第 5 章

コミュニケーション

シロテテナガザル

1　霊長類の音声とコミュニケーション

■動物のコミュニケーション研究

動物の個体間の交渉に関わる動物のコミュニケーション研究は，動物行動学（ethology）と呼ばれる分野においては中心議題の一つである。これは対象が霊長類であっても例外ではない。霊長類学においては，伝統的に動物の個体識別と個体追跡法を用いた直接観察による行動記録を重視してきた。したがって個体をベースとした詳細な行動の記録・分析が数多くなされ，些細な行動の機能に関してまで言及したものが多い。

動物行動学においてコミュニケーションとは「ある動物がある意図をもってある信号を送り，信号の受信者である動物がその信号により行動を変化させること」と定義できる [1]。すなわち動物のコミュニケーションを考える際は，信号の特徴を把握するとともに信号の送り手（送信者）と受け手（受信者）の行動を検討することが基本的なアプローチとなる。コミュニケーションに用いられる信号には，視覚的（visual），聴覚的（auditory），嗅覚的（olfactory），触覚的（tactile），などさまざまな感覚様相（sensory modality）を用いたものが存在するが，霊長類を含めて多くの動物では視覚的，聴覚的なコミュニケーションに関する研究が盛んである。

特に霊長類の野外研究においては，プレイバック実験（playback experiment）と呼ばれる比較的簡便で有効な野外実験の検証法があるため，聴覚―音声系のコミュニケーションに関して質の高い研究が数多く行われてきた。また霊長類における聴覚―音声系のコミュニケーション研究は，ヒトとの関連性を常に意識されながら行われるために，ヒトの音声言語との連続性を意識した研究が比較的多くほかの動物種と比べてやや特殊な視点に立った研究例が多い。しかしヒトとの連続性を考慮する以前に，サルの音声コミュニケーションを理解するうえで，そのサルの社会構造や生息環境との関連性を考慮することが不可欠である。この章では，筆者が行ってきた野生下におけるニホンザルとテナガザルの音声研究を例に，霊長類の音声コミュニケーションの千差万別なあり方を紹介したい。

■ニホンザルの音声コミュニケーション

ニホンザルの声を思い浮かべられる人は少ないのではないだろうか？

彼らの音声は良く聞けば驚くほどのバリエーションがある。ニホンザルの音声研究は 1960 ～ 70 年代に行われた伊谷純一郎や S. グリーンの音声の分類研究から始まる [2, 3]。特にグリーンはその当時はまだ目新しかったサウンドスペクトログラムを用いて音声を定量的に音響分析し，10 のクラス 41 のサブタイプの音声に分類した。彼の記念碑的な論文の中でも中核をなしているのが，「クーコール（coo call）」と呼ばれる音声に関する章でもっとも多くの紙面を費やしている。このクーコールは，ニホンザルが平静時（群れが森の中で移動中や採食中など）に発せられ野生のニホンザル群を観察すると最も多く聞くことのできる音声である。耳にすると「クー」とやや高い澄み切った響きで聞こえるためこの名前がつけられている（図 1）。群れ生活を営む多くの霊長類，そのほかの動物も，移動の際など群れからはぐれないようにするために盛んにある種の音声を鳴きお互いの位置を確認しあっている。その際に聞くことのできる音声を研究者は「コンタクトコール」と名付けている。ニホンザルのクーコールもこのコンタクトコールの一種で，群れからはぐれないようにするために鳴いていると考えられている。

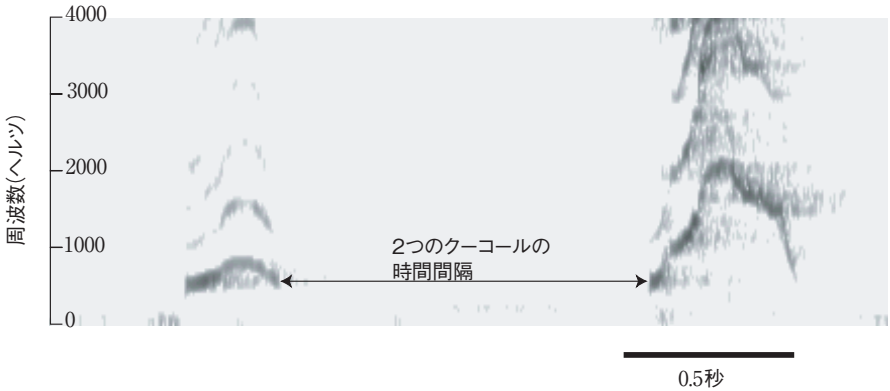

図1　クーコールのサウンドスメクトログラム。縦軸が音の高さ・横軸が時間・色の濃淡が音の強さを示す。図は1頭のニホンザルが連続的にクーコールを2度発声したとき。クーコールの時間間隔は矢印で示された間の時間を表す。

■クーコール・コミュニケーションの「ルール」

さてニホンザルは，このクーコールを群れのメンバー間で「鳴き交わす」。つまりこういうことだ。あるサルAが「クー」とクーコールを鳴く。すると別のサルBが「クー」と返事をする。見通しの悪いような森林ではこういったやり取りを繰り返すことで群れからはぐれないようにしている。筆者を含めニホンザルの野外音声研究が盛んに行われていた鹿児島県屋久島の野生群における研究群において，この音声交換にはある種の「ルール」が存在することが明らかとなった。

京都大学霊長類研究所の杉浦はこの音声交換に「会話的なルール」があることを示した[4]。あるサルAが「クー」と鳴く。するとほかのサルBが「クー」と返答をするのだが，その返答が得られるまでの時間はおよそ0.8秒程度であった。この値は多少の個体差は存在するもののとても安定していた。さらに，もしサルAが他個体からの返答を得られないときは，サルAはもう一度クーコールを発声することが多かった。さらに面白いのが，こうしてサルAが連続的に鳴く場合の時間間隔を測ってみるとその場合は1.5秒程度であった。つまり，サルはむやみやたらに鳴いているわけではなく群れのメンバーの返事を「期待」しているのである。サルが鳴いてもしも返事がなければもう一度鳴く。この音声交換のルー

ルはまるでヒトの会話のやり取りを想起させる。ニホンザルの音声交換には厳密に調整された時間的なルールが存在し，もしもこのルールの中で返答を得られなければサルは群れからはぐれたと判断するのであろう。

さらにこの音声交換の中でクーコールの音質的な変化が伴い，群れからの離脱を効率的に防いでいることも筆者の研究で示された[5]。先ほどの同じサルが2回連続的にクーコールを鳴く場合の，声の変化に注目してみる。録音し詳細な音響分析を行ったところ，最初のクーコールと2回目のクーコールには音響的に明らかな変化が認められた。2回目の音声のほうが，音の長さが長くなり，音の高さが高くなることが観察された。これは，最初クーコールを発声したときに返答を得られないためにすばやく音声の質をより強調された形（長く高い声）に変化させて，群れのメンバーからの返答を引き出そうとしていると考えられた。実際，プレイバック実験によってこの1回目の音声と2回目の音声をそれぞれ別に再生しサルの反応を検討したところ，確かに2回目の強調された音声がよりサルのクーコールを引き出しやすいことが示されたのだった（図2）。

ここまでのクーコール・コミュニケーションをまとめてみよう。見通しの悪い森林に生息する野生ニホンザルはある種のコミュニケーションの会話的ルールを持っている。それはサルが鳴いてある時間的な規則性を持ってお互いが鳴き合うというものであった。もしも返答のクーコールを得られないときはもう一度クー

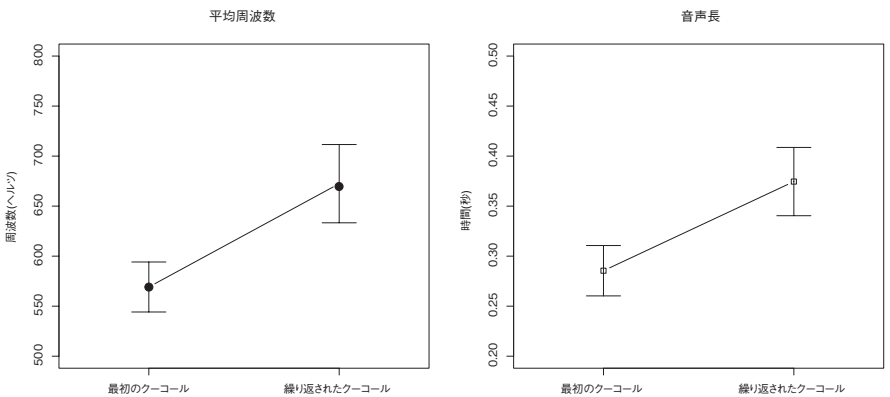

図2　連続的に発声されたクーコールの音響分析の結果。最初のクーコールと繰り返されたクーコールの変化の様子がわかる。対象となった11頭のニホンザルのクーコールの高さ（平均周波数）と長さ（音声長）の平均値と標準誤差を示す。繰り返されたクーコールのほうが高く長い音声になっている。

コールを発声する。その際の音声は強調された形式の音声が発せられ，その音声は他個体の応答を引き出しやすくなっている。このような応答を引き出すための効率的なコミュニケーション体系のもとサルは群れからはぐれることを防いでいるようだ。

このように詳細なクーコール・コミュニケーションの分析から，どうやらニホンザルは群れからのはぐれるというリスクに敏感に反応しそれに伴って効率的にコミュニケーションを行っていることがわかってきた。それでは，実際にはぐれるというリスクはどのような状況で高まるのだろうか？ 次に群れからはぐれるリスクが潜在的に異なりそうな2地域のニホンザル群のクーコール・コミュニケーションの比較研究を眺めてみたい。

■群れからはぐれるリスクと発声

筆者らは群れからはぐれるというリスクは，ニホンザルの遊動する森林内の視界環境によって左右されるのではないかという仮説を検討することにした。つまり，この仮説に従えば，見通しの悪い場所では特にクーコールの発声頻度が高まり，逆に見通しが良い場所ではクーコールの発声頻度が低くなるということが推察される。これを検討するためには，根本的に視界環境の異なる場所に遊動する2群を対象とする必要があった。幸い野生ニホンザルは日本の各地で複数の長期研究が行われており，この仮説を検討するための良い調査地が存在した。前述の屋久島と，宮城県の三陸海岸に位置する金華山島の野生ニホンザル群である。この金華山島には高密度でニホンジカが同所的に生息することもあって草本類などの下草が少ない。また胸高直径の比較的小さい木本類の密度も屋久島に比べて極端に低いことからして，屋久島よりも抜群に視界環境が良いことが知られていた。そこで筆者らはこの両極端な視界環境の差を手がかりに，視界環境の差がクーコールの発声頻度に与える影響を検討した[6]。

まず視界環境が異なるといっても，どの程度どのように異なるのかを確かめておく必要がある。そこで実際の二つの環境の視界環境を定量的に測定することにした。視界環境の測定は，レーザー距離計を用いた以下のような簡便な方法で行った。レーザー距離計とは観察者の位置から目標物までの距離を簡便に計測できる装置である。見通しを定義するために，観測点から最も遠くに見える物体までの

距離を計測しそれをその地点での「見通し」として定義した。そして対象群の遊動域内で無作為に観測点を屋久島で 50 地点･金華山で 80 地点選び出し全体の「見通し」の分布を検討した。

図 3 に屋久島と金華山の「見通し」の分布を示す。図 3 からわかることはまず予想通り金華山に比べて屋久島の視界環境が悪いことである。屋久島においては 20m 前後で見通しが突然悪くなるのに対し，金華山では 37m 前後で視界環境が悪くなることが確認された。さらにその分布の形状も大きく異なることがわかった。屋久島では 20m にピークのある一峰性の分布であるのに対し，金華山では 37m に大きなピークと 140m に小さなピークのある二峰性の分布となった。これは屋久島と金華山の視界環境が程度とともにその様相が異なっていることを示している。つまり屋久島においては 20m 前後で見えなくなるという視界環境が森林内のどこにおいてもほぼ均質に存在しているのに対して，金華山では 37m でいったん見えなくなる比較的見通しの良い視界環境と 140m まで見える極端に見通しの良い二つの環境が存在している。

こうして二つの視界環境の違いを把握した上で，クーコールの発声頻度を検討した。対象にしたニホンザルはこの 2 地域に生息するオトナメスと 3 歳未満のコドモメスである。メスのみを対象としたのはオスに比べて群れとしてのまとまりがよく，クーコールの特徴や機能を考察する上で扱いやすいからだ。さらにコドモを対象にしているのは，コドモはオトナに比べて母親から近距離の場所にいることが多いため，オトナ個体に比べてコドモの発声頻度には視界環境の違いが影響しにくいと考えたからだ。発声頻度は対象個体の 4 種類のアクティビティ（個体の状態・活動性のこと，採食・移動・休息・毛づくろいの 4 種類に分けた）によってそれぞれ計算した。

図 4 にアクティビティごとの発声頻度を示す。この結果を分析したところ，統計学的に屋久島のオトナメスは金華山のオトナメスに比べて，発声頻度が 2 倍ほど高いことが明らかとなった。特に，森林の視界環境が影響しそうな採食中と移動中においてはその傾向が顕著であった。さらに予測どおり，コドモ個体での 2 地域間の発声頻度の差は認められにくいことも明らかとなった。まとめると，採食中や移動中のような視界環境の差が特に影響しそうな場合，屋久島のオトナメスにおいてのみクーコールの発声頻度が高まるということが明らかとなった。

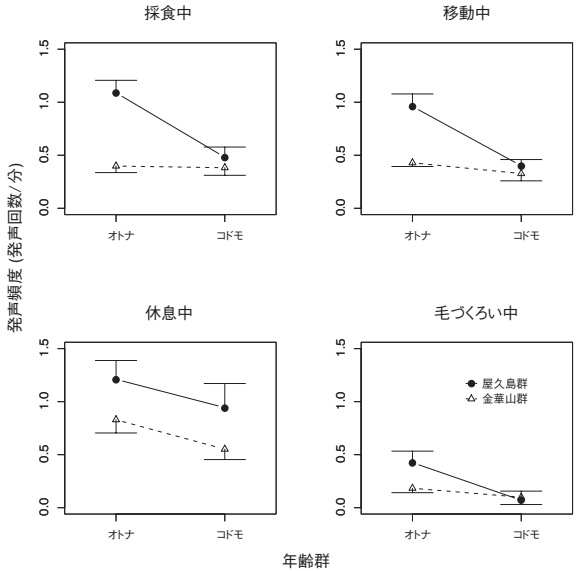

図3　四つのアクティビティごとのクーコールの発声頻度の地域間・年齢群間比較。図は合計28頭の平均値と標準誤差を表す。統計的な分析の結果，採食中と移動中において，屋久島のオトナメスの発声頻度が顕著に高いことがわかった。

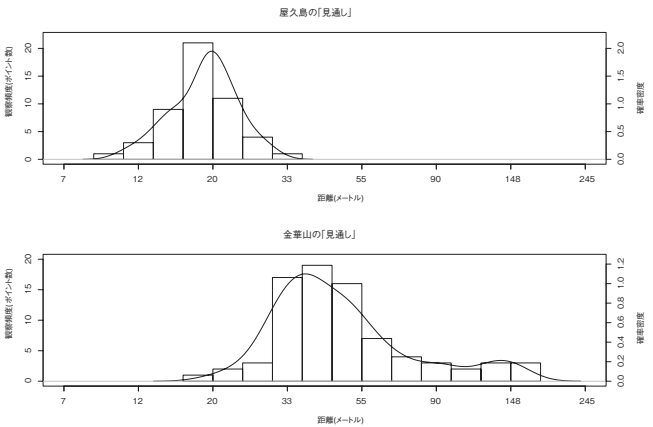

図4　屋久島と金華山における「見通し」。横軸は観測点からの距離（対数プロット）を示し，縦軸は観測点のポイント数を示す。包括線は実際のヒストグラムから計算された確率密度関数を示し，「見通し」の推定分布関数に対応する。包括線は屋久島において20mでピークを持ち，金華山では37mと140mに大きなピークをと小さなピークを持つ。これは屋久島においては20mまで見える環境であり，金華山においては37mまで見える環境と140mまで見える環境の複合環境であることを示す。

■クーコール・コミュニケーションを決定するもの

こうした一連の研究から，どうやらニホンザルは群れからはぐれるというリスクに対して非常に敏感であり，そのリスクを回避できるようにクーコール・コミュニケーションが効率的に調整されていることが伺える。さらにこうしたリスクの程度は彼らの生息環境や群れの個体間関係のあり方などにより決定付けられていることが予想された。

今回対象にした野生群はおよそ40頭の群れであった。森林の中では屋久島においてはおよそ20mで見えなくなり，金華山においては37mほどで見えなくなる。筆者は20mや37mという範囲が彼らの40頭ほどの群れとしての動きを決定しさらに彼らの最適なクーコール・コミュニケーションを決定する要素のひとつであろうと考えている。もちろん視界環境ばかりが要素ではない。しかし，ニホンザルのように比較的大きな群れがはぐれることなく群れとして行動を同じくするためにクーコール・コミュニケーションはその環境や群れのあり方に応じて最適化されている必要があるのだと考えている。

■テナガザルの音声コミュニケーション

すぐさまにテナガザルの声を思いつくことは，やはり難しいだろうと思う。

テナガザルのグループは，中国雲南省の南部からインドネシアのジャワ島やカリマンタン島にいたるまで東南アジアの熱帯林に広く分布している。テナガザル類は体格が6～10kgほどで小柄ではあるが類人猿のグループである。テナガザル属，フクロテナガザル属，クロテナガザル属，フーロック属，と四つの属に分類され研究者間で見解は統一されていないが11種に分けられる[7]。こうした複雑な種分化は類人猿の中では例外的である。社会構造はオトナメスとオトナオスを中心としてそのコドモから構成される2～5頭ほどの小さな一夫一妻型の群れを作るとされており，ニホンザルとはまったく異なっている。完全な樹上生活者であり，名前のとおり長い四肢ですばやく木から木へと飛び移り移動することができる。

テナガザルの音声は，ほかのあらゆる霊長類と比較しても際立って特殊である。テナガザルの音声は，ニホンザルのクーコールのような発声とはまったく異なり，

「音素」と呼ばれる単一の音声を系列的に組み合わせ，「歌」と呼ばれる複雑な音声を生み出す。さらに，その歌は 1km 以上に響き渡るとされておりその伝達距離は霊長類の中では最大級である。またその発声はほとんどが午前中に行われきわめて活動的である。たとえば，筆者らが対象としているアジルテナガザル（*Hylobates agilis*）は夜明け 1 時間ほど前から鳴き始め，複数の群れが歌を鳴き続ける。森全体に鳴り響き，その歌は昼近くまで続くこともしばしばである。

テナガザルの特徴的な発声行動の中でも重要な点が，テナガザルの歌のパターンに見られる音響的に頑健な種特異性である [8]。つまり，テナガザル類はおしなべて活動的な歌を歌うのは間違いないが，その歌の特徴は 11 種に分類される種それぞれでまったく異なるのである。さらに多くの種でその歌のパターンには性差が存在する。特にメスの歌う 10 秒ほどの特殊な歌のパターンはグレート・コール（Great call）と名付けられ，その特徴的な響きに研究者は驚かされる。インドネシアのメンタワイ諸島に生息するクロステナガザル（*Hylobates klossi*）のメスのグレート・コールは地球上の哺乳類の中で最も美しい声であるとまで言わ

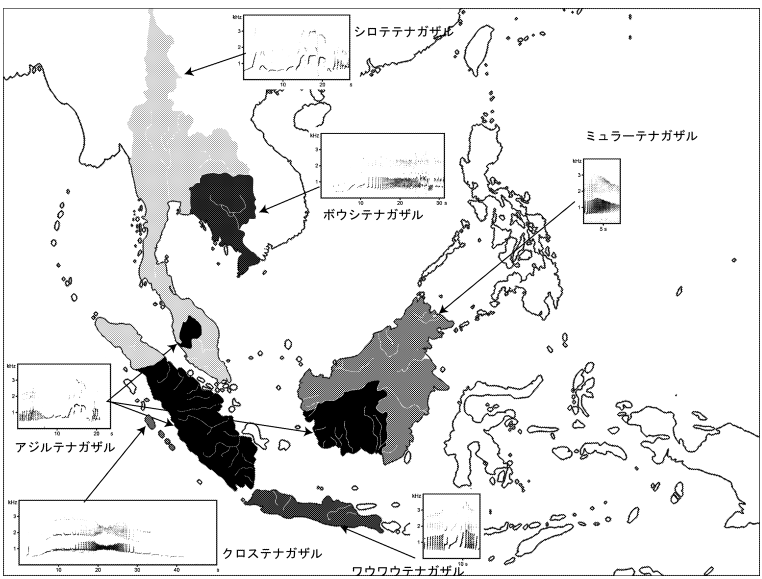

図 5　テナガザル属（*Hylobates*）の分布とその音声サウンドスペクトログラム。それぞれのテナガザル種の生息環境を色で区分けした。ただし，東南アジアの熱帯林は森林伐採が進んでおり図で示された領域すべてに生息しているわけではない。サウンドスペクトログラムはテナガザル属の 6 種のメスに特有な音声（グレート・コール）を示す。

れている。例としてテナガザル属（*Hylobates*）6種のグレート・コールを図5に示めそう。

■テナガザルの歌の機能

さて問題はその特徴的な歌の機能である。これまでに二つの仮説が有力であった。ひとつは行動圏の防衛仮説である。「頑健な」一夫一妻型の社会を形成するテナガザルは隣接群同士で非常に敵対的であるとされている。長距離に伝播する歌は群れ同士の空間的な配置を定め行動圏の確保を行っているとされている。この仮説からすると行動圏の確保という目的につながるので，採食戦略に関係した役割があるともいえる。もうひとつはペア間の結びつきを強めるための絆促進仮説である。この仮説においても「頑健な」一夫一妻という社会が前提となっている。お互い特定の配偶者を確保するためにペア間で鳴き交わしデュエットと呼ばれるオスとメスからなる歌を生み出し，その結びつきを強めていると考えている。この場合は，オスメス間のやり取りに注目されるので，繁殖戦略にかかわる役割があるという立場ともいえる。ただしこの仮説は相反しないような形で解釈することも可能なので，実際はどちらの役割も存在していると考えるのが良いだろう。

しかし，1998年ごろから報告され始めたタイのカオ・ヤイ国立公園におけるシロテテナガザルの長期研究から，仮説の前提に見直しが迫られている[9]。近年の報告によれば「頑健」とされた一夫一妻制は必ずしも成り立たないらしい。W.ブロッケルマンが中心となり長期調査を行ってきたカオ・ヤイのシロテテナガザルはかなりの割合で「多夫一妻」の群れが存在しているらしい。さらにオスの移出入も比較的高頻度で観察されており，ペア以外での交尾も確認されている。最新の国際霊長類学会の発表によれば，ドイツの研究グループはDNAによる父子判定を行い婚外子の存在も確認した[10]。こうした状況を受けV.ソマーらはテナガザルのメスの歌の機能にはメスを獲得するためのオス間競合をあおる役割があるのではないかと提案している[11]。いずれにせよ実証的なデータがあまりにも乏しいため結論付けられないが，今までのモデルでは説明がつかないことは重要な点である。

■「広告的な」歌――野性アジルテナガザルの歌の個体性の研究を例に

以上のように，彼らの社会構造に応じて特徴的な歌の機能・役割がさまざまに議論されている。とはいえ，歌の機能が議論の最中であっても彼らの歌が長距離に伝播するのは間違いなく，その音声はペアであろうがなかろうが同じ群れのメンバーのみに伝えているとは考えにくい。明らかに隣接群あるいは周辺に存在するすべての個体に自らの存在やその状態を知らせていると考えるのが自然であろう。こういった音声のことを動物行動学的には「広告（advertisement）的」な音声であると言うことがある。音声の機能は完全にはっきりしていないが，少なくとも自らの存在を周囲に伝えているのなら，その音声にはサルの個体ごとの特徴が顕著に現れるはずだ。こういった音声に含まれる音響的な特徴を「音声の個体性（vocal individuality）」と呼ぶことにしよう。テナガザルの歌のような長距離に伝播する広告的な音声には，音声の個体性がはっきりとあらわれることが予測される。そして，個体性が歌のどのあたりにあらわれやすいのかを検討することで彼らの複雑な歌の構造や機能の解明に近づけるのではないかと考えた。

筆者らはインドネシアのスマトラ島に生息するアジルテナガザルに対象を定め，彼らの歌の個体性を検討した[12]。特にアジルテナガザルの歌の中でももっとも特徴的で観察する上でも注意を引きやすいメスのグレート・コールに注目して音声の個体性を検討した。アジルテナガザルのグレート・コールを図6に示す。先行研究や筆者らの分析により，アジルテナガザルのグレート・コールは四つの「パート」に分けられる。最初は，比較的低い周波数で「フーッ，フーッ」と伸びやかに聞こえる「イントロダクトリー・パート（introductory part）」，その後突然声の調子が変わり「ファーッ」と聞こえる「インフレクティブ・パート（inflective part）」，あらゆるアジルテナガザルの音声の中でももっとも高い声で遠くに響く「クライマックス・パート（climax part）」，そして最後にイントロダクトリー・パートと同じく低い周波数で歌う「ターミナル・パート（terminal part）」である。こうしたグレート・コールの四つのパート構造を踏まえ，6個体125個のグレート・コールから各音素の周波数など合計58の音響的な特徴を計測しグレート・コールの個体性に関して検討した。その結果，グレート・コールの個体性に関して三つの特徴が確認された。

まずターミナル・パートには個体性があらわれにくいということである。これ

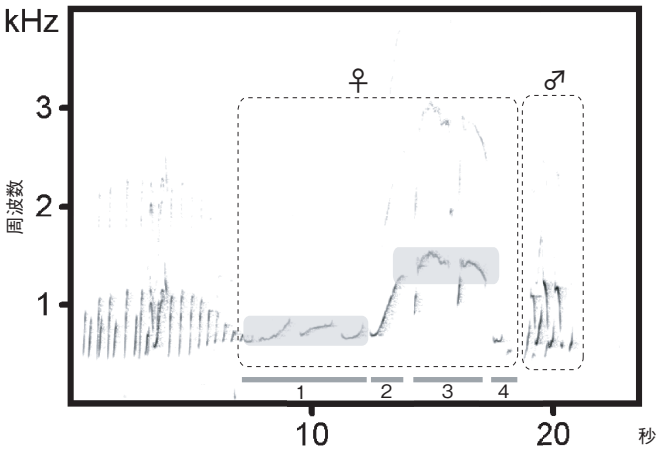

図6　アジルテナガザルのメスのグレート・コール。点線で♀と記された場所がグレート・コールで♂と記された部分がグレート・コールに対する応答の歌（メール・コーダ（Male cada））である。傍線1，2，3，4はそれぞれのパートを示し，イントロダクトリー・インフレクティブ・クライマックス・ターミナルの各パート。音響分析の結果，グレート・コールのイントロダクトリー・パートとクライマックス・パート（図中網掛け部分）に強く個体性があらわれることがわかった。

は，ターミナル・パートが個体内で非常に可変的であり音声として特徴が安定していないことを示す。逆に言えば，グレート・コールの中でもっとも柔軟性が高い領域といえた。第二にイントロダクトリー・パートには個体性があらわれやすいという結果が得られた。特徴的なグレート・コールを最後まで聞くことなしに始まりの部分だけで声の主が判断できるということは実に理にかなっていると言えるだろう。おそらくこの部分は個体性を伝える際に重要な役割を果たしていそうだ。最後に，見逃せない特徴としてクライマックス・パートに頑健な個体性があることを確認できた。前述したとおり，クライマックス・パートはグレート・コールを含むアジルテナガザルのすべての音声の中でもっとも特徴的な音声である。この部分が実際に長距離伝達されるのかは今後の検討課題であるが，もっとも高い周波数を出すためには声帯の強い筋収縮が要求され一般に声の大きさと相関することが知られている。このことからしても，このクライマックス・パートは音声としてはもっとも大きな音であろうし，その伝達は広範囲にわたると考えられる。広範囲にわたるクライマックス・パートに自らの存在に関する情報を乗せて伝えているのであれば，コミュニケーションとしては非常に効率的であると

いえよう。

■アジルテナガザルのグレート・コール分析が意味するところ

アジルテナガザルのグレート・コールを分析するとイントロダクトリー・パートとクライマックス・パートに個体性があらわれやすいことが明らかとなった。この意味するところを考えてみたい。

グレート・コールに限らず夜明け前から昼近くまでひっきりなしにテナガザルの歌は聞こえてくる。しかし，実際に森で観察する立場からすれば遠く離れた場所から突然浮き上がってくるように聞こえてくるのはグレート・コールであり，なかでもクライマックス・パートだけが聞こえてくるというのが実際の姿だ。音の伝播効率などを定量的に計測していないため結論はやや早急であるが，クライマックス・パートだけが伝播されやすくそれにメスの個体性という情報が表現されているのだとすれば，グレート・コールはもはや群れの配偶者であるオスのみに伝えられているという見方は不自然に感じるだろう。もしもカオ・ヤイのシロテテナガザルで確認されたように，一夫一妻のあり方が崩れていると考え，メスがより良いオスを獲得するためにオス間競合をあおっていると考えるとこの結果は非常に納得のいくものではないだろうか？インドネシアの筆者らの調査ではこのことを裏付ける社会交渉のデータがまだ不十分のため，この仮説を簡単には支持することはできない。しかし筆者は彼らの歌の駆け引きや歌の構造を詳細に把握することでテナガザルの社会の構造が推察できるのではないかと考えている。

*

本章では，ニホンザルとアジルテナガザルの研究を例に，霊長類の音声コミュニケーションと社会構造や生息環境とのかかわりについて概観した。

冒頭述べたように，現在もなお霊長類の音声研究はやや特殊な研究に偏りがちである。それはヒト音声言語との共通性を議論するものが多いからだ。たしかに言語とサルのコミュニケーションは隔たりがあまりに大きく，その共通性や相違性を議論することはとても重要なトピックスであり筆者としても大変興味深い。しかし，本章で議論したようにサルのコミュニケーションはそのサル種の社会や

生息している環境に強く規定されたものであり，彼らの社会の様相や生息環境を考慮する必要もある。盛んに行われてきた霊長類の音声研究はこういった視点がやや乏しかったと考えている。たとえば後半に触れたテナガザルの音声の種特異性はテナガザルの種分化と強くかかわっているのは間違いないし，歌の進化の過程は種それぞれのテナガザルの社会構造や生息環境と対応付けながら検討する視点が重要である。音声に限らず霊長類種それぞれのコミュニケーション・システムが規定されているその原因を特定する地道な努力が，真のコミュニケーション進化論を展開していくのだと考えている。

[1] Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1998). Principles of Animal Communication. Sunderland, Massachusetts：Sinauer.

[2] Itani, J. (1963). Vocal communication of the wild Japanese monkey. Primates, 4, 11-66.

[3] Green, S. (1975). Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*)：a field study. In L. A. Rosenblum (Ed.), Primate Behavior (Vol. 4, pp. 1-102). New York：Academic Press.

[4] Sugiura, H. (1993). Temporal and Acoustic Correlates in Vocal Exchange of Coo Calls in Japanese Macaques. Behaviour, 124, 207-225.

[5] Koda, H. (2004). Flexibility and context-sensitivity during the vocal exchange of coo calls in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). Behaviour, 141, 1279-1296.

[6] Koda, H., Shimooka, Y., & Sugiura, H. (未発表資料).

[7] Brandon-Jones, D., Eudey, A., Geissmann, T., Groves, C., Melnick, D., Morales, J., et al. (2004). Asian Primate Classification. International Journal of Primatology, 25, 97-164.

[8] Marshall, J., & Marshall, E. (1976). Gibbons and Their Territorial Songs. Science, 193, 235-237.

[9] Brockelman, W. Y., Reichard, U., Treesucon, U., & Raemaekers, J. J. (1998). Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 42, 329-339.

[10] Barelli, C., Heltermann, M., Hodges, K., & Reichard, U. (2006). Female sexual activity in relation to reproductive endocrinology and mating systems in white-handed gibbons (*Hylobates lar*). Paper presented at the 21st Congress of the International Society of Primatology, Uganda.

[11] Sommer, V., & Reichard, U. (2000). Rethinking monogamy：The gibbon case. In P. Kappeler (Ed.), Primate Males：Causes and Consequences of Variation in Group Composition. Cambridge：Cambrige University Press.

[12] Oyakawa, C., Koda, H., & Sugiura, H. (in press). Acoustic features contributing to the individuality of wild agile gibbon (*Hylobates agilis agilis*) songs. American Journal of Primatology.