ニワトリヒナの刻印反応の維持に必要なエサ強化随伴性

常磐大学 鈴木 徹・森山哲美

Contingency of food reinforcement necessary for maintenance of imprinted responses in chicks

TOHRU SUZUKI and TETSUMI MORIYAMA

Department of Psychology, Tokiwa University, Mito 310-0911

Abstract We conducted two experiments in order to investigate whether the presentation of food contingent on the imprinted responses could maintain these responses in chicks. In the first experiment, the presentation of food was contingent on the chicks' imprinted responses. Due to this contingency, chicks could maintain their imprinted responses as long as they received the contingency. In the second experiment, the presentation of food was contingent on either the chicks' non-imprinted responses or the chicks' responses directed towards the novel object. On these contingencies, the chicks' imprinted responses were rapidly extinguished. The results of the two experiments suggest that the contingency of food reinforcement may reflect the natural contingency of imprinting in chicks and contribute to the irreversibility of imprinting.

Key words : imprinting, irreversibility, contingency of food reinforcement, imprinted responses, chicks.

子としての刻印づけ (filial imprinting) の重要な特性の一つとして、Lorenz (1935) は不可逆性を主張した。この特性は、Jaynes (1956) が指摘したように、二つの意味に解釈される。一つは、刻印反応は忘却されないという解釈であり、もう一つは、ある刺激への刻印づけが行われた後では、この刺激と異なる新奇な刺激への刻印づけは不可能であるという、刻印づけの初頭効果の解釈である (cf. Hess, 1959; 1973)。

刻印反応の維持を調べたこれまでの研究で、一番目の解釈を指示する実験的結果は報告されていない。なぜなら、刻印反応である追従反応は、ヒナの成長とともに減少することが報告されているからである (Campbell & Pickleman, 1961; Jaynes, 1957; Moltz & Rosenblum, 1958; 森山, 1980)。

これに対し、刻印づけの初頭効果を報告した実験的研究は多くある (Gottlieb & Klopfer, 1962; Guiton, 1959; Hindman, 1981; James,

1960; Kerzman & Demarest, 1982; Schein, 1963; Shapiro & Thurston, 1978)。しかし、この効果を示さない研究も多くある。例えば、新奇な刺激への刻印づけが可能であることを示した研究や (Hoffman, Ratner, & Eiserer, 1972)、さらに、刻印づけの可逆性を示した研究、すなわち初提示刺激から新奇な刺激にヒナが好みを逆転させることを報告した研究も多くある (Cherfas & Scott, 1981; Einsiedel, 1975; Gaioni, Hoffman, DePaulo, & Stratton, 1978; Johnson, Bolhuis, & Horn, 1985; Johnston & Gottlieb, 1981; Kent, 1987; Kovach, Paden, & Wilson, 1968; Lickliter & Gottlieb, 1986; Ratner, 1976; Salzen & Meyer, 1968)。さらにまた、初頭効果と好みの逆転の両方を報告した研究もある (Boakes & Panter, 1985; Bolhuis & Bateson, 1990; Bolhuis & Trooster, 1988)。従って、初頭効果に関わる不可逆性は、未だ問題が残されていると言えるだろう。

しかし、そうではあっても、次のように考えるのであれば、初頭効果についてのこの問題は解決できるかもしれない。それは、刻印反応に対する初提示刺激の制御力が、新奇刺激による反応制御力よりも強い場合に初頭効果は認められ、逆に、初提示刺激の制御力が新奇刺激の制御力よりも弱い場合に、好みの逆転が認められるという考えである。このように考えるのであれば、上で述べた不可逆性の二番目の解釈に関わる諸々の研究結果を説明することはできる。

しかし、この考えを認めるのであれば、Lorenz が提唱した不可逆性は、次のように修正される必要があるだろう。すなわち、ヒナの発達初期に獲得された刻印反応は、絶対的、あるいは排他的な意味での不可逆性を示すのではなく、新奇な刺激によって制御される反応と、刻印反応との相対的な関わりによって変容する可能性があるということである。

この可能性を考慮するのであれば、初頭効果に関わる不可逆性の問題は、どのような条件のもとでこの効果が認められるのかという問題になる。上で述べたように、初提示刺激の制御が新奇な刺激の制御よりも強い場合に初頭効果は認められると考えられるので、この問題は、従って、どのような条件によって初提示刺激による反応制御力は強められるのかという問題になる。

これまでの研究では、同種他個体のような種に特有な生物学的特徴を有する刺激や、あるいは、頻繁に提示される刺激が初提示刺激になった場合に、これらの刺激の制御力は強くなると考えられた。実際、上で述べた初頭効果を示した研究の多くは、このような刺激による刻印反応の維持を報告している。

しかし、新奇な刺激がエサや水のような、個体の生存にとって極めて重要な刺激である場合にも、初提示刺激によって制御される刻印反応は維持されるのであろうか？ この問題について、Fischer (1971) はニワトリヒナの刻印反応とエサとの関わりで調べている。

彼女が明らかにした事実は次のとおりであ

る。ニワトリヒナは、4 日齢までは、たとえエサの剥奪を受けていても、刻印刺激である同種他個体をエサよりも好む。しかし、それ以降の日齢では、ヒナの刻印刺激に対する好みはエサとの関わりで変化する。5 日齢以降のヒナは、エサの剥奪を受けた場合、同種他個体よりもエサの方を有意に好むようになる。しかし、エサの剥奪を受けていない場合は、同種他個体に対する好みは維持される。また、同種他個体とエサの両方の刺激の剥奪をヒナが受けた場合、6 日齢までは、ヒナはエサよりも同種他個体を好むが、7 日齢以降はエサの方を好む。

この Fischer (1971) の実験結果は、結局、同種他個体という刻印刺激に対する好みが永続的なものでなく、エサに対する反応との関わりで相対的に変化することを示している。従って、同種他個体という生物学的に意味のある刺激に刻印づけられた刻印反応であっても、この反応はエサに関わる反応によって変容されるといえるだろう。

また、Hoffman, Stratton, & Newby (1969) は、ポールつつき反応に随伴して刻印刺激が提示されるというオペラント訓練を受けたアヒルヒナが、刻印刺激が提示された直後にエサ摂取行動を必ず自発する傾向を示すことを報告した。また、刻印刺激が存在しない状況に慣れさせられたアヒルヒナにおいても、刻印刺激提示直後にエサ摂取行動が自発される傾向が認められた。これらの結果から、刻印刺激を求めるヒナの反応とエサ摂取行動との間には、何らかの関係があることが指摘された。この Hoffman らの研究は、刻印反応の維持にエサがどのように関わるのかを直接検討した研究ではないが、刻印反応とエサ摂取行動の関わりを調べる必要性を示した研究といえるであろう。

このように刻印反応とエサに関わる反応の間には何らかの関係があり (Hoffman, Stratton, & Newby, 1969), そして、この関わりで刻印反応が変容するのであれば (Fischer, 1971), ヒナが成長していく過程で刻印反応が減少すること

は必然的なものと言えるだろう。そうであるなら、エサとの関わりを考慮に入れた上で、どのような条件が、Lorenz (1935) が報告したような刻印反応の不可逆的な維持を可能にするのか、この問題を調べるのが次に重要な問題となる。

この問題を調べた過去の実験的研究は、筆者らの知る限り皆目ない。筆者らは、初提示刺激の反応制御とエサ刺激の反応制御が互いに両立可能な場合に、そのような不可逆性は可能であると考ええる。それは、例えば、ヒナが刻印反応を自発するとエサを摂取できるという随伴性である。新奇な刺激がエサや水、さらには温かさといった刺激の場合、この随伴性は、刻印反応を維持させる上で重要な役割を果たすと考えられる。なぜなら、ヒナが刻印対象である母鳥を追従することで、エサなどの強化刺激を摂取できるというこの随伴性は、自然界の刻印づけではおそらく生じていて、それゆえに、ヒナは親ドリに対する追従をさらに強めると考えられるからである。不可逆性を論じる場合、この可能性を検討することが必要であると思われる。

そこで本研究では、この問題を検討するため、反応制御力が弱いと考えられる人工的な刺激（赤箱）をあえて初提示刺激として用い、このような刺激による刻印反応の長期的な維持を可能ならしめるエサの随伴性の効果をニワトリヒナで実験的に検討する。実験1では、刻印反応にエサを随伴提示して、その効果を調べる。次に、実験2では、刻印刺激でない新奇な刺激である同種他個体の剥製への反応にもエサを随伴提示し、刻印反応の維持に及ぼすエサ随伴性の効果を調べた。

実験1¹

目的

赤箱刺激に対する刻印反応にエサを随伴提示

することで、この刻印反応が維持されるのかどうかを調べる。

方法

被験体 白色レグホンのニワトリヒナ 20羽を被験体として用いた。このうち半数のヒナは、エサ提示随伴群（随伴群と略す）となり、残りの半数が統制群となった。いずれも、業者より入手した孵化1週間前の有精卵から実験室の人工孵卵器で孵化した。孵化直後、それぞれのヒナは暗飼育室にある個別の飼育ケージに移された。実験室でエサの随伴提示が行われるときと、飼育ケージ内での餌や水の摂取時以外は、ヒナは、この個別の飼育ケージ内で暗室飼育された。なお、飼育ケージ内でのエサと水の供給は、ヒナが2日齢の実験を受けた後に初めて行われた。それ以降のエサの供給法は、実験手続きに記した。飼育室内の温度は、実験期間中、約30—35°Cに維持された。なお、飼育室と実験室の間の移動の際には、小さな暗箱にヒナを入れ、ヒナに視覚刺激の提示が極力行われないようにした。

刻印刺激と装置 刺激は、移動する円筒型の赤箱刺激（底面直径5 cm、高さ13 cm）であった。この刺激が走路内を移動するとき、その速度は、毎秒約22.3 cmであった。刺激の底部には、8 Ωのスピーカが取り付けられており、ここから毎分120拍のタッピング音がカセットテープレコーダーから提示された。この音を提示したのは、これによって刻印づけの可能性を高めるためである（Bolhuis & Honey, 1994）。なお、実験室内では、外部騒音を遮蔽する目的で、白色雑音（62～65 dB）を提示した。装置として、Figure 1に示す直線走路（120×20×45 cm）を用いた。走路の長側面の両端には、エサ提示を可能にする開口部が一つずつあって、この開口部を通して、エサの入った皿やエサの入っていない空の皿が、走路内にいるヒナに一定時間提示された。走路上部には、20ワットの白熱球3個を等間隔に設置した。また、走路上

¹実験1の内容は、1995年、大阪大学で開催された日本動物心理学会第55回大会で発表され、さらに森山（1997）にも報告されている。

部に設置されているチェーンの両端には、マイクロスイッチがそれぞれ一つずつ設置されており、このスイッチの開閉によって、刺激の停止と移動が行われた。刺激提示ならびに反応測定は、Apple IIe マイコンコンピュータによって自動的に行われた。

刻印反応 走路内を移動する刻印刺激をヒナが追従したり、あるいは静止した刺激にヒナが接近したとき、これらの反応を刻印反応とした。そして、1セッションにおける刺激移動の総回数に対する刻印反応の生起頻度の割合を求め、これを刻印反応の生起率とした。

手続き ヒナが1日齢のときに、ヒナを飼育室から実験室に移して刻印訓練 (Imprinting training) を1セッション行った。このときヒナは未だエサの供給を受けていない。暗い実験室のなかで、走路中央にヒナの頭部がエサ皿の開口部のある長側面と反対側の壁面に向くように、ヒナを静かに置いた。実験開始と同時に、走路上部に取り付けられている三つの白熱球が点灯し、刺激はタッピング音を提示しながら、走路内を一方向に一定の速さで移動した。約4秒動いて、走路両端のどちらかのマイクロスイッチに刺激が触れたら、刺激は自動的に停止した。刺激の停止時間は8秒であった。8秒経過すると再び刺激は移動し、反対の端にあるマ

イクロスイッチの位置まで移動した。そして、刺激は再びそこで8秒間停止した。この繰り返しを100回行った。この実験セッションの時間は20分間であった。

ヒナが2日齢のときと3日齢のときのそれぞれで、ベースラインフェーズ (Baseline Phase, これをBASEと表記する) を行った。1日1セッションで2日間で計2セッションであった。このベースラインフェーズでの手続きは、刻印訓練の手続きとほぼ同じであった。しかし、下記の点が異なった。訓練では8秒であった刺激の停止時間がベースラインフェーズでは最も短い場合で10秒であった。また、ベースラインフェーズでは刺激の移動と停止の繰り返しは50回であった。このベースラインフェーズ以降の実験では、実験者は、走路内のヒナの行動を走路の上方からのぞき込むようにして観察し、ヒナの反応測定を行った。刺激が走路内を移動しているときにヒナがこれを追従し、さらに刺激が停止するまでこれを追従したとき、あるいは、刺激が走路の端で停止した後に、ヒナが刺激に接近して刺激の周囲約5 cm以内にヒナの頭部の先端を入れたとき、実験者は、これらの反応を刻印反応として、反応記録ボタンを押した。ここでの追従反応の厳密な定義は、次のようにした。刺激の後方約5 cm以内にいな

Figure 1. The diagram of apparatus.

ヒナが刺激を追従するか、あるいは、刺激と並列しながら刺激と同じ方向にヒナが移動した場合の反応を追従反応とした。もしヒナがいる場所に刺激が接近した場合、実験者は、刺激が一旦ヒナから離れるのを待った。その後で、上記の追従反応ないしは接近反応をヒナが発した場合に、実験者はボタンを押した。この反応計測を容易にするため、走路上部には長さを計るメジャーが取り付けられた。実験者はこのメジャーを基に反応計測を行った。実験者によって押しボタンが押された場合、刺激は走路の端に到着してからそこで10秒間停止した。刺激が停止してから次に動き始めるまでの間にヒナが接近反応を示したならば、その時点から10秒間さらに刺激の停止状態は続いた。これによって、刺激とヒナの接触は、10秒間は確実にされた。一方、追従反応も接近反応も生起しなかった場合、刺激は走路の端で停止して10秒後に再び走路内を移動した。ベースラインの二つのセッションの各々で、ヒナの刻印反応強度を示す指標として各ヒナの刻印反応の生起率を求めた。これは、刺激の移動と停止の繰り返し総数50回に対する刻印反応が生起した回数の割合である。

1回目のベースラインセッションが終了して3時間が経過してから、ヒナに初めてエサと水を与えた。エサと水の供給場所は、ヒナの飼育ケージであり、供給時間は3時間であった。二つのベースラインセッションが終了した後、この二つのセッションにわたる反応生起率の平均を各ヒナで求めた。この結果を基に、平均反応生起率が近似する2個体をペアとし、一方をエサ提示随伴群 (FOOD CONTINGENT GROUP) とし、他方を統制群 (CONTROL GROUP) とした。このブロック配置法によって、この後で行われる介入フェーズの開始時における二つの群の平均反応生起率は等しくなった。3日齢の実験セッション終了後、すなわち、ベースラインの第2セッション終了後、随伴群の各ヒナを再び走路内に入れて、フィーダーア

ダプテーションの訓練 (feeder training) を行った。この訓練では、走路の一端にあるエサ皿の提示位置近くにヒナを置き、エサを提示した。ヒナがエサをついばむようになるまで、エサを提示したままにしておいた。ついばみが生じたら、エサの提示と除去を繰り返し、提示したときにヒナがすぐにエサ皿に接近して、エサをついばむようになるまで、これを繰り返した。随伴群のどのヒナも、約30回のエサ提示でこのフィーダーアダプテーションを完成させた。一方、統制群のヒナには、同様の手続きを行ったが、エサが入っていない空の皿の提示と除去を約30回繰り返した。これらのフィーダーアダプテーションの訓練が終了してから、ヒナを飼育ケージに戻して、そこで約2時間エサと水の供給を行った。

ヒナが4日齢のときから、介入フェーズ (Intervention Phase, これをINTと表記する) を開始した。1日1セッションで、8日齢までこれを続け、計5セッションを行った。介入フェーズでの実験手続きは、ベースラインフェーズの手続きと次の点を除いて同じであった。介入フェーズでは、随伴群のヒナには、1回の刻印反応が自発される度に、反応が自発された側の走路の端で10秒間のエサ提示が行われた。すなわち、この群のヒナの刻印反応にはエサの提示が随伴された。一方、統制群のヒナの反応には、1回の刻印反応が自発される度に、反応が自発された側の走路の端で10秒間の空のエサ皿提示が行われた。すなわち、この群のヒナの刻印反応には空のエサ皿提示が随伴された。5セッションの介入フェーズのうち最初の二つのセッション (これをINT-Aと表記する) では、どちらの群に対しても皿刺激の随伴時間が10秒間であったが、残る三つのセッション (これをINT-Bと表記する) では、これを短縮して5秒間にした。このように随伴時間を短縮した理由は、随伴群のヒナでエサに対する飽和が生じたことと、統制群のヒナで刻印刺激との接触の機会が十分であったことである。介入

Figure 2. Procedure in Experiment 1.

フェーズを開始した4日齢から6日齢までは、実験セッション終了後の飼育ケージ内でのエサの供給時間は3時間であった。6日齢以降は、これを4時間に増加した²。

ヒナが9日齢の時、実験者の都合によって実験ができなかった。この日は、4時間だけ飼育ケージ内でヒナに給餌を行っただけであった。

10日齢と11日齢の2日間にわたって、二つの群のヒナのそれぞれに対して、消去フェーズ (Extinction Phase, これをEXTとする) を

行った。このフェーズでの条件は、ベースラインフェーズの条件と同じであった。ただし、ベースラインフェーズでは、刻印反応生起後の刺激の停止時間が10秒であったが、消去フェーズでは、INT-Bの介入フェーズの時と同じく5秒であった。

介入フェーズが開始されてから、消去フェーズが終了するまで、各セッションにおけるヒナの刻印反応生起率をベースラインセッションの時と同様に求めた。

以上の手続きを流れ図にしたのがFigure 2である。

結果

Figure 3は、本実験の結果を示す。横軸は、実験セッションとそれに対応する日齢 (Days)

²エサの供給時間を3時間から4時間に増加させた理由は、ヒナの成長を考慮したからである。このエサの供給時間の増加が実験室でのヒナの行動に影響した可能性は、実験結果から判断すると低かったと思われる。

を、縦軸は、各群の刻印反応の平均生起率を示す。BASE がベースラインフェーズ、INT-A と INT-B が介入フェーズ、EXT は消去フェーズを示す。

2 日齢のセッション 1 から 3 日齢のセッション 2 にかけて、エサ提示随伴群 (FOOD CONTINGENT GROUP) と統制群 (CONTROL GROUP) はともに、反応生起率を高めた。ベースラインフェーズ (BASE) では、セッション 1 でもセッション 2 でも、二つの群の反応生起率に統計的に有意な差はなかった。

随伴群も統制群も、4 日齢から介入フェーズに入ったが、介入での最初の 2 セッション、すなわち INT-A のセッション 3 とセッション 4

では、二つの群の反応生起率に統計的に有意な差は見られなかった。しかし、反応の形態は、二つの群で明らかに異なった。随伴群のヒナの場合、刺激移動と刺激停止の 50 回の繰り返しのうち、ほとんどが追従反応による刻印反応であった。一方、統制群のヒナの場合、ベースラインフェーズの時と異なり、追従反応の生起頻度は極端に減少し、かわりに接近反応が見られた。また、刻印反応ではないが、統制群のヒナでは床へのついばみ行動が頻繁に出現した。統制群のヒナの接近反応は、刺激停止の 10 秒間の終了間際に頻繁に生起した。このような結果から、介入フェーズの最初の二つのセッション (INT-A) における刻印反応が生起したときの

Figure 3. Mean imprinted response probability for each group.
FOOD CONTINGENT GROUP: Some food was presented to chicks when they emitted the imprinted responses.

刺激停止時間,すなわち皿提示時間が10秒間であったことは,二つの群の刻印反応の差を見るには,長すぎると思われた。さらに,随伴群においては,10秒間のエサ皿提示時間は,ヒナがエサに対する飽和を起こすのに十分であった。そこで,介入の3セッション目,すなわちセッション5からセッション7までの3セッションにわたって,手続きで述べたように,刻印反応による刺激の停止時間,すなわち皿提示時間を5秒間に短縮した(INT-B)。

INT-Bでは,随伴群のヒナの反応は,3セッションにわたって高く維持された。しかも,これらの反応は,すべてが追従反応であった。一方,統制群のヒナは,セッションを重ねるにつれて,床へのついでみ行動を増加させ,これと逆に,急速に刻印反応を減少させた。特に,統制群のヒナの刺激を追従する傾向は,極端に減少した。介入の3セッション目であるセッション5からセッション7にかけての三つのセッションで,随伴群の反応生起率と統制群の反応生起率の差を分散分析にかけたところ,どのセッションでも差が有意となり,随伴群の反応生起率が統制群の反応生起率よりも高かった(セッション5: $F[1,18]=25.99, p<.01$,セッション6: $F[1,18]=41.98, p<.01$,セッション7: $F[1,18]=45.48, p<.01$)。

消去フェーズ(EXT)に入っても,最初のセッション,すなわちセッション8では,随伴群の反応生起率が,統制群の反応生起率よりも有意に高かった($F[1,18]=26.30, p<.01$)。しかし,消去2セッション目のセッション9になると,随伴群の反応生起率は急速に減少し,統制群の反応生起率との差は有意でなくなった($F[1,18]=3.43, ns$)。

考察

本実験は,エサの介入が刻印反応の維持にいくらかの効果を持つのかという問題を,エサの提示を刻印反応に随伴させることで調べた。その結果,ヒナの刻印反応は,この反応にエサの提

示が随伴されているかぎり維持され,逆に随伴されなければ,森山(1980)の実験結果と同様に,4—6日齢頃を境に急激に減少することが認められた。さらに,4日齢以降,エサ提示の随伴性によって維持されていた刻印反応も,これが消去セッションで,その随伴性がなくなると維持されなくなることも明らかとなった。また,エサ提示が随伴されなかった統制群のヒナにおいては,実験走路内で,エサ摂取に関わる行動,すなわち床をついばむ行動が,ヒナの4日齢以降,急激に,そして頻繁に自発されるようになった。

Fischer(1971)によれば,ニワトリヒナは,4日齢までは,たとえエサの剥奪を受けていても,刻印刺激をエサよりも好む。しかし,5日齢以降は,一日に4—6時間のエサの剥奪を受けると,ヒナは刻印刺激よりもエサの方を有意に好むようになり,これによって刻印反応は減少すると報告されている。上で述べた本実験の結果は,このFischer(1971)の実験結果にまさに対応するものといえるだろう。本実験では,エサの供給時間は,一日に3—4時間に過ぎず,剥奪の強さは本実験のヒナの方が,Fischerのヒナよりも強かったものと思われる。したがって,本実験の統制群のヒナでみられた4—6日齢以降の刻印反応の急激な減少は,これらのヒナが示したエサ摂取行動の頻繁なる出現によるものと考えられる。

このような本実験の結果から,卵黄の栄養補給が断たれたヒナにとってエサが極めて重要になる4日齢以降,刻印反応にエサの提示が随伴されるのであれば,刻印反応は維持されるが,このような随伴性がなければ,刻印反応は,床へのついでみ行動といったエサに関わる行動の増加によって減少すると言えるだろう。従って,刻印づけにおけるエサ提示の随伴性は,刻印反応の維持に重要であると結論できるかもしれない。

しかし,本実験結果から,刻印反応の維持にエサの随伴提示が必要であると結論するには,

統制条件としてさらに二つの条件が必要である。一つは、ヒナが刻印刺激を追従しない場合にエサが提示される条件と、もう一つは、刻印刺激でない新奇な刺激をヒナが追従したときにエサが随伴提示される条件である。実験2では、この二つの条件をさらに加えて、刻印反応に及ぼすエサの随伴提示の効果を調べる。

実験2³

目的

新奇な刺激として同種他個体の剝製を用い、この刺激に対するヒナの刻印反応にエサを随伴提示する。これによって、刻印反応が維持されるかどうかを調べる。また、刻印刺激からヒナが遠ざかったり、あるいはこれを追従しないときにエサ提示を随伴させたときの刻印反応の維持についても検討する。

方法

被験体 白色レグホンのニワトリヒナ 35羽を被験体として用いた。このうち随伴群(Group FIS)は8羽で、逆随伴群(Group WIS)と統制群(Control Group)、ならびに剝製群(Group FSC)は、いずれも9羽であった。

刻印刺激と新奇刺激、ならびに装置 刻印刺激は、実験1で用いた円筒型の赤箱刺激(底面直径5 cm, 高さ13 cm)であった。刻印刺激と異なる新奇な刺激として、本実験では、被験体とほぼ同日齢のヒナの剝製を用いた。これらの刺激をヒナに提示するとき、実験1と同じ直線走路内で提示した。他の刺激条件ならびに装

置は、実験1と同じであった。

刻印反応 走路内を移動する刻印刺激をヒナが追従したり、あるいは静止した刺激にヒナが接近したとき、これらの反応を刻印反応とした。そして、1セッションにおける刺激移動の総数に対する刻印反応の生起頻度を測定し、これによって刻印反応生起率を求めた。

また、本実験では、刻印刺激と新奇な刺激を同時に走路の両端に提示して選択テストを行った。選択テストでは、ヒナがそれぞれの刺激領域(刺激から15 cm以内)に接近し、そこに滞在した時間量(秒)を測定した。選択テストでは、刻印刺激に対する選択反応を刻印反応とした。

手続き 1日齢と2日齢の間に、刻印訓練(Training session)を3セッション行った。それぞれのセッションで、ヒナを走路内に入れて赤箱刺激を20分間提示した。刺激は、タッピング音を提示しながら、約4秒動いて、走路両端のどちらかのマイクロスイッチに刺激が触れたら停止した。刺激の停止時間は8秒であった。8秒経過すると刺激は再び移動し、他端のマイクロスイッチの位置で停止した。これを100回繰り返した。

ヒナが3日齢のときに、1回目の刻印テスト(刻印テスト1:FOLLOWING TEST 1,これを単にTEST 1と記す)を行った。刻印テストでは、走路内を往復移動する赤箱と剝製のそれぞれの刺激を個別に、そして継時的に10分間ずつ提示し、ヒナがそれぞれの刺激にどの程度反応を示すのかを調べた。測定された反応は、各刺激に対する追従と接近であった。刻印テストで求められた反応指標は、この反応の生起率であった。これは、各刺激の提示回数100回に対する、上記反応の生起回数の割合で示された。

また、同じ3日齢のときに赤箱刺激と剝製の同時選択テスト(選択テスト1:CHOICE TEST 1)を2回行った。1回のテスト時間は10分で、それぞれのテストは、刺激の提示位置を逆転させて行われた。走路の両端に二つの刺激

³実験2の内容は、1996年、東京大学で開催された日本動物心理学会第56回大会(鈴木・森山)、ならびに1998年、スペインセビリアで開催された第4回行動主義と行動の科学についての国際会議(FOURTH INTERNATIONAL CONGRESS ON BEHAVIORISM AND THE SCIENCES OF BEHAVIOR)で報告された(Moriyama and Sato, 1998)。

のそれぞれを置き、各刺激にヒナが接近し、刺激の近く（刺激から 15 cm 以内）に滞在した時間を測定した。各ヒナにおいて、各刺激の選択反応時間量は、位置を逆転して行った 2 回分のテストの反応時間量を合計した値とした。

刻印テスト 1 で赤箱刺激に対する刻印反応生起率が 0.5 以上のヒナか、あるいは選択テスト 1 で赤箱刺激に対する選択反応時間が 100 秒以上のヒナを赤箱刺激に刻印づけられたヒナとし、以後の実験に用いた被験体は、この条件を満たした 35 羽のヒナだけとした⁴。

ヒナが 4—5 日齢のときに、実験 1 の方法と同様の方法でフィーダーアダプテーションの訓練を行った。

ヒナが 6 日齢になってから 9 日齢になるまで毎日、エサの随伴提示訓練 (Treatment sessions) を走路内で行った。1 日 1 セッションで 4 セッション行った。これは、赤箱刺激に刻印づけられた上記ヒナ 35 羽を次の四つの群に分けて行われた。刻印反応に随伴してエサ提示を行う随伴群 (Group FIS)、刻印刺激からヒナが遠ざかったり、あるいはこれを追従しないときにエサを提示する逆随伴群 (Group WIS)、ヒナの刻印反応に空のエサ皿を提示する統制群 (Control group)、剝製刺激だけをヒナに提示し、この刺激にヒナが接近ならびに追従したときにエサを随伴提示する剝製群 (Group FSC) の四つであった。随伴群は 8 羽で、残る三つの群は、いずれも 9 羽であった。随伴群と統制群のそれぞれの訓練手続きは、実験 1 の随伴群と統制群のそれぞれにおける介入セッション (INT-B) での手続きと同じであった。

ヒナが 10 日齢のときに 2 回目の刻印テスト (刻印テスト 2 : FOLLOWING TEST 2, これを単に TEST 2 と記す) と選択テスト (選択テスト 2 : CHOICE TEST 2) を行った。ここでの手続きは、1 回目のそれぞれのテストの手

続きと同じであった。

以上の実験手続きを流れ図にしたのが Figure 4 である。

結果

Figure 5 は、実験 2 の四つの各群 (随伴群 : Group FIS, 統制群 : Control Group, 剝製群 : Group FSC, 逆随伴群 : Group WIS) の二つの刻印テスト (TEST 1 と TEST 2) における赤箱 (Red box), 剝製 (Stuffed chick) の両刺激に対する平均反応生起率を示す。ここで測定された反応は、各刺激に対する追従と接近であった。各ヒナの反応生起率は、移動する刺激の 100 回の提示の内、ヒナが何回、それぞれの刺激を接近、あるいは追従したかの割合である。刻印テスト 1 (TEST 1) では、四つの群は、いずれも 0.7 以上の確率で赤箱を接近ないし追従した (群間の差は有意でなかった)。これに対し、剝製に対する反応生起率は、すべての群で 0.2 に達しなかった。いずれの群においても、刻印テスト 1 における赤箱と剝製の反応生起率の差は統計的に有意であった (随伴群 : $F[1,7]=142.7, p<.001$, 統制群 : $F[1,8]=106.9, p<.001$, 剝製群 : $F[1,8]=215.5, p<.001$, 逆随伴群 : $F[1,8]=119.2, p<.001$ 。いずれも対応のある 1 元配置の分散分析による。以下の検定は、特に記述がない限り、いずれも対応のある 1 元配置の分散分析である)。

上と同様の傾向は、Figure 6 の二つの選択テスト (CHOICE TEST 1 と CHOICE TEST 2) における赤箱 (Red box), 剝製 (Stuffed chick) の両刺激に対する平均選択反応時間量の結果でも確認された (随伴群 : Group FIS : $F[1,7]=20.2, p<.005$, 統制群 : Control Group : $F[1,8]=46.4, p<.001$, 剝製群 : Group FSC : $F[1,8]=32.6, p<.001$, 逆随伴群 : Group WIS : $F[1,8]=38.4, p<.001$)。従って、これらの結果から、エサの随伴提示訓練が行われる前の 3 日齢のときに、いずれの群も赤箱に刻印づけられたと言える。

⁴この条件を満たさなかったヒナは 7 羽であった。

Figure 4. Procedure in Experiment 2.

A red box and a stuffed chick were successively exposed to chicks in the two following tests in which chicks' following responses were measured. Both stimuli were simultaneously exposed to chicks in the two choice tests in which chicks' choice responses were measured.

一方、エサの随伴提示訓練が行われた後の10日齢での刻印テスト2 (Figure 5のTEST 2)では、赤箱刺激 (Red box) に対する反応生起率は、随伴群 (Group FIS) においてのみ、刻印テスト1 (TEST 1) の結果と比べて有意に減少せず、統制群 (Control group) と剝製群 (Group FSC)、さらに逆随伴群 (Group WIS) においては有意に減少した (統制群: $F[1,8] = 46.7, p < .001$, 剝製群: $F[1,8] = 6.97, p < .05$, 逆随伴群: $F[1,8] = 10.6, p = .01$)。刻印テスト2 (TEST 2) での赤箱刺激に対する反応生起率は、群間において差が有意であった (対応のない1元配置の分散分析, $F[3,31] =$

$7.05, p < .01$, 多重検定の結果、随伴群と統制群の間で1%で有意な差が見られた)。刻印テスト1 (TEST 1) から刻印テスト2 (TEST 2) にかけて、剝製刺激 (Stuffed chick) に対する反応生起率は、剝製群 (Group FSC) においてのみ有意に増加し ($F[1,8] = 7.61, p < .05$)、他の群では増加せず、統制群 (Control group) では有意に減少した ($F[1,8] = 10.3, p = .01$)。刻印テスト2 (TEST 2) での剝製刺激に対する反応生起率の群間の差も有意であった (対応のない1元配置の分散分析, $F[3,31] = 12.5, p < .01$, 多重検定の結果、剝製群 (Group FSC) が他の三群に比べて有意に剝製を追随した)。

Figure 5. Mean following response probability for all groups in the first and the second following tests (TESTS 1 and 2).

Group FIS: Some of food was presented to chicks when they followed the imprinted stimulus. Control group: Any food was never presented for any responses of chicks. Group FSC: Some food was presented to chicks when they followed a novel stuffed chick. Group WIS: Some food was presented when chicks walked away from the imprinted stimulus. Vertical bars correspond to 1 standard deviation.

選択テスト 2 (Figure 6) でも, Figure 5 の刻印テスト 2 (TEST 2) の結果と同様の結果が得られた。すなわち, 選択テスト 1 (CHOICE TEST 1) から選択テスト 2 (CHOICE TEST 2) にかけて, 赤箱 (Red box) に対する選択反応時間量は, 随伴群 (Group FIS) においてのみ減少せず, 他の三つの群では有意に減少した (統制群 Control group: $F[1,8]=7.7$, $p<.05$, 剝製群 Group FSC: $F[1,8]=23.1$, $p=.001$, 逆随伴群 Group WIS: $F[1,8]=8.1$,

$p<.05$)。選択テスト 1 から選択テスト 2 にかけて, 剝製刺激 (Stuffed chick) に対する選択反応時間量は, 剝製群 (Group FSC) においてのみ有意に増加した ($F[1,8]=6.9$, $p<.05$)。一方, 選択テスト 1 と選択テスト 2 での, 赤箱ならびに剝製の各刺激に対する選択反応時間量の群間の差は有意でなかった。

次に, エサの随伴提示訓練中の各セッション (Treatment sessions) における各群の平均反応生起率を示したのが Figure 7 である。随伴群

Figure 6. Mean response duration for all groups in the first and the second choice tests.

Group FIS: Some of food was presented to chicks when they followed the imprinted stimulus. Control group: Any food was never presented for any responses of chicks. Group FSC: Some food was presented to chicks when they followed a novel stuffed chick. Group WIS: Some food was presented when chicks walked away from the imprinted stimulus. Vertical bars correspond to 1 standard deviation.

(Group FIS) と統制群 (Control group), さらに逆随伴群 (Group WIS) の反応生起率は、赤箱刺激に対する追従と接近の生起率、すなわち刻印反応生起率を示す。一方、剝製群 (Group FSC) の反応生起率は、剝製刺激に対する追従反応と接近反応を合わせた反応の生起率を示

す。この図から明らかなように、刻印反応が9日齢になっても高率で維持されたのは、随伴群 (Group FIS) のみであった。統制群 (Control group) は、6日齢で比較的高率で刻印反応を示したが、2セッション目以降、減少を続けた。逆随伴群 (Group WIS) は、6日齢以降、低い

Figure 7. Mean following response probability for all groups in each treatment session.

Group FIS: Some of food was presented to chicks when they followed the imprinted stimulus. Control group: Any food was never presented for any responses of chicks. Group FSC: Some food was presented to chicks when they followed a novel stuffed chick. Group WIS: Some food was presented when chicks walked away from the imprinted stimulus.

刻印反応生起率のままであった。剥製群(Group FSC)は、1セッション目から次第に剥製刺激に対する反応の生起率を高め、4セッション目の9日齢には、0.57にもなった。

以上、刻印テストと選択テスト、ならびにエサの随伴提示訓練の結果から、随伴群(Group FIS)だけが、赤箱刺激に対する刻印反応をエサの随伴提示訓練以後も維持することがわかった。剥製群(Group FSC)では刻印反応は減少し、剥製に対する接近と追従が、エサの随伴提示訓練の後で増加した。他の二群、統制群(Control group)と逆随伴群(Group WIS)においては、いずれも刻印反応は、訓練以後、急激に減少した。

考察

実験2では、実験1の二つの条件、エサの提示をヒナの刻印反応に随伴させる条件と、空のエサ皿をヒナの刻印反応に随伴させる条件の二つに、次の二つの条件をさらに加えて、刻印反応に及ぼすエサ提示の効果を調べた。加えた二つの条件は、一つは、ヒナが刻印刺激を追従しない場合にエサを提示する条件であり、もう一つは、刻印刺激でない新奇な刺激をヒナが追従したときにエサを随伴提示する条件であった。

その結果、実験2では、実験1と同じく、ヒナの刻印反応にエサ提示が随伴された群(Group FIS)においてのみ刻印反応の維持が認められた。刻印反応に空のエサ皿が提示され

た統制群 (Control group) や、刻印刺激を追従しないときにエサ提示を受けた逆随伴群 (Group WIS) では、ヒナの刻印反応は減少した。一方、刻印刺激でない新奇な刺激をヒナが追従したときにエサ提示を受けた剝製群 (Group FSC) でも、ヒナの刻印反応は減少した。そして、この群のヒナは剝製刺激への追従を高めた。剝製群のこの結果は、好みの逆転を示したこれまでの多くの実験結果に一致する (Cherfas & Scott, 1981; Einsiedel, 1975; Gaioni, Hoffman, DePaulo, & Stratton, 1978; Johnson, Bolhuis, & Horn, 1985; Johnston & Gottlieb, 1981; Kent, 1987; Kovach, Paden, & Wilson, 1968; Lickliter & Gottlieb, 1986; Ratner, 1976; Salzen & Meyer, 1968)。

本実験の随伴群 (Group FIS) と統制群 (Control group) は、実験 1 のエサ提示随伴群 (FOOD CONTINGENT GROUP) と統制群 (CONTROL GROUP) と同じ条件で 6 日齢から 9 日齢までエサの随伴提示訓練を受けた (ただし、実験 1 の二つの群は 6 日齢から 8 日齢までである)。Figure 3 のエサ提示随伴群 (FOOD CONTINGENT GROUP) と統制群 (CONTROL GROUP), それらと Figure 7 の随伴群 (Group FIS) と統制群 (Control group) の対応する群同士の 6 日齢から 8 日齢までの平均反応生起率を比較すると、ほぼ同じであることがわかる。Figure 3 のエサ提示随伴群の反応生起率は、三つのセッションに亘って 0.9 を超えており、Figure 7 の随伴群もまた 0.8 以上であった。一方、Figure 3 の統制群の反応生起率は、セッションを重ねるにつれて 0.6 から単調に減少しており、Figure 7 の統制群の反応生起率も 0.7 から単調に減少している。いずれも 8 日齢では約 0.4 の生起率にまで減少している。したがって、実験 2 の結果は、実験 1 の結果をまさに再現したと言えよう。

実験 1 と実験 2 の二つの統制群の結果と実験 2 の逆随伴群と剝製群の結果は、いずれも刻印反応の可逆性を示すものである。この結果と、

不可逆性を検討して刻印づけの可逆性を報告したこれまでの多くの研究結果を考慮するなら、Lorenz (1935) が主張した不可逆性は絶対的な意味での刻印反応の特性を示すものではないことがわかる。特に、実験 2 の剝製群の結果を考慮するなら、初提示刺激の反応制御力は、発達初期のまま維持されるのではなく、新奇な刺激による反応制御力との相対的關係によって影響されると言えるだろう。

そして、実験 1 と実験 2 の二つのエサ提示随伴群の結果を考慮するなら、Lorenz (1935) が報告した刻印反応の不可逆性は、おそらく刻印反応とエサとの随伴的関わりを基に成立した制限的な現象であるにすぎないと結論できるだろう。

総合考察

本研究では、エサの随伴的介入が刻印反応の維持にいかなる効果を持つのかという問題を、エサの提示を刻印反応に随伴させた二つの実験によって調べた。エサ提示がヒナの刻印反応に随伴されなかった実験 1 と実験 2 の統制群、ならびに実験 2 の剝製群と逆随伴群の結果から、ヒナの刻印反応は可逆的で、この反応にエサ提示が随伴されなければ、4—6 日齢頃を境に刻印反応は急激に減少することが認められた。逆に、実験 1 と実験 2 の二つのエサ提示随伴群の結果から、刻印反応にエサ提示が随伴されるなら、そして、この随伴性があるかぎり、刻印反応は維持された。

従って、卵黄の栄養補給によってエサを必要としない 4 日齢までのヒナの刻印反応は、エサ提示がこの反応に随伴されなくても維持されるが、卵黄の栄養補給が断たれてエサが必要とされる 6 日齢以降では、刻印反応の維持にエサの随伴提示が必要であるといえるだろう。

エサが必要とされる時期に、エサ刺激に関わる行動が頻繁に出現することによって刻印反応が減少するという本研究の結果は、Fischer (1971) の研究結果を支持する。彼女の実験結

果でも同様の結果が得られているからである。したがって、初提示刺激による刻印反応は、エサのような新奇な刺激が刻印づけ後に必要とされる時期には、この新奇な刺激によって大きな影響を受けると言えるであろう。

本研究では、この影響を考慮しつつ、どのような条件が設定されるなら、刻印反応の維持が可能になるのかを問題にしたのであった。これまで、この問題を検討した研究はなく、Fischer (1971) の研究でも、この問題は検討されていない。

一方、Hoffman ら (1969) は、刻印づけが行われた後、刻印刺激との接触が制限された 10 日齢近くのアヒルヒナにおいて、刻印刺激の提示が、エサ摂取行動を解発することを報告した。この結果から、刻印反応の維持には、エサ摂取行動が何らかの関わりを持つことが考えられるが、その関わりが具体的にどのようなものであるのかは、残念ながら、彼らの研究で明らかにされていない。

従って、これまでの研究結果を考慮するなら、刻印反応の維持にエサの随伴性が必要であるという本研究の結果は、刻印刺激とエサの両刺激の反応制御の関わりについて、新たな視点を提供できたと言えるだろう。この随伴性を水や温かさといった刺激の随伴性にまで拡げて更に深く調べることで、自然的随伴性におけるヒナの刻印反応の発達的变化を説明することができるかもしれない。

ところで、本研究結果は次の可能性も提起できると思われる。それは、刻印反応と刻印刺激の機能的関わりの変化という可能性である。上で述べたように、本研究によって、卵黄の栄養補給によってエサを必要としない 4 日齢までのヒナの刻印反応は、エサ提示がこの反応に随伴されなくても維持されるが、卵黄の栄養補給が断たれてエサが必要とされる 6 日齢以降では、刻印反応の維持にエサの随伴提示が必要であることがわかった。そうであれば、エサ強化によって維持される刻印反応は、それ以前のエサが関

わらない刻印反応と、例えトポグラフィーの点で類似していても、刻印刺激との機能的関係という点で異なると言えるだろう。従って、Lorenz (1935) が述べた刻印づけの不可逆性は、刻印反応が発達初期のままの機能で維持されたものではなく、刻印反応と刻印刺激の機能的関わりの変化といった問題が考慮されるべき特性といえるだろう。このことは、子としての刻印反応が個体の発達過程で変化することを暗示する。これが結論されるには、4 日齢前のヒナの刻印反応がいかなる要因によって維持されるのかという問題を、今後、明らかにする必要があるだろう。

要 約

本研究は、エサの随伴的介入が刻印反応の維持にいかなる効果を持つのかという問題を、エサの提示を刻印反応に随伴させた二つの実験によって調べた。その結果、ヒナの刻印反応は可逆的で、この反応にエサ提示が随伴されなければ、4—6 日齢頃を境に急激に減少することが認められた。逆に、刻印反応にエサ提示が随伴されるなら、そして、この随伴性がある限り、刻印反応は維持された。したがって、初頭効果を問題とした刻印づけの不可逆性は、エサ随伴性を考慮した刻印反応の発達過程を考慮して問題とされるべき特性であることがわかった。

引用文献

- Boakes, R., & Panter, D. 1985 Secondary imprinting in the domestic chick blocked by previous exposure to a live hen. *Animal Behaviour*, **33**, 353–365.
- Bolhuis, J. J., & Bateson, P. 1990 The importance of being first: A primacy effect in filial imprinting. *Animal Behaviour*, **40**, 472–483.
- Bolhuis, J. J., & Honey, R. C. 1994 Within-event learning during filial imprinting. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **20**, 240–248.

- Bolhuis, J. J., & Trooster, W. J. 1988 Reversibility revisited: Stimulus-dependent stability of filial preference in the chick. *Animal Behaviour*, **36**, 668-674.
- Campbell, B. A., & Pickleman, J. R. 1961 The imprinting object as a reinforcing stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **54**, 592-596.
- Cherfas, J., & Scott, A. 1981 Impermanent reversal of filial imprinting. *Animal Behaviour*, **30**, 301.
- Einsiedel, A. A., Jr. 1975 The development and modification of object preferences in domestic White Leghorn chicks. *Developmental Psychobiology*, **8**, 533-540.
- Fischer, G. J. 1971 Developmental changes in chick approach preference for social and food stimuli. *Developmental Psychology*, **4**, 155-157.
- Gaioni, S. J., Hoffman, H. S., DePaulo, P., & Stratton, V. N. 1978 Imprinting in older ducklings: Some tests of a reinforcement model. *Animal Learning & Behavior*, **6**, 19-26.
- Gottlieb, G., & Klopfer, P. H. 1962 The relation of developmental age to auditory and visual imprinting. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **55**, 821-826.
- Guiton, P. 1959 Socialization and imprinting in brown Leghorn chicks. *Animal Behaviour*, **7**, 26-34.
- Hess, E. H. 1959 Imprinting. *Science*, **130**, 130-144.
- Hess, E. H. 1973 *Imprinting: Early experience and the developmental psychobiology of attachment*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Hindman, J. L. 1981 Attachment in chicks: Effects of companion species on social preferences. *Developmental Psychobiology*, **14**, 13-18.
- Hoffman, H. S., Ratner, A. M., & Eiserer, L. A. 1972 Role of visual imprinting in the emergence of specific filial attachments in ducklings. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **81**, 399-409.
- Hoffman, H. S., Stratton, J. W., & Newby, V. 1969 The control of feeding behavior by an imprinted stimulus. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **12**, 847-860.
- James, H. 1960 Social inhibition of the domestic chick's response to visual flicker. *Animal Behaviour*, **8**, 223-224.
- Jaynes, J. 1956 Imprinting: The interaction of learned and innate behavior: I. Development and generalization. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **49**, 201-206.
- Jaynes, J. 1957 Imprinting: The interaction of learned and innate behavior: II. The critical period. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **50**, 6-10.
- Johnson, M. H., Bolhuis, J. J., & Horn, G. 1985 Interaction between acquired preferences and developing predispositions during imprinting. *Animal Behaviour*, **33**, 1000-1006.
- Johnston, T. D., & Gottlieb, G. 1981 Visual preferences of imprinted ducklings are altered by the maternal call. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **95**, 663-675.
- Kent, J. P. 1987 Experiments on the relationship between the hen and chick (*Gallus Gallus*): The role of the auditory mode in recognition and the effects of maternal separation. *Behaviour*, **102**, 1-14.
- Kertzman, C., & Demarest, J. 1982 Irreversibility of imprinting after active versus passive exposure to the object. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **96**, 130-142.
- Kovach, J. K., Paden, P., & Wilson, G. 1968 Stimulus variables in the elicitation and short-range reversibility of early approach and following responses. *Journal of Comparison*

- tive and Physiological Psychology*, **66**, 175-178.
- Lickliter, R., & Gottlieb, G. 1986 Visually imprinted maternal preference in ducklings is redirected by social interaction with siblings. *Developmental Psychobiology*, **19**, 265-277.
- Lorenz, K. 1935 Der Kumpan in der Umwelt des Vogels; Die Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen. *Journal für Ornithologie*, **83**, 137-213 & 289-413.
- Moltz, H., & Rosenblum, L. A. 1958 Imprinting and associative learning: The stability of the following response in Peking ducks (*Anas platyrhynchos*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **51**, 580-583.
- 森山哲美 1980 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 動物心理学年報, **30**, 101-114.
- 森山哲美 1997 エサ提示の随伴性における弁別刺激としての刻印刺激 常磐大学人間科学部紀要, **15**, 21-26.
- Moriyama, T., & Sato, M. 1998 The phylogeny and ontogeny in imprinting. The fourth international congress on behaviorism and the sciences of behavior, Seville.
- Ratner, A. M. 1976 Modification of ducklings' filial behavior by aversive stimulation. *Journal of Experimental Psychology, Animal Behavior Processes*, **2**, 266-284.
- Salzen, E. A., & Meyer, C. C. 1968 Reversibility of imprinting. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **66**, 269-275.
- Schein, M. W. 1963 On the irreversibility of imprinting. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 462-467.
- Shapiro, L. J., Thurston, K. G. 1978 The effect of enforced exposure to live models on the reversibility of attachments in white Peking ducklings. *The Psychological Record*, **28**, 479-485.
- (1998. 7. 7 受稿, 1999. 6. 22 受理)