

Title	刻印づけの非可逆性と臨界期
Sub Title	The irreversibility and the critical period in imprinting
Author	森山, 哲美(Moriyama, Tetsumi)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1980
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要：社会学心理学教育学 (Studies in sociology, psychology and education). No.20 (1980.),p.71- 84
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000020-0071

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the Keio Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

刻印づけの非可逆性と臨界期

The Irreversibility and the Critical Period in Imprinting

森 山 哲 美^(註1)

Tetsumi Moriyama

This paper is a review of experimental and theoretical studies about the irreversibility and the critical period in imprinting.

First in order to examine the validity of a measure of following response time, I discussed the irreversibility and the critical period in terms of a measure of following response time.

And then, it was stated that a measure of key-peck response which enabled a subject to follow and approach the imprinting stimulus was better than that of following response time.

Finally, the gap between psychology and ethology may be filled in future research which investigate the imprinting phenomenon in view of two processes: ontogeny and phylogeny.

I. 序

全ての種の個体は、その個体発生の初期のある一時期、親と一緒に生活する。もし、これが不可能であると、その個体のみならず、その種そのものが、生存の危機に直面することになるだろう。この親と子の関係が起こるのは、親には、子の世話をしたいという欲求、子には、親と関係したいという欲求が存在するからかもしれない。

一般に、生物の親と子の関係の仕方には、2つのタイプが存在する。ひとつは、ヒトも含めた就巢性の種 (altricial species) に見られるもので、生後間もない新生児が、全く無力のために親の世話と養護を必要とするタイプである。他のひとつは、離巢性の種 (non-altricial species) に見られるもので、この種の新生児は、前者のタイプの種よりも、発達した感覚器官を持ち、移動が、より可能で、自分の力で、“親との結びつき”を作りあげるように、自分の方からはたきかける。ニワトリ、アヒルやガチョウのひなは、孵化直後、その親を追従する (follow) 傾向のあることが報告されているが、これ

は、まさに、このタイプの子供に見られる行動といえよう。

今回、この論文で論じる刻印づけ (imprinting) という言葉は、鳥類の新生児が、このような行動を発する現象をいうのであり、この言葉を、この現象に付したのは Lorenz (1935) である。彼は、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区別し、その理由として以下の事を挙げている。

(1) 刻印づけには、臨界期 (critical period) が存在する。

(2) 刻印づけは、非可逆性 (irreversibility) を有する。

過去の刻印づけの論文のほとんどが、彼の主張する、この2点について実験ならびに論議を展開しており、その意味でも、刻印づけの、この2つの特性は、極めて重要な問題を提起しているといえる。現在、心理学者の間では、「刻印づけは、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。しかし、これにも多くの異論があり、臨界

期をすぎても、刻印づけは、形成可能であると報告している論文もある (Gaioni *et al.*, 1978)。さらに、永続性の問題についても相反した実験結果が数々と報告されている。そこで、今回、この2つの問題点に着目し(特に(2)の問題点について)、従来の実験結果の再吟味と、私(森山, 1979 a, b)が行なった実験結果の簡単な報告、ならびに、これからの実験の展望を述べようと思う。

II. 非可逆性についての過去の研究

Lorenz (1935) 以降、この問題についての実験結果を報告しているものに、Hinde, Thorpe and Vince (1956) がある。彼等によると、「アカライチョウの追従反応は、4週間から5週間にかけて著しく減少し、オオバンの追従反応は、7週間から8週間にかけて減少するが、その後どちらの追従反応も安定したレベルで維持された」ということが報告されている。それに対し、Moltz *et al.* (1958) は、ペキンアヒルを用いた実験で、刻印刺激(断続的に1秒間に12cm動く緑色のカードボードの直方体の箱)への追従反応は、孵化後6~7日頃より減少し、15日目では全く消失してしまうことを報告している (Fig. 1)。この実験で、は1日1試行、15日間行ない、刺激は、10分間運動→5分間休止→10分間運動で、全部で25分間(1試行)被験体に呈示される。Fig. 1の moving score は、刺激が動いているとき(20分間)、この刺激から1フィートの距離内で被験体が追従した時間を示す。一方、Moltz 等と時を同じくして、しかも、その実験手続きが、Moltz 等の手続きと、ほぼ同一であるにも拘らず、相反した結果を報告したものに Jaynes (1958) の実験がある。彼は、被験体群を4つに分け、各々1日に5分、10分、20分、40分の刺激呈示を連続4日間受けるようにした。その時、それぞれの最後の5分間中に、60秒以上、

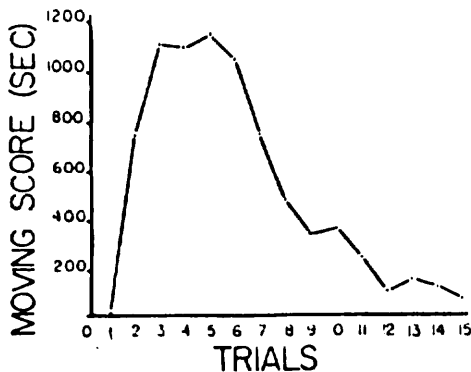


Fig. 1 Median moving-scores as a function of trials. (From Moltz and Rosenblum, 1958.)

Table 1 Average score in seconds for each practice group during four training days and on later retention tests (From Jaynes, 1958.)

Age in Days	Amount of Practice Per Day			
	5 min.	10 min.	20 min.	40 min.
Training				
1	31	45	108	145
2	41	49	130	148
3	68	95	186	198
4	94	145	191	210
Retention				
30	32	73	90	112
70	29	73	84	92

動く刺激の1フィート以内にいた被験体を刻印づけられたものと決定し、その各群における平均追従時間量を示したものが、Table 1である。但し、30日目と70日目のそれぞれで、同一手続きによる再テストを行なっている。表によるとこの再テストの時、確かに、ある程度忘却が起こっているが、2回目の70日目の再テストでは、1回目の30日目のスコアが比較的維持されていることがわかる。但し Jaynes が用いた被験体は、ニュー・ハンブシャー・レッドチックであった。

以後、非可逆性を支持するものとして、視覚フリッカーに対する接近反応の安定維持を報告したもの (Abercrombie and James, 1961) や、Shein (1963) の、七面鳥による人間への追従反応の長期に渡る(5年)永続性を論じたもの、Hoffman *et al.* (1967) のアヒルのヒナによる刻印刺激を強化事象として用いたキーつつき反応の維持(60日齢)を報告したものがある。

これに対して、非可逆性を否定するものとしては、Guiton (1961) が、ヒヨコは、動く対象(めんどりのコッコという鳴き声を伴った箱)を追従しなくなるのは、生後8週~12週齢の間であると報告している。また Sluckin and Taylor (1964) は、Moltz 等の結果と類似した結果を、ニワトリのヒナで報告している。

又、刻印づけを、好み (preference) の尺度で捉え、その非永続性を論じたものに Salzen *et al.* (1968) が挙げられる。

以上のように、Lorenz の主張する非可逆性の問題について一貫した支持が得られていないために、私は、約1ヶ月間に渡って、白色レグホンのひなの聴覚刺激(樋口(1976)と同様の毎分130回のメトロノームの音)を伴った赤色の準円筒形の刺激(毎秒約30cmの速度

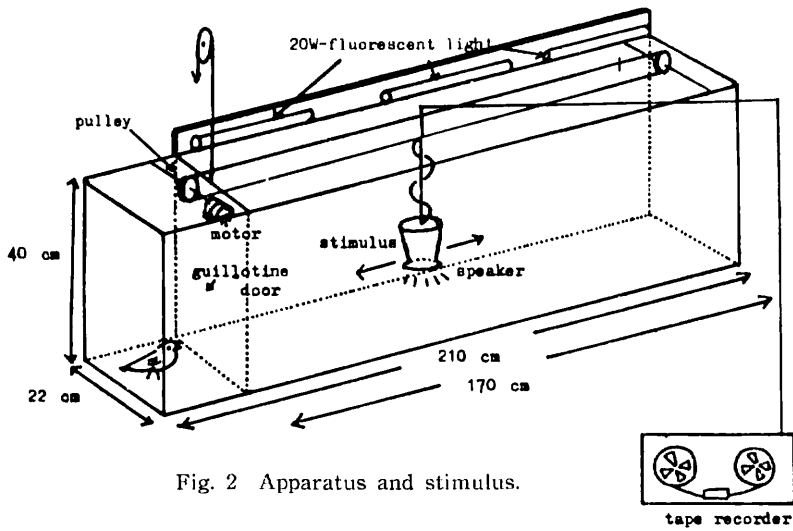


Fig. 2 Apparatus and stimulus.

Table 2 Experimental groups and control groups

GROUPS	REARING-CONDITION	TEST-CONDITION	1ST IMPRINT-ING TRAINING	1ST TEST	2ND TEST	3RD TEST
A-0-a (7)	ISO.	EVERYDAY	1ST DAY	4TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
A-0-b (7)	COM.	EVERYDAY	1ST DAY	4TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
B-1-a (6)	ISO.	EVERY 10 DAYS	1ST DAY	4TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
B-1-b (5)	COM.	EVERY 10 DAYS	1ST DAY	4TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
B-2-a (7)	ISO.	EVERY 20 DAYS	1ST DAY	4TH DAY	*	24TH DAY
B-2-b (6)	COM.	EVERY 20 DAYS	1ST DAY	4TH DAY	*	24TH DAY
C-0-b (4)	COM.	EVERYDAY	1ST DAY	4TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
C-2-b (5)	COM.	EVERY 20 DAYS	1ST DAY	4TH DAY	*	24TH DAY
D-0-a (5)	ISO.	EVERYDAY	◆	6TH DAY	14TH DAY	24TH DAY
D-0-b (4)	COM.	EVERYDAY	◆	6TH DAY	14TH DAY	24TH DAY

◆ NO-TRAINING
* NO-TEST

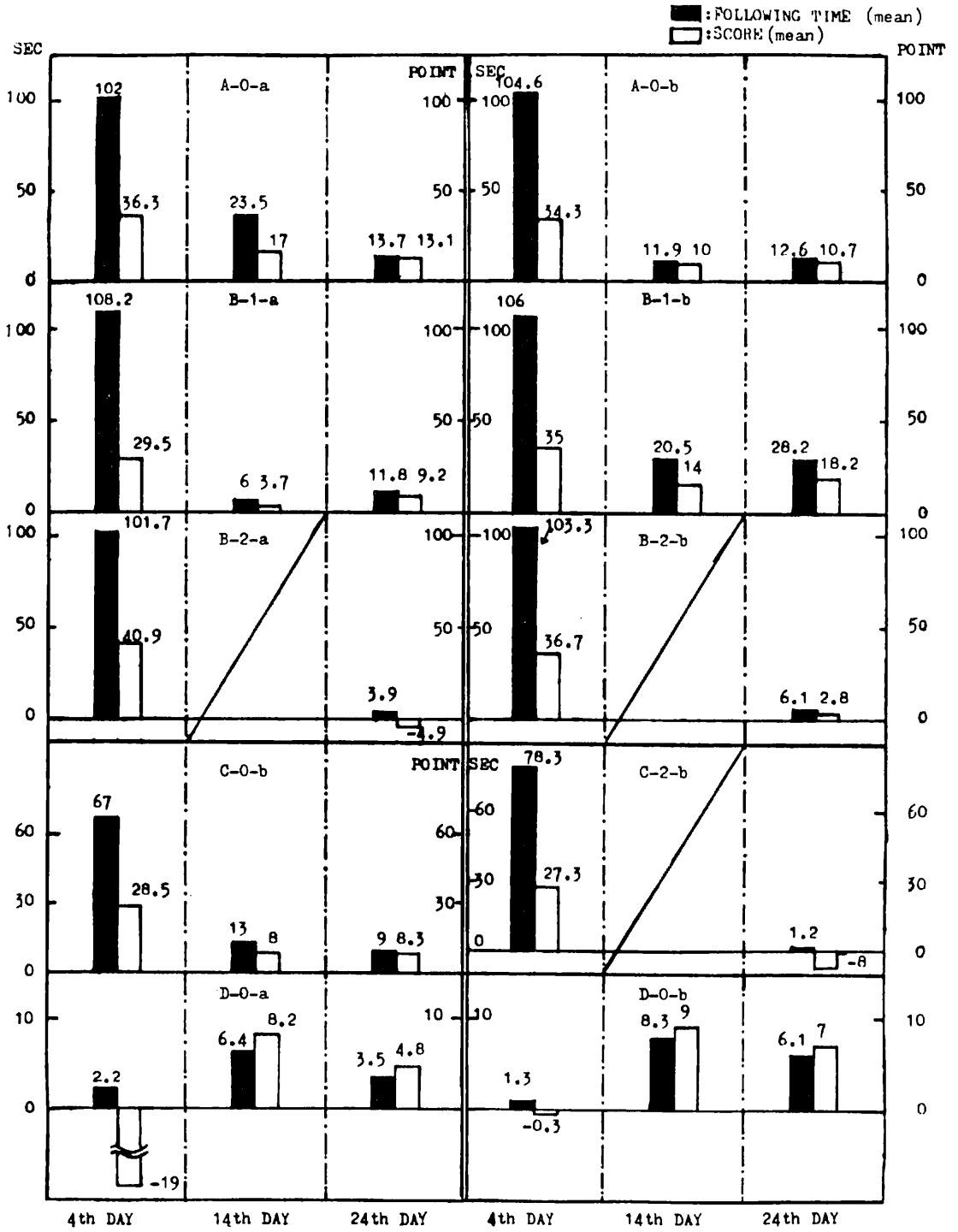


Fig. 3 The performances (following time and score) of each group in 1st, 2nd and 3rd tests.

で動く)に対する追従反応を、条件を統制しながら(飼育条件を単独, 集団の2群に分け, かつ, 刺激との接触回数を毎日, 10日毎, 20日毎に受ける3群に分けた)調べてみた(森山, 1979 a)。その装置, 群構成と実験結果が, Fig. 2, Table 2, Fig. 3 で示されている。Fig. 2 が装置図で, 前述の刺激が, 直線走路内を前後に往復する。

Table 2 の群の中の数字は, その群の中の被験体数を表示する。A, B, C 群は, 孵化後1日目に刻印訓練(1試行10分間の刻印刺激の呈示)を1試行受け, これを3日間1日1試行ずつ行なう。その間 A, B 群は単独飼育, C群は集団飼育の飼育条件を受ける。表の, 飼育条件(rearing condition)は, 4日目以降の条件である。これらの群は, 4日目に第1回の刻印テストを受ける。テストの手続きは, 刻印訓練と同様である。この4日目の第1回テストで, 追従時間量が30秒以上のものを, 刻印づけが形成されたものとみなし, 以後の実験では, この被験体のみを採用し, 他の個体は除去する。そして, これら採用された被験体を各群の成績(平均追従時間量ならびに平均得点)が均等になるように無作為にふりわけた。このテスト以降, 飼育条件をひきつづき単独のもの: ISO (A-0-a, B-1-a, B-2-a) と, あらたに集団のもの: COM (A-0-b, B-1-b, B-2-b) とに分け, C群は, ひきつづき集団 COM で飼育された。尚, 集団飼育はケージ1個につき6羽ずつ集団飼育条件群より無作為に選択し一緒に育てられた。そして, この両飼育条件のもとで, 孵化後14日目の第1回刻印テストより10日目の日に第2回の刻印テスト, 20日目の日に第3回の刻印テストが遂行された。このそれぞれのテスト間中, テスト条件として, 毎日刻印訓練を1日1試行ずつ受ける群(Everyday: A群, C-0-b群)と, 10日毎に, 第1, 第2, 第3のテストを受け, その間刻印訓練を全く受けない群(Every 10 days: B-1群), さらに, 14日目の第2回刻印テストならびにテスト間の刻印訓練も一切全く受けない群(Every 20 days: B-2群, C-2-b群)に分類される。

上述の飼育条件, テスト条件両条件の組み合わせで, 表の A-0-a, A-0-b, B-1-a, B-1-b, B-2-a, B-2-b, C-0-b, C-2-b 群が形成される。次に, D群は, 孵化後6日目迄, 単独飼育され, 視覚経験も統制された。その間, この群は, A, B, C 群のような刻印訓練は全く受けず, 6日目に初めて A, B, C 群同様の刻印テストを受け刻印刺激の呈示を受けた。つまり, 臨界期を孵化してから2日以内と考え, 6日目頃には明らかに, それを

過ぎたものと判断したので, この群は, 臨界期を過ぎてから刻印刺激の呈示を受けた群ということになる。この6日目の第1回刻印テスト以降, D群も又, 飼育条件を単独(ISO)と集団(COM)のものに分け, それぞれ D-0-a, D-0-b 群にした。テスト条件は, 臨界期を過ぎて刻印づけ形成が可能かどうか調べるために, D-0-a, D-0-b 群とも毎日刻印訓練を受けるようにし, 孵化後14日目, 24日目には, A, B, C 群と同様に第2回, 第3回の刻印テストを行なった。

Fig. 3 は, Table 2 で示された各群の孵化後4日目(左のパネル), 14日目(中央のパネル), 24日目(右のパネル)の各テストの, 平均追従時間量, 平均得点(1試行=10分における追従反応出現頻度)を示す。左の縦軸が追従時間量, 右の縦軸が得点を示し, 黒塗りの棒, ならびにそこに付随されている数値は, 各群の平均追従時間量, 白粋の棒, ならびに付随数値は, 各群の平均得点値を表示する。又, D群では1回目のテストが孵化後6日目であるため, 左側のパネルは6日目のテストの成績を示す。

統計的手法による群間の細かい分析にもとづく比較は除外して, この結果より, 追従時間量に関しては(表2), 孵化後の日齢増加に伴い, 減少していることがわかり, 又, D群の臨界期を過ぎて訓練を受けたものは, いずれのテストにおいても成績が良くなかったことがわかる。

そこで, Lorenz が主張した, 臨界期の存在は認められたが, 非可逆性に関しては, 確認することができなかった。しかし, この実験結果の解釈ならびに実験変数のとり方について重要な問題点があることに気がついた。

それは, 従来, ほとんどの論文が, 刻印づけの指標として, 追従時間量を用いてきたが, はたして, これを刻印づけの唯一の指標として取ることができるであろうかという疑問である。この疑問が生じた理由として, 実験期間中のヒヨコの成長に伴う, 歩行能力の発達が挙げられる。すなわち, ヒヨコは, 成長するにつれて, 歩行速度が, はやくなり, それによって必然的に追従時間が短くなる可能性がある。従って, 結果として得られた追従時間量の減少が, 本当に刻印づけの効果の減少によって起こるものなのか, あるいは, 上記のような歩行能力の発達によって起こるものなのか, はっきりとは, わからないのである。

III. 強化事象として刻印刺激を用いた, ヒヨコのキーつき反応の維持

前述のように, 過去の論文のほとんどで, 追従時間量

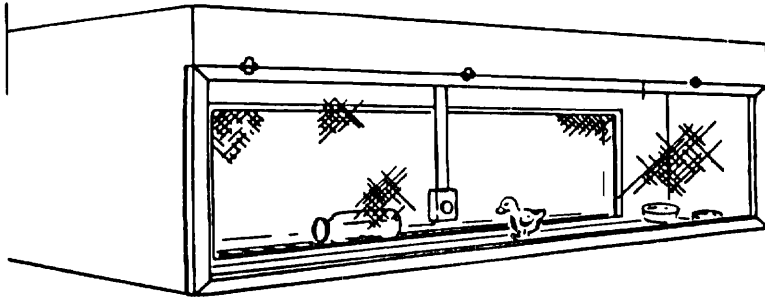


Fig. 4 Apparatus for imprinting and key-peck training. The objects on the right side of the subject's alley are food and water dishes which were always presented and filled. (From Hoffman, and Kozma, 1967.)

が、刻印づけの唯一の指標として用いられてきたが、この指標の信頼性に大きな欠点があると思われたため、私は、以後の実験に、Peterson (1960), Hoffman *et al.* (1967) 等の方法を採用することにした。彼等の実験法は被験体が、キーに、つつき反応を自発すると、強化子のように機能する刻印刺激を呈示するという方法で、従来刻印づけの実験手続き、反応指標のとり方が、まちまちであったのに比較すれば、刻印づけの効果を検討するには、より有効な手法と思われる。

Peterson (1960) は、上記の実験手続きを最初に採用した。彼以後、Hoffman 等が、類似した実験手続きを用い、数々のデータを出し、それらをまとめて、刻印づけの強化モデルを考案している。それについては、後述するとして、さきに、現在に至るまでの、この実験手法に関係した論文をその内容によって分類し、説明、解釈を行なっていく。

まず、装置については Peterson をはじめ、どの論文も Fig. 4 で示されているような装置を用いている。箱が金網製のスクリーンによって、真中で仕切られ、片方が、被験体用の部屋、もう片方が刺激用の部屋で、刺激は、約 30 cm/sec で動くミルクボトルやシリンダー等である。刺激呈示では、刺激の運動の開始と、部屋の照明の点灯を同時に行ない、刺激の制止は運動の停止、照明の消灯によって行なわれる。この時、被験体には刺激部屋の中を全く見えないようにしておく。実験に用いている被験体は、どの論文も、アヒルである。

手続きは、どれも、孵化後 3 日以内 (又は 2 日以内) に 1 セッション 20 分で、4 セッションないしは 6 セッションの刻印訓練を行ない、ここでは、単に、刻印刺激をそのセッション中、被験体に呈示するだけである。約 4 日目より、キーつつき訓練を行なう。オペランダムは、

約 2gr. で作動するキーで、バルサ材の柱にとりつけられており、これが被験体用の部屋の中央に天井から吊り下げられている。強化時間は、初めは約 1.5 秒で、徐々に長くしていき、最長で 40 秒である (Peterson のように逆に初め長く、徐々に短くしていくものもある)。キーつつき反応は、通常オペラント条件づけで用いられる漸次的近似法を用いて形成している。この訓練の 1 セッションは約 30 分で 1 日 2 セッション以上である。

(1) 強化スケジュールが、刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつつき反応に及ぼす効果

上述の手続きに従って、形成されたキーつつき反応が、様々な強化スケジュールの影響を受けることをまず示したのが Peterson (1960) で、Fig. 5 は、固定比率強化スケジュール FR 8 (強化刺激呈示時間 = 40 秒) のもとの、つつき反応率を示している。FR 8 では、比率が小さいので、データでは、短期間のうちに比較的安定した反応遂行が維持されているように思われる。又、彼



Fig. 5 Rate of pecking by a 3-day-old duck. Each diagonal mark represents a 40-second presentation of the imprinted stimulus after every eight response (time was not recorded on the abscissa during the presentation of the stimulus). The duck received 750 reinforcements in 12 hours. (From Peterson, 1960.)

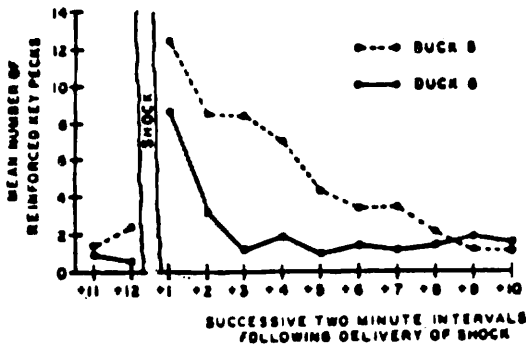


Fig. 6 Temporal pattern of key pecks when a pulse of electrical shock was delivered once every 24 min. The ordinates show the mean number of responses in the several 2-min intervals that preceded and followed the delivery of each shock. (From Hoffman, Searle, Toffey, and Kozma, 1966.)

の報告によると、mult FR 10-DRL 1分のスケジュールに対しても、それぞれのコンポーネントに対応した反応率が示された。

Hoffman *et al.* (1966) は、FT 24分 で反応に依存しないショックの呈示を行ない、そのショックのキーつき反応に及ぼす効果を Fig. 6 のように、キーつき反応の時間的変化（2分幅で切った各時間コンポーネントでの総反応数の変化）で示した。それによると、ショック呈示直前に反応が抑制され、呈示直後に、かなり高い反応数を示していることから、ショックの、キーつき反応に及ぼす効果は、かなり明白なものといえる。

そのほかに、罰、遅延された罰が、キーつき反応に及ぼす効果も調べられており (Barret, 1972)、ここでもその効果が顕著に示されている。

これらの実験結果から、少なくとも、アヒルのヒナにとって無条件性の強化特性を有する刻印刺激の、道具的の反応としてのキーつき反応に対する関係が、従来の強化刺激の学習と同様に説明できるのではないと思われる。

(2) 刻印刺激を近づけるための道具的の反応としてのキーつき反応の持続

これは、まさに Lorenz の述べた非可逆性の問題に関連がある。

Hoffman and Kozma (1967) は、5匹のアヒルを、それぞれ個別に、60日齢に達する迄、装置の中に入れておき、刻印刺激を近づけるための道具的の反応としてのキーつき反応（主として、キーつき反応

による刺激呈示累積時間）を各日齢で測定した。それによると、アヒルの行なうキーつき反応は、ほとんどがバースト的に生じることが報告された。全被験体のそれぞれの刺激呈示累積時間の平均値を、4日間を1ブロックとして、ブロック毎にプロットしていった図が、Fig. 7である。1回の反応によって刻印刺激が呈示される時間は15秒であり、刺激呈示中の反応は、全て無効になる。又、図の右上の小さな図は、個体データである。この図によって日齢増加に伴い、アヒルのキーつき反応は、減少していくことがわかる。よって刻印刺激の効果は、日齢増加につれて減少傾向を示すといえよう。しかし、反応は、全く消失することではなく、60日齢でもある程度残存していることが報告されている。すなわち刻印刺激の強化特性は、ヒナが60日齢になっても残存しているといえよう。又 Eiserer *et al.* (1975) は、刺激を (1) 視覚刺激 (運動を伴う刺激呈示)、(2) 静止視覚刺激 (運動を伴わない刺激呈示)、(3) 聴覚刺激 (刺激の運動に伴う音だけの呈示) の3つの特徴 (feature) に分け、連続強化 (CRF)、消去 (extinction)、固定比率強化 (FR) スケジュールのもとでのそれぞれの刺激性制御を比較的長期間にわたって調べた。Fig. 8 は、1個体のデータで↑の記号の間は、1セッション (1日) を示す。従って、Fig. 8 では、孵化後5日目から19日目迄の結果が示されている。尚、図中の CRF EMPTY COMPARTMENT では、単に刺激の存在しない刺激部屋が、被験体の反応毎に呈示されるだけである。

この結果から、各強化スケジュールに対応した反応率が確かめられると同時に、キーつき反応は、少なくとも孵化後約20日齢までは維持されることが認められた。

刻印づけの指標として、追従時間量の代わりに、刻印刺激を強化子としたキーつき反応を選んだ場合に、問題を刻印づけの効果の非可逆性に限定すると、前に述べた私の実験結果 (森山, 1979 a) とは、相反した結果が得られたのである。そこで、私は、Hoffman 等の実験手続きとはほぼ類似した手続きで追試実験を行なってみた。この実験は、試験的な予備実験として行なわれた (森山, 1979 b)。実験装置 (直線走路) ならびに、刺激は、Fig. 2 のものと、ほぼ同様である。被験体は1羽で(雄3)、孵化後8時間以内に刻印刺激を10分間連続呈示させた。この刻印訓練を1日1セッションで3日間続け、4日目よりキーつき訓練を行なった。このキーつき訓練中の強化スケジュールは、常に連続強化スケジュール (CRF) で、強化時間は、はじめは3秒、以後徐々に8秒迄増加した。装置内の照明は、緑色のディム・

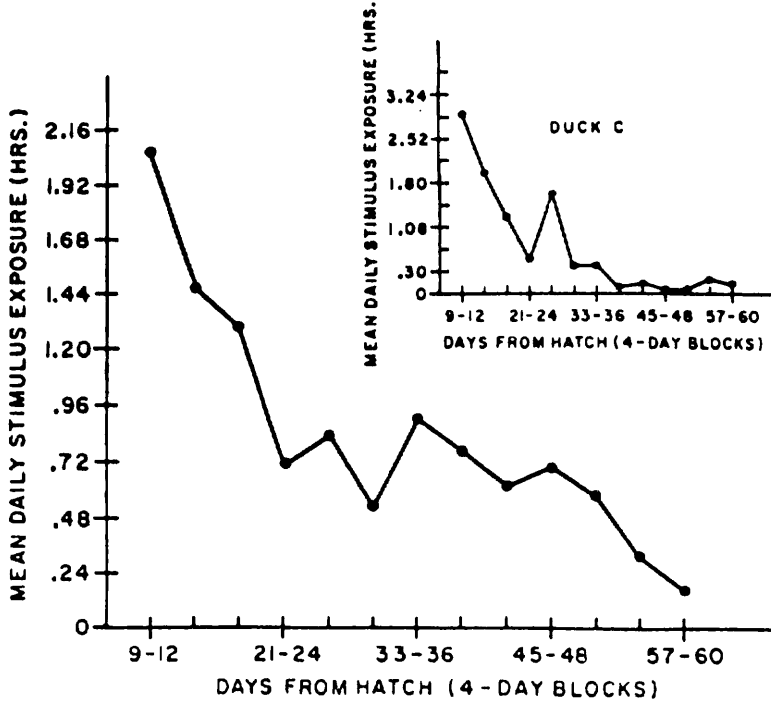


Fig. 7 Average number of hours that the imprinted stimulus was kept in view when subjects had continuous access to the stimulus via a key peck; each peck caused the stimulus to appear for 15 sec. Each point represents the average exposure per day for the five ducklings across a four-day period. The inset shows the comparable data for a single duckling (Sub. C). (From Hoffman, and Kozma 1967.)

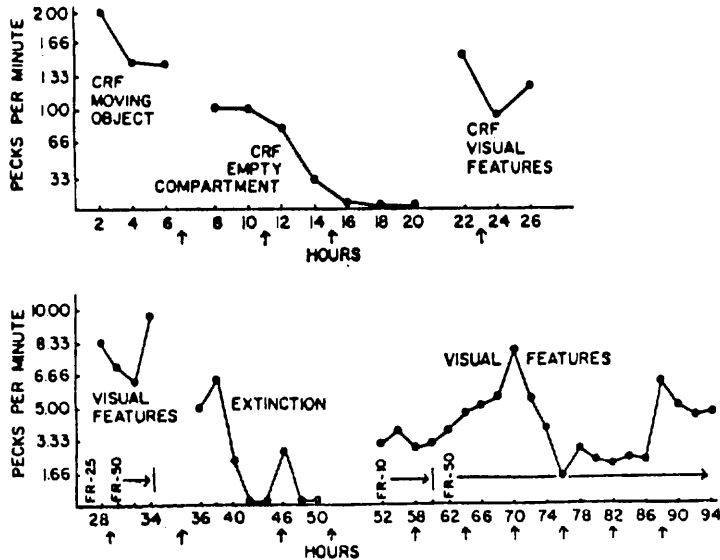


Fig. 8 Key-peck rates for Subject B-7 during continuous reinforcement (CRF), fixed-ratio, and extinction sessions. The moving imprinting object, its visual features, or an empty stimulus compartment were reinforcements. Arrows indicate breaks between sessions. Note the difference in ordinate unit size in the two graphs. (From Eiserer, Hoffman, and Klein, 1975.)

ライトのみで、これを実験期間中ずっと点灯させていた。この装置は、Hoffman 等のものと異なり、被験体用の部屋と刺激部屋は、仕切られていない。従って、刺激呈示は、装置内のライト (20 W, 3ヶ) の点灯と刺激 (視覚運動刺激, 聴覚刺激) の同時呈示に基づいて行なわれた。キーは、初めマイクロスイッチ (約 5gr. で作動) に連結された赤いプラスチック円板 (直径約 2cm) であったが、被験体のつき反応の力が弱かったため、実験の途中で上記のキーを接点 (約 2 gr. 以下の力で作動) に連結させた。キーの高さは、被験体の成長に合わせて調節した。4日目のキーつき訓練では、つき反応の形成を、漸次的近似法に基づいて行なったが、この日には形成されず、8日目になってやっと形成され、その後 CRF 30 にもっていった。実験セッションは、1日1セッションである。

結果は、Table 3 に示すとおりである。つき反応形成期での被験体は、キーの近くにいるよりも、刻印刺激の近くにいる時間が圧倒的に長かった。又、反応形成後の実験セッションの時間は、表に示すとおり、日によってまちまちであり、これによって被験体の反応は安定していないことがわかる (6及び7セッションのXの記号は、良く反応したのだが装置故障のため記録がとれなかったことを示す)。その原因として考えられるものは、(1)都合により、毎日実験を遂行することができなかったこと、(2)外部の雑音を完全に遮蔽できなかったこと、(3)飼育ケージの中にいるときの照明時間、ならびに食事時間が一定していなかったこと等が考えられる。又、19セッション以後、被験体のつき反応の力は、その成長に伴い急激に増大し、反応の仕方も、Hoffman 等が述べたような、バースト的なものになった。つき反応の力も安定していないため、反応毎の強化子の呈示は不可能になり、反応数と強化回数は異なり、結果として連続強化にはならなかった。この実験では、セッションの時間の統制など様々な条件の統制が厳密なものではなかったが、キーつき反応は、被験体が50日齢になっても維持された事実は、はっきりとしている。但し、実験者が疑問とするところは、この反応の維持は、刺激呈示に伴う 20W 照明の点灯によって統制されていたのか、又は、刺激のみによって統制されていたのか、この実験では、わからなかったということである。この問題の解答は、これからの実験で期待される。いずれにせよ、刻印づけの指標としてキーつき反応をとった場合、この反応は、比較的長期にわたって維持されたため、Lorenz の主張した非可逆性は、支持できるように

Table 3 The required time, the number of key-peck response, and responses per minute in each daily session.

session	day-old	required time *	resp.	rft.	resp./min.
1	8	75	30	30	0.4
2	10	65	20	20	0.3
3	12	16	20	20	1.3
4	13	18	40	40	2.2
5	14	60	14	14	0.2
6	15	6	X	X	X
7	16	17	X	X	X
8	19	10	10	10	1.0
9	20	10	7	7	0.7
10	23	10	12	12	1.2
11	24	10	13	13	1.3
12	25	10	5	5	0.5
13	26	10	9	9	0.9
14	37	10	12	12	1.2
15	38	10	6	6	0.6
16	39	10	0	0	0.0
17	41	40	6	6	0.2
18	42	50	5	5	0.1
19	43	10	6	3	0.6
20	46	30	0	0	0.0
21	47	30	23	23	0.8
22	48	30	52	33	1.7
23	49	30	14	10	0.5
24	50	30	26	14	0.9

The required time means the time required for 1 session.

*: minutes

resp.: number of key-peck response

rft.: number of reinforced key-peck response

思われる。

かなり長期にわたって刻印刺激の強化特性が持続されることが以上の実験報告によって確認されたわけであるが、残念なことに、尚も個体発生の過程の中で、獲得された道具の反応としてのキーつき反応が、どのように

変容あるいは維持されていくかについて言及した論文は過去に出されていない。すなわち、刻印刺激が、アヒルのヒナにとって強化特性を有するのは、系統発生の過程の中で獲得形成されたものと考えられるわけだが、この遺伝的な過程によって生じた刻印刺激に対する追従反応という行動は、個体の孵化後、個体の生活史の中で獲得形成されたキーつき反応と、どのような関係を持ち、又それらの相互の影響が個体発生の過程の中で個体を受ける環境の変化にどのように対応しているのかという言及が一切なされていないのである。

刻印づけの研究において、追従反応を誘発する刺激対象の変更（特に、これは臨界期を過ぎたあとのその個体の経験の結果によって生じた）を述べたものがあり、これは、Lorenz の主張する刻印づけの非可逆性とは相反する実験結果であるが、一方、道具的反応としてのキーつき反応において、その反応を自発させる対象が刻印刺激以外の刺激にも自発されるようになるかどうか検討した研究は全くないのである。たしかに Hoffman 等のようにキーつき反応が、長期に渡って維持されたことを報告している論文はあるが、これは、刺激状況が極度にその成長過程の中で限定されており、刺激対象の変更をおこさせない実験場面となっている。

刻印づけが、その種の進化の過程の中で、環境の様々

な変化に対する適応行動として獲得形成されてきた行動様式だとするならば、今回の実験のように条件づけの過程によって個体の生活史の上で形成されたキーつき反応は、一体環境の変化に対して、いかなる変容をうけるのであろうか。このような疑問を解決するかぎとして臨界期の問題は、重要な意味を持っていると思われる。

IV. 刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつき反応は、臨界期を過ぎても形成が可能であるか？

私の実験でも、又過去の多くの実験でも、刺激に対する追従反応が形成されるには、生後まもなく、刺激の呈示が、被験体になされなければならないことが述べられている。Fig. 9 は、私の実験（森山, 1979 a）で同じ刺激呈示量を受けた A・B 群（臨界期中刺激を受けた群）と D-0-a 群（臨界期を過ぎて孵化後 6 日目に初めて刺激を呈示された群）の成績の比較である。図の見方は、Fig. 3 と同様である。すなわち、A・B 群は、4 日目迄、刺激呈示を全部で 40 分受けており、D-0-a 群は、6 日目に初めて刺激呈示を受けてから 9 日目に到る迄、同じく 40 分呈示を受けているのである。この両群の差を、Mann Whitney の U 検定で検定してみると、平均追従

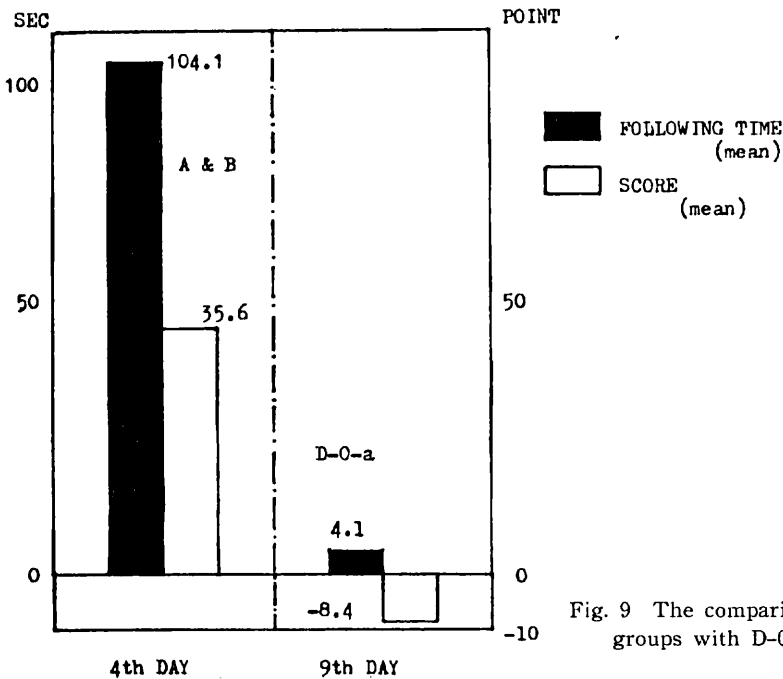


Fig. 9 The comparison of A・B groups with D-0-a group.

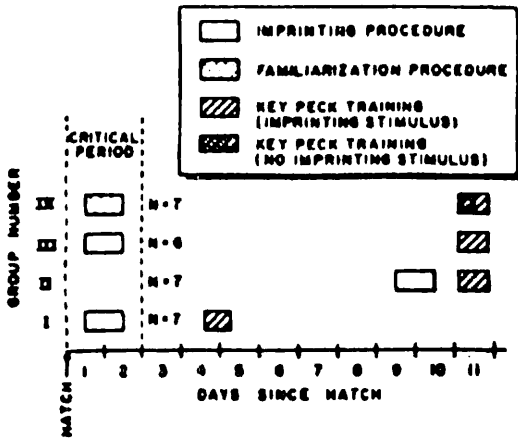


Fig. 10 Schematic representation of the procedures for each of the several groups. "N" refers to number of subjects. (From Hoffman, Searle, Toffey, and Kozma, 1966.)

時間量は $|z|=3.59^{**}$ 、平均得点も $|z|=3.59^{**}$ でどちらも 1% で有意となった。このことから、明らかに、臨界期の存在が認められた。しかしながら、キーつき反応においては、どうであろうか。

Fig. 10 は、Hoffman *et al.* (1966) の実験に用いられた群の説明図である。臨界期を孵化後 24 時間内と考え、Group I (early imprinting, early training) では、最初の刻印刺激の呈示が、この臨界期中に行なわれ、Group II (late imprinting, late training) では、充分臨界期を過ぎた時点で、初めて刻印刺激が呈示される。Group III (early imprinting, late training) は、キーつき訓練中の、Group I, Group II の日齢差のコントロールとして設けられた群で、Group IV (early familiarization, late training) は、もし early group と late group の差が出たとき、この差が装置に対して被験体が馴化する時の日齢差によるものであるかどうかを調べるために設けられた群である。

尚、familiarization procedure とは、被験体に、あかりのついた、刺激のない空の刺激部屋を呈示する手続きである。又、key peck training without imprinting stimulus とは、キーつき反応に伴って、あかりのついた空の刺激部屋が呈示されることである。具体的には、インプリティンクセッションは、1セッション 45分 で 48 時間内で 6セッション、early imprinting, early familiar も、孵化後 6~8 時間以内に、この第 1セッションを受ける。

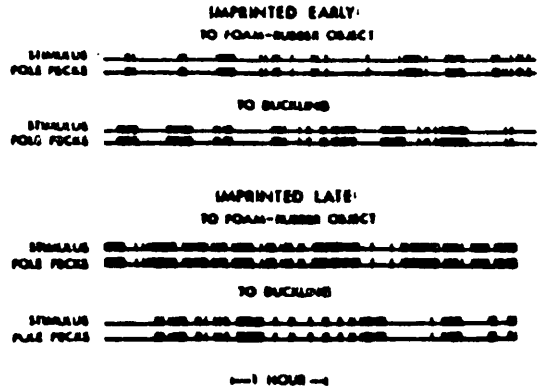


Fig. 11 Response records for the four ducklings (one in each experimental condition) given extended pole-peck training. (From Gaioni, Hofman, and DePaulo, 1978.)

キーつき訓練は、Group I, II, III では、1セッション 1.5 時間で各キーつき反応に対し 12秒強化から、5秒強化に縮めていく。このセッションを、Group I, III は、2セッション、Group II は、1セッション受けた。Group IV は、45分間の訓練 (強化子: familiar empty stimulus) を 2セッション、その後 45分間のキーつき訓練 (強化子: 動く刺激) を 1セッション受けた。

結果は、インプリティンクセッションで、Group I, III のものが、ほとんど刺激を追従し、又、キーつき反応も、これらの群で生じたが、Group II, IV では、全くこれらの反応が生じなかったことが報告され、それによって刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつき反応が形成されるには、臨界期中にインプリティンクセッションを受けておく必要がある事が確かめられた。

ところが、Gaioni *et al.* (1978) は、孵化してから 10日齢まで孤立飼育された被験体に、孵化後まもなく刻印刺激 (ホーム・ラバー対象、又は、仲間のアヒル 1羽) を受けた被験体と同様の刺激を用いて、キーつき反応を形成させることができ、その反応パターンは、パースト的であることを報告している。Fig. 11 は、imprinted early と imprinted late の被験体のキーつき反応のイベントレコードを示し、彼の報告を裏づけている。つまり、この結果は、臨界期を超えた被験体でも、刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつき反応の形成が、可能であることを示しており、今迄の報告とは、全く相反するものである。但し、彼等の報告

によると、日齢を重ねた被験体は、最初の刺激に対し、初めは、かなり激しい恐怖反応を示すが、次第にこれは消失し、それと同時にキーつき反応を形成したということが述べられている。この事実を、彼等は、Hoffman and Ratner (1973) 等の「刻印づけの強化モデル」に自己の考えをさらに付加することによって説明している。まず、Hoffman 等の強化モデルについて述べるが、その内容記述に関しては、樋口等 (1976) によった。その内容は、次の 4 点に要約される。(1) 離巢性のトリは、生得的に、ある種の刺激の呈示に対し、子としての反応 (filial response) をおこす。この刺激と結びついた対象 (object) を刻印刺激と呼ぶ。(2) 生得的に子としての反応を解発する刺激は、同時に生得的強化子の効果を持つ。(3) この生得的に強化子としての効果を持つ刺激とともに刻印刺激を構成する、初めは中性的である他の特徴 (features) は、次第に、子としての反応を解発する能力を持ち、強化力を持つようになる。この過程は、古典的条件づけにより行なわれ、生得的刺激作用は、U S unconditioned stimulus), 他のもともとは中性的である特徴は CS (conditioned stimulus) と考えられる。このように、刻印刺激に含まれる、生得的刺激作用と初期には中性的である特徴は合わせて刻印刺激となり、子としての反応を解発するようになる。(4) この時、個体の発生初期においては恐怖が少ないので、後になると回避される中性的特徴に対しては条件づけがおこるが、後には、同じ特徴であっても回避され、初期に呈示された刺激のみ追従反応が生じてくる。

このモデルに、Gaioni 等は、さらに子としての反応と、恐怖反応とは競合するものであるという考えをつけ加えた。すなわち、個体発生の初期で、中性的特徴の呈示を受けなかった個体は、条件づけを形成していないために、後に、この特徴に対し恐怖反応を示すようになるが、以後何回も、この刺激の呈示を受けることによって、これに対する馴化が生じ恐怖反応が消失し、それにとってかわって子としての反応が生じることができるようになるというのである。これによって、日齢を重ねた個体でも、キーつき反応の形成は可能であると説明している。

確かに、これによって Fig. 11 の結果は、うまく説明がついたと思われるが、彼等のモデルを認めるならば、アヒルのヒナは、その個体発生のいずれの時期においても、あらゆる刺激に対して、それが毎回呈示されさえすれば、キーつき反応の自発を形成することができるということになる。では、そのときの臨界中に刻印され

ていない刺激を求めるキーつき反応は、一体、その個体にとってどのような意味をもつのであろうか。先に述べたように、刻印づけという現象を、その個体が環境に適応していくひとつの行動様式 (樋口等, 1976) とみるならば、このモデルに対応したキーつき反応は、一体、環境に対する働きかけとしていかなる機能を有するのであろうか。

臨界中に刻印づけられたなら、キーつき反応の適応的意味は、追従反応と同様に解することができるが、Gaioni *et al.* (1978) のように、臨界中に刻印づけを受けなかった個体のキーつき反応はいったいどういう意味があるのか、これについて、彼等のモデルは全く言及していない。

V. 今後の課題

上述してきたように、たしかに刻印刺激の強化特性を調べる上で、刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつき反応は、良い指標といえよう。しかし、Lorenz (1965) が、「行動の適応的变化とは、個体発生、系統発生の、このまきに 2 つの過程を通じて生じうるものである」と述べているように、キーつき反応の意味を、この 2 つの視点から考えていかなければならないと思う。その意味で、このキーつき反応が、個体発生の後の生活史の中で、生存価のある刺激を求める他の行動とどのように関係しあい、又、環境によって、どのような変容をうけていくか、あるいは維持されていくかを見ていくことは必要なことであると思われる。しかし、残念なことに、現在までの論文で、この点に着目した論文は、脳内刺激 (brain stimulation) の強化特性と刻印づけの強化特性の対応づけを行なおうとした Eiserer and Hoffman (1973) に端を発する一連の priming effect を調査した研究と、Hoffman *et al.* (1969) の餌や水を獲得する行動と刻印刺激に対するキーつき反応との関係を論じた研究しかない。特に、Hoffman and Kozma (1967) の論文では、ヒナは 60 日齢まで、ずっと装置の中に入れておられ、その時、装置内では餌と水が自由に摂れるようになっていたわけで、おのずとその個体の生活史の中で、何らかの形で、食事行動と刻印刺激を求めるための道具的反応としてのキーつき反応の間には関係があるものと思われる。事実、上記の Hoffman *et al.* (1969) の論文では、両行動の間に時間的な関係があり、食事行動の周期性に、キーつき反応は何らかの効果をもたらすことが報告されている。

私自身、気づいたことを申すと、先のヒヨコを用いた

キーつづきの実験(森山, 1979b)を行なっている時、実験開始前にライト光を受けていた場合は、受けなかった場合よりもキーつづき反応が少なく、又、食事行動とキーつづき反応との間には何かしら関係が存在するよう思われた。今後の実験には、こうした問題を考慮していきたいと思っている。

いずれにしろ刻印づけの機構が、Hoffman等の主張するように強化刺激獲得のための機構なのか、Lorenzの主張する生得的解発機構によるものなのかの比較研究が系統的にはなされていないが、刻印づけの個体発生の過程に実験的行動分析の手法をとり入れることによってエソロジー、行動理論両者の歩みよりが将来可能になるものと思われる。

註

- 1) 本論文作成にあたり、御指導を賜った慶應義塾大学文学部 小川 隆、佐藤方哉両教授に深謝致します。
- 2) 得点を分析対象から除外したのは、次の理由による。もし、今、被験体が、5秒間連続して刺激を追従したならば、その得点は、正反応出現頻度1回で+1点として記録される。ところが、5秒間連続で刺激を追従せず、5秒間中、1~2秒ぐらいしか追従しなくても、その得点は、やはり正反応出現頻度1回で+1点と記録されることになる。前者の方が、同じ+1点でも、良く追従している事は明らかであり、これが、1試行10分間で累積されてくると、平均追従時間量で、有意な差が生じて、平均得点値で、有意な差が出てこないという場合が生ずることになる。そのため、尤ら追従時間量を分析の対象とし、得点は、それから除外した。
- 3) 他に1羽いて、キーつづき反応形成まで行なわれたが、その後、この被験体は死亡したため、データとして挙げなかった。

引用文献

- 1) Abercrombie, B. and James, H. The stability of the domestic chick's response to visual flicker. *Animal Behavior*, 1961, 9, 205-212.
- 2) Barret, J.E. Schedules of electric shock presentation in the behavioral control of imprinted ducklings. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1972, 18, 2, 305-321.
- 3) Eiserer, L.A. and Hoffman, H.S. Priming of ducklings' responses by presenting an imprinted stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1973, 82, 3, 345-359.
- 4) Eiserer, L.A., Hoffman, H.S., and Klein, S.H. Persistence of acquired behavioral control in the context of imprinting. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1975, 24, 3, 255-266.
- 5) Gaioni, S. J., Hoffman, H. S. and DePaulo, P. Imprinting in older ducklings: Some tests of a reinforcement model. *Animal Learning and Behavior*, 1978, 6, 1, 19-26.
- 6) Guiton, P. The influence of imprinting on the agonistic and courtship responses of the brown leghorn cock. *Animal Behavior*, 1961, 9, 167-177.
- 7) 樋口義治 ヒヨコの摂食行動に及ぼす刻印づけの効果, 動心年報, 1976, 26, 2, 87-95.
- 8) 樋口, 望月, 森山, 佐藤 刻印化, 同一化, 社会化—トリはトリらしくサルはサルらしく, ヒトはヒトらしく—, 心理学評論, 1976, 19, 4, 249-272.
- 9) Hinde, R.A., Thorpe, W.H. and Vince, M.A. The following response of young coots and moorhens. *Behaviour*, 1956, 9, 214-242.
- 10) Hoffman, H.S. and Kozma, Jr. F. Behavioral control by an imprinted stimulus: Long-term effects. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1967, 10, 5, 495-501.
- 11) Hoffman, H.S. and Ratner, A.M. A reinforcement model of imprinting: Implications for socialization in monkeys and men. *Psychological Review*, 1973, 80, 527-544.
- 12) Hoffman, H. S., Searle, J. L., Toffey, S. and Kozma, Jr. F. Behavioral control by an imprinted stimulus. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1966, 9, 3, 177-189.
- 13) Hoffmat, H.S., Stratton, L.W. and Newby, V. The control of feeding behavior by an imprinted stimulus. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1969, 12, 847-860.
- 14) Jaynes, J. Imprinting: The interaction of learned and innate behavior: III. Practice effects on performance, retention, and fear. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1958, 51, 234-237.
- 15) Lorenz, K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, 1935, 83, 137-213.
- 16) Lorenz, K. *Evolution and modification of behavior*. Chicago: University of Chicago Press. 1965.
- 17) Moltz, H. and Resenblum, L. A. Imprinting and associative learning: The stability of the following response in peking ducks. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1958, 51, 580-583.
- 18) 森山哲美. ヒヨコの刻印反応の維持に及ぼす諸条件の吟味, 修士論文, 1979 a.
- 19) 森山哲美. 刻印刺激を近づけるための道具的反応としてのキーつづき反応の維持, 予備実験, 未発表

- 1979 b.
- 20) Peterson, N. Control of behavior by presentation of an imprinted stimulus. *Science*, 1960, 132, 1395-1396.
- 21) Salzen, E. A. and Meyer, C. C. Reversibility of imprinting. *Journal of Comparative Physiological psychology*, 1968, 66, 2, 269-275.
- 22) Schein, M. W. On the irreversibility of imprinting. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1963, 20, 4, 462-467.
- 23) Sluckin, W. and Taylor, K. F. Imprinting and short-term retention. *British Journal of Psychology*, 1964, 55, 2, 181-187.