

ヒトと動物の比較文化論

田 中 雅 史

A comparative perspective on animal cultures

Masashi TANAKA

Abstract

The development of civilization is based on our inclination to culturally transmit skills and knowledge in society. Human culture spans a wide variety of behaviors, including language, tool use, music, sports, and religion. As these behaviors require sophisticated cognitive abilities and motor skills, cultural behaviors have been naively believed to be unique to the human lineage. However, the 20th century has seen ethological studies uncovering a wide spectrum of cultural behaviors in animals. This review focuses on some of these “cultural animals” and discusses the similarities and differences between their unique behaviors and human culture. The concept of culture emerged and has changed in modern human society. Culture can promote social bonds, helps individuals to learn new skills and knowledge, and enables their cumulative development in society. Although cultural values are inherently relative and hard to evaluate without cultural bias, recent advances in biological sciences allow the comparison of various animal cultures in light of our new understandings of their function and mechanism. Special focus is given to the following cultural behaviors: tool use in primates, vocal communication in cetaceans, and song imitation in songbirds. Although the research field is still immature, comparative perspectives may be key to a deeper understanding of our cultures and civilizations.

我々は、社会の優れた技術や価値体系を受容し、次の世代へと伝えることで、多様な文化を発展させてきた。たとえば言語や道具を使用したり、歌やスポーツを習ったり、また、道徳や宗教といった規範を内面化するのは、人が社会の中でき自然に習得する文化的な営みである。また、文化は「一貫した思考や行動のパターン」でもあり (Benedict 1934)、我々の思考や行動も、自らが受容した言語や認知の枠組みといった文化的背景によって制約を受けている。これらの文化は、個体から個体へと伝えられる中で絶え間なく変化を続け、遺伝的進化とは異なる力学で、社会に伝わる技術や知識を発展させていく。このように、人間社会の歴史において文化伝達が果たす役割は大きく、文化をめぐる諸問題は、現代でも人文科学の中心的な研究対象である。

人が伝える複雑な文化の伝承には、しばしば高度な技術や認知機能が必要であるため、これまで文化は、人に固有の営みだと広く信じられてきた。しかし、19世紀にダーウィンが進化論を提唱し、20世紀に遺伝情報の実体であるDNAの変異が進化をもたらすメカニズムが明らかになると、人も一つの動物種に過ぎないと見る考えは一般に受け入れられるようになる。その後も生物学が進展する中で、感情や思考、意識など、かつては人だけが有すると考えられてきた高次な認知機能が他の動物にも認められうるということが明らかになりつつあり、近年では、動物が文化のような複雑な技術や知識を伝えている例も報告されている。そこで、本論では、人や動物で報告されている文化について概説し、最近の研究成果から、その内容や伝達様式などに見られる共通点と相違点を比較することを試みる。

1. 文化の漸進的發展

「文化」(culture)という言葉は、主に「耕す、育てる」を意味するラテン語 *cultura* に由来し、その営みによって何らかの精神的、物質的な成熟がもたらされることを含意している (Whitney 1889)。すでに古代ローマの頃から精神を「開拓」する意義は指摘されており (Cicero 1918)、人類の歴史において、哲学や宗教、教育を通して自己を鍛錬する営みは、あらゆる文化圏で広く認められる。特に科学革命や産業革命を迎えた西欧では、近代的な人間精神の向上を目指す文化的営みは一層の繁栄を遂げ、19世紀後半までに、文化は、「知識、信念、芸術、道徳、法、風習など…あらゆる能力や慣習」(Tylor 1871)を含みうる広範な概念にまで成長した。ここでは文化は自然の対極に位置し、人類が未開な状態から様々な能力や慣習を習得していく過程において、文化には明確な優劣の軸が想定されていたと言えるだろう。

もし文化が漸進的に發展する性質のものであるならば、現代の文化は過去の文化よりも優れているはずである。そして、もし同時代の異なる集団が伝える文化に優劣が認められるとすれば、優れた文化を伝える集団は、他の集団よりも先進的な集団であると考えられるであろう。事実、私たちの文化を進展させるためには、しばしば大きいコストがかかる。高度な技術の習得には長い時間や大きい労力を費やさなければならないし、限られた特権集団のみが伝える知識を得るためには、これらの集団と接触するための財力や社会的地位を築く必要もあるだろう。このように一部の文化は、豊富な資源や高い教養を有するエリートのみが享受できる“high culture”として、特権階級の社会的ステータスの一つとしても利用できるようになる。文化による「開拓」は、精神の向上のみならず、社会的名声といった実利的な果実ももたらし、特権階級を維持するために利用されてきた側面もあるのである。

しかし、19世紀末からの人類学の隆盛により、世界の民族文化の調査が進み、その社会構造や文化的営みの多様性が広く知られるようになるにつれ、進歩を続ける文化のイメージが疑問視されるようになる。高度な文明との接触に限られた未開なはずの社会に、ときに“noble savage”と呼ばれるような卓越した文化を見出しうることは古くから報告されていたが (Harvey 2012)、Franz Boas は、イヌイトやネイティブ・アメリカンの言語や生活の調査を通して、ある文明の發展は、その文明が立脚する固有の地域や歴史的な脈からしか評価できない相対的なものであると論じた (Boas 1938, Dall & Boas 1887)。この「文化相対主義」は、自文化中心主義のバイアスを排除して異文化の理解を推進するエスノグラフィーの方法論を確立した一方で、「あらゆる文化は同じような發展プロセスをたどる」という定向進化の妥当性を否定するものであった。文化を發展させる原動力である人の思考や価値観は、逆に言語や家庭での教育などを通して社会環境の側からも制約を受けている。世界の文化は、それぞれ多様な社会環境と価値体系に応じて、異なる力学で發展するのであり、そこには、Darwin が提唱した自然選択に基づく生物の進化のように、明確な優劣の軸は存在しないというわけである (Cavalli-Sforza & Feldman 1981)。

文化相対主義は、いまや広く現代社会に浸透し、文化に含まれる「開拓」のイメージは急速に薄まりつつある。20世紀の技術革新やマスメディアの台頭によって文化の低コスト化が進み、急速に大衆に広まった“popular culture”は、發展よりも消費を志向した。当初は近代的な価値観からその劣位性が指摘されていた“popular culture”も、結局は“high culture”との質的な差異が明確に示されないまま (Gans 1985)、時代はポストモダニズムに突入し、普遍的な価値体系を喪失した現代の文化は、進むべき方向を見失いつつあるようである。

しかし、それでも現代まで人類が成し遂げた科学技術の發展には目を見張るものがあるだろう。人類の歴史は、石器の使用や文字の発明、農耕の開始、電気の応用に代表されるような技術革新の連続であった。文明誕生から現代までの数万年の間、人が伝える文化が、それぞれの文化圏に特有の論理で進歩を続けてきたことは否定できないであろう。人の文化は、世代を超えて伝えられていく中で、どのようにしてこの急激な文明の發展をもたらすことができたのだろうか。

2. 文化の起源

文化の重要な特徴として、社会の中で効率よく個体から個体へと伝えられる情報であるという性質が挙げら

れる (Cavalli-Sforza & Feldman 1981, Cavalli-Sforza et al 1982, Tomasello 1999)。新しい技術や知識は、単発的な発明だけではまだ文化とは呼ばれず、一定の集団の間で広まることによって、初めて文化としての性質を持つようになる。そして文化は、社会の中を急速に伝わる性質によって、集団の学習を効率化し、世代を超えた技術や知識の蓄積を可能にしているのである。人類は、文化伝達の能力を備えることで、先人の積み重ねた知識に基づいて新しい技術を発展させることができるようになり、この、あたかも一方向にしか回らないラチェット機構のように、世代から世代へと伝えられた知識が蓄積していく性質が、文明の漸進的な進歩をもたらしたというわけである (Tomasello 1999)。

もし文化伝達の能力が文明発展の原動力だとすれば、この能力をヒト (*Homo sapiens*) が進化させた地点が文明の起源ということになるであろう。最初期の文字資料は数千年前のものであるが、絵画資料はさらに古く、4万年程前の狩猟を描いた壁画がインドネシアで見つかっている (Aubert et al 2019)。もちろんこれらの考古資料が残される前から、ヒトは絵を描いたり、言葉を話したりしていたかもしれない。事実、石器の歴史はかなり古くまで遡ることができ、250万年前から330万年ほど前の、ヒトの祖先によって作製されたと推定される石器が発掘されている (Harmand et al 2015, Semaw et al 1997)。これらの石器の作製には、最終的な完成形を頭に描きながら適切な道具を選択して、石の正確な位置を叩く必要があり、優れた技巧と認知能力が要求されると考えられている。しかし、ヒトが進化したのは30万年ほど前だと推測されている。したがって、この石器を作成したのは、おそらくヒトの祖先である最初期のヒト属か、そのさらに祖先であり、その脳の大きさは、ゴリラ (*Gorilla gorilla*) などと比べても大差ないともいう (León et al 2021)。もしヒトの進化以前に石器が発明され、その技術がヒトに伝えられてきたのだとすれば、ヒト以外の動物が文化を伝える能力をもっているのも不思議はないかもしれない。

3. サル目が伝える文化

20世紀に動物行動学が進展すると、ヒト以外のサル目 (Primates) の動物が文化を伝えている例が次々と報告されるようになった。動物の文化として最初期に有名になったのは、日本の宮崎県の幸島に分布するニホンザル (*Macaca fuscata*) の群れが、サツマイモを水で洗って砂をとってから食べる風習である。水辺でイモを洗う行動は、最初は群れの中のある個体が示した珍しい行動として観察されたが、その後、その個体の近親者がイモ洗いを始めるようになり、数年の間に、幸島のニホンザルの群れでは、多くの個体でイモ洗いが観察されるようになっていたという (Kawai 1965, Schofield et al 2018)。この幸島で広まったイモ洗いの行動は、集団の中で広まるのが遅すぎるという指摘もあり、本当に個体から個体へと伝えられた文化なのかどうかは議論がある (Galef 1992)。また、幸島のサルはヒトにかなり懐いていたらしい。ヒトに育てられたサルは、汚れたイモと水を渡されると、すぐにイモを洗う行動を自力で発明できるという報告もあり (Visalberghi & Fragaszy 1990)、幸島のイモ洗いは、サルが文化をもつ十分な証拠にはならないとも考えられている (Laland & Hoppitt 2003)。

しかし、この研究を嚆矢として、サル目の動物がある種の文化を伝えている可能性について、数多くの報告が行われるようになる。たとえば、南アフリカの野生のベルベット・モンキー (*Chlorocebus aethiops*) は、砂にまみれたブドウを渡すと、そのまま食べる個体もいれば、皮をこすったり、皮をむいたりして砂をとってから食べる個体もいるが、子供は、直前に母親が食べた方法と同じ方法で食べる傾向があると報告されている (van de Waal et al 2014, van de Waal et al 2012)。ベルベット・モンキーにおける文化の伝達は、砂を除くという実利的な行動で認められているだけではない。ある色の餌ばかり食べている集団に新しく参加した個体は、過去にその色の餌を食べて不味かった経験がある場合であっても、新しい集団が好む色の餌を選択するようになるという (van de Waal et al 2013)。もちろん、こうした色と関連した食文化も、動物にとって実利性が全くないとは言い切れない。生物が持つ色素は、食べ物としての味や栄養素のみならず、その生物が毒を持つという警告のシグナルである可能性もあるだろう。他の個体が食べている物を観察し、その食べ物を選択的に摂取するようになる傾向は、ネズミ目の動物にも認められている (Galef 2012)。こうした食文化を伝える能力は、新しい環境で安全な食べ物を効率よく見つけるために有益であるため、多様な動物種で広く保存されてきたの

かもしれないのだ。

一方、食文化よりもさらに高度な、道具の使用についての文化を伝えているかもしれない動物も報告されている。ブラジル北部のフサオマキザル (*Cebus apella*) やノドジロオマキザル (*Cebus capucinus*) は、石を器用に使って、硬い木の実や種を割ったり、土を掘って食べ物を探したりすることが知られる (Moura & Lee 2004, Ottoni et al 2005)。また、チンパンジー (*Pan troglodytes*) なども、石を使って木の実を割ったり、木の枝を使ってシロアリを捕まえたり、苔を使って水をすくって飲んだりすることが知られる (Sugiyama & Koman 1979)。これらの多様な行動は、同じ動物種であっても、離れた地域で生息する集団では大きく異なることから、それぞれの文化圏ごとに伝えられている文化的な営みである可能性が指摘されているのだ (Whiten et al 1999)。とりわけ興味深いのは、チンパンジーやホオヒゲオマキザル (*Sapajus libidinosus*) が、ときに石同士をぶつけて、まるで石器を作るかのような行動も示すことである (Mercader et al 2002, Proffitt et al 2016)。これらの動物が作った「石器」は、それぞれ特徴的な形をしており、数千年前の古い地層からも発掘されたという報告もある (Falótico et al 2019, Mercader et al 2007)。もしこれらの発掘物の製作者が、現代、同様の石を作っている動物と同種なのだとすれば、これらの動物は、いままさに世代を超えて石器文化を発展させている途中段階なのかもしれないというわけである。

4. クジラが伝える文化

サル目が伝える食の好みと道具の使用は、いずれも効率的な餌の獲得に役立っていると考えられ、いわば生存に有益な、生物学的な意義が推測しやすい行動だと言えるだろう。しかし、ヒトの文化には、たとえば詩や音楽の技法などのように、日々の生活からは無関心に、自らの技術や知識の向上を純粹に追い求める余暇的活動としての性質も認められる (Rojek 1999)。この自由な精神に基づいた進歩こそがヒトがもつ文化の特徴であるとすれば、飢えに追われ、生存と生殖のための行動に駆り立てられた動物に、ヒトのように自由に文化を発展させていくことは難しいのかもしれない。

しかし、動物の文化は必ずしも餌を獲得する目的のためだけに伝えられているわけではないようである。その一例は、ヒトよりもはるかに大きい脳をもつクジラ (鯨類, Cetacea) の文化に認められる。バミューダ諸島の周辺では、冬の繁殖期から春にかけて、多くのザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) を観察することができる。第2次世界大戦前後になると、海中の音を計測する技術が進んだこともあり、こうしたクジラが思いのほか頻繁に声を発する動物であることが知られるようになっていた。ザトウクジラの発声、特にオスが発する声には、単に鳴き声と呼ぶのが憚られるほど整然とした構造が認められることがあり、数分、ときに数十分にわたって続くその複雑な発声パターンは、「歌」と呼ばれるようになった (Payne & McVay 1971)。その後の研究で、ザトウクジラの歌は、生まれつきのものではなく、経験とともに次第に変化していき、離れた海域に分布する集団では異なる歌を伝えているらしいことも知られるようになった (Noad et al 2000)。また、少数のザトウクジラが伝える珍しい歌が新しい集団の中で急速に広まる現象も報告され、新しい歌が隣接する集団へと順々に伝えられ、長い距離を伝搬していく様子も観察されている (Garland et al 2011)。この、集団内を歌が伝えられていく現象は、ホッキョククジラ (*Balaena mysticetus*) などにも認められており (Stafford et al 2018)、また、マッコウクジラ (*Physeter macrocephalus*) などは、鼻腔で生み出すとも言われる「クリック音」のリズムパターンを親から学び、家族ごとに独特なリズムパターンを数十年も伝えているという (Rendell & Whitehead 2003)。

クジラが数十分間もかけて歌ったり、家族の間でモールス信号のようなクリック音を伝えることが、果たして個体や集団の生存に役立っているのか、その生物学的な機能はいまだによくわかっていない。最もありえそうなのは、他の多くの動物の音声と同様、クジラの歌やクリック音も、何らかのコミュニケーションの目的で使われているということであろう。たとえば、ザトウクジラの歌が最もよく聞かれるのは繁殖期の冬であり、オスのみが歌うことから、その歌には求愛のような機能があるとも考えられている (Rendell & Whitehead 2001)。しかし、ザトウクジラの歌は、ときに数十分にもわたって続けられることがあり、このような長い歌が求愛に必要なのかという疑問は残る。さらにザトウクジラの歌は、短い繁殖期の間にも、頻繁にそのパター

ンを変化させていってしまう。もしオスの歌がメスを惹きつけるための行動だとすると、メスは新しく流行した歌を常に好むということなのだろうか。そうだとすると、ザトウクジラのオスは、目新しい歌を作るために数十分も練習を続けているのかもしれないが、そもそもザトウクジラが歌うのは繁殖期には限られず、メスのザトウクジラは歌を聞いても近づくなどの反応はほとんど示さないという報告もあり、オスの歌が生殖に役立っているのかはいまだ不明である (Herman 2017)。

おそらくクジラの発声は、より多様なコミュニケーションに利用されているのかもしれない。集団で同じような歌のパターンを伝えているとはいえ、クジラの発声にはある程度の個性も認められるため、その声を個体の識別に利用することは十分に可能であろう。また、マッコウクジラのクリック音は、しばしば同じリズムパターンを伝える個体同士で相互に交わされるため、仲間であることを伝え合い、親族間の社会的結合を維持するのに役立っている可能性もある (Schulz et al 2008)。遮るものがない海中で、クジラは、音を使って、数キロメートル以上も離れた相手と呼ぶことができる。群れで行動し、採餌や繁殖のために長距離を移動する必要があるクジラにとって、お互いの位置を確認するための音声コミュニケーションは、個体や群れの生存に役立っているのかもしれない。しかし、自らの存在を示すためだけに、果たして数十分も歌い続ける必要があるだろうか。クジラやイルカでは、ヒトの「遊び」のような、目的が明確ではない行動も数多く観察されているため (Paulos et al 2010)、クジラの歌がある種の余暇的行動である可能性も否定はできない。クジラの研究では、探索や追跡に大きいコストがかかる上、大海原の真ん中では実験を行うことも容易ではなく、その歌の機能が明らかになるまで、まだしばらく時間がかかりそうである。

5. 鳥が伝える歌

ここまで、サル目やクジラに認められる文化について紹介してきた。これら動物の文化は、概してヒトの文化よりも単純ではあるかもしれないが、個体から個体へと伝えられ、時代とともに変化していく動物の文化には、ヒトの文化と類似するような性質も認められる。サル目やクジラに共通する特徴として、哺乳類の中でも特に脳が大きいことが挙げられる。ヒトは、進化の過程で急速に大きい脳を獲得し、これと並行して高度な文明を発展させてきた。哺乳類一般においても、脳の巨大化は、安定した社会の形成と関係している可能性が指摘されており (Shultz & Dunbar 2010)、様々なクジラやイルカが伝える文化や社会性の違いも、それぞれの動物種によって異なる脳の大きさである程度説明できるらしい (Fox et al 2017)。やはりサル目やクジラは、脳を巨大化させることで、強固な社会的つながりを形成し、文化を伝えることができるようになったのだろうか。しかし、文化伝達に大きい脳が必ずしも必要ないことを示す、意外な動物が文化を伝えていることが知られている。それが美しい歌をさえずる鳥である。

スズメ亜目 (Passeri) の鳥 (鳴禽) は、複雑な歌をさえずることから、英語圏では「songbird」(「歌鳥」)と呼ばれている。鳥は、哺乳類からは遠く離れた動物種であるが、その行動に、音楽やダンスのような、ヒトの文化にも似た性質が認められることは長く指摘されてきた (Darwin 1874)。特に鳥の声は、古くから様々な芸術家を惹きつけ、西欧でもナイチンゲールなどの歌に取材した多くの楽曲が残されており (Doolittle 2008)、日本の文学でも、『万葉集』のころから、恋や喜びを表現する歌の題材としてホトトギスやウグイスの鳴き声が利用されている (朴 2011)。しかし、鳥の声に含まれる、クジラの歌のような整然とした構造が科学的に分析されるようになったのは、音の構造を可視化する技術が開発された 20 世紀に入ってからであった。

スズメ亜目の鳥を特徴づけるのは、「歌」と呼ばれる、複雑に構造化された発声パターンである。スズメ亜目の鳥も、他の動物と同様、普段は単純な鳴き声を使ってコミュニケーションを行っているが、特に繁殖期などには、特殊な構造をもった歌を頻繁にさえずる行動が多く種の認められる。スズメ亜目の鳥では、オスのみが歌をさえずる種が多く報告されており、こうしたオスの歌には、メスを惹きつけ、他のオスを遠ざける作用があることから、求愛や縄張りの防衛などの機能があるのだと考えられてきた (Marler & Slabbekoorn 2004)。しかし、鳥の歌の機能はまだ完全に解明されたわけではなく、多くの種ではメスも歌をさえずることが、最近知られるようになってきたばかりである (Odom et al 2014)。求愛や縄張り防衛の必要がない繁殖期以外の時期にさえずる歌にはどのような機能があるのだろうか。本番の前の練習である可能性も十分に考え

られるだろうが、一羽で歌っているとき、ある種の余暇的活動として、鳥は歌うことによって快楽を得ている可能性も指摘されている (Riters 2011)。

鳥の歌が、ヒトの文化のような性質を持つことは、たとえばズアオアトリ (*Fringilla coelebs*) の歌が、ヒトの言葉の方言のように、ヨーロッパの異なる地域に分布する集団ごとに少しずつ違っていることから知られるようになった (Marler 1952)。鳥の歌の地域差は、北米のミヤマシトド (*Zonotrichia leucophrys*) など他の多くの鳥でも認められたが (Catchpole & Slater 2003, Marler & Tamura 1964)、こうした「方言」が観察されたとしても、それは必ずしも文化的伝達によるものではなく、異なる地域の環境へと順応した結果である可能性も考えられる (Foote et al 2016)。鳥の歌が個体間で伝えられていることが明確に示されたのは、やはり研究室での実験によってであった。

たとえば、まだ巣の中にいる若いズアオアトリを捕まえて、防響室の中に入れ、鳥の歌を聞かせずに育てると、ズアオアトリらしい歌ではなく、異常な歌をさえずるようになってしまう (Thorpe 1958)。このことから、ズアオアトリは、生まれつきズアオアトリらしい歌をさえずれるわけではないことがわかった。また、若いミヤマシトドを捕まえて他の地域のミヤマシトドに育てさせると、もともと自らが所属していた地域の歌ではなく、育て親の地域の歌を学ぶようになる (Marler & Tamura 1964)。さらに、キンカチョウ (*Taeniopygia guttata*) などは、ジュウシマツ (*Lonchura striata*) のような近縁種に育てられると、その歌の特徴を自らの歌に取り入れることができることも確かめられた (Clayton 1987)。マネシツグミ (*Mimus polyglottos*) などは、育てられてもいない他の鳥の声をまねて、自らの歌の一部として取り込んだり、ときにはヒトの声や音楽をさえずったりもする (Gammon & Altizer 2011)。これらの実験を通して、スズメ垂目の鳥は、ただ発達の過程で美しい歌をさえずれるようになるわけではなく、集団の中で鳥から鳥へと歌を伝えているのだということが明らかになり、文化を伝える動物の代表例として知られるようになった。文化を伝える能力は、わずか1センチメートルほどの小鳥の脳の中にも備わっているというわけである。

6. 鳥の模倣

スズメ垂目やオウム目の鳥は、他者があやつる複雑な歌の発声パターンを、しばしば正確に学ぶことができるが、こうした能力は模倣と呼ばれる。模倣とは、他者の行動の正確な再現を可能にする効率的な学習である。ヒトでも、言語を習得したり、音楽やスポーツを学んだりなど、高度な技術の習得にはしばしば模倣を利用しており、高い模倣能力は、文化伝達を促進し、文明発展を可能にする生体基盤であるとも目されている (Tomasello 1999)。

模倣は、複合的な学習であり、いくつかのより単純な学習の組み合わせによって構成されている。有益な模倣を行うためには、まず、環境の中から適切な模倣対象を選定しておくことが効率が良い。もし、この段階で、模倣が困難な対象や、価値の低い行動を模倣対象に選んでしまうと、無駄な時間を費やすことになってしまうので、その行動の難易度や価値について事前に学習しておくことが効率が良いというわけである。次に、模倣対象として選んだ行動を実際に模倣するためには、まずその行動を理解し、記憶した後に、その行動を自分でも実行してみる中で、自らの行動と、記憶された他者の行動との間の誤差を評価し、自らの行動を適切に修正していかなければならない。この学習は、すでにその模倣すべき行動を実行する方法を知っていれば簡単な課題であるが、もしその行動を実行する方法がわからなければ、長期間の訓練が必要になるかもしれない。このような複雑な学習を行う動物は珍しく、これらの動物が何をきっかけにして模倣するのかについてもまだ不明な点が多い。しかし最近、発達が早いキンカチョウのような鳥を用いた研究によって、模倣、そして文化伝達を支える脳のメカニズムが少しずつ解明されつつある。

キンカチョウも、ヒトが言葉を模倣するときのように、まず他者の歌を記憶した後に、何度も練習を繰り返すことによって、その歌を自分でも再現できるようになる。キンカチョウの研究で明らかになったのは、歌の模倣学習には「歌回路」と呼ばれる広範な神経ネットワークが重要な役割を果たしているということである (Brainard & Doupe 2002)。「歌回路」は、大脳皮質のうち聴覚や運動を司る感覚運動野に相当する「HVC」と呼ばれるさえずりを制御する脳部位から、直接あるいは間接的にシグナルを受け取っている。「歌回路」のど

こを破壊しても模倣学習ができなくなることから、模倣学習は感覚系・運動系を含む様々な脳機能によって支えられていることがわかる。

模倣学習においてしばしば長く時間がかかるのは、ひとたび記憶した模倣対象の行動を再現できるようになるまで練習を繰り返す運動学習である。脳の破壊実験などによって、こうした模倣の運動学習には、大脳基底核という脳部位が必要であることが明らかになった (Doupe et al 2005, Scharff & Nottebohm 1991)。哺乳類では、大脳基底核は、報酬につながる行動を学ぶ強化学習に必要な脳部位であることが知られている (Graybiel 2005)。事実、模倣の運動学習も、自分の運動が思いのほか模倣対象に似ていることを報酬だととらえて学習が進むという強化学習の一種として説明できることが、キンカチョウの研究で解明されつつある (Gadagkar et al 2016)。

一方、模倣する対象を選択し、その行動を記憶しておく脳のメカニズムについても、最近の研究で解明が進んでいる。キンカチョウが歌を模倣するときには、模倣対象との社会的なコミュニケーションが重要な役割を果たしていることが知られており、成熟したオスから対面で歌いかけられると自然と模倣が始まるのに対し、同じ歌をスピーカーから流しただけではなかなか模倣しようとしなない (Derégnaucourt et al 2013)。こうした模倣対象の選択と対応するように、中脳の水道周囲灰白質 (periaqueductal gray: 「PAG」) と呼ばれる脳部位に分布する神経細胞の一部が、対面で歌を聞かされた時にだけ強く活動し、「歌回路」の起始点である感覚運動野「HVC」へとドーパミンを放出することによって歌の記憶を促進することが、最近の研究で明らかになった (Tanaka et al 2018)。つまり、キンカチョウにおいては、「PAG」のような中脳から「HVC」のような感覚運動野へとドーパミンを放出する特殊な経路が、模倣対象を選択し、歌の文化伝達を開始するために重要な役割を果たしているというわけである。

もちろん、キンカチョウで見つかったこの特殊な経路が他のスズメ亜目の鳥でも文化伝達にかかわっているかどうかは不明であり、模倣の脳メカニズムの全貌解明までにはまだ多くの研究が必要である。しかし、この中脳から運動を司る大脳皮質へのドーパミンの出力は、ネズミ目などではほとんど認められないのに対し、ヒトやサル目では特別に発達しているという報告もある (Berger et al 1991, Williams & Goldman-Rakic 1998)。サル目やヒトの運動関連領域では、模倣の神経基盤とも目されるミラー・ニューロンと呼ばれる神経細胞が存在するが (Heyes & Catmur 2021, Rizzolatti & Craighero 2004)、特定の歌の聴覚情報と運動情報を符号化するミラー・ニューロンはスズメ亜目の鳥の「HVC」でも報告されている (Prather et al 2008)。今後、ヒトやサル目が模倣を行っているときの運動関連領域におけるドーパミンの機能を調べることで、それぞれの動物種において文化を伝える脳機能がどのように進化してきたのかについての手がかりが得られるかもしれない。

7. 模倣と文化の発展

模倣はヒトでは効率的な文化伝達を可能にしており、事実、文化を伝える可能性があると言われている動物、スズメ亜目やオウム目、サル目、クジラなどでは、程度の違いこそあるものの、他者の運動や発声を模倣する行動が認められている (Anderson et al 2004, Marler & Slabbekoorn 2004, Mui et al 2008, Reiss & McCowan 1993, Ridgway et al 2012, van de Waal & Whiten 2012, Whiten & van de Waal 2018)。これらの動物に共通するのは、いずれも優れて社会的な動物であるということである。模倣は、社会性を高め (Pope et al 2015)、相手に親近感を引き起こし (Paukner et al 2009)、共感を促進したりして (Iacoboni 2009)、社会的結合を築く作用が知られている。ヒトの社会でも、しばしば同じ文化を伝える集団は団結を強め、こうした文化的な団結がときに歴史を動かす原動力にもなってきた。文化を伝える動物は、模倣によって強固な社会的結合を築き、この強い社会的結合がさらに文化伝達を促進させるといった正のフィードバックによって、社会性と文化を相乗的に発展させてきたのかもしれない。

ただし、漸進的な文化の発展に、そこまで正確な模倣能力が必要なのかについては議論がある (Saldana et al 2019)。社会には、文化の発展に貢献するような先進的な行動もあれば、逆に文化を停滞させてしまうような行動もあるだろう。こうした行動を区別することなく、社会のあらゆる対象を正確に模倣してしまえば、文化の漸進的発展にはつながらないかもしれない。また、それまでは優れていた行動が、環境が変化することで、

時代遅れの行動となることもありえるし、最適な行動は個体ごとに異なる可能性もあるだろう。事実、価値体系が不安定な環境では、やみくもに模倣しても安定した文化の発展は望めないという (Truskanov & Prat 2018)。

キンカチョウの歌も、もし正確な模倣が何世代も繰り返されるとすれば、いずれはある集団では1種類の歌しか伝えられないことになるであろう。しかし、実際には、同じ集団であっても、それぞれのキンカチョウの歌には大きいばらつきが認められ、メスの歌の好みや、オスの模倣対象の選択にも大きい個体差が認められる (Fujii et al 2022)。キンカチョウは、どの対象から模倣するかを、社会的相互作用や歌の複雑さなどの複数の要因で評価して選択しているらしく、ときには異なる模倣対象の歌を組み合わせて自らの歌を作り上げることもある。こうした文化伝達の選択とその個体差が、集団の歌の品質を保ち、程よい歌の多様性を維持できている一因かもしれない (Tchernichovski et al 2021)。また、幼少期のキンカチョウを他の鳥の歌を聞かせずに育てると異常な歌をさえざるようになるが、この異常な歌を個体から個体へと伝達させていくと、数世代ほど文化伝達を経ただけで、キンカチョウらしい歌をさえざる個体が現れ始めることも知られている (Fehér et al 2009)。こうした一定の方向性をもった文化の発展には、おそらく模倣能力だけではなく、伝えるべき文化を選別する生物学的なバイアスも重要な役割を担っているであろう。

文化発展の方向に影響を与える要因としては、知覚・認知バイアスや運動能力の制約などのほか、多様性を確保する集団の大きさや、他の動物の行動、自然環境の変化といった外的要因も挙げられるだろう。また、スズメ垂目の鳥は、幼少期に聞いた歌への好みを成熟させ、性的なパートナーを選択するときの指標として利用している可能性も指摘されている (Fujii et al 2022)。もし特定の文化への好みが生殖パートナーの獲得と結びつけば、親子間の高い文化伝達効率も手伝って、その文化は次世代へと受け継がれやすくなるであろう。こうした性選択も、動物において文化発展をもたらす大きい原動力の一つであると考えられる (Jones & Ratterman 2009)。これら、文化発展に一定の方向性を与えるバイアスは、集団や動物種が違えば、当然異なっているだろう。実際に、野生のスズメ垂目の鳥も、集団ごとに多様な方向へと歌を発展させ、それぞれ独特な方法で文化の累積的進化をもたらしているらしい (Williams & Lachlan 2022)。

しかし、動物の文化伝達を支えている決定的な要因は、いまだどの動物種においても解明されていない。たとえ性選択などの要因によって動物の文化的行動をうまく説明できそうに見えたとしても、たとえば鳥が、他者の歌を聞いて何を感じ、何をきっかけとしてその歌を学び始め、何のために歌をさえざるのか、個体の行動を制御する生体基盤はいまだほとんど明らかになっていないのが現状である。ヒトと動物が文化伝達を行うときに働く生体プロセスを比較することができなければ、動物の文化が人の自由意思に基づく文化と本質的に異なるのかどうかを検証することも困難であろう。そもそも、私たちが、新しい言葉を学びたい、スポーツがうまくなりた、美しい音楽を生み出したいと考えるとき、こうした文化的な営みは、動物の文化に私たちが見出したいくなるような実利的な目的から、真に自由であると言い切れるだろうか。なぜ鳥は長い時間をかけて難しい歌を練習するのか、ヒトの現代文化で育てられた価値観に縛られている限りは、その理由も、鳥の歌の真価も理解することは難しいかもしれない。

8. 結論

本論では、ある種の文化を伝えていると考えられるいくつかの動物を紹介してきた。地球上で数百万種にもぼる動物の中で、文化が伝えられているかどうか詳細に調べられたことがあるのは、ごく一握りに過ぎない。これまで動物の文化研究が進まなかった理由として、擬人化を嫌う動物行動学で抽象的な文化という概念を扱いにくかったことも一因として挙げられるだろう。しかし、高尚な文化は人間精神のみが享受できる営みだと考える近代以降の人間中心主義も、研究推進を妨げてきた大きい理由かもしれない。人が伝える“high culture”を、心をもたない動物が理解できるはずがないというわけである。

もちろん、人間が築き上げた文明に比べれば、動物が伝えている技術や知識は、多様性においても複雑性においても見劣りすることは否めない。ヒト以外のサル目が模倣能力を持っているといえるかどうかについてもいまだに議論が続いており、事実、これまで、チンパンジーにヒトの言語などの文化を教える試みも行われて

きたが、数年の教育を通して、単純な手話を真似させたり (Terrace et al 1979)、いくつかの数字を覚えさせることしかできなかったという (Matsuzawa 1985)。チンパンジーなどは、ジェスチャーなどを模倣するとき、行動自体を真似しようとしているわけではなく、行動の結果に注意を向け、試行錯誤することで何とか学習しているのに過ぎないとも考えられている (Tomasello 1999)。これらの動物の模倣能力についてはまだ不明な点も多いが (Heyes 2021, Whiten & van de Waal 2018)、ヒト以外の動物が、人類が築き上げたような文明を発達させていく可能性は、やはり極めて低いと言ってよさそうである。

動物はそれぞれ異なる遺伝情報、ゲノムを持っており、その脳の大きさも構造もヒトとは異なっている。また動物は、人間社会からは離れて生活しているため、生後の環境で経験する内容も、ヒトとは大きく異なるものである。ヒトは、発声と身体運動の両方で卓越した模倣能力をもつばかりでなく、高い記憶力を備え、道具を器用に扱える手指を持ち、指差しや視線によって他者の注意を惹きつけて、他者の模倣を促すことすらできる。動物の文化が、ヒトの多様な文化圏のばらつきをはるかに超えた、異質な文化であることはむしろ当然だと言えよう。しかし、文化相対主義の教訓に従えば、動物の生活を知ろうともせず、ヒトの立場から動物の文化の優劣を論じるのには慎重であるべきである。動物が文化を伝える可能性が科学的に検証され始めてからわずか 50 年ほどに過ぎない。我々は、多様な動物がはるか昔から伝えていたかもしれない文化の存在に、ようやく気づき始めたばかりなのだ。

参考文献

- Anderson JR, Myowa-Yamakoshi M, Matsuzawa T. 2004. Contagious yawning in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: S468-S70
- Aubert M, Lebe R, Oktaviana AA, Tang M, Burhan B, et al. 2019. Earliest hunting scene in prehistoric art. *Nature* 576: 442-45
- Benedict R. 1934. *Patterns of culture*. Oxford, England: Houghton Mifflin. xiii, 291-xiii, 91 pp.
- Berger B, Gaspar P, Verney C. 1991. Dopaminergic innervation of the cerebral cortex: unexpected differences between rodents and primates. *Trends Neurosci* 14: 21-7
- Boas F. 1938. *The mind of primitive man*. New York: The Macmillan Company.
- Brainard MS, Doupe AJ. 2002. What songbirds teach us about learning. *Nature* 417: 351-58
- Catchpole CK, Slater PJ. 2003. *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.
- Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. 1981. *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton University Press.
- Cavalli-Sforza LL, Feldman MW, Chen KH, Dornbusch SM. 1982. Theory and Observation in Cultural Transmission. *Science* 218: 19-27
- Cicero MT. 1918. Tusculanae disputationes. In *The Perseus Catalog*, ed. M Pohlenz. Leipzig
- Clayton NS. 1987. Song Learning in Cross-Fostered Zebra Finches: A Re-Examination of the Sensitive Phase. *Behaviour* 102: 67-81
- Dall WH, Boas F. 1887. Museums of Ethnology and Their Classification. *Science* 9: 587-89
- Darwin C. 1874. *The descent of man / Charles Darwin*. New York: H.M. Caldwell.
- Derégnaucourt S, Poirier C, Kant AVd, Linden AVd, Gahr M. 2013. Comparisons of different methods to train a young zebra finch (*Taeniopygia guttata*) to learn a song. *Journal of Physiology-Paris* 107: 210-18
- Doolittle E. 2008. Crickets in the concert hall: A history of animals in western music. *TRANS. Revista Transcultural de Música*
- Doupe AJ, Perkel DJ, Reiner A, Stern EA. 2005. Birdbrains could teach basal ganglia research a new song. *Trends in Neurosciences* 28: 353-63
- Falótico T, Proffitt T, Ottoni EB, Staff RA, Haslam M. 2019. Three thousand years of wild capuchin stone tool use. *Nature Ecology & Evolution* 3: 1034-38
- Fehér O, Wang H, Saar S, Mitra PP, Tchernichovski O. 2009. De novo establishment of wild-type song culture in the zebra finch. *Nature* 459: 564-68
- Foote AD, Vijay N, Ávila-Arcos MC, Baird RW, Durban JW, et al. 2016. Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes. *Nature Communications* 7: 11693
- Fox KCR, Muthukrishna M, Shultz S. 2017. The social and cultural roots of whale and dolphin brains. *Nature Ecology & Evolution* 1: 1699-705
- Fujii TG, Coulter A, Lawley KS, Prather JF, Okanoya K. 2022. Song Preference in Female and Juvenile Songbirds: Proximate and Ultimate Questions. In *Front Physiol*, pp. 876205
- Gadagkar V, Puzerey Pavel A, Chen R, Baird-Daniel E, Farhang Alexander R, Goldberg Jesse H. 2016. Dopamine neurons encode performance error in singing birds. *Science* 354: 1278-82
- Galef BG. 1992. The question of animal culture. *Human nature* 3: 157-78
- Galef BG. 2012. Social learning and traditions in animals: evidence, definitions, and relationship to human culture. *WIREs Cognitive*

Science 3: 581-92

- Gammon DE, Altizer CE. 2011. Northern Mockingbirds produce syntactical patterns of vocal mimicry that reflect taxonomy of imitated species. *Journal of Field Ornithology* 82: 158-64
- Gans HJ. 1985. American Popular Culture and High Culture in a Changing Class Structure. *Prospects* 10: 17-37
- Garland EC, Goldizen AW, Rekdahl ML, Constantine R, Garrigue C, et al. 2011. Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale. *Curr Biol* 21: 687-91
- Graybiel AM. 2005. The basal ganglia: learning new tricks and loving it. *Current Opinion in Neurobiology* 15: 638-44
- Harmand S, Lewis JE, Feibel CS, Lepre CJ, Prat S, et al. 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521: 310-15
- Harvey Da. 2012. The New World and the Noble Savage. *The French Enlightenment and its Others*: 69-95
- Herman LM. 2017. The multiple functions of male song within the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) mating system: review, evaluation, and synthesis. *Biological Reviews* 92: 1795-818
- Heyes C. 2021. Imitation and culture: What gives? *Mind & Language*: 1-22
- Heyes C, Catmur C. 2021. What Happened to Mirror Neurons? *Perspectives on Psychological Science* 17: 153-68
- Jacoboni M. 2009. Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annu Rev Psychol* 60: 653-70
- Jones AG, Ratterman NL. 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 10001-08
- Kawai M. 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates* 6: 1-30
- Laland KN, Hoppitt W. 2003. Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 12: 150-59
- León MSPd, Bienvenu T, Marom A, Engel S, Tafforeau P, et al. 2021. The primitive brain of early *Homo*. *Science* 372: 165-71
- Marler P. 1952. Variation in the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 94: 458-72
- Marler P, Tamura M. 1964. Culturally Transmitted Patterns of Vocal Behavior in Sparrows. *Science* 146: 1483-6
- Marler PR, Slabbekoorn H. 2004. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Jordan Hill: Elsevier Science & Technology.
- Matsuzawa T. 1985. Use of numbers by a chimpanzee. *Nature* 315: 57-59
- Mercader J, Barton H, Gillespie J, Harris J, Kuhn S, et al. 2007. 4,300-Year-old chimpanzee sites and the origins of percussive stone technology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3043-48
- Mercader J, Panger M, Boesch C. 2002. Excavation of a Chimpanzee Stone Tool Site in the African Rainforest. *Science* 296: 1452-55
- Moura ACdA, Lee PC. 2004. Capuchin Stone Tool Use in Caatinga Dry Forest. *Science* 306: 1909-09
- Mui R, Haselgrove M, Pearce J, Heyes C. 2008. Automatic imitation in budgerigars. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 2547-53
- Noad MJ, Cato DH, Bryden MM, Jenner MN, Jenner KC. 2000. Cultural revolution in whale songs. *Nature* 408: 537
- Odom KJ, Hall ML, Riebel K, Omland KE, Langmore NE. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications* 5: 3379
- Otoni EB, de Resende BD, Izar P. 2005. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition* 8: 215-19
- Paukner A, Suomi SJ, Visalberghi E, Ferrari PF. 2009. Capuchin Monkeys Display Affiliation Toward Humans Who Imitate Them. *Science* 325: 880-83
- Paulos RD, Trone M, Kuczaj Ii SA. 2010. Play in wild and captive cetaceans. *International Journal of Comparative Psychology* 23: 701-22
- Payne RS, McVay S. 1971. Songs of Humpback Whales. *Science* 173: 585-97
- Pope SM, Russell JL, Hopkins WD. 2015. The association between imitation recognition and socio-communicative competencies in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Frontiers in Psychology* 6
- Prather JF, Peters S, Nowicki S, Mooney R. 2008. Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 451: 305-10
- Proffitt T, Lunz LV, Falótico T, Otoni EB, de la Torre I, Haslam M. 2016. Wild monkeys flake stone tools. *Nature* 539: 85-88
- Reiss D, McCowan B. 1993. Spontaneous vocal mimicry and production by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): evidence for vocal learning. *J Comp Psychol* 107: 301-12
- Rendell LE, Whitehead H. 2001. Culture in whales and dolphins. *Behav Brain Sci* 24: 309-24; discussion 24-82
- Rendell LE, Whitehead H. 2003. Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 225-31
- Ridgway S, Carder D, Jeffries M, Todd M. 2012. Spontaneous human speech mimicry by a cetacean. *Curr Biol* 22: R860-1
- Riters LV. 2011. Pleasure seeking and birdsong. *Neurosci Biobehav Rev* 35: 1837-45
- Rizzolatti G, Craighero L. 2004. THE MIRROR-NEURON SYSTEM. *Annual Review of Neuroscience* 27: 169-92
- Rojek C. 1999. *Leisure and Culture*. London: Palgrave Macmillan UK.
- Saldana C, Fagot J, Kirby S, Smith K, Claidière N. 2019. High-fidelity copying is not necessarily the key to cumulative cultural evolution: a study in monkeys and children. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286: 20190729
- Scharff C, Nottebohm F. 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song

- system: implications for vocal learning. *The Journal of Neuroscience* 11: 2896
- Schofield DP, McGrew WC, Takahashi A, Hirata S. 2018. Cumulative culture in nonhumans: overlooked findings from Japanese monkeys? *Primates* 59: 113-22
- Schulz TM, Whitehead H, Gero S, Rendell L. 2008. Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function. *Animal Behaviour* 76: 1977-88
- Semaw S, Renne P, Harris JWK, Feibel CS, Bernor RL, et al. 1997. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature* 385: 333-36
- Shultz S, Dunbar R. 2010. Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 21582-86
- Stafford KM, Lydersen C, Wiig Ø, Kovacs KM. 2018. Extreme diversity in the songs of Spitsbergen's bowhead whales. *Biology Letters* 14: 20180056
- Sugiyama Y, Koman J. 1979. Tool-using and -making behavior in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. *Primates* 20: 513-24
- Tanaka M, Sun F, Li Y, Mooney R. 2018. A mesocortical dopamine circuit enables the cultural transmission of vocal behaviour. *Nature* 563: 117-20
- Tchernichovski O, Eisenberg-Edidin S, Jarvis ED. 2021. Balanced imitation sustains song culture in zebra finches. *Nature Communications* 12: 2562
- Terrace HS, Petitto LA, Sanders RJ, Bever TG. 1979. Can an Ape Create a Sentence? *Science* 206: 891-902
- Thorpe WH. 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100: 535-70
- Tomasello M. 1999. *The Cultural Origins of Human Cognition*. Harvard University Press.
- Truskanov N, Prat Y. 2018. Cultural transmission in an ever-changing world: trial-and-error copying may be more robust than precise imitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373: 20170050
- Tylor EB. 1871. *Primitive culture: Researches into the development of mythology, philosophy, religion, art and custom*. J. Murray.
- van de Waal E, Borgeaud C, Whiten A. 2013. Potent Social Learning and Conformity Shape a Wild Primate's 2019 Foraging Decisions. *Science* 340: 483-85
- van de Waal E, Bshary R, Whiten A. 2014. Wild vervet monkey infants acquire the food-processing variants of their mothers. *Animal Behaviour* 90: 41-45
- van de Waal E, Krützen M, Hula J, Goudet J, Bshary R. 2012. Similarity in Food Cleaning Techniques within Matrilineal Wild Vervet Monkeys. *PLOS ONE* 7: e35694
- van de Waal E, Whiten A. 2012. Spontaneous Emergence, Imitation and Spread of Alternative Foraging Techniques among Groups of Vervet Monkeys. *PLOS ONE* 7: e47008
- Visalberghi E, Fragaszy DM. 1990. Food-washing behaviour in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella*, and crab-eating macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* 40: 829-36
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, et al. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399: 682-5
- Whiten A, van de Waal E. 2018. The pervasive role of social learning in primate lifetime development. *Behav Ecol Sociobiol* 72: 80
- Whitney WD. 1889. *The Century dictionary: an encyclopedic lexicon of the English language / prepared under the superintendence of William Dwight Whitney*. New York: The Century co.
- Williams H, Lachlan RF. 2022. Evidence for cumulative cultural evolution in bird song. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 377: 20200322
- Williams SM, Goldman-Rakic PS. 1998. Widespread origin of the primate mesofrontal dopamine system. *Cereb Cortex* 8: 321-45
- 朴喜. 2011. 万葉集の「鳴く鳥」: 「鳴く鳥」を歌うことの意味について. *百舌鳥国文* 22: 1-21