト（右）の音の大きさの等感曲線。各グラフで最も下の線が刺激閾を結んだ聴感度曲線。チンパンジーはW字型になる。グラフ内の数値は反応時間（ミリ秒）。（小嶋，1987より。）

図3 チンパンジーの周波数弁別。閾値はおおよそ10Hz。標準刺激は1KHz。実線：より低い周波数の比較刺激の結果。破線：より高い周波数の比較刺激の結果。ΔF：標準刺激と比較刺激の周波数の差。

すいので、その様な音に鋭敏になる。では、4 KHz 以下の音への感度、周波数分解能がヒトで優れているが、それは何を意味するか。ヒトの言語音が主として4 KHz 以下であり、微妙な周波数変調や、声道の共振の変化が含まれているので、それは言語音への適応と考えるのが妥当だろう。Beecher (1974)や Stebbins (1973) らによると、多くの新、旧世界ザルがW字型の聴感度を持つ。チンパンジーもこれらのサルと同じであった。したがって、周波数分解能も考え合わせると、ヒトのみが音声言語を持ち、ヒトのみが特異な、しかし自ら発する言語音に一致した、聴覚特性を持っている。音の受容と生成が一致することは、昆虫からは哺乳類までの多くの動物でみられる(Hopkins, 1983)。ヒトもその例外でないといえよう。音声言語と聴覚特性の関係については、音声知覚のところで再び問題にする。

さて、聴感度について次に行うべきことは、2 K, 4 KHzでみられた感度低下の起源を明らかにすることである。それ自体面白い現象であるが、加えてそれはヒトが音声言語を持っていることと深く関係するかも知れないからである。聴覚系は外耳、鼓膜—中耳、内耳、聴覚神経系と大きく区分できる。このどこに感度低下の起源があるのか。外耳では外耳道の共振が問題となる。図4はホル

図4 チンパンジー（上）と3名のヒト（下）の外耳道の共振。
チンパンジーはホルマリン標本。ヒトとチンパンジーでは大きな差はない。

マリン固定されたチンパンジーの標本と3名のヒトの外耳道の共振を測定した結果である。チンパンジーでは、鼻の先に比べて2.5 KHzで約20 dBの利得があり、ヒトと大きな差はない。したがって外耳は2 K, 4 KHzの感度低下の直接的な原因ではない。鼓膜より先の生体内部に起源がある。現在予定しているのは、共同研究者と、ニホンザルの内耳の蝸牛内電位や聴性脳幹反応を記録することである。脳幹反応にはいくつかのピークがあるが、その起源が分かっているのも、その周波数特性を検討することにより、感度低下の起源を明らかにできると期待している。

現在は中耳の伝音機構か、内耳の変換機構の問題と考えている。チンパンジーとニホンザルのデータは、感度低下のピークと外耳道の共振のピーク

クの周波数が大まかに一致することを示した（ニホンザルの外耳道の共振については福田(1959)の研究がある）。つまり、もっとも感度がよい可能性のあるところで、逆に感度が低下している。チンパンジーやニホンザルは、ヒトと異なり、大きな声を日常的に使用する。自ら発する声により、聴覚系、特に内耳の蝸牛の有毛細胞の変換機能が障害（いわゆる騒音難聴）を受ける可能性がある。別の可能性は、この様な障害を防ぐために中耳筋反射などでこれらの周波数の音の伝音を積極的に抑制することである。これに対してヒトの音声は近距離の交信が主であり、音圧レベルも低いので、騒音難聴の様な特殊な場合を除き、感度の低下はみられないのだろう。これはヒトの音声言語の起源をサルの平静な近距離交信の音声に求めた Itani (1963) の説と接点を持つ。

この他に刺激強度、時間的な分解能など基礎的なデータを積み重ねて、ヒトの音声言語との関連を検討したいと考えている。

チンパンジーの母音知覚

聴覚の基本特性がヒトとチンパンジーでは異なっていた。これは当然音声の知覚に反映されるはずである。そこで先ずヒトの母音の知覚を検討した。実験結果を述べる前に、母音の発声（調[構]音を含む広い意味で使用する）とホルマントについて簡単に解説しておく。各々の母音の音質は、喉頭にある声帯の振動によって作られた喉頭原音が、声道のフィルターによって修飾されることにより決定される。声道のフィルター特性は舌の高さ、前後方向の位置などによって形作られる声道の形状によって決まる。フィルターによって強調される点、すなわち共振の起こる点をホルマントというが、下から4つ程度が重要で、特に第1、

図5 右図は音声器官の解剖学を示す。図で右方が顔の前面。ep:喉頭蓋, hp:硬口蓋, l:唇, la:喉頭, nc:鼻腔, oc:口腔, ph:咽頭, sp:軟口蓋, t:舌, te:歯, vc:声帯。後の図にも同じ略号を用いる。右図は音源—フィルター説。A:音声波のスペクトル。B:声道のフィルター特性。C:声帯の振動による喉頭原音のスペクトル。この図および以下の図で、F1, F2, F3は各々第1, 2, 3ホルマント。

第2ホルマントによって各母音の音質は決定される(図5)。興味深いことに、第1, 第2ホルマントによってプロットされた母音の位置は(F1—F2図), 舌の位置をプロットしたものに一致する(図6)。

ヒトの合成母音の知覚が反応時間法による弁別で検討された(合成母音は東大音声言語医研の今泉氏に作成していただいた)。知覚的に類似した母音の弁別には時間がかかることを利用して、チンパンジーの母音の知覚を明らかにできる。図7に2頭のチンパンジーと1人のヒトの結果を、反応時間を類似度の指標としたデンドログラムとノンメトリック多次元尺度構成(MDSCAL)の形式で示す。2頭のチンパンジーに共通してみられ

ることは、[i]と[u], [e]と[o]の弁別に時間がかかることである。つまりこれらの対の母音は互いに類似して聞こえている(3頭目のチンパンジーも同じ結果であった)。F1—F2図からは、チンパンジーには第2ホルマントの軸に沿う母音が類似して聞こえることが分かる。これに対してヒトは母音の弁別が早く、容易であるが、どちらかといえば第1ホルマントの軸に沿う[i]と[e], [u]と[o]の弁別に時間がかかる。なお、ヒトのMDSCALの結果は、軸を回転させるとF1—F2図, したがって舌の位置, に一致することに注意されたい。つまり言語音の生成と受容は一致する。

さてこれらの結果と聴感度はどのように関係するのか。ヒトに比べてチンパンジーでは低い周波数,

図6 右：母音のF1-F2図。 左：母音発話中の舌の位置。音声器官の説明は図5を参照されたい。舌の位置とF1-F2図は一致することに注意。これはスウェーデン語の例で、日本語は少し異なる（電子通信学会編「聴覚と音声」に引用されていた Fant の図を参考にした）。

図7 チンパンジー（左2つ）とヒト（右）の母音知覚の結果。各グラフで上はクラスター分析，下は多次元尺度構成法（MDS CAL）の結果。ヒトではF1-F2図に一致することに注意されたい。上のデンドログラムで数値は類似度（反応時間）を示す。

2K-4KHzの音に対する感覚が悪いことは既に述べた。母音のホルマントの周波数を考えると、[i], [u] の第1ホルマント, [i], [e] の第2ホルマントがチンパンジーにとって聴取のしにくい周波数帯にあることが分かる。[i], [u] と [e], [o] の第1ホルマントの周波数がそれぞれほぼ同じであることを考えると、チンパンジーが [i] と [u], [e] と [o] の弁別に時間がかかるのは、第1ホルマントの聴取に加えて、[i], [e] の第2ホルマントの聴取が悪いからではないだろうか。

この点は、チンパンジーの聴感度に合わせて母音の第1, 2ホルマントを弱めた音声刺激を作成

し、ヒトに聴取させ、チンパンジーと同じ結果になるかを検討すればよい。また、チンパンジーの聴感度を補正するように第1, 2ホルマントを強調し、チンパンジーがヒトと同じ結果を示すかを検討すればよい。

このチンパンジーの母音聴取の結果は何を意味するか、Peterson and Barney (1952) の聴取実験によると、アメリカ人が最も混同することの少ない母音は [i], ついで [u] であった。Lieberman (1975, 1984) によると、この2つの母音は話者の声道の情報を最も多く含むので混同が少ないという。母音 [i] を *supervowel* と呼ぶ研究者もいる。いずれにせよ。ヒトで混同のもっとも少ない

図8 チンパンジーによる、男性と女性の発話した母音の知覚。左、右は各々POPO, PANの結果。各棒グラフで、下の斜線は正解、その上の斜線は母音の違いを見逃したエラー、ハッチは男、女性の声の違いに反応したエラー。上から各々/a/ vs /i/, /i/ vs /u/, /u/ vs /a/ の結果。(POPOのデータが1セッション分消失した。)

母音が、チンパンジーに類似して聞こえることは興味深い。

さて、同じ母音であっても、話者によってピッチなどの音響（物理）特性は異なる。チンパンジーはだれが発しても「a」を「a」として知覚しているのだろうか。この点を検討するために、反応時間課題の背景刺激の母音を、男性、女性の同一の母音にした。チンパンジーがすることは、男女の声の違いを無視して、母音の違いを検出することにある。図8に結果を示すが、チンパンジーは適切に行動できるようだ。すなわち、だれが発音しようとも、「a」は「a」として知覚できるようである。

この問題は母音の正規化に関連する。既に述べたように、母音の音質は主として第1, 2ホルマントによって決まるが、ホルマントが声道の共振の結果生ずるものなので、同じ母音であっても（つまり調音動作は同じであっても）、話者の声道の大きさによってホルマント周波数はずれる。成

図9 男性(M)と女性(F)による母音のホルマント周波数の相違。子供ではさらに高い周波数にずれる。

人男性に比べて、女性さらに子供ではホルマント周波数は高い方に移動する(図9参照)。したが

図10 母音の正規化の実験に使用された11個の合成母音（/o/—/a/の連続体）のF1-F2図。F1, F2については男性(M), 女性(F)の声で同一であるが、基本周波数（ピッチ, F0）が男, 女性で各々100Hz, 180Hzになっている。また第3ホルマント（F3）も同時に変化しており各々2500Hz, 3000Hzである。第4ホルマント（F4）はF3の1.4倍である。

って第1, 第2ホルマント平面上のある点は, 話者によっては, たとえば[o]であったり, [a]であったりする。われわれは日常生活において聞き間違いを頻繁に経験することがないところをみると, 話者に応じてなんらかの補正(正規化)をしているようだ。一般に正規化の手がかりになるのは声のピッチ, 第3, 4ホルマントの周波数といわれる(Fujisaki and Kawashima, 1968)。これらは女性, 子供では高い。この様な正規化の能力は音声コミュニケーションに必要不可欠であり, それがチンパンジーにも備わっているかを検討することは興味深い。(実験は東大音声言語医研の桐谷らとの共同研究として行われた。)

まず同一の第1, 2ホルマントをもつ[o]-[a]の母音の系列を2組合成する(図10)。一方は男性, 他方は女性の声に聞こえるよう, ピッチ, 第3, 4ホルマントが変えてある。この声をヒトの被験者に与え4段階で評定させる([o] 4点, [a] 1点, その間をそれぞれ2, 3点)。2.5を[o]-[a]の境界として, ピッチなどの低い男性の声と高い女性の声で, 境界が移動するか検討する(同定実験)。次にヒトとチンパンジーで上記の反応時間法により, 典型的な[o], [a]とその間の母音を対にして弁別させ, 境界の移動に対応する弁別結果が得られるかを調べる。すなわち, [o]を背景刺激にしたときには女性の声, [a]を背景刺激にしたときには男性の声で, 弁別が悪くなるかを検討する(弁別実験)。

図11に同定実験の結果を示す。明らかに, 女性の声で境界がより高い方にずれているのが分かる。図12, 13にそれぞれヒトとチンパンジーの弁別実験の結果を示す。結果は両者でよく似ており, 上記の予想が裏付けられた。すなわち, チンパンジーはヒトと同様に, ピッチや第3, 4ホルマントをてがかりとして, 母音の(声道の)正規化を行うようである。この問題は被験体を増やしてさらに検討するつもりである。

子音の知覚

次にチンパンジーによるヒトの子音の知覚について述べる。子音は調音の様式と場所, さらに声帯振動の有無によって分類されている。上記の反

図11 母音の正規化の実験結果。ヒトによる同定実験の結果。横軸の刺激番号は図10と同じ。上は最終的に/o/と判断されたパーセント。下は評定の結果。/o/と/a/の境界が男性の声(M), 女性の声(F)で異なり, 後者が周波数の高い方にずれる。

図12 ヒトの弁別実験の結果。左、右は各々は刺激番号3, 10を背景刺激にした結果。前者では男性の声の弁別がよく（刺激番号5で）、後者では女性の声の弁別がよい（刺激番号8, 9で）。

図13 チンパンジーの弁別実験の結果。ヒトと同じ結果が得られている。

図14 チンパンジーによるフランス語の20の子音の知覚。
MDSCALによる分析。丸：閉鎖（破裂）子音。
四角：摩擦子音。三角：その他の子音。（/f/は刺激
音作成に問題があり，/p/との区別が困難であったた
め、白抜きになっている。小嶋他，1987より。）

応時間法により、フランス語の20の子音の間の類似度を測定した結果を図14に示す。調音様式による分類に大まかに一致する。すなわち、[p], [t], [k] などの閉鎖（破裂）子音と[s], [z] などの摩擦子音を両極にして、その間に鼻子音などその他の子音が位置する構造になっている。

続いて閉鎖子音の知覚を検討した。閉鎖子音は調音場所の相違と声帯振動の有無（有聲，無聲）から分類される（図 15 参照）。音響的には，前者は第2，3ホルマントの変移部の周波数が関係し，後者は破裂と声帯振動の開始の時間（voice onset time, VOT）が関係する。ヒトのこれら閉鎖子音の知覚はカテゴリカルであるといわれてきた。すなわち音素間の境界で急激な知覚の変化が生じる。

図15 Aは無声(voiceless)・有声(voiced)と調音場所(place)による閉鎖(破裂)子音の分類(A図下方)と調音場所を示す。/p/, /b/は唇, /t/, /d/は歯茎, /k/, /g/は軟口蓋。Bは無声(/p/, /t/, /k/)と有声(/b/, /d/, /g/)破裂子音の音響特性の違いをソナグラムで示す。/pa/では/p/(図の矢印)と/a/の音の間に空白の時間(VOT)があるが, /ba/ではない。Cは調音場所の異なる破裂子音(/ba/と/da/)の音響特性の相違を模式的に示す。第2, 3ホルマントの変移部の周波数が異なる。図内の数値は刺激番号とF1, F2, F3の周波数(単位Hz)。

中で発達し、聴覚フィードバックを必要とする。狭むカテゴリー間の弁別で成績が向上する。このような範疇的知覚はヒトの言語音に特有といわれたことがあり、動物での研究が興味を持たれた。本研究はその様な動物の中に、ヒトに最も近いと考えられる類人猿（チンパンジー）を加えることになる。（なお、この研究は東京都老人研の辰巳、東

大の桐谷、広瀬との共同研究である。）

図16に3頭のチンパンジーで、反応時間法により6つの合成閉鎖子音を対にして弁別させた結果を示す。有声（[ba], [da], [ga]）と無声（[pa], [ta], [ka]）の区別は各被験体で明瞭であるが、調音場所の違いは一定していない。図17はVOTを連続的に変化させ、[ga]–[ka]の連続体を合

図16 3頭のチンパンジーによる破裂子音の知覚。MDSCALによる分析。各被験体で有声–無声の区別は明瞭である。調音場所については、発話と一致していない。

図17 チンパンジーによる有声–無声破裂子音（/ga/–/ka/）の範疇的知覚。縦軸は子音の違いの検出率。横軸の各刺激対では、VOTは16 msec異なる。例えば、刺激対1はVOT 0 msecと16 msec、刺激対2はVOT 8 msecと24 msec等など。刺激対3にピークがあり、VOT 24 msecが境界と思われる。

図18 チンパンジーによる調音場所の違いに基づく破裂子音の範疇知覚。使用した合成子音（/ba/–/da/）については、図15 C参照。刺激対1は刺激番号1 vs 3、刺激対2は刺激番号2 vs 4、等など。境界は刺激対5（F2: 1600 Hz, F3: 2676 Hz）にある。

成し、反応時間法で弁別させた結果である。各刺激対は物理的には等間隔であるが、知覚的にはそのようなことはない。弁別の容易な対、つまり有声—無声の閉鎖子音の間には知覚的な境界のあることが分かる。図18は第2, 3ホルマントの変移部の周波数を連続的に変え、[ba]—[ba]の連続体を合成し、弁別させた結果である。やはり調音場所の異なる閉鎖音の間にも弁別の容易な対、すなわちピークがあり、境界の存在することが分かる。

図19に有声—無声、調音場所の弁別に要した反応時間を示す。この図からはチンパンジーには調

イブの継時弁別（反応時間法もその一種）以外では、弁別そのものの形成が難しく、また短期記憶の能力も、視覚、空間位置次元に比較して、遙かに劣っていた（Kojima, 1985）。チンパンジーでの研究が待たれる。

チンパンジーの発声

既に述べたように、発声と聴覚系は一致することが多い。いままで述べたような聴覚、音声知覚の特性を持つチンパンジーはどのような発声をするのだろうか。筆者は1頭のチンパンジーを育てる機会を得たので、その音声

発達を追いかけると共に、どのような母音の発声を出し得るかも検討した。

音声発達について述べる前に、チンパンジーが発する母音的な発声について述べておく。養育者がかなり密着して（1日約10時間）音声の観察、記録を行ったが、[i], [e]に聞こえる発声は殆ど、あるいは全く聞かれなかった。[u], [o], [a]と聞こえる発声为主であった。調音動作はヒトの場合と似ており、[u]では口をとがらせ、[a]は口を開けて発した。図20にその

図19 3頭のチンパンジーで有声—無声の弁別（VOT）と調音場所の相違の弁別（PLACE）に要した反応時間。前者の方が弁別は容易である。

音場所の相違に基づく弁別の方が難しいことが分かる。調音場所の違いは第2ホルマントの変移部の周波数の違いなので、周波数分解能の悪いチンパンジーにはその区別は苦手なのかも知れない。動物の範疇的知覚はKuhl (Kuhl and Miller, 1978; Kuhl and Padden, 1983 a, b)らによりチンチラ、マカクで研究されている。何れの場合も範疇的知覚がみられており、本研究のチンパンジーの結果も考え合わせると、それはヒトに特有ではない。

以上母音、子音の知覚について述べたが、チンパンジーの聴覚刺激の短期記憶の能力、複雑で系列的な音の弁別能力など聴認知機能は、音声言語と直接的に関係するので、今後検討が必要である。筆者のニホンザルでの研究では、Go/No Go タ

様な声のソナグラムとFFT 分析の結果を示す。

既に述べたように母音の音質は声道のフィルター特性によって決まる。チンパンジーが[u], [o], [a]しか発声できないことは、彼らの声道の形がヒトと異なることの意味する。発声系の解剖学は、チンパンジーの喉頭の位置がヒトに比べて高いことを明らかにしてきた（図21）。そのために咽頭腔は狭い。このことが[i], [e]を発し得ないことに関係する。母音[i], [e]を発する時にヒトは広い咽頭腔を必要とすることが分かっている（Chiba and Kajiyama, 1941）。上記の解剖学的な理由により、チンパンジーはこれらの母音を発し得ないと思われる。ヒト化の過程で喉頭の位置は下方へ移動し、これらの母音を発声できるようになったのだろう。言い替えるとは

図20 チンパンジー乳児が発した母音的な音声のソナグラム(左)とFFT分析(右)の結果。A, B, Cは各々筆者には[u], [o], [a]と聞こえた。(小嶋, 1986より。)

これらの母音はヒトが最も後になって獲得したものと考えられる。そう考えると既に述べたように, [i]が母音の中で特別な位置にあり, 重要な役割を演じていることは興味深い。

聴覚, 音声知覚との関係からみると, [i]の第1, 2ホルマント, [e]の第2ホルマントの聴取は, チンパンジーの聴覚特性から問題があり, それぞれ[u]と[o]と混同され易いことは既に触れた。チンパンジーはこれらの母音を発声し難く, かつ聞き取り難い。ヒト化では, 喉頭が下降し,

図21 ヒトの新生児(左上), 成人(左下), チンパンジー(右上)の声道の形状。新生児, チンパンジーでは喉頭の位置が高いことに注意。右下はLiebermanらによって復元されたネアンデルタールの声道。これについては議論がある。Lieberman(1975)を参考にした。右が顔前方で, 略号については図5参照。

母音のレパートリーが増えると共に4KHz以下の音の感度も分解能も良くなった。すなわち発声系と聴覚系は一致した進化を示したと考えられる。図22にその点をまとめておく。

さて, 次にチンパンジーの音声発達について述べる。チンパンジーの音声の特徴の1つは, 発声に自発性が乏しいことである。何等かの刺激に誘発されて生じることが多かった。また発する音声 that is 定型的で, バリエアティオも少ない。これらはチンパンジーが音声言語を持ち得なかったことと深く関わっていると思われるので, 強調しておく。情動との結びつきが明瞭でない音声の初期発達を図23に示す。その特徴を挙げると, 1) 0日齢から情動との結びつきの少ない, 穏やかな音声が発せられる。2) 誕生後の0~3週齢では, あまり多く

図22 チンパンジー（上）とヒト（下）の聴感度（左），母音知覚（中左），母音（的）音声（中右），声道（右）の相違のまとめ。声道の図では右方が顔前面。略号については図5参照。ヒト化の過程では図の上から下への変化があったと思われる。

図23 チンパンジー乳幼児の音声発達の模式図。
縦軸は発声頻度。Ⅲ期の音声の増大と、その後の減少に注意。

その様な声は減少し、40日齢あたりで最低になる。この間は様々な働き掛けを行っても音声は誘発され難い。4) 8週齢頃から発声頻度が急激に増加し、20週齢頃までは高いレベルを維持する。この時期にはいろいろな視覚、聴覚刺激に無差別的に反応する。5) 20週齢以降は発声が次第に減少し、低いレベルに落ち着く。接触頻度の高い物や人には反応なくなり、一種の「人見知り」が生ずる。

チンパンジーとヒトの音声発達

はないが、平静な音声を発する。この様な声を誘発するには、チンパンジーが授乳後のゆったりした状態におり、かつ意識レベルが高く、実験者に注意が向いているときに、低く強い声をかけてやるのが有効であった。3)しかし4～7週齢では

はどう異なるのか。Bower(1979)はヒトの幼児の音声発達を2つの時期に分けている。第Ⅰ期のなん語は聴覚フィードバックを必要とせず、聴覚に障害のある子供も発声する。第Ⅱ期のなん語は音声言語に結びつくもので、第Ⅰ期のなん語が衰退して行く

で発達し、聴覚フィードバックを必要とする。筆者の経験では、第Ⅰ期の発声はⅡ期のそれより自発性が之しく、誘発性が高いように思われる。また誘発する条件もチンパンジーの場合と類似している。その意味でチンパンジーの20週齢までの発声はヒトの第Ⅰ期のそれに対応するように思われる。ただしレパートリーはチンパンジーの方がはるかに乏しい。しかし根本的な相違はチンパンジーに第Ⅱ期のなん語がないことだろう。ヒトも発声量が一時期減少するが、再度増加し音声言語を持つようになる。それに対してチンパンジーでは減少したままで回復することがない。これはチンパンジーが音声言語を持ち得なかったことと深く関係するはずだ。

筆者はチンパンジーの発声のオペラント条件づけも行ってみた。発声に随意性や可塑性がなければ音声言語に結び付くことは難しい。チンパンジーにヒトの音声言語を教える試みは、今世紀初頭より行われたが、Hayes夫妻のVikiも含め、ことごとく失敗した。早期の徹底した訓練など行ってみたが、成算があったわけではない。ただチンパンジーの発声のどんな点に問題があるのかを明らかにできるだろう。結果を図24に示す。ミルクとバナナ・リングではそれぞれ[o], [a]と区別して発音することができたが、それは容易でなかった。また子音と母音の音節を随意的に発音することは出来なかった(図25に示すように偶然に音節、この例は閉鎖「破裂」子音と母音的な音声、を発音することはある)。それ以上に重大なことは、チンパンジーの声がかすれ声になり、声帯の振動を伴わなくなることである。つまり声帯振動を随意的にコントロールすることが困難であった。Hayes夫妻のVikiは[m], [p], [k]の音を含む語を喋ったというが、筆者がVikiの声の録音を聞いた限りでは、ヒト

の発音とは大きく異なっていた。Lieberman

(1975)はチンパンジーとヒトの声道の相違を強調するが、音源(特に喉頭の声帯の振動の随意制御)にも大きな違いがある。それらを制御する神経系も含めたシステム全体の相違を問題にする必要があるだろう。

チンパンジーの発声の実験的研究で特に強調しておきたいことは、研究の難しさと、その結果データが少ないことである。理想的には、チンパンジーが様々な声を出し、その各々の音声で声帯の振動の様子、舌や口蓋の運動、声道の形状などが自由に測定されればよい。しかし関西医大の葉山、独協医大の日野原、平林らとの共同研究では、鼻

図24 音声のオペラント条件づけ。ミルクでは[o], バナナ, リングでは[a]と発声するように訓練した結果。横軸は2日ブロック。なおミルクに対する[o]の発声はチャンスレベルより遙かに高い出現率を示したので、図は省略した。

図25 チンパンジーが発した破裂子音と母音の音声による音節の発声例のソナグラム。横線は周波数で単位はHz。小嶋他, 1987より。)

や口からファイバースコープなどいろいろな測定器具が挿入された状態で、発声させることは極めて難しかった。上記の点は発声についてのもっとも基礎的なデータである。この困難を克服する技術革新が必要である。この他に発声末梢系のマクロ、ミクロの解剖学、発声中枢系の生理学的、解剖学的研究が望まれる。

言語と脳；生理学的研究と半球優位

チンパンジーの脳に直接操作を加えることはできない。ポジトロン CT, 核磁気共鳴装置(NMR)など、生体外部より内部の形態や活動状態を自由に観察できる装置を将来導入する必要があるだろう。マカクやリスザルを用いた聴覚や音声知覚の研究はある。しかし視覚系に比べて研究は進んでいないように思われる。今まで述べてきた研究との関連で今後必要と思われるのは、母音の知覚の生理的メカニズムを明らかにすることである。その際 Suga (1986) のコウモリの研究は参考になる。ある種のコウモリは倍音構造の明瞭な定常音, FM 音を発する。その様な音声に対する聴覚皮質の反応を記録すると、個々の倍音でなく、倍音の組合せに応じる神経細胞が、組合せ毎に体系的に並んでいることが分かった。母音のホルマントは倍音ではないが、ホルマントの組合せに応じるニューロンがあれば、それは母音の知覚に関係すると考えてよいだろう。その様な点を将来の目標にして、北大の亀田、鎌田と共同で、倍音構造の明瞭なニホンザルの coo 音（後で述べるが、この音声の知覚には半球優位性がみられる）に対する皮質聴覚野のニューロンの応答を記録した。FM 音のピークが音声の前半にある early high, 後半にある late high と、それぞれの基音と 4 倍音まで、さらに倍音同士の組合せを与えた（図26）。記録されたニューロンの一例を図27に示す。

例を図27に示す。

さて、次に言語と半球優位の関係について述べる。言語音の知覚が特別であることは、範疇的知覚も含めてしばしば主張されてきたが、反証も提出された。しかし言語音の処理が特別であることの揺るがぬ証拠に、言語機能の左半球優位現象がある。この現象がヒト以外のサルにもあるのかを

図26 生理学実験に使用したニホンザルの coo 音 (early high, late high) と合成された個々の倍音のソナグラム。0 はもとの音声。I は基音。II, III, IV はその倍音。

検討することは重要である。ヒトでは一般に両耳分離聴テスト (dichotic listening test) で調べられる。両耳に同時に異なる音声刺激を与え、何れの耳に与えられた音声の再生がよいのかを調べる。右利きのヒトでは一般に右耳 (左半球) に与えられた音声刺激の再生がよい。

最近 Petersen et al. (1978, 1984) によってニホンザルの種特異的な音声 early high coo と late high coo の弁別が左半球優位であるとの報告がなされた。また Heffner and Heffner (1986)

図27 ニホンザルの右の大脳皮質聴覚野のニューロンの純音，coo音，合成coo音に対する応答。小さな点はニューロンの発射を示す。横軸は時間で，各グラフの下は聴覚刺激の提示を表す。Aは純音に対する応答で，500 Hz (上) から3 KHzまでは500 Hz ステップ，3 KHzから9 KHz (下) までは1 KHz ステップで音が与えられた。図でb, l, rは各々両耳，左耳，右耳に純音を与えた時の反応。周波数により興奮性，抑制性の複雑な応答がみられる。両耳の場合は単耳の場合よりも多数回刺激が与えられている。Bはもとのcoo音に対する応答。EH, LHは各々early high coo, late high coo。同じ様な応答がみられる。Cは両耳的に与えられた個々の倍音に対する応答。基音(I)から4倍音(IV)まで使用されている。左はEH, 右はLH。特に2, 3倍音で応答が強い。Dは両耳的に与えられた倍音の組合せに対する応答。IとIVの組合せで反応が小さい。

は左の大脳聴覚野の破壊が，右半球の破壊よりもcoo音の弁別に大きな障害を与えることを見だし，Petersenらの行動実験を裏付けた。これらはヒト以外のサルで確実な半球優位を報告した最初の研究である。

このような事実を受けて行わなければならない実験は，先ずこの現象の再確認である。ニホンザルの行動実験は，左右の耳で別々に弁別を行わせ成績を比較し，右耳（左半球）優位を見いだした。ヒトではこのような手続きでは一側優位は見いださ

れないので、現象の重要性を考えると、追試が必要である。特に多種類の刺激を用意し、どの様な聴覚刺激で一側優位が見られるのかを明らかにしたい。また両耳分離聴テストの動物版を開発する必要がある。生理学的実験では、ピククリン等を用いた可逆的な機能攪乱を利用することが好ましいように思われる。

左半球の機能についてのKimura(1982)の説は言語の起源、進化を考える上で重要である。Kimuraによると、左半球は感覚フィードバックに依存しない、一連の複雑で、自発的な口や上肢の運動に関与する。左半球には動いている身体部位を正確に再現するためのシステムがあり、口や上肢の位置の変化の制御に重要な役割を演じている。したがって、左半球はある種の運動のための半球であり、シンボリックな機能のために特殊化したものではない。Kimuraはこの様な半球優位は、直立二足歩行による上肢の解放、一側の上肢による道具の使用、制作により成立したと考えている。この説では多くのヒトが右利きであることと、多くのヒトの言語半球が左にあることは偶然の一致でなく、左半球の持つ運動機能の2つの表れである。そしてKimuraはヒト化の過程では音声言語の前には長期間の身振り言語があったと推測している。

この説からは、チンパンジーの上肢の一連の運動、利き手、身振りによるコミュニケーションなどが重要な研究対象となる。チンパンジーの「言語」研究の中では、サイン・ランゲージの研究がより重要なものとなる。確かに、図形と物の対応を検討するよりも、その様な運動機能を調べた方が、ヒトの音声言語の起源や進化の本質をつく可能性がある。既に述べたようにチンパンジーの発声には多くの問題がある。その一方フィールドでの研究は、チンパンジーが様々な身振りによるコミュニケーションを行うことを報告してきた。チンパンジーと初期の人類が共有していたのはその様な形態のコミュニケーションだったかもしれない。

おわりに

以上が、チンパンジーとヒトの聴覚、音声知覚、発声などの比較から、ヒトの音声言語の辿った道を明らかにしようとする筆者の試みである。これらの点を要約すると次のようになる。

1) 聴覚については、チンパンジーはヒトよりも低(250Hz以下)周波音、2K-4KHzの音への感度が低く、W字型の聴感度曲線を示す。ヒトではU字型の曲線になり、チンパンジーで感度が低下する2K-4KHzでもっとも感度がよい。W字型の聴感度は多くのサルが持っており、ヒトのみが霊長類の中で特異な聴覚を持ち、音声言語を持つ。つまりこのようなヒトの聴感度は言語音への適応と思われる。今後2K-4KHzでの感度低下の起源を聴覚系の中に求めることが重要である。

2) 音声知覚については、ヒトの母音、子音をチンパンジーとヒトに聴取させ、その相違を検討した。母音知覚については、チンパンジーでは第2ホルマントの相違に基づく母音の弁別、[i]と[u]、[e]と[o]の弁別に長い反応時間が必要であり、これらの対の母音は互いに類似して聞こえていると考えられる。ヒトでは第1ホルマントの軸に沿う母音が類似して聞こえている。ヒトでは[i]、[u]がもっとも混同され難いというデータがあるので、この結果は興味深い。この相違はヒトとチンパンジーの聴感度の相違によると考えられる。また、音声言語によるコミュニケーションに必要な、ピッチ、第3・4ホルマントを利用した母音(声道)の正規化の能力は、チンパンジーにも備わっているようである。

子音については、特に破裂(閉鎖)子音の知覚を検討した。破裂子音を有声・無声、調音場所によって分類すると、チンパンジーでは調音場所の相違に基づく弁別が困難であった。調音場所の相違は、音響的には第2,3ホルマントの変移部の周波数の相違であるので、周波数分解能の劣るチンパンジーでは弁別が難しいと思われる。なお、有声・無声、調音場所の異なる破裂子音の間の知覚は、ヒトと同じ様に、カテゴリーカルであった。

3) チンパンジーの母音的な音声を検討された。[i]、[e]に聞こえる母音はほとんど発せられなかった。これはチンパンジーの喉頭の位置が高く、

咽頭腔が狭いためと考えられる。

ヒト化の過程で、聴覚-発声系は次のように進化したと考えられる。聴覚については、高周波音への感度を失う一方、低、中周波数の音への感度が鋭くなり、周波数分解能も増大した。その結果 [i], [u] の第1ホルマント, [i], [e] の第2ホルマントの聴取が改善された。他方、発声系については喉頭の位置が下方に移動し, [u], [o], [a] の他に [i], [e] の発声が可能になった。したがって、聴覚系と発声系は一致して進化したと考えられる。

音声発達や発声のオペラント条件づけの研究は、チンパンジーの発声に自発性が乏しく、声帯振動の随意制御が困難であることを示した。これらの点の改善は音声言語の成立に必須である。おそらく喉頭の下降と共に、あるいはそれに先だって改善されていたのではなかろうか。

4) Kimura (1982) はヒトの脳左半球の神経心理学的な研究により、進化の過程でそれが手指や口のある種の運動に関与するようになった、という説を唱えた。直立二足歩行、上肢の解放、道具の製作と使用による利き手の成立、身振り語から音声言語への変化というのがこの説の描くシナリオである。チンパンジーの「言語」研究が、彼らの高い認知能力を明らかにした現在、音声言語を運動面から捉え、検討することは重要である。特にチンパンジーの手指の運動、身振りによるコミュニケーション、道具の使用、利き手などの研究は音声言語と結びつき、興味深い。

音声言語の起源や進化という大問題は、聴覚-発声系だけでなく、広い視野から検討されなければならない。今回は主に音声学的なアプローチについて述べたが、その点に関してもいくつかの重要な点が残された。たとえば encoding, decoding, syntax の問題などである。またヒトからサルをみるという立場で比較を行うために、ヒトの特殊性を浮き彫りにしても、チンパンジーそのものが十分に明らかにされていない、という批判があることは承知しているつもりである。その点も含めて多くの点が論じられていない。聴覚-発声系の解剖学・生理学、類人猿の認知能力、社会的行動、音響環境、さらに化石人類の研究などである。

あらためて論じたいと思っている。音声言語の問題は裾野が広く、奥が深い。様々なテーマを持った研究者がこの問題に興味を持たれることを期待している。

文 献

- Beecher, M. D., 1974. Hearing in the owl monkey (*Aotus trivirgatus*): I. Auditory sensitivity. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 86: 898-901.
- Bower, T. G. R., 1979. "Human development." 473 pp. Freeman, San Francisco.
- Chiba, T. and Kajiyama, M., 1941. "The vowel: its nature and structure." 236 pp. Tokyo-Kaiseikan, Tokyo.
- 電子通信学会編, 1980. "聴覚と音声". 580 pp. 電子通信学会, 東京.
- Fujisaki, H. and Kawashima, T., 1968. The roles of pitch and higher formants in the perception of vowels. *IEEE Transactions on Audio and Electroacoustics*, AU-16: 73-77.
- 福田修, 1959. 諸種脊椎動物聴器の計測的研究, 第1編. 日耳鼻, 62, 1846-1862.
- Heffner, H. E. and Heffner, R. S., 1986. Effect of unilateral and bilateral auditory cortex lesions on the discrimination of vocalizations by Japanese macaques. *J. Neurophysiol.* 56: 683-701.
- Hopkins, C. D., 1983. Sensory mechanisms in animal communication. In: "Halliday, T. R. and Slater, P. J. B. eds., Animal behavior, vol. 2, Communication." pp. 114-155. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Itani, J., 1963. Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates*, 4: 11-66.
- Kimura, D., 1982. Neuromotor mechanisms in the evolution of human communication. In: "Steklish, H. D. and Raleigh, M. J. eds., Neurobiology of social communication in primates." pp. 197-219. Academic Press, New York.
- Kojima, S., 1985. Auditory short-term memory in the Japanese monkey. *International J. Neurosci.*, 25: 255-262.
- 小嶋祥三, 1986. チンパンジーの聴覚, 音声知覚, 発声. 日本音響学会音声研究会, S85-88: 687-693.
- Kojima, S., 1987. Hearing in a chimpanzee. *An. Bul. RILP*, 21: 69-73.
- 小嶋祥三, 1987. "霊長類の音声知覚に関する研究". 32 pp. 科研費研究成果報告書.
- 小嶋祥三, 印刷中. "サルの音声発達とヒトの音声言語" 特定研究「咀嚼システムの基礎的研究」総括班編, 咀嚼システムの形成と適応. 同人社, 東京.
- 小嶋祥三, 印刷中. チンパンジーとヒトの聴覚, 音声知覚および発声. 生物科学.
- 小嶋祥三, 辰己格, 桐谷滋, 広瀬肇, 1987. チンパンジーの子音の知覚. 電子通信学会音声研究会, SP86-114: 53-59.

- Kuhl, P. K. and Miller, J. D., 1978. Speech perception by chinchilla: Identification function for synthetic VOT stimuli. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 63: 905-917.
- Kuhl, P. K. and Padden, D. M., 1983a. Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the place feature in macaques. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 73: 1003-1010.
- Kuhl, P. K. and Padden D. M., 1983b. Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the voicing feature in macaques. *Percept. Psychophys.*, 32: 542-550.
- Liebermann, P., 1975. "On the origins of language: an introduction to the evolution of human speech." 196 pp. Macmillan, New York.
- Lieberman, P., 1984. "The biology and evolution of language." 379 pp. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Masterton, B., Heffner, H. and Ravizza, R., 1969. The evolution of human hearing. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 45: 966-985.
- Noback, C. R., 1982. Neurobiological aspects in the phylogenetic acquisition of speech. In "Armstrong, E. and Falk, D. eds., *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts.*" pp. 279-289. Plenum, New York.
- Petersen, M. R., Beecher, M. D., Zoloth, S. R., Green, S., Marler, P. R., Moody, D. B. and Stebbins, W. C., 1984. Neural lateralization of vocalizations by panese macaques: communicative significance is more important than acoustic structure. *Behav. Neurosci.* 98: 779-790.
- Petersen, M. R., Beecher, M. D., Zoloth, S. R., Moody, D. and Stebbins, W., 1978. Neural lateralization of species-specific vocalizations by Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Science*, 202: 324-327.
- Peterson, G. E. and Barney, H. L., 1952. Control methods used in a study of the vowels. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 24: 175-184.
- Sinnott, J., Owren, M. and Hopp, S., 1985. Frequency and intensity discrimination in humans and monkeys. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 78: 1977-1985.
- Sinnott, J., Owren, M. and Petersen, M. R., 1987. Auditory frequency discrimination in primates: Species differences (*Cercopithecus*, *Macaca*, *Homo*). *J. Comp. Psychol.*, 101: 126-131.
- Stebbins, W. C., 1973. Hearing of Old World monkeys (*Cercopithecinae*). *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 38: 357-364.
- Suga, N., 1984. The extent to which biosonar information is represented in the auditory cortex of the mustached bat. In "Edelman, G. M. et al., eds., *Dynamic aspects of neocortical function.*" pp. 315-373 John Wiley & Sons, New York.