ヒヨコの追従反応形成の臨界期の検証と飼育・

刺激呈示条件が追従反応に及ぼす効果¹⁾

慶応義塾大学 森 山 哲 美

従来、刻印づけにおける追従反応は、離巢性の種 (non-altricial species) の新生児が、その親に対して示す愛着行動の1つとして解釈されてきた。さらに、LORENZ は、その初期の見解 (7) の中で、この刻印づけによる新生児の行動と一般の学習行動とを、次の2点を基にして区別した。1)、刻印づけは、不可逆性 (irreversibility) を有する、2)、刻印づけには、臨界期 (critical period) が存在する。

LORENZ 以降、この2点に関して様々な議論が展開され (1, 5, 6, 9, 10, 12, 13)、現在のところ、この過程については、「個体のごく限られた時期に獲得形成され、比較的永続性のある学習の一部である」と解釈されている (8)。しかし、追従反応が子の親に対する愛着行動の一種であるとするならば、個体の、後の成長過程で受ける様々な社会的刺激 (例えば、仲間の個体) によって、何らかの変容をこの反応は受けるものと思われるし、さらに愛着行動に影響する要因として、親にあたいる刺激対象との接触回数を考えるのであれば、その回数の多少が、愛着の強さの程度に影響し、追従反応にも何らかの変化が生ずるものと思われる。もし、このような反応の変容が、後の個体の成長過程で生ずるのであれば、LORENZ の主張した不可逆性は、成立しにくいものと思われる。さらに、臨界期に関しては、それが過ぎてからも刻印づけの形成が可能であるという報告があり (3)、その存在について明確な結論が出されていない。

そこで、本研究は、ニワトリのヒナの刻印づけの指標として、刻印刺激への追従時間量ならびに追従出現頻度を用い、約1ヶ月間、飼育条件 (単独・集団)、刺激呈示条件 (呈示回数) を変化させることによって追従反応に如何なる変化が生ずるかを調べ、さらに臨界期を過ぎた個体でも刻印づけ形成が可能であるか否かを検討することを目的とした。

方 法

被験体 白色レグホンのヒナ54羽。卵は、千葉県成田市新栄産業より購入し、実験室の孵卵器の中で孵化させた。孵化後、約8時間以内に受ける1日目の刻印訓練まで、各被験体は、単独暗室飼育させられた。

装置 木製の直線走路 (22×40×210 cm) である。視覚刺激として装置内を毎秒約30 cmの速さで往復運動する赤色の準円筒形の箱 (6×5×9 cm) を用い、この箱の底部8 cmの

1) 本論文作成にあたり、多大なる御指導を賜った慶応義塾大学文学部、小川隆教授に深謝致します。

ピーカーより毎秒 130 回の拍子のメトロノームの音が聴覚刺激として呈示された(4)。なお、この刺激の底は装置床上約 2 cm の所にくるように上部レールより糸で吊るされており、照明は、装置全体に渡って均等に照明されるよう装置上部 3 ケ所に 20W の白色蛍光灯を取り付け、実験開始とともに点灯された。他の室内灯等の照明は一切用いなかった。実験室ならびに飼育部屋の温度は、ヒヨコの孵化後 1 週間以内は、約 37°C に、その後は、約 30°C にした。実験終了後、毎日 1 時間ケージ照明灯 (20W) のもとで餌が与えられ、それ以外の時間は、全て暗室にした。

手続 本実験で用いた独立変数は、飼育条件と刺激呈示条件である。前者については、単独、集団両飼育条件を臨界期 (孵化後 4 日以内とする) 前・後の各々で調べ、また、後者については、臨界期後、毎日刺激呈示を受ける条件、間欠的に受ける条件 (10日おき、20日おきの 2 種類) に分けて調べた。さらに、臨界期検討のために、臨界期経過後初めて刺激呈示を受けた群を設けた。上記に基づいて構成された群の種類を Table 1 に示す。群の中のカッコの数値は、その群に属す被験体数を示す。

A、B 群は、孵化後約 8 時間で 1 回目の刻印刺激の呈示を受け、その後 4 日齢まで 1 日 1 試行 10 分の呈示が繰り返された。すなわち、装置の出発部屋に被験体を入れ、実験開始とともに照明が点灯し、かつギロチンドアが開いて、10 分間の刺激呈示が行なわれた。なお、4 日齢まで、A 群は単独、B 群は集団の飼育条件を受けた。

一方、従属変数としての追従反応の測定は、4 日、14 日、24 日、各日齢の 10 分間の訓練で行なわれ、明らかに刺激追従したと思われる反応のみ、その時間量をストップ・ウォッチで測定し、また反応出現頻度をカウンターで計数した。このとき、恐怖反応として、刺激や装置からの逃避反応の出現頻度も計数した。追従時間量は、秒単位で累積測定され、反応出現頻度は、得点に変換された。すなわち、追従反応を正反応とし、その頻度 1 回を +1 点、刺激、装置からの逃避反応を負反応とし、その頻度 1 回を -1 点とした。そして 1 訓練における得点の代数和をもって、その訓練の刻印反応得点とした。

孵化後 4 日目の測定訓練で、追従時間量 30 秒以上のものを刻印づけ形成のものとし、以後の実験では、この動物のみ採用し、他の個体は除去した。これら採用された動物は、層別無作為抽出によって、A 群を、その成績が均等になるように以下に示す各群に分割し、B 群も、B-I-b、B-III-b の 2 群に、その成績が等しくなるよう分割した。A 群については、飼育条件をそれまでと同様、単独のもの (a 群 : A-I-a、A-II-a、A-III-a) と、あらたに集団のもの (b 群 : A-I-b、A-II-b、A-III-b) とに分けた。B 群は、ひきつづき集団飼育 (b 群) された。なお、集団飼育は、ケージ 1 個につき、6 羽一緒に飼育され、各個体は集団の各群より、無作為に選ばれた。

そして、これらの飼育条件のもとで、孵化後 14 日目と 24 日目に、第 2 回、第 3 回の反応測定訓練を遂行した。但し、A-III-a、A-III-b、B-III-b 群は、14 日目の訓練は受けないので、その日の反応測定は行なわれなかった。さらに、この各反応測定訓練間に、毎日刺

激呈示を受けた群 (I群:A-I群,B-I群) と, 4日, 14日, 24日目の測定訓練は受けるが, その間の刺激呈示は一切受けない群 (II群:A-II群), 4日目の測定訓練終了後24日迄, 一切, 刺激呈示を受けない群 (III群:A-III群,B-III群) に分類された。飼育条件, 刺激呈示条件の2つの条件の組み合わせで Table 1 が示すA・B各群が形成された。

次に, A'群は, 孵化後6日目迄, 刺激呈示は全く受けず単独飼育され, 6日目に初めて, A, B群同様の訓練を受けた。この群は, 臨界期が完全に過ぎて, 刺激呈示を初めて受けた群である。この6日目の第1回訓練以降, 飼育条件を単独 (a'), 集団 (b') の2つに分け, A'-I'-a', A'-I'-b' 群とした。刺激呈示条件は, 臨界期を過ぎても刻印づけ形成が可能であるかどうかを調べるために, 両群とも, 毎日刺激呈示 (I') を受けるようにし, 孵化後14日目, 24日目には, A, B群同様, 反応測定を行なった。

結 果

4日, 14日, 24日目における各群の成績 (平均追従時間量と平均得点値) を図示したのが Fig. 1 である。左側の黒塗り棒グラフが, 各群の全個体の平均追従時間量 (秒) を, 右側の空白の棒グラフが, 平均得点値を示し, 3つのパネルの一番左側が4日目, 中央の panels が14日目, 右の panels が24日目の成績を示す。但し, 4日目以降, 24日目迄一切刺激呈示を受けなかった, A-III-a, A-III-b, B-III-b 群は, 中央14日目のパネルはない。また, A'群では, 1回目の訓練が孵化後6日目であるため, 左側のパネルは6日目の訓練成績を示す。

さらに, 各群の成績をもとにして, (1), 4日, 14日, 24日の成績の差と, (2), 14日, 24日の成績の差 (但し, A-III-a, A-III-b, B-III-b に対しては, 4日と24日の成績の差) を, 各々, FRIEDMAN 検定法, WILCOXIN の Sign Rank 検定法を用いて検定した結果が Table 2 である。(F) は平均追従時間量, (S) は得点についての検定結果を示す。

14日と24日目の比較において, A-II-b, B-I-bについては, 個体数の問題により, 対になった2試料無作為化検定法を行ない, また B-III-b については, 個体数不足による検定不能のため検定を行なわなかったが, Fig. 1 で判断するかぎり, この群も他の A, B群同様, 24日目の成績は, 4日目よりも低いことがうかがえる。また, 平均追従時間量²⁾では, A'群を除く全ての群において, 4日目から14日目にかけて (A-III-a, b, B-III-b 群では, 4日目から24日目にかけて) 成績が著しく低下していることが示され, 14日目と

- 2) 本実験では, 得点を追従時間量の副次的反応指標として用いた。その理由は, もし, 被験体が, 5秒間連続で刺激を追従したならば, 得点は, 正反応出現頻度1回で+1点, 一方, 5秒間連続で刺激を追従せず, 1~2秒の追従が断続的に2回, 5秒間内に出現したら, 正反応出現頻度2回で+2点が記録される。得点は後者の方が良いが, 追従の良さは前者の方がまさっている。これが試行内で累積された場合, 時間量で悪くても得点で良くなるという不都合が生ずると思われるため, 上述のように, 得点を副次的指標とした。

Table 1. Experimental groups in this study

	I		II		III	
A	A-I-a (7)	A-I-b (7)	A-II-a (6)	A-II-b (5)	A-III-a (7)	A-III-b (6)
B	B-I-b (4)				B-III-b (3)	
	I'					
A'	A'-I'-a' (5)	A'-I'-b' (4)				

Note: A group is a isolation rearing group during pre-critical period (till 4-day-old). This group was divided into three exposing condition groups: I group received the exposure of stimulus everyday after 4-day-old. II group received the exposure of stimulus every 10 days after 4-day-old and no exposure between 4-, 14-, and 24-day-old. III group received the exposure of stimulus every 20 days after 4-day-old and no exposure between 4- and 24-day-old. Each group was further divided into a group (isolation after critical period) and b group (socialization after critical period). B group is a social rearing group during and after critical period. This group was divided into two groups: I group and III group. A' group is a group which had no exposure of imprinting stimulus during critical period under the isolation rearing condition. This group received the exposure of stimulus everyday after 6-day-old (I') and was divided into two groups: a' group (isolation after 6-day-old) and b' group (socialization after 6-day-old).

24日目の間には、有意な低下がみられなかった。また、A' 群においては、いずれの訓練でも、追従時間量に有意な差が認められなかった。

次に、各飼育条件下での刺激呈示条件による成績の差をみるために、Fig. 1 の A-I-a・A-II-a・A-III-a (単独) 間と、A-I-b・A-II-b・A-III-b (集団) 間の14日目、24日目の成績を比較した (但し、A-III-a, A-III-b については24日のみ)。14日目、A-I-a・A-II-a 間では、差が MANN-WHITNEY の U 検定で 5% 有意で [(F): $U_{cal}=4^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=5.5^* < U_{0.05}$]、24日目、A-I-a・A-II-a・A-III-a, 3群の間では、KRUSKAL-WALLIS 検定により 5% 水準で差が認められた [(F): $H=8.17^*$]。このとき、A-I-a・A-II-a 間では、有意差はなく [(F): $U_{cal}=15 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=18.5 > U_{0.05}$, MANN-WHITNEY の U 検定による]、A-I-a・A-III-a 間、A-II-a・A-III-a 間では、いずれも 5% で有意差が認められた [各々、(F): $U_{cal}=6^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=6^* < U_{0.05}$, (F): $U_{cal}=4^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=5^* < U_{0.05}$]。従って、単独飼育のとき、孵化後14日目で

Fig. 1. The performances (mean following time and mean score) of each group of 4-, 14-, and 24-day-old, restricting that the left panels in two A' groups represent the performances of 6-day-old.

は、毎日刺激呈示を受けていたI群の方が、10日毎に受けたII群よりも成績が良く、24日目では、I群とII群の間で差がなくなり両群とも24日目に再び訓練を受けたIII群よりも成績が良いといえる。

Table 2. The S and T values given by some statistical tests in order to investigate the differences between the performances of 4-, 14-, and 24-day-old.

Groups	The comparison of performances between 4-, 14-, and 24-day-old §1		The comparison of performances between 14- and 24 -day-old §2	
A-I-a	S(F)=62 ⁺⁺		T(F)=4	NS
	S(S)=50 ⁺		T(S)=8	NS
A-I-b	S(F)=74 ⁺⁺		T(F)=12	NS
	S(S)=74 ⁺⁺		T(S)=4	NS
A-II-a	S(F)=56 ⁺⁺		T(F)=6	NS
	S(S)=42 ⁺		T(S)=4.5	NS
A-II-b	S(F)=38 ⁺		P(F)>0.05	NS
	S(S)=24.5	NS	P(S)>0.05	NS
A-III-a	NON		T(F)=0 ⁺⁺	
	NON		T(S)=0 ⁺⁺	
A-III-b	NON		T(F)=0 ⁺⁺	
	NON		T(S)=0 ⁺⁺	
B-I-b	S(F)=26 ⁺		P(F)>0.05	NS
	S(S)=24.5	NS	P(S)>0.05	NS
B-III-b	NON		cf. the text	
	NON		cf. the text	
A'-I'-a'	S(F)=10.5	NS	■ → NS	} §3
	S(S)=39.5	NS		
A'-I'-b'	S(F)=32	NS	■ → NS	}
	S(S)=26 ⁺			

Note: The center column represents S value given by Friedman's Test. The right column represents T value given by Wilcoxin's Sign Rank Test (except for A-II-b and B-I-b). The probabilities of A-II-b and B-I-b in the right column are given by the test of paired sample.

§1: In both A'groups, the comparisons between 6-, 14-, and 24-day-old were conducted.

§2: For A-III-a and A-III-b, the comparison of the performance of 4-day-old with that of 24-day-old was conducted.

§3: As the differences between 6-, 14-, and 24-day-old were not significant in both A'groups, those between 14- and 24-day-old were not significant.

+P<0.05 ++P<0.01

一方、14日目の A-I-b・A-II-b 間では、有意差なし [(F): $U_{cal}=6 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=9.5 > U_{0.05}$], 24日目の A-I-b・A-II-b・A-III-b 3群間では、KRUSKAL WALLIS 検定より、5%水準で有意な差が認められた [(F): $H=8.219^*$, (S): $H=8.669^*$]. このとき、A-I-b・A-III-b 間では、有意差がなく [(F): $t=1.147 < t_{0.05}$, (S): $t=2.121 < t_{0.05}$, t 検定による], A-I-b・A-II-b 間, A-II-b・A-III-b 間では、いずれも 5%で有意差が認められた [各々, (F): $U_{cal}=3^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=4.5^* < U_{0.05}$, (F): $t=2.529^* > t_{0.05}$, (S): $U_{cal}=3^* = U_{0.05}$].

従って、集団飼育のとき、孵化後14日目では、I群とII群で差がなく、24日目では、II群が、I, III 群よりも良いといえよう。

次に、臨界期後の飼育条件の効果を調べるために、再び、Fig. 1 より臨界期後に単独飼育された A-a (A-I-a, A-II-a, A-III-a), A'-I'-a'群と、集団飼育された A-b (A-I-b, A-II-b, A-III-b), A'-I'-b' 群の14日, 24日目の成績の比較を行なった。A-I-a・A-I-b 群の14日目, 24日目の成績はいずれも有意差なしであった [各々, (F): $U_{cal}=12.5 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=16 > U_{0.05}$, (F): $U_{cal}=24.5 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=23.5 > U_{0.05}$]. すなわち、毎日刺激呈示を受けた場合、臨界期後の単独・集団飼育条件間で成績に有意な差は認められなかった。一方、A-II-a・A-II-b 群の比較においては、14日目では 5%水準で差が認められ [(F): $U_{cal}=2^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=4.5 > U_{0.05}$ (t 検定では $t=2.684^* > t_{0.05}$)], 24日目では差が認められなかった [(F): $U_{cal}=6 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=4.5 > U_{0.05}$]. すなわち、孵化後4日以降10日おきに訓練を受け、その間刺激呈示を受けなかった場合、飼育条件の違いによる効果が、14日目にはあらわれ、24日目にはあらわれなかった。さらに、A-III-a・A-III-b 群の24日目の成績の差は有意でなく [(F): $U_{cal}=21.5 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=8.5 > U_{0.05}$ (S): $U_{cal}=8.5 > U_{0.05}$], 20日間刺激呈示を受けなかった場合にも、飼育条件の違いによる効果が、24日目にはあらわれなかったといえる。同様に、A'-I'-a'・A'-I'-b' 群についても、14日, 24日目のそれぞれで有意差なしであった [各々, (F): $U_{cal}=5 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=7.5 > U_{0.05}$, (F): $U_{cal}=4 > U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=6 > U_{0.05}$].

以上により、臨界期後の飼育条件の相違が刻印づけの成績に及ぼす効果は、A-II-a, A-II-b 群の14日目以外は、全て明確なものとはいえない。

次に、臨界期中に単独飼育されたA群と集団飼育されたB群の1日目と4日目の刻印訓練の成績を比較したのが Fig. 2 である。両群の成績の差を MANN-WHITNEY の U 検定で検定した結果、1日目, 4日目とも有意差なしであった [各々, (F), (S): $Z=1.409 < Z_{0.05}$, (F): $Z=1.409 < Z_{0.05}$, (S): $|Z|=1.002 < Z_{0.05}$, Z値変換は、試料数20以上のため]. 従って、臨界期中に受けた飼育条件の違いも、刻印づけの成績に及ぼす効果は明確なものとはいえない。

次に、臨界期中に刻印刺激の呈示を受けていたA群と、臨界期を過ぎてから受けたA'群の比較を行ってみた。但し、A'群は6日目に初めて受け、この時迄の飼育条件が単

Fig. 2. Schematic representation of the comparison of performances between A and B group on Days 1 and 4 posthatch.

Fig. 3. Schematic representation of the comparison of performance between A-I-a and A'(A'-I'-a', b') group on Day 6 posthatch.

独であったため、6日目にも単独飼育条件ならびに訓練が続けられている A-I-a 群を A 群より、その比較対象として選んだ。これを図示したものが Fig. 3 である。MANN-WHITNEY の U 検定で両群の成績の差を検定したところ有意となった [(F): $U_{cal}=0^* < U_{0.05}$, (S): $U_{cal}=1^* < U_{0.05}$]。従って、従来通り、臨界期中に刻印刺激の呈示を受けた動物の方が、受けなかったものよりも成績が良いといえるであろう。

さらに、刻印経験を受けるときの発達段階の相違そのものが、刻印づけの成績にどのように影響するのかを調べる目的で、同量の刻印経験を受けた場合の比較を、単独飼育条件下 (A 群, A'-I'-a' 群) と集団飼育条件下 (B 群, A'-I'-b' 群) のそれぞれで行なってみた。A 群, B 群では、4 日目の訓練を受けたとき、刻印刺激の呈示は、1 日目より通算

40分受けており、一方、A' 群では、9日目にして、A, B 両群の4日目のときと同量の40分間の刺激呈示を受けたことになる。そのときの各飼育条件下の両群の成績を比較図示したのが Fig. 4, 5である。検定の結果、Fig. 4 では、有意水準1%で差が認められ〔(F): $|Z|=3.599^{**}>Z_{0.01}$ 〕, Fig. 5 では、(F) は1%, (S) は5%で差が認められた〔(F): $U_{cal}=0^{**}=U_{0.01}$, (S): $U_{cal}=3^{*}=U_{0.05}$ 〕。従って、同量の刻印経験を受けていても発達の初期に受けていた方が、飼育条件の相違によらず、成績が良いといえる。このことから臨界期の存在を確認することができた。

Fig. 4. Schematic representation of the comparison of performance between A and A'-I'-a' group (both isolation rearing groups) when the imprinting experiences of them are equivalent each other.

Fig. 5. Schematic representation of the comparison of performance between B and A'-I'-b' group (both social rearing groups) when the imprinting experiences of them are equivalent each other.

考 察

本実験では、刻印づけ形成における飼育条件、刺激呈示条件が追従反応に及ぼす効果が調べられた。結果は、追従反応の日齢増加に伴う減少傾向がみられ (Fig. 1), LORENZ の主張した永続的な維持は認められなかった。この減少傾向が、上記条件の効果によるものであるかどうかを、結果をもとにして以下に考察する。

この減少をもたらした原因として3点が考えられる。その一つは、刺激呈示回数削減による効果 (6) である。4日目の訓練以降24日目まで20日間に渡って刺激呈示を受けなかった個体の追従反応は、明らかに減少傾向が最大であった。しかし、この刺激呈示回数が比較的多い場合 (本実験では、I, II 群がこれに該当する)、それが追従反応に及ぼす効果には、個体の成長段階や仲間との接触集団飼育の有無という要因が、さらに介入してくるように思われる。すなわち、14日齢頃のヒヨコは、仲間と生活していなければ、刺激呈示回数の多いものの方が少ないものよりも減少傾向が小さく、仲間とともに生活すると、刺激呈示回数の多少の効果はなくなるのである。さらに、24日齢になると、仲間との生活経験がないときは、刺激呈示回数の多少の効果があらわれず、接触があれば、刺激呈示回数の比較的小さいものの方が、多いものよりも反応の減少傾向が小さくなっている。おそらく、成長につれて、親にあたいする刺激の必要性が、仲間に対する必要性和複雑に関係しあってくるのではなからうか。しかし、このとき、仲間との接触経験の有無それ自体が、減少傾向の多少の原因にはなっていないようである。すなわち、単独、集団飼育条件の相違による成績の差は、臨界期前後の飼育条件の差によらず、ほとんど有意ではなかったからである (Fig. 1, 2)。但し、A-II-a, A-II-b 群の14日目では、後者集団の方が前者単独よりも良く、その理由については明らかでない。しかし、少なくとも本実験の結果は、従来の社会的経験によって刻印づけは促進されるという解釈 (11) にも、逆に、抑制されるという解釈 (14) にも適合しないといえよう。この社会的経験による刻印づけの効果を論議するには、上述のように、個体の発達段階、個体の受けた刻印刺激経験を、ともに考慮に入れなければならないと思われる。

2番目の原因として考えられるものに、刻印づけの強化モデル (3) が示す、刺激に対する恐怖反応の発達が挙げられる。事実、臨界期を過ぎてから初めて刻印刺激の呈示を受けた個体は、初め、かなり激しい恐怖反応を示し、24日齢まで、けっして追従反応が形成されることはなかった。しかし、このモデルに従い、成長につれ刺激に対する恐怖反応が発達し、これと競合する子としての反応 (filial response) が、それに相反して減少して行くものとするならば、臨界期中に形成された個体の追従反応は、個体の成長に伴い発達してきた恐怖反応の影響を受けて、日齢ごとに単調に減少していくものといえよう。しかし、14日齢から24日齢にかけては、反応の減少傾向はみられなかったのである (Table 2)。一方、このモデルでは、刺激に対する馴化によって、臨界期を過ぎた個体の恐怖反応が抑制され、その代わりに子としての反応が形成されることが述べられているが、本実験では、

そのような、臨界期経過後の刻印づけ形成の事実は認められなかった。

以上の点から、このモデルによる解釈は妥当でないように思われる。3番目の原因として考えられるものに、刻印刺激に対する“好み (preference)”が、他の刺激に転移したことが考えられる。この好みの変容については過去にいくつか報告されているが(2, 12), 今回、集団飼育による、社会的経験そのものによる効果は認められなかったことから、少なくとも、仲間の個体に対する好みの転移のみによって追従反応が減少したとは思われない。

以上により、刺激呈示回数、飼育条件、個体の発達状況等が、複雑に絡み合い、これが刻印づけに影響し、追従反応の減少傾向が生じているものと思われる。従って、個体の初期に獲得された追従反応は、のちの成長過程で、いろいろな刺激の影響を受け、変容されていく事実(本実験では、追従反応の減少傾向)が認められたといえよう。その意味で、この反応は終生取り消し難いものであるという LORENZ の主張は、否定しうるものと思われる。

しかし、臨界期の存在については、明らかに肯定しうる結果が本実験で得られた。すなわち、Fig. 1, 3 より、臨界期経過後に刻印刺激の呈示を受けた個体に対して追従反応を形成することができなかった事が認められ、また、Fig. 4, 5 より、同量の刻印刺激経験を受けていても、発達の初期に受けていた方が、追従反応量が多かったことにより、臨界期の存在は否定し難いものと思われる。

REFERENCES

1. ABERCROMBIE, B. and JAMES, H. The stability of the domestic chick's response to visual flicker. *Animal Behav.*, 1961, 9, 205-212.
2. FANTZ, R. L. Form preferences in newly hatched chicks. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 1957, 50, 422-430.
3. GAIONI, S. J., HOFFMAN, H. S., and DEPAULO, P. Imprinting in older ducklings: Some tests of a reinforcement model. *Animal Learn. and Behav.*, 1978, 6, 19-26.
4. 樋口義治, ヒヨコの摂食行動に及ぼす刻印づけの効果. 動物心理学年報, 1976, 26, 87-95.
5. HOFFMAN, H. S. and KOZMA, JR. F. Behavioral control by an imprinted stimulus: Long-term effects. *J. of Exp. Anal. of Behav.*, 1967, 10, 495-501.
6. JAYNES, J. Imprinting: The interaction of learned and innate behavior: III. Practice effects on performance, retention, and fear. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 1958, 51, 234-237.
7. LORENZ, K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*,

- 1935, 83, 137-213.
8. MOLTZ, H. Imprinting: empirical bias and theoretical significance. *Psychol. Bull.*, 1960, 57, 291-314.
 9. MOLTZ, H. and ROSENBLUM, L. A. Imprinting and associative learning: The stability of the following response in peking duck. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 1958, 51, 580-583.
 10. MOLTZ, H. and ROSENBLUM, L. A. The relation between habituation and the stability of the following response. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 1958, 51, 658-661.
 11. POLT, J. M. and HESS, E. H. Effects of social experience on the following response in chicks. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 1966, 61, 268-270.
 12. SALZEN, E. A. and MEYER, C. C. Reversibility of imprinting. *J. of Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, 66, 269-275.
 13. SCHEIN, M. W. On the irreversibility of imprinting. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1963, 20, 462-467.
 14. SMITH, F. V. and BIRD, M. W. The approach response of chicks in groups in relation to the strength of the stimulus. *Animal Behav.*, 1964, 12, 252-258.

(1981年1月26日 原稿受付)

Abstract

The Examination of a Critical Period of the Following Response in Chicks and the Effects of the Rearing and the Exposing Conditions of Imprinting Stimulus on the Response

TETSUMI MORIYAMA

Keio University

Lorenz has maintained two peculiar characteristics about imprinting. One of them is a irreversibility of the following response. The other is a critical period of the acquisition of the response.

In the course of ontogenical development, animals will be inevitably exposed various stimuli, so that the following response may be affected with them. If the effects were negative, the response will gradually decrease. Conversely, if the effects were positive or neutral, the response will be fascilitated or maintained.

In this experiment, two experimental conditions were examined. One is a rearing condition (isolation and socialization). The other is an exposing condition of the imprinting stimulus (exposure of everyday, every 10 days, and every 20 days). Most of newly hatched chicks (except for ones in two A'groups) were exposed to the imprinting stimulus within first 8 hr. after hatching and then they were exposed to it for consecutive three days. On the fourth day, they were divided into 10 groups represented in Table 1. Each subject recieved the imprinting training according to the experimental design as shown in Table 1. However the subjects of two A' groups were not exposed to the same imprinting stimulus till 6-day-old.

The response measures used in this experiment were the cumulative following response time and the score. The latter was given by algebraic summation of the frequency of the positive and negative response. These variables were measured as the performance of imprinting on Days 4, 14, and 24 posthatch respectively.

The results of this study may be summarized as follows:

1. The following responses tended to decrease first abruptly and then relatively constant in almost every group except for A'group. Then the performances of 14-day-old were almost equal to those of 24-day-old. (Fig. 1 and Table 2)
2. The effect of the rearing condition itself on the following response was not manifest in both before and after critical period. (Fig.2 and 1)
3. When animals were isolated till about 14-day-old, the performances of

everyday exposure groups tended to be better than those of every 10 days exposure groups, but when they were not, the differences of both groups were not significant.

On the contrary, when animals had social experience till about 24-day-old, the performances of every 10 days exposure groups showed to be better than those of everyday exposure groups, but when they had no social experience, the differences of both groups were not significant.

But every 20 days exposure groups were significantly worse than both everyday and every 10 days exposure groups. (Fig. 1)

4. The existence of a critical period sensitive to the moving stimulus were obviously recognized in the early phase of ontogeny. (Fig. 3, 4, 5)

It may be that the decrease of the following response with development should be due to the effect of the complex factor including social experience, stimulus experience, and developmental stage on the response.

The author did not recognize the irreversibility of following response, but the existence of critical period.