

笑いの起源と進化

松 阪 崇 久

日本モンキーセンター

Origins and evolution of laughter

Takahisa MATSUSAKA

Japan Monkey Centre

Since van Hooff (1972) published his hypothesis on the phylogenetic development and evolution of laughter and smiling, several authors have adopted his idea and accumulated data on the facial and vocal displays of primates, including human beings. On the basis of these data, as well as the findings on play behaviors of nonprimate animals and discoveries in neuroscience, many discussions have been published on the origins and evolution of humor and laughter. In this paper, I critically review these earlier works and discuss what we can conclude from them and what remains to be clarified. I further discuss the uniqueness of human laughter in relation to humor, the use of language, laughter contagion, and aggressive laughter.

Key words: laughter, smile, humor, play, evolution, language
キーワード: 笑い, ラフ, スマイル, ユーモア, 遊び, 進化, 言語

1. はじめに

笑うことができる動物はヒトだけだとかつては考えられていた。しかし、チンパンジーやオランウータンは、くすぐられるとヒトの笑い声とよく似た音声をあげる。また、追いかっこやレスリング遊びにおいても同様の音声を発する。このことを最初に報告した Darwin (1872) は、これを類人猿の喜びの感情表出だと考え、類人猿の笑い声だとしている。それから100年後、笑いの起源と進化についての有名なモデルをオランダの van Hooff (1972) が発表する。van Hooff は、ヒトの笑いがラフ (laugh) とスマイル (smile) に大きく二分できるとし、それぞれと進化的起源が同じと考えられる音声・表情をヒト以外の霊長類に見出したのである。

笑いやユーモアについては、古代より多くの哲学者が思索を重ねてきた。しかし、笑いやユーモアに関する科学的な研究が急速に進み始めたのはごく最近のことである。現在では、ニューロ・サイエンスや心理学など、多様な学問分野にお

いて笑いの研究が進行している (総説として、Gervais & Wilson, 2005; Martin, 2007)。Darwin が始めた笑いの起源と進化についての探求も盛り上がりを見せている (Gervais & Wilson, 2005; Matsusaka, 2004; Panksepp, 2005; van Hooff & Preuschoft, 2003; Waller & Dunbar, 2005)。本稿では、ヒトの笑いやヒト以外の動物の「笑い」に関する最新の知見を紹介しながら、笑いの起源と進化についての考察を深めたい。

2. van Hooff の笑いの進化モデル

まず、笑いの起源と進化について考察する際にしばしば引用される van Hooff (1972) の仮説を紹介しよう。

van Hooff は、さまざまな状況における霊長類の表情を詳細に観察し、ヒトの笑いとの共通点を持つ2つの行動パターンを指摘した。一つ目は、霊長類が遊びにおいて見せる、口を丸く開けて口角を少し後方に引く表情で、relaxed open-mouth display またはプレイ・フェイス (play face)

と呼ばれるものである(図1, 以下ではROMと略記する)。いくつかの種では, この表情に反復する呼吸様の音声であるプレイ・パント(play panting, または panting laugh)がしばしばともなうことが知られている(Kipper & Todt, 2002; Matsusaka, 2004)。二つ目は, silent bared-teeth display, または grimace, grin-face と呼ばれる表情である(図2, 以下では SBT と略記する)。これは, 上下の歯列を合わせたまま口角を後方に引いて歯列を露出させる表情で, 劣位な

サルが優位なサルに対して表出することが普通である。優位な個体への恐怖や服従を示し, 自分には敵意が無いことを伝える表情だと言われている。

van Hooff は, このROMと SBT が, ヒトの笑いが持つ2つの異なる傾向と対応していると考えた。つまり, 愉乐的傾向の強いラフ(発声ともなう笑い)はROMと, しばしば緊張を伴う場面において友好性・社交性を示すスマイル(声を発さずに歯列を露出させる笑い)はSBTと, 行動の形態も生じる文脈も類似しているのである(Goldenthal, Johnston, & Kraut, 1981; Lockard et al., 1977も参照)。そこで van Hooff は, ラフとROM, スマイルと SBT はそれぞれ共通の進化的起源を持つ相同の行動だと考えた(図3)。



図1 アカンボウとの遊びでROMを見せるチンパンジーの老年雄



図2 SBTを見せるチンパンジーの雌

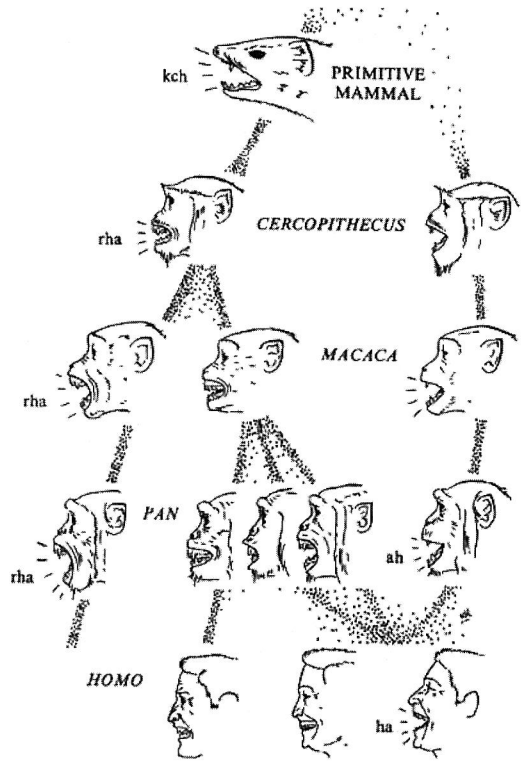


図3 van Hooff (1972) の笑いの進化モデル
現生霊長類の表情や音声から推測される笑いの系統発生モデル。SBTは, 左列の「歯を露出させて悲鳴をあげる行動」から派生する。SBTははじめ, 劣位個体の服従の表情として現われるが, チンパンジーや一部のサル類では優劣に関わりない友好の表情としても表出されるようになり, これがヒトのスマイルにつながる。右列は遊びにおける表出であるROMで, これがヒトのラフにつながる。

ただし、van Hooff は、サルや類人猿の ROM や SBT をヒトの笑いと完全に同一だとは考えていない。van Hooff は、ROM や SBT からヒトの笑いが進化する過程で二つの変化が起きたと考えている。一つ目は、霊長類では服従的な表情であった SBT が、より広い友好的文脈で生じるようになるという変化である。二つ目は、霊長類では異なる行動パターンであった ROM と SBT が、ヒトにおいては混ざり合うようになったことである。van Hooff は、これら二つの変化の兆しが霊長類の一部の種にも見られると主張する。

霊長類の多くの種では、SBT は劣位個体から優位個体へと向けられる恐怖・服従の表情である。しかし、優位個体が劣位個体に対して SBT を表出する種がいくつか知られている。スラウェシ島のマカク猿の仲間や、マンドリル、チンパンジー、ボノボなどでは、毛づくろいや挨拶、求愛、闘争後の和解において、優位個体が劣位個体を安心させるために SBT を表出することがあるという (de Waal, 1988; Petit & Thierry, 1992; Preuschoft & van Hooff, 1995, 1997; Thierry et al., 1989; van Hooff, 1972; van Hooff & Preuschoft, 2003)。これらの種では、もともと服従的な表情であった SBT が、敵意の無いことを伝える表情としても使われるようになり、さらに広く友好と親愛の気持ちを示す表情になったと考えられている。

ROM と SBT が混ざりあう例もいくつか報告されている。まず、社会的遊びにおいて ROM だけでなく SBT が見られる種がいくつかみつまっている (Bout & Thierry, 2005; Laidre & Yorzinski, 2005; Petit & Thierry, 1992; Preuschoft & van Hooff, 1997; van Hooff, 1972)。また、スラウェシ島のマカク猿、マンドリル、オランウータン、チンパンジーなどでは、ROM と SBT の中間的な形態の表情が報告されている (Bout & Thierry, 2005; de Waal, 1988; Palagi, 2006; Petit & Thierry, 1992; Preuschoft & van Hooff, 1995, 1997; Rijksen, 1978; Thierry et al., 1989; van Hooff & Preuschoft, 2003)。口を丸く開けて上下の歯列を露出させる表情で、relaxed open-mouth bared-teeth display と呼ばれる (図 4)。ただし、この表情は full play face と呼ばれることもあり、ROM と SBT の融合ではなく、ROM



図 4 母親にくすぐられて relaxed open-mouth bared-teeth display を見せるチンパンジーの乳児

の表出の激しいものととらえる見方もある。

3. van Hooff のモデルへの批判と課題

前節にまとめたように、霊長類の ROM と SBT がそれぞれヒトのラフとスマイルにつながるという van Hooff のモデルは、多くの研究に受け継がれてきている。しかし、SBT の機能解釈については疑問の残る部分もある。van Hooff が主張するように、優位者が劣位者に対して SBT を見せる種がいるのは確かである。しかし、これらの SBT が相手を安心させるための友好的な表情だと言えるのかどうか、もう少し慎重に検討する必要があると筆者は考える。たとえば、交尾の誘いがうまくいかない場合にチンパンジーのオスがメスに対して SBT を見せることがあるとされているが (van Hooff & Preuschoft, 2003, p. 285)、これがメスを安心させる効果を持つのかどうかは確かめられていない。むしろ、欲求が達成できないことへの強烈なフラストレーションの表出と考えることもできる。また、個体間の連合関係によって優劣序列が変動する種では、優位個体が劣位個体を前に恐怖を感じて SBT を見せることもありうる。

また、van Hooff (1972) のモデルでは説明されていないと思われる SBT もある。ボノボやチンパンジーは、交尾の最中や好物の食物を見つけたときに SBT を見せることがある (軽い悲鳴がともなうこともある) (Bard, 2000, p. 159; de Waal, 1988)。de Waal (1988) はこのような

SBT を喜びの興奮をあらわす表情と解釈しているが、この表情がヒトの歓喜のスマイルとつながるものか、それとも彼らに固有の喜びの表出なのかはよくわかっていない。

SBT と ROM 以外の行動をヒトの笑いの起源と考える研究者もいる。たとえば、チンパンジーに特徴的な音声であるバント・フートが笑いの起源として取り上げられることがある(蔵, 1995; 正高, 2001, 2003; 杉山, 1979)。バント・フートは、採食樹に到着した時などに群れの仲間たちと鳴き交わされる音声である。また、大人のオスが力の強さを誇示するディスプレイをする際にもバント・フートを発することがある。前者の例では、この音声は喜びの興奮を表しているとも解釈できる。また、後者の例では、「嘲笑」的な威嚇の音声ととらえることができるかもしれない。しかし、チンパンジーのバント・フートには、音響構造にも発声時の表情形態にもヒトの笑いとの類似点がほとんどないため、ヒトの笑いとの類似点がある行動だとは考えにくい。

笑いは本来攻撃的で、ヒトの笑いは嘲笑から始まったとする考え方があるが(Eibl-Eibesfeldt, 1984; 蔵, 1995; Lorenz, 1963), これも van Hooff のモデルとは相容れないものである。たとえば、Eibl-Eibesfeldt (1984) は、動物の集団が一斉に外敵に対して騒ぎたてて威嚇する行動(モビング)に笑いの起源を求めている。しかし、ヒトに最も近縁な動物であるチンパンジーの威嚇行動には、ヒトの笑いに表情・音声が類似するものは無い(Nishida et al., 1999, pp. 175-176 を参照)。また、Lewis (2005) は、レスリング遊びにおける類人猿の「笑い声」は優越感情をとまなう勝利の表現だと推測しているが、チンパンジーが実際に「笑い声」をあげるのは、むしろ、咬みつかれたり、くすぐられたりした時だということがわかっている(Matsusaka, 2004)。よって、優越の笑いや嘲笑が笑いの起源だとは考えにくい。

優越の笑いや嘲笑は、ヒトの祖先がチンパンジー・ボノボの祖先と分岐したあとにヒトにだけ発達した可能性が高い。現代のヒトは実に多様な文脈において笑うが、van Hooff のモデルでは説明されない笑いが他にもいくつかある。はにかみ笑いや自嘲などだ。これらも嘲笑と同様に、ヒトに独自に備わったものである可能性が高い。こ

れらの多様な笑いを人類はいつ、どのように獲得したのか、という大きな問題は今後の課題として残されている。

4. Duchenne display と non-Duchenne display

van Hooff の用いたラフとスマイルという分類とは異なる笑いの分類をとる研究も多い。愉快的な笑い と 愉快的でない笑い という分類である。これらは使用される顔面筋肉が異なることが知られており、この違いを記述した解剖学者の名をとって前者は Duchenne display, 後者は non-Duchenne display と呼ばれる(Gervais & Wilson, 2005; Ruch & Ekman, 2001)。Non-Duchenne display は、目上の者への宥めの笑い、不安を感じたときの神経質な笑い、作り笑いなどにおいて見られるという。

Gervais and Wilson (2005) は、これまでの笑いの研究がこの二つをしばしば混同して扱っていることを指摘し、これらを分離したうえで笑いの進化についての新しいシナリオを描いている。このモデルによると、Duchenne display はヒトと大型類人猿の共通祖先の ROM に起源をたどれるのに対して、non-Duchenne display はかなり後になってからヒトの系統にのみ登場したという。人類の認知能力が高まり、表情の意図的コントロール能力が上昇した時に non-Duchenne display が生じたと考えられている。

5. 乳児期の笑い

もう一つ、van Hooff のモデルでは十分に考慮されていない現象に、乳児期の笑いがある。ヒトの新生児は、REM 睡眠中に外的刺激とは関係なく自発的微笑(新生児微笑)を見せることが知られている(Messinger et al. 2002)。Kawakami et al. (2006) は、生後 20 日前後のヒト新生児において、自発的微笑に笑い声が伴う場合が少数例ながらあることを報告している。高井(2005)は、このような自発的ラフは、自発的微笑が群発的に起こる際に生じるとしている。また、社会的刺激に対するスマイルとラフも、互によく似た状況で相前後して起こることが多いだろう。これらの

知見は、スマイルとラフが異なる起源を持つという van Hooff の説とは矛盾しており、乳児期に見られるスマイルとラフが同一の行動パターンのバリエーションである可能性を示唆していると言える。

自発的微笑はチンパンジーの新生児にも見られる (Mizuno, Takeshita, & Matsuzawa, 2006)。そして、ヒトの場合と同様に、生後2ヶ月ころからは社会的刺激によって起こる「社会的微笑 (social smiling)」が見られるようになるという。ただし、水野らが「社会的微笑」と呼んでいるものは、van Hooff がスマイルの起源と考えた SBT ではない。水野らは、チンパンジーの乳児が母親に首筋やわきを触られて口を開ける表情を「笑顔」と呼んでいる (水野・松沢, 2002)。これは、van Hooff のいう ROM にあたるのである。チンパンジーの ROM を「微笑」とみなしている例は他にもある (Bard, 2000, p. 158; Myowa-Yamakoshi et al., 2004)。ROM は口を丸く開ける表情であるが、同時に口角が後方に引かれるために、口の開き方が小さい場合にはヒトのスマイルと類似の形態となるのである。ただし、母子間交渉に見られる両種の相違点にも注意しておく必要があるだろう。ヒトの母親は仰向けに置かれた子と積極的に対面交渉をし、社会的微笑はそのような交渉の中で頻繁に生じる。一方、チンパンジーの母親はたいてい自分の子を腹部に抱いており、母子の見つめ合いや「社会的微笑」が生じる文脈はヒトと少し異なる可能性がある (竹下, 2001) (Jones & Raag, 1989; Messinger, Fogel, & Dickson, 2001; Plooi, 1979, pp. 240–241 も参照)。しかしいずれにしても、これらの研究は、乳児に見られるスマイルが霊長類の ROM から生じた可能性を示唆するものと考えられる。

6. van Hooff の笑いの進化モデルへの部分修正

以上の内容をふまえるならば、van Hooff の笑いの進化モデルを次のように部分修正することができるかもしれない。つまり、愉快的で友好的なヒトの笑い (スマイルの一部とラフ) は霊長類の ROM に起源を持ち、これが Duchenne display と呼ばれるものになった (Gervais & Wilson,

2005)。不安などのネガティブな情動を伴う non-Duchenne display (スマイルの一部) は、恐怖にひきつる表情である SBT を愉快的なスマイルに似せようとすることで生じた。このように考えた方がヒトのラフと愉快的なスマイルに見られる強い連続性を理解しやすくなる。

この考え方が正しいとすれば、笑いの起源は愉快的なものだということができる。そこで、ここからは霊長類の ROM に注目し、生起する文脈や機能についてまとめ、ヒトの愉快的な笑いとの比較をおこなうことにしたい。ROM は、プレイ・フェイス (表情) とプレイ・パント (音声) を含む行動パターンであるが、以下では両者の違いにも注目する。

7. プレイ・パントを持つ種と持たない種

プレイ・フェイスは霊長類に広く認められる表情であるが、プレイ・パントを発声する種は限られている。類人猿の仲間では、テナガザルも含めてすべての種がプレイ・パントを持っているようである。したがって、遊びにおける「笑い声」の起源は、少なくとも類人猿の共通祖先までさかのぼれる可能性が高い。しかし、オナガザル上科のサルにはプレイ・パントを持たない種がある。また、オマキザル上科のサルには、リスザルのように遊びにおいて peep 音を発声する種が知られているが、これはあえぎ声であるプレイ・パントとは音響構造がかなり異なる音声であり、進化的につながりを持つものかどうかはわからない。

霊長類の分類群の中でどの種がプレイ・パントを持ち、どの種が持たないかはいまだに充分整理されておらず、プレイ・パントを持つ種と持たない種の間にはどのような違いがあるかは、今後検討されるべき課題として残されている。

8. プレイ・フェイスとプレイ・パント

プレイ・パントを持つ種でも、プレイ・フェイスに常にプレイ・パントが伴うわけではない。また、逆に、プレイ・フェイスを示さずに (口の開け方が小さい) プレイ・パントを発することも時にはある。プレイ・フェイスもプレイ・パントもレスリングや追いかけっこといった遊びにおいて

起り、しばしば同期することはたしかであるが、両者の記述を整理してみるといくつか相違点も浮かび上がってくる。

まず、プレイ・フェイスは、社会的遊びの開始前にしばしば見られることが報告されている (Hayaki, 1985)。しかし、チンパンジーでは、プレイ・パントが遊びの開始前に発せられることは稀である (Matsusaka, 2004)。また、プレイ・フェイスは、遊び相手につかみかかる時や相手に咬みつく前など、遊びの中で攻撃的にふるまう個体に見られるという記述が多い (Preuschoft, 1992; van Hooff & Preuschoft, 2003)。一方、すでに触れたように、チンパンジーがプレイ・パントを発するのは、咬みつかれたり、追われたりしている時であることが多い (Matsusaka, 2004)。また、チンパンジーは一人遊びにおいてもプレイ・フェイスをしばしば見せるが、一人遊びでプレイ・パントが発せられることは稀である (オランウータンも同様: Rijksen, 1978)。

これらのことから、プレイ・パントとプレイ・フェイスは互いに重なり合いながらも、部分的に異なる動機を含み、遊びのコミュニケーションにおいて異なる機能を果たす場合があると考えられる (Matsusaka, 2004)。

9. プレイ・フェイスとプレイ・パントの社会的機能

それでは、プレイ・フェイスとプレイ・パントはそれぞれどのような社会的機能を果たしているのだろうか？

プレイ・フェイスは、遊びの誘いをおこなう個体や、咬みつきのなどの攻撃的な動作をする個体にしばしば観察される。その個体の行動が「本気の攻撃ではなくて遊びである」ことを明確にする機能を持つと考えられている (van Hooff, 1972; van Hooff & Preuschoft, 2003; Waller & Dunbar, 2005)。動物の社会的遊びには攻撃行動と類似の動作が見られるため、混乱を避けるためにこのようなシグナル (プレイ・シグナル) が備わったと言われている (e. g., Bekoff, 1995)。

チンパンジーの遊びは、プレイ・フェイスが見られると長続きする傾向があるという (Spijkerman et al., 1996; Waller & Dunbar,

2005)。また、Tanner and Byrne (1993) は、あるメスのゴリラがプレイ・フェイスを手で覆い隠す行動を見せたことを報告している。プレイ・フェイスは遊びの中断時によく見られたが、このメスがプレイ・フェイスを隠すと遊びの再開が遅くなったという。この行動はこのメスにだけ見られた珍しい行動であるが、ゴリラのプレイ・フェイスには遊びの再開を促進する機能があることがこの観察から示唆される。同様に、チンパンジーのプレイ・フェイスには遊びの開始・再開や (Hayaki, 1985)、新たな個体の加入 (Spijkerman et al., 1996) を誘う機能があると言われている。

一方、プレイ・パントを発するのは、攻撃的な動作を「される」方の個体であることが多い。そのため、「本気の攻撃ではなく遊びであることを示す」という従来のプレイ・シグナルの考え方はプレイ・パントには適用できない (Matsusaka, 2004)。チンパンジーの遊びには、追う、掴まえる、軽く咬む、指でくすぐるなどの攻撃的な動作が見られるが、これらをやられる方の個体は普通、相手の動作から逃れようとしながらプレイ・パントを発する。咬まれたり、くすぐられたりしている個体は、刺激されている部位を手で防ぎ、身をよじて相手から逃れようとする。ただし、完全に逃げ去ることはなく、相手からいったん離れてもまたすぐに相手に近寄って遊び続けることが多い。つまり、本気で逃げ去ろうとしているのではないのだ。チンパンジーのプレイ・パントには、このような遊びの逃避的動作を本気の逃避と混同するのを防ぐ機能があると考えられる。つまり、「本気の逃避ではなく遊びである」ことを示すプレイ・シグナルなのだと言える (Matsusaka, 2004)。

さらに、遊び相手がプレイ・パントを発すると、チンパンジーはくすぐりなどの働きかけを繰り返す傾向があることがわかっている (Matsusaka 2004)。遊びの働きかけを誘い、遊びを活性化させるというこの機能は、ヒトの笑い声の機能とも共通すると考えられる。ヒトも、くすぐり遊びにおいて逃避的動作をしながら笑い声をあげるが (根ヶ山・山口, 2005)、笑い声が相手からのくすぐりの繰り返しを誘う可能性が指摘されている (Harris, 1999)。いないいないばーなどの遊び (Rothbart, 1973) やユーモア (Weisfeld, 1993)

への笑いについても同様に、笑い声が相手からのさらなる働きかけを誘うと考えられている。

ここまでは遊びに参加する個体間のコミュニケーションについて考えてきたが、プレイ・フェイスやプレイ・パントには、遊びに参加しない周囲の個体へのメッセージが含まれているという見方もある。チンパンジーの子ども同士遊び交渉を観察した Flack, Jeannotte, and de Waal (2004) によると、年上の子は、年下の子の母親が近くにいる場合にはプレイ・フェイスやプレイ・パントをよく表出するという。プレイ・フェイスやプレイ・パントは、いま起きている交渉が「遊びであって攻撃ではない」ことを遊び相手の母親に伝えており、母親が遊びを止めにくのを防ぐ機能を持っていると彼女らは考えている。しかし、プレイ・フェイスやプレイ・パントによって母親からの介入を実際に防いでいるのかどうかは確かめられていない。

10. プレイ・パントをひきおこす興奮

ところで、プレイ・パントは無声の呼吸音、または濁ったあえぎ声である。呼吸が荒くなったものと記述されることもある。Aldis (1975) は、遊びの激しい身体運動に伴う荒い呼吸がプレイ・パントの起源だと推測している。また、遊びが激しくなればプレイ・パントもより頻繁に、より大きく発せられると言われている (e. g., Hayaki, 1985)。これらのことから、プレイ・パントは単に、激しい身体運動の結果として呼吸が荒くなったものだと考える人もいるかもしれない。しかし、少なくともチンパンジーのプレイ・パントは、このような見方では理解できない特徴を持っている。

たとえば、体格の似通った二個体間の追いかかけっこにおいて、追う個体と追われる個体はほぼ同じ運動量となるはずだが、プレイ・パントを発するのは追われる個体だけであることが多い。また、チンパンジーは通常の歩行に近いスピードでゆっくりと追いかかけっこをすることがあるが、その場合にも追われる個体が激しくプレイ・パントを発することがある (松阪, 未発表データ)。チンパンジーのプレイ・パントは、激しい身体運動の結果として呼吸が荒くなったものではないのだ。

チンパンジーは、追われる、咬まれる、指でく

すぐられるといった場面でプレイ・パントを発声する。中でも、もっともよくプレイ・パントが起こるのは「咬まれる」時である。とくに、コドモやアカンボウに咬まれる時よりも、体格が大きく力も強いワカモノやオトナに咬まれる時にプレイ・パントはよく発せられる。つまり、より「危険度」の高い場面でプレイ・パントが起こる傾向があると言える。チンパンジーのプレイ・パントは、遊び相手からの攻撃的な動作から逃れようとする際の「スリリングな刺激による興奮」を反映した音声であることが示唆される (Matsusaka, 2004)。

また、咬まれる身体部位によってもプレイ・パントの起こる頻度が異なることがわかっている。わきの下や腹部、頭、首の周りなどへの刺激はプレイ・パントを引き起こしやすいが、手や足への刺激ではプレイ・パントは少ない。これは身体部位ごとの「くすぐったさ」の違いを反映した結果だと考えることができる。また、攻撃を受けることが致命的ともなりうるような部位への刺激ではスリルによる興奮が増大しやすく、プレイ・パントが起こりやすいとも考えられる (Matsusaka, 2004)。

11. 霊長類以外の動物の「笑い声」の研究

遊びにおいて音声を発するのは霊長類だけではない。イヌ科の動物やクマ、ゾウも、遊びにおいて小さなあえぎ声を発することが知られている (Simonet, Versteeg, & Storie, 2005; van Hoeff & Preuschoft, 2003)。また、ラットやイルカも遊んでいる時に音声を発する (Blomqvist, Mello, & Amundin, 2005; Panksepp & Burgdorf, 2003)。最近、これらの音声をその動物の「笑い声」と見なそうとする研究がいくつか発表された。

Simonet et al. (2005) は、犬が遊びの際に発する4種類の音声のうち、彼女らが「dog-laugh」と呼ぶあえぎ声は遊びにおいてのみ聞かれる音声だという¹⁾。そして、この音声を録音して子犬たちに聞かせると、子犬たちの遊び行動が増加したという。また、この音声をドッグ・シェルターの

1) 以下のサイトで、「dog-laugh」を聞くことができる。
<http://www.petalk.org/DogLaughSpect.html>

犬たちに聞かせると、ストレスを示す行動が減り、社交性が増すのだという。

社会的遊びにおいて若いラットが発する超音波 (50 kHz) の chirp 音をラットの「笑い声」だと考える研究者もいる (Panksepp, 2005; Panksepp & Burgdorf, 2003)。この音声は、人間がラットをくすぐった時にも発声され、遊びにおける喜びの情動をあらわすものだと考えられている。また、ヒト (Harris, 1999) やチンパンジー (Matsusaka, 2004) のように、くすぐられる身体部位によって発声頻度が変化する。くすぐられるラットは「身もだえ」をしてくすぐりから逃れようとするが、完全には逃げ去らず、くすぐりを求めて人の手に近づくようになるという。

これらの動物の音声は、ヒトの笑い声と進化的起源を同じくする相同 (homology) の行動なのか、相似 (analogy) の行動なのかという疑問に答えることは難しい。少なくとも、ラットの遊びの音声はヒトの笑い声とは音響的に似ておらず、相同である可能性は低いように思える。しかし、Panksepp (2005) は、ラットがこの音声を発するときに働く脳神経メカニズムがヒトの笑いの場合と共通することを示唆しており、ラットのこの音声はヒトの笑い声にあたるものだと主張している (Jung, 2003 も参照)。

12. ヒトの笑いの独自性はどこにあるのか？

ここまで、主に霊長類の ROM (プレイ・フェイスおよびプレイ・パント) について記述する中で、ヒトの笑いとの共通点をいくつか指摘してきた。しかし、ヒトの笑いは、霊長類の ROM よりも多様で複雑である。霊長類の ROM にはない特徴も持っている。では、両者は果たしてどこまで同じで、どこから違っているのだろうか？ ヒトの笑いの独自性はどこにあるのだろうか？ ここからは、両者の相違点が大いと思われる領域に注目してみたい。(i) ユーモアの起源、(ii) 言語とユーモア、(iii) 笑い声の同期と伝染、(iv) 嘲笑の起源、の4つのトピックを順に扱う。

(i) ユーモアの起源

ユーモアは高度な知的能力を必要とするため、ヒト以外の動物には見られないものだと一般的に

は考えられているだろう。しかし、動物の遊びにも、ユーモアと似た状況を見出せるという指摘もある (Gervais & Wilson, 2005; van Hooff & Preuschoft, 2003)。

笑いを引き起こすユーモア刺激の条件については、これまでもさまざまな意見が出されている。中でも繰り返し強調されるのは、「期待や予測とのズレ」による驚き・緊張と、同時にそれが深刻な事態ではないと解釈されることが必要だという見解である。これらの条件は、ユーモアへの笑いだけではなく、すべての Duchenne display に共通だという指摘がある (Gervais & Wilson, 2005; Jung, 2003; Ramachandran, 1998)。たとえば、いないいないばーやくすぐり遊びにおける笑い声も、「予測とのズレ」が引き起こす驚きや緊張が、信頼できる相手との遊びの中で起こるときに生じると考えられる。

これと同様のことが霊長類の遊びにも見られる。たとえば、van Hooff and Preuschoft (2003) は、動物園でチンパンジーの子どもと実際に遊んだ経験から次のように書いている。チンパンジーは、くすぐられる部位が突然変わった瞬間などに生じる「予期された予想外 (expected unexpected)」の驚きに興奮してプレイ・パントを発するのだと。これは、筆者が野生チンパンジーの遊びを観察して得た印象にも近い。くすぐり遊びをする二個体のチンパンジーは、互いに行動を同調させつつ遊んでいるのだが、くすぐられる個体は「いつ」「どの身体部位を」「どのくらいの強さで」刺激されるかを正確には予測できないはずである。相手からくすぐられそうだという予測に興奮しながらも、正確なタイミングなどを予測できないところに「予期された予想外」の驚きが生じると考えられる。そして、これが「遊び」の文脈で起こっていると解釈されるとき、プレイ・パントが生じるのだろう。また、その際に「予測される刺激」が大きいほどスリルによる興奮が増大し、プレイ・パントが起こりやすくなると考えられる (Matsusaka, 2004)。

このように、類人猿の遊びにもヒトの遊びやユーモアとの共通点が見られる。しかし、ヒトの場合との相違点もいくつかありうる。まず、類人猿たちは、遊び相手の予測について理解できているかどうかという問題がある。すでに述べたよう

に、相互交渉において相手の動きを完全に予測することは不可能であるから、相手の予測を理解しているかどうかに関わらず「予測とのズレ」は生じうる。しかし、ヒトの場合には、相手の予測をある程度理解したうえで意図的にその裏をかく「はぐらかし」や「じらし」によって、相手を笑わせるという行動が見られる。これらが類人猿の遊びでも見られるのかどうか、今後検討していく必要がある。

また、ヒトはしばしば、外界の物や状況に「予測とのズレ」を見出して笑う。一方、類人猿には、外界の事物に対する「笑い」の記述は見当たらない。また、他個体の「おどけ」に対する「笑い」も類人猿には無いようである。人間の観察者にとってユーモラスな行動を類人猿がすることはある。たとえば、野生チンパンジーの子どもがくるくると回転しては転んだり、手で「ポンポンポン」と腹鼓を打ったり、首を少しかしげて頭を揺らしながらフラフラと歩いたり (play walk) して遊んでいるのを見かけて、筆者も思わず笑ってしまうことはある。しかし、このような「おどけ」的行動を見ていた周囲の他のチンパンジーがプレイ・フェイスやプレイ・パントを表出するのを、筆者は見たことが無い。同様に、他個体の失敗 (低い木から落ちるなど) に対してチンパンジーが「笑う」のも見たことが無い。飼育下の類人猿も、他者の不適切な行動や失敗を見てプレイ・パントを発することは無いようである (McGhee, 1979)。

人間の観察者から見てユーモラスだという意味で「おどけ」的行動という語を用いた。van Hooff and Preuschoft (2003, p. 284) も、チンパンジーの同様の行動を「おどけ (clowning)」と呼んでいる。しかし、これらが他のチンパンジーの「笑い」を引き出すための行動だとは考えにくい。これらの行動に対して周囲のチンパンジーが「笑い」で反応することが無いように、**「おどけ」的行動をするチンパンジーが周囲の反応を気にするような素振り (他個体に視線を送るなど) を示さないからだ。ただし、水野・松沢 (2002) は、チンパンジーのオトナのメスが、アカンボウの興味を引くためにその顔をのぞきこんで「おかしな表情」をしてみせたという興味深い記述をおこなっている。この「おかしな表情」に**

対してアカンボウがプレイ・フェイスを見せることもあったようで、この行動はヒトの「おどけ」に近いと言えるのかもしれない。また、以下に述べるように、飼育下で手話を習得した類人猿には、他者 (研究者) の笑いを意図的に引き出すような行動が見られるという。

(ii) 言語とユーモア

ヒトのユーモアは、言語を使用する会話の中で見られることが多い。おかしな表情やパントのように言語を用いないユーモアが存在することは事実だが、言語によって象徴的イメージの操作が容易となり、複雑なユーモア発話が可能となっている点は見逃せない。ヒトは、外界の事物に「予測とのズレ」を見出すだけでなく、「ズレ」を創り出すようなコメントをおこなうことができる。さらに、そこで生じる「おもしろさ」を他者と共有し、他者と一緒に笑うこともよくある。外界についてこのようなコメントをおこなうのに人間の言語は適しているし、その「おもしろさ」を他者と共有する際に言語が果たす役割も大きいだろう。それゆえ、言語を持たない霊長類にこのようなユーモアが見られないとしても不思議なことではない。

ただし、言語を使用しない野生の類人猿も、ある程度は象徴的イメージの操作ができると言われている。Hayaki (1985) は、野生チンパンジーが枝を他個体と見立てて、枝と取っ組み合いの遊びをしていると考えられる事例を報告している。チンパンジーが一人遊びにおいてプレイ・パントを発することは稀であるが、この事例ではプレイ・パントが生じたと Hayaki は記述している。筆者も、物を用いた「想像上の社会的遊び」と考えられる類似の事例で野生チンパンジーがプレイ・パントを発したのを見たことがある。これらの逸話的な観察から断定的な結論を得ることは難しいが、野生チンパンジーも象徴的イメージの操作をおこなって楽しむことがあるように思われる。しかし、たちあらわれた象徴的イメージを言語を用いずに他者に伝えることは難しいだろう。

飼育下で手話を訓練された類人猿は、操作された象徴的イメージを人間と共有して楽しむことが報告されている (McGhee, 1979)。たとえば、ゴリラのココは、すでに習得したサインをわざと間

違えたり、サインの形態をゆがめたりすることがあり、同時にプレイ・パントを発することもあったという。また、チンパンジーのウォッシュューは、歯ブラシを用いて頭部の毛をとかすなど、道具をわざと不適切に使用していると考えられることがあったという。さらに、ウォッシュューは、研究者であるロジャー・ファウツの背に乗っている時に尿をし、手話で「funny」とサインして「鼻で笑った」という（この「funny」という語は、くすぐりや追いかけて遊びにおいても使われるらしい）。これらの行動は、遊びのムードが高まっているときに起こること、プレイ・パントを伴うことがあること、人間の反応をたしかめるように人間に視線を送るのが観察されることから、人間を笑わせるための行動である可能性が高い (McGhee, 1979)。彼らの言動に対して研究者が笑いで反応することによって強化され、人間の持つ高い遊戯性に引き込まれていったのだと考えられる。

しかし、ココやウォッシュューも、対象の不適切な特徴や、文脈からはずれた他者の行為をユーモラスなものとして楽しむことは無いようである (cf. Gamble, 2001)。類人猿たちはこのような場面には当惑し、「バカ」とコメントすることもあるが、そのような状況を楽しんでいることを示す証拠は無いようだ。つまり、自らが創りだした「ズレ」を他者（人間）とともに楽しむことはできるが、他者が創りだした「ズレ」を楽しむことは困難なのかもしれない。

(iii) 笑い声の同期と伝染

ヒトの笑い声はしばしば複数個体間で同期する。数十人ものヒトが一斉に笑い声をあげることも稀ではない。しかし類人猿では、多数の個体が一斉にプレイ・パントを発するようなことは起こらない。くすぐりや追いかけて遊びは二個体間で起こることが多い (Hayaki, 1985)、プレイ・パントを発するのはそのうちの一头（くすぐられる個体、追われる個体）であることが多いのである。ヒトで多人数の笑い声が同期しやすいのは、言語の使用によって外界の事物についての「おもしろさ」を他者と共有することが比較的容易であることが一因だと考えられる。

しかし、両者の違いはそれだけではない。ヒトの笑い声はしばしば伝染することが知られている。

つまり、他者の笑い声を聞くと笑い声が起こりやすくなるという現象が報告されている (Martin & Gray, 1996; Provine, 1996)。一方、類人猿にはプレイ・パントの伝染が起こっていない可能性がある。繰り返しになるが、くすぐりなどの遊びにおいてプレイ・パントを発するのは、一方の個体だけであることが多い。また、松沢 (2002) は、チンパンジーのプレイ・パントを観察者が模倣してチンパンジーのアカンボウに提示するという実験をおこなっているが、アカンボウはプレイ・フェイスを表出したが、プレイ・パントは発声しなかったという。

ただし、プレイ・フェイスの伝染は、霊長類にも見られるようである (Davila Ross, Menzler, & Zimmermann, 2006; Preuschoft, 1992)。ヒトでも、笑い声だけでなく、微笑みの表情が伝染することがあることも知られている (Sato & Yoshikawa, 2007)。しかし、表情の伝染と音声の伝染には大きな違いがある。表情の伝染は対面しあう個体間でしか生じないが、音声の伝染は、対面していない多数の個体を一度に巻き込んで生じうる。

Gervais and Wilson (2005) は、この笑い声の伝染性が、初期人類の生活において重要な役割を果たしていたと論じている。彼らは、初期人類は危険とストレスに満ちた生活をしていたと推測する。そして、束の間の安全が訪れたときには、笑い声の伝染によって遊びの気分を集団内にすばやく広めることでストレスから解放されることができたのだという。このことは、個体レベルでも集団レベルでも適応的だったと彼らは主張している。

(iv) 嘲笑の起源

嘲笑は笑いの歴史の中でも後の方に生じた可能性が高いということについては、すでに触れた。それでは、嘲笑はいったいどのようにして現れてきたのだろうか？

ヒトの嘲笑は、特定の個人や敵対する集団を仲間同士で一緒になって嘲るという形で生じることがよくある。そして、このような嘲笑は、仲間同士の結束を高めるのに役立っていると考えられている (Lorenz, 1963)。また、「そんなことをしたら笑われるよ」という発言に現れているように、

嘲笑には、社会的規範を逸脱した者の排除や矯正といった機能があるとも言われる。チンパンジーもヒトと同様に、集団の成員同士が連合して別の集団と激しく闘争することが知られている。また、特定の個体を群れ内の連合関係から締め出すという現象も観察されている (Nishida et al., 1995)。しかし、敵対集団や疎外された個体に対する集団的な「嘲笑」はチンパンジーには見られない。

集団的な「嘲笑」だけでなく、個体レベルの「嘲笑」も類人猿には見られないようだ。他者を「嘲る」ためには、他者の失敗、つまり、ある行為の目的が達成できなかったということを理解する必要があると考えられる。チンパンジーは他者の行為の意図や他者の失敗を理解できる、ということを示唆する研究がある (Call, Carpenter, & Tomasello, 2005)。しかし、類人猿は他者の失敗に対してそもそもあまり関心を示さないようである。たとえば、野生チンパンジーはさまざまな道具使用をおこなうが、ある道具使用行動がうまくできず、「失敗」を繰り返す個体がいたとしても、周囲の個体はとくに注意を払わない。その道具使用に習熟した個体が積極的に教えることはなく (Matsuzawa et al., 2001)、失敗した個体への「嘲笑」も見られないのである。嘲笑行動が現れるためには、他者の行為の意図や失敗の理解に加えて、他者の失敗に関心を持つという社会性が必要だと考えられる。

ただし、「嘲笑」と一口に言っても、特定の個体を強く排除するものから、相手を軽くからかって相手と共に楽しむものまで、その攻撃性の強さには幅がある。攻撃性が比較的弱い例としては、霊長類にも「からかい」遊びが報告されており、ここに嘲笑やユーモアの起源を求める研究者もいる (Butovskaya & Kozintsev, 1996; Polimeni & Reiss, 2006)。

中村 (1995) は、地上からは手の届かない樹上にいるチンパンジーの子どもが地上の若者オスを挑発し、若者がムキになって向かってくる反応を楽しんでいたという事例を報告している (Nishida et al., 1999, p. 175 も参照)。Butovskaya and Kozintsev (1996) は、動物園のチンパンジーやオランウータンが人間の観察者に向かって糞を投げたり唾を吐くという行動を、からかい遊びの例として記述している。また、Zamma

(2002) は、野生チンパンジーがリスを相手にからかい遊びをした事例を報告している (最終的にはリスを殺してしまうのだが)。チンパンジーはリスの前で腕をゆらして挑発し、腕に向かって攻撃してくるリスをもてあそんだという (Hirata et al., 2001 も参照)。こういった「からかい」遊びをするチンパンジーがプレイ・フェイスを見せたという記述があり (Butovskaya & Kozintsev, 1996; Zamma, 2002)、これは嘲笑的な表情と言えるかもしれない。しかし、プレイ・パントを発声したという記述は見当たらない。数限られた事例から決定的なことは言えないが、チンパンジーが「からかい」において「笑い声」を発することは無いようである。

チンパンジーには他にも「からかい (teasing)」と呼ばれる類似の行動が報告されている (Adang, 1984)。子どもから若者期にかけての主にオスの個体が、大人に対して物を投げつけるなどの挑発的・威嚇的な行動をとるといったものだ。しかし、この行動は上記の「からかい」遊びとは異質な行動のようである。「からかい」をする個体には、大人の反応を楽しむような様子はあまり見られず (Adang, 1984)、年長者との順位を逆転させるための攻撃・威嚇行動だと考えられる (Nishida, 2003)。

13. 言語の起源と笑い

すでに触れたように、ヒトの笑い声を引き起こす要因は、ヒトが言語を獲得したことで発展・変化したと考えられる。一方、ヒトが言語を獲得するのに、ヒト独自の笑い声の発声メカニズムが関係していたとする議論がある (Provine, 1996, 2004)。

Provine (1996) は、チンパンジーのプレイ・パントとヒトの笑い声の音響構造を比較し、音の反復構造という共通点を認めながらも二つの相違点を指摘している。まず、チンパンジーのプレイ・パントは「しゃがれ声」であり、ヒトの笑い声のような基本周波数や倍音構造を持たないこと。また、ヒトの笑い声が一息の呼気を区切ることで「ハハハハハ……」と発声されるのに対し、チンパンジーのプレイ・パントは呼気と吸気を交互に一音ずつ「アー・ハー・アー・ハー……」と繰

り返すことで発声されるという違いである。

Provine (1996, 2004) は、両者のこの違いを呼気の調整能力の違いだと考え、以下のような議論を展開した。直立二足歩行をするようになった人類は、胸部が歩行・走行時の衝撃から解放されたため、歩行リズムと関係なく呼気を調整できるようになった。そのため、ヒトは一息の呼気を分断して笑い声を発することができるようになり、さらにその能力が、一息の上にさまざまな音素を載せる言語の獲得をもたらした。一方、四足歩行をするチンパンジーは呼気を調整して分断できないため、言語を獲得しなかったというのである。

しかし、Provine のこの仮説にはいくつか問題がある。まず、チンパンジーには一息の呼気を分断できないという見解はおそらく誤りである。Provine はプレイ・パントだけしか分析していないが、チンパンジーは他にも多彩な音声レパートリーを持っている。たとえば、パント・グラント、フィンパー、スタッカートといった音声では、素早く反復する呼気音が聞かれることがあるのである。これらの連続的な呼気音の間に、無音のごく短い吸気が入っている可能性はあるが、呼気の方断が起きている可能性が高いと筆者は考える (cf. MacLarnon & Hewitt, 1999)。また、チンパンジーのプレイ・パントにおいても、時に「ハハハ……」あるいは「アアア、アアア」という速いテンポの呼気音の反復が生じることがあり、一息の呼気の方断が起きている可能性が高い。チンパンジーの音声レパートリーを詳しく記述した Marler and Tenaza (1977, p. 976) もチンパンジーのプレイ・パントを 3 タイプに分類しており、遊びの盛り上がり具合が中くらいの時には呼気の方断を伴う「pulsed exhaled laughter」が生じるとしている。また、ヒトの笑いにおける呼気の方断は、胸腹部の筋肉や声門の非随意的な痙攣運動によるものであり (Ruch & Ekman, 2001)、言語発話における随意的な呼気制御との関連性はそもそも低いと考えるべきである。笑い声の発声メカニズムという単一の切り口から音声言語の進化について考察する Provine の試みは失敗していると言わざるを得ない (Nishimura et al., 2006 も参照)。

類人猿のプレイ・パントとヒトの笑い声の音響構造は Provine (1996) が強調したほど異なるも

のではないようだ。Bachorowski, Smoski, and Owren (2001) は、ヒトの笑い声には Provine が扱った「典型的」な笑い声以外にも、pant-like laugh や snort-like laugh といった無声の変異形があることを指摘している。また、Vettin and Todt (2005) は、チンパンジーのプレイ・パントにも倍音構造を持ち基本周波数がはっきりしている場合が多いことを報告している。ボノボのプレイ・パントとヒトの赤ん坊の笑い声を比較した Förderreuther and Zimmermann (2003) も、ボノボのプレイ・パントの基本周波数が高いことを除けば、両者の音響構造は共通していると報告している。また、ヒトの笑い声と類人猿のプレイ・パントは、変異の幅がかなり大きい音声であるという点でも共通している (Vettin & Todt, 2005)。

14. 今後の展望

類人猿をはじめとする動物の「笑い」に関する研究を紹介しながら、笑いの起源と進化について考えてきた。類人猿にもヒトの笑いとかかなり近い行動が見られるということと、一方で、ヒトの笑いには独自の特徴も見られることがわかった。最後に、動物の「笑い」に関する研究の今後の展望について簡単に触れたい。

近年、ヒトの笑いの表出やおもしろさの認知・体験に関わる脳神経メカニズムが明らかにされつつある (Goel & Dolan, 2001; Iwase et al., 2002; Mobbs et al., 2003; Wild et al., 2003)。今後、動物の「笑い」において活性化する脳神経部位がこれらとどこまで一致するのかを明らかにしていく必要があるだろう (Panksepp, 2005)。また、最近、チンパンジーの顔面筋の解剖学的知見に基づいて、表情を限られた顔面動作の組み合わせとして記述する試みが始まっている (ChimpFACS²⁾)。これまでは、霊長類の SBT や ROM の主に口元の形態に注目してヒトの笑いとの比較がおこなわれてきたが、この新しい試みによって、眼の周囲の動きなども含めたより詳細な種間比較が可能となるだろう。また、ヒトにお

2) ChimpFACS については、以下のサイトを参照。
<http://www.chimpfacs.com/>

いては、笑いによって免疫系の活性が上昇することが報告されており、笑いの健康増進機能が注目されている (Bennett & Lengacher, 2006)。同様の効果は動物にも見られる可能性がある。飼育動物の健康増進や生活環境エンリッチメントを進める上でも、「笑い」や遊びの効果を評価する必要があるだろう。最後に、はにかみ笑いや自嘲といった、本論では十分に触れることができなかったヒトの多様な笑いの起源と進化についても、今後さらに考察を深めていく必要がある。

謝 辞

本研究は文部科学省・日本学術振興会の科学研究費補助金・基盤研究 (A) (課題番号 16203034, 代表者: 竹下秀子; 課題番号 16255007, 19255008, 代表者: 西田利貞), および若手研究 (B) (課題番号 20770199, 代表者: 松阪崇久) によっておこなった。滋賀県立大学の竹下秀子教授には本論文の草稿に有益なコメントを数多くいただいた。二名の審査担当者からも多くの貴重なコメントをいただいた。厚く御礼申し上げる。

文 献

- Adang, O. M. J. (1984). Teasing in young chimpanzees. *Behaviour*, 88, 98-122.
- Aldis, O. (1975). *Play fighting*. New York: Academic Press.
- Bachorowski, J.-A., Smoski, M. J., & Owren, M. J. (2001). The acoustic features of human laughter. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 110, 1581-1597.
- Bard, K. A. (2000). Crying in infant primates: Insights into the development of crying in chimpanzees. In G. B. Ronald, B. Hopkins, & J. A. Green (Eds.), *Crying as a sign, a symptom and a signal* (pp. 157-175). London: Mac Keith Press.
- Bekoff, M. (1995). Play signals as punctuation: The structure of social play in canids. *Behaviour*, 132, 419-429.
- Bennett, M. P., & Lengacher, C. A. (2006). Humor and laughter may influence health. I. History and background. *eCAM*, 3, 61-63.
- Blomqvist, C., Mello, I., & Amundin, M. (2005). An acoustic play-fight signal in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in human care. *Aquatic Mammals*, 31, 187-194.
- Bout, N., & Thierry, B. (2005). Peaceful meaning for the silent bared-teeth displays of mandrills. *International Journal of Primatology*, 26, 1215-1228.
- Butovskaya, M. L., & Kozintsev, A. G. (1996). A neglected form of quasi-aggression in apes: Possible relevance for the origins of humor. *Current Anthropology*, 37, 716-717.
- Call, J., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2005). Copying results and copying actions in the process of social learning: Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Animal Cognition*, 8, 151-163.
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. F. Darwin (Ed.). (1921). London: J. Murray.
- Davila Ross, M., Menzler, S., & Zimmermann, E. (2006). Do playmates match play faces in great ape dyadic play? [Abstract] *International Journal of Primatology*, 27 (Suppl. 1), #357.
- de Waal, F. B. M. (1988). The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour*, 106, 183-251.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1984). *Die Biologie des menschlichen Verhaltens: Grundriß der Humanethologie*. 日高敏隆(監修) (2001) ヒューマン・エソロジー: 人間行動の生物学 ミネルヴァ書房.
- Flack, J. C., Jeannotte, L. A., & de Waal, F. B. M. (2004). Play signaling and the perception of social rules by juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 118, 149-159.
- Förderreuther, B., & Zimmermann, E. (2003). 'Laughter' in bonobos? Preliminary results of an acoustic analysis of tickling sounds in a hand-reared male [Abstract]. *Folia Primatologica*, 74, 193-194.
(<http://www.howcomyou.com/selfnews/viewnews.cgi?newsid1065552721,31275,.shtml>も参照)
- Gamble, J. (2001). Humor in apes. *Humor*, 14, 163-179.
- Gervais, M., & Wilson, D. S. (2005). The evolution and functions of laughter and humor: A synthetic approach. *The Quarterly Review of Biology*, 80, 395-430.
- Goel, V., & Dolan, R. J. (2001). The functional anatomy of humor: Segregating cognitive and affective components. *Nature Neuroscience*, 4, 237-238.
- Goldenthal, P., Johnston, R. E., & Kraut, R. E. (1981). Smiling, appeasement, and silent

- bared-teeth display. *Ethology and Sociobiology*, 2, 127-133.
- Harris, C. (1999). The mystery of ticklish laughter. *American Scientist*, 87, 344-351.
- Hayaki, H. (1985). Social play of juvenile and adolescent chimpanzees in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 26, 343-360.
- Hirata, S., Yamakoshi, G., Fujita, S., Ohashi, G., & Matsuzawa, T. (2001). Capturing and toying with hyraxes (*Deddroyhrax dorsalis*) by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) at Bossou, Guinea. *American Journal of Primatology*, 53, 93-97.
- Iwase, M., Ouchi, Y., Okada, H., Yokoyama, C., Nobezawa, S., Yoshikawa, E., Tsukada, H., Takeda, M., Yamashita, K., Takeda, M., Yamaguti, K., Kuratsune, H., Shimizu, A., & Watanabe, Y. (2002). Neural substrates of human facial expression of pleasant emotion induced by comic films: A PET study. *NeuroImage*, 17, 758-768.
- Jones, S. S., & Raag, T. (1989). Smile production in older infants: The importance of a social recipient for the facial signal. *Child Development*, 60, 811-818.
- Jung, W. E. (2003). The inner eye theory of laughter: Mindreader signals cooperates value. *Evolutionary Psychology*, 1, 214-253.
- Kawakami, K., Takai-Kawakami, K., Tomonaga, M., Suzuki, J., Kusaka, T., & Okai, T. (2006). Origins of smile and laughter: A preliminary study. *Early Human Development*, 82, 61-66.
- Kipper, S., & Todt, D. (2002). The use of vocal signals in the social play of Barbary macaques. *Primates*, 43, 3-17.
- 蔵 琢也 (1995) ヒトの笑い: 動物学から笑いの起源をさぐる イマーゴ, 6 (3), 176-185.
- Laidre, M. E., & Yorzinski, J. L. (2005). The silent bared-teeth face and the crest-raise of the mandrill (*Mandrillus sphinx*): A contextual analysis of signal function. *Ethology*, 111, 143-157.
- Lewis, K. P. (2005). Social play in the great apes. In A. D. Pellegrini (Ed.), *The nature of play* (pp. 27-53). New York: Guilford Press.
- Lockard, J. S., Fahrenbruch, C. E., Smith, J. L., & Morgan, C. J. (1977). Smiling and laughter: Different phyletic origins? *Bulletin of the Psychonomic Society*, 10, 183-186.
- Lorenz, K. (1963). *Das sogenannte Böse: Zur Naturgeschichte der Aggression*. Wien: Dr. G. Borotha-Schoeler Verlag. 日高敏隆・久保和彦 (訳) (1985) 攻撃——悪の自然誌 みすず書房.
- MacLarnon, A. M., & Hewitt, G. P. (1999). The evolution of human speech: The role of enhanced breathing control. *American Journal of Physical Anthropology*, 109, 341-363.
- Marler, P., & Tenaza, R. (1977). Signaling behavior of apes with special reference to vocalization. In T. A. Sebeok (Ed.), *How animals communicate* (pp. 965-1033). Bloomington: Indiana University Press.
- Martin, G. N., & Gray, C. D. (1996). The effects of audience laughter on men's and women's responses to humor. *The Journal of Social Psychology*, 136, 221-231.
- Martin, R. A. (2007). *The psychology of humor: An integrative approach*. Burlington, MA: Elsevier Academic Press.
- 正高信男 (2001) 子どもはことばをからだで覚える——メロディから意味の世界へ 中央公論新社.
- 正高信男 (2003) ケータイを持ったサル——「人間らしさ」の崩壊 中央公論新社.
- Matsusaka, T. (2004). When does play panting occur during social play in wild chimpanzees? *Primates*, 45, 221-229.
- 松沢哲郎 (2002) 進化の隣人——ヒトとチンパンジー 岩波書店.
- Matsuzawa, T., Biro, D., Humle, T., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., & Yamakoshi, G. (2001). Emergence of culture in wild chimpanzees: Education by master-apprenticeship. In T. Matsuzawa (Ed.), *Primate origins of human cognition and behavior* (pp. 557-574). Tokyo: Springer.
- McGhee, P. E. (1979). *Humor: Its origin and development*. San Francisco: W. H. Freeman and Co.
- 島津一夫 (監訳) 石川直弘 (訳) (1999) 子どものユーモア: その起源と発達 誠信書房.
- Messinger, D., Dondi, M., Nelson-Goens, G. C., Beghi, A., Fogel, A., & Simion, F. (2002). How sleeping neonates smile. *Developmental Science*, 5, 48-54.
- Messinger, D. S., Fogel, A., & Dickson, K. L. (2001). All smiles are positive, but some smiles are more positive than others. *Developmental Psychology*, 37, 642-653.
- 水野友有・松沢哲郎 (2002) ちびっこチンパンジー: 子どもたちの「笑顔」 科学, 72, 356-357.
- Mizuno, Y., Takeshita, H., & Matsuzawa, T. (2006). Behavior of infant chimpanzees during the night in the first 4 months of life: Smiling and suckling in relation to behavioral state. *Infancy*, 9, 215-234.
- Mobbs, D., Greicius, M. D., Abdel-Aziz, E., Menon,

- V., & Reiss, A.L. (2003). Humor modulates the mesolimbic reward centers. *Neuron*, 40, 1041-1048.
- Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., Tanaka, M., & Matsuzawa, T. (2004). Imitation in neonatal chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science*, 7, 437-442.
- 中村美知夫 (1995) 「からかう」という遊び モンキー, 39 (2, No. 262), 18-19.
- 根ヶ山光一・山口 創 (2005) 母子におけるくすぐり遊びとくすぐったさの発達 小児保健研究, 64, 451-460.
- Nishida, T. (2003). Harassment of mature female chimpanzees by young males in the Mahale Mountains. *International Journal of Primatology*, 24, 503-514.
- Nishida, T., Hosaka, K., Nakamura, M., & Hamai, M. (1995). A within-group gang attack on a young adult male chimpanzee: Ostracism of an ill-mannered member? *Primates*, 36, 207-211.
- Nishida, T., Kano, T., Goodall, J., McGrew, W. C., Nakamura, M. (1999). Ethogram and ethnography of Mahale chimpanzees. *Anthropological Science*, 107, 141-188.
- Nishimura, T., Mikami, A., Suzuki, J., & Matsuzawa, T. (2006). Descent of the hyoid in chimpanzees: Evolution of face flattening and speech. *Journal of Human Evolution*, 51, 244-254.
- Palagi, E. (2006). Social play in bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): Implications for natural social systems and interindividual relationships. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 418-426.
- Panksepp, J. (2005). Beyond a joke: From animal laughter to human joy? *Science*, 308, 62-63.
- Panksepp, J., & Burgdorf, J. (2003). "Laughing" rats and the evolutionary antecedents of human joy? *Physiology & Behavior*, 79, 533-547.
- Petit, O., & Thierry, B. (1992). Affiliative function of the silent bared-teeth display in Moor macaques (*Macaca maurus*): Further evidence for the particular status of Sulawesi macaques. *International Journal of Primatology*, 13, 97-105.
- Plooi, F. (1979). How wild chimpanzee babies trigger the onset of mother-infant play and what the mother makes of it. In M. Bullowa (Ed.), *Before speech* (pp. 223-241). New York: Cambridge University Press.
- Polimeni, J., & Reiss, J.P. (2006). The first joke: Exploring the evolutionary origins of humor. *Evolutionary Psychology*, 4, 347-366.
- Preuschhoff, S. (1992). "Laughter" and "smile" in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Ethology*, 91, 220-236.
- Preuschhoff, S., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1995). Homologizing primate facial displays: A critical review of methods. *Folia Primatologica*, 65, 121-137.
- Preuschhoff, S., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1997). The social function of "smile" and "laughter": Variations across primate species and societies. In U. Segerstråle & P. Molnár (Eds.), *Nonverbal communication: Where nature meets culture* (pp. 171-189). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Provine, R. R. (1996). Laughter. *American Scientist*, 84, 38-45.
- Provine, R. R. (2004). Laughing, tickling, and the evolution of speech and self. *Current Directions in Psychological Science*, 13, 215-218.
- Ramachandran, V. S. (1998). The neurology and evolution of humor, laughter, and smiling: The false alarm theory. *Medical Hypotheses*, 51, 351-354.
- Rijksen, H. D. (1978). *A fieldstudy on Sumatran orang utans (Pongo pygmaeus abelii Lesson 1827): Ecology, behaviour and conservation*. Wageningen, The Netherlands: Veenman & Zonen B. V.
- Rothbart, M. K. (1973). Laughter in young children. *Psychological Bulletin*, 80, 247-256.
- Ruch, W., & Ekman, P. (2001). The expressive pattern of laughter. In A. W. Kaszniak (Ed.), *Emotion, qualia, and consciousness* (pp. 426-443). Tokyo: Word Scientific Publisher.
- Sato, W., & Yoshikawa, S. (2007). Spontaneous facial mimicry in response to dynamic facial expressions. *Cognition*, 104, 1-18.
- Simonet, P., Versteeg, D., & Storie, D. (2005). *Dog-laughter: Recorded playback reduces stress related behavior in shelter dogs*. Paper presented at the 7th International Conference on Environmental Enrichment, New York.
- Spijkerman, R. P., Dieneske, H., van Hooff, J. A. R. A. M., & Jens, W. (1996). Differences in variability, interactivity and skills in social play of young chimpanzees living in peer groups and in a large family zoo group. *Behaviour*, 133, 717-739.
- 杉山幸丸 (1979) 人間以前の笑いのコミュニケーション 言語生活, 325, 27-33.
- 高井清子 (2005) 自発的微笑・自発的笑いの発達——生後6日目～6ヵ月までの1事例を通して—— 日本産産期・新生児医学会雑誌, 41, 552-

556.

- 竹下秀子 (2001) 赤ちゃんの手とまなざし：ことばを
生みだす進化の道すじ 岩波書店.
- Tanner, J. E., & Byrne, R. W. (1993). Concealing facial evidence of mood: Perspective-taking in a captive gorilla? *Primates*, 34, 451-457.
- Thierry, B., Demaria, C., Preuschoft, S., & Desportes, C. (1989). Structural convergence between silent bared-teeth display and relaxed open-mouth display in the Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*). *Folia Primatologica*, 52, 178-184.
- van Hooff, J. A. R. A. M. (1972). A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In R. A. Hinde (Ed.), *Non-verbal communication* (pp. 209-241). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Hooff, J. A. R. A. M., & Preuschoft, S. (2003). Laughter and smiling: The intertwining of nature and culture. In F. B. M. de Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal social complexity* (pp. 260-287). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Vettin, J., & Todt, D. (2005). Human laughter, social play, and play vocalizations of non-human primates: An evolutionary approach. *Behaviour*, 142, 217-240.
- Waller, B. M., & Dunbar, R. I. M. (2005). Differential behavioural effects of silent bared teeth display and relaxed open mouth display in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology*, 111, 129-142.
- Weisfeld, G. E. (1993). The adaptive value of humor and laughter. *Ethology and Sociobiology*, 14, 141-169.
- Wild, B., Rodden, F. A., Grodd, W., & Ruch, W. (2003). Neural correlates of laughter and humour. *Brain*, 126, 2121-2138.
- Zamma, K. (2002). A chimpanzee trifling with a squirrel: Pleasure derived from teasing? *Pan Africa News*, 9, 9-11.
([http://mahale.web.infoseek.co.jp/PAN/9_1/9\(1\)-05.html](http://mahale.web.infoseek.co.jp/PAN/9_1/9(1)-05.html))

— 2007. 5. 28 受稿, 2008. 10. 9 受理 —