

ブロイラーの imprinting における

刺激の速度と運動パタンの影響

木 村 敦 子

imprinting (刻印づけ) と名づけられた現象は、ヒヨコ、カモ、ガチョウ、アヒルなどの主として早成性の鳥のヒナにおいて代表的に見られるものである。つまり、孵化直後のある限られた時間内に初めて呈示された動く刺激対象に、その際、あるいはその後もかなり恒常的に愛着 (attachment) を示すという現象である。これは、成長後の求愛行動にも影響を及ぼすと言われている (ティンベルヘン, 1955)。ヒナの、imprinting 現象とは具体的には、刻印づけられた刺激に対する接近、追従反応である。刻印づけは自然の状態においては通常、親子関係特に母子関係の問題として生じている。自然状態では、孵化したヒナが最初に見るのは母親であるのがほとんどである。ヒナが、孵化直後から直ちに母親を識別しそれに接近、追従することは、ヒナにとって生命の安全、養護を意味する。しかし場合によっては、ヒナが孵化後最初に見たものが母親とは全く無関係な動物、無生物であることがあり、その場合にも対象が運動しているものであれば、それに刻印づけられることがある。

この imprinting 現象について多くの研究者が実験を行ってきた。しかしその方法は一定しておらず、実験者によって様々である。例えば、使用した装置と刺激について見ると、Hess (1959) や Gottlieb (1961) は、円型の走路を用い、ヒナに模型のアヒルを呈示し追従させている。Jaynes (1956) や Moltz and Rosenblum (1958) は直線走路を使用し、円筒形や立方体などの刺激を走路上に吊るして動かし、追従反応を調べている。また Bateson (1972, 1974) は回転できる wheel の中にヒナを入れ flashing light を刺激として wheel の回転数で刺激に対する接近反応を調べている。これらは装置や刺激は異なりながら、どの実験においても、明らかな追従反応の生起が確認されている。木村*もこの imprinting 現象に注目し、Jaynes の考案になる直線走路を用いて、予備的な研究を試みた。しかし不幸にも、そこでは十分な刻印づけの証拠が得られなかった。走路の中で、ヒナは刺激に 2, 3 歩接

* 未構成、未発表の探索的な観察である。

近することはあっても、持続的に追従することはなく、注意を他に向けてしまったり、眠ってしまった。そこで、追従の見られなかった原因を考えるために、直線走路を用いている他の実験者の報告と比較してみた。まず、使用された被験体に注目すると、木村はブロイラーを用いたが、Jaynes は New Hampshire Red chick, Moltz は Peckin duck, また原 (1972, 1973) は白色レグホンとアヒルをそれぞれ用いている。ここで、白色レグホンを使用した実験においては、他の実験よりも追従量が少なく、原 (1972) はこれを種差の問題に帰している。ブロイラーについても同じことが言えるのかもしれない。一般に、刻印づけられ易さ (imprintability) は、家畜化された種よりも、野生種の方が良いと言われており (Hess, 1959), ブロイラーはアヒルやカモなどよりは imprintability が劣ることは考えられる。しかし、ブロイラーを用いた imprinting 実験は他にも見られるし (Kovach & Hess, 1963; Polt & Hess, 1966), Hess (1959) が、ブロイラーは imprintability が良い方であると結論していることを考え合わせると、ブロイラーでの刻印づけが不可能であるとは思われない。すなわち、木村の予備的研究で追従反応による刻印づけの証拠が得られなかったのは、単に種差による問題だけではないと考えられる。

そこで次に、刺激の速度と運動パターンについて比較してみた。木村は刺激を毎秒 14cm の速度で動かし、24 秒動く—6 秒静止の運動パターンを繰り返した。Jaynes は毎秒 30cm の速度で、4 秒動く—8 秒静止—4 秒動く—8 秒静止—6 秒動く—30 秒静止というパターンを繰り返しており、Moltz は毎秒 7.5 cm の速度で、10 分動く—5 分静止—10 分動くという手続きを用いている。また、原は毎秒 13cm の速度で、刺激を 20 分動かし続ける手続きを採っている。これらのうち、ほとんどの実験で追従反応が確認されているが、刺激の速度や運動パターンが、様々な異なった種の被験体の追従反応に、全く影響を及ぼさないという証拠はない。むしろ、少なくともブロイラーのヒナにとっては、毎秒 14cm の速度で、24 秒動く—6 秒静止という手続きは追従を生じさせるのに適切なものではなかったのではないかと思われた。この仮定については、刺激の速度や運動パターンを改めて、追従行動を観察することによって確認できるであろう。そこで、本実験では、その効果について調べることにした。運動パターンに関しては、刺激が 24 秒間動き続けることはヒナの歩行能力を越えるのではないかという唆も得られた**ので、より小刻みなものとしてみた。

実験計画については、刺激の速度は、毎秒 14cm (F 条件) と毎秒 7cm (S

** 名古屋大学の辻教一郎先生に個人的な助言をいただいた。

条件)の2条件とし、運動パタンは、4秒動く—2秒静止(4—2条件)、2秒動く—2秒静止(2—2条件)、またS条件のみに、8秒動く—2秒静止(8—2条件)の条件を加えた。これらの中で、ブロイラーのヒナがどの条件において最も良い追従反応を示すのかを探ることが、この実験の目的である。

また、測定の方法にも改訂を試みた。imprintingの測定方法は大きく分けると2種類ある。すなわち、孵化直後のヒナに、初めて刺激を呈示し、その試行の間の追従接近を測定する方法と、初呈示試行後一定の時間をおいて再び刺激を呈示し、その際の追従接近を測定する方法である。原(1972)は、反応の恒常性や、孵化したてのヒナの運動能力の未発達なことを考えると、後者の方が望ましいだろうと報告している。そこで、ここでは初呈示の試行(trainingと呼ぶ)と、一定時間後の試行(testと呼ぶ)の両方において追従量を測定してみることにした。またtestでは、刺激の弁別を確かめる目的から、trainingで使用した刺激の他に、ヒナにとって新奇な別の刺激も呈示し、両刺激への追従量を測定することにした。

方 法

被 験 体

ブロイラーのヒナ10羽。ヒナは孵化約1週間前の受精卵を購入し、実験室内に置かれた孵卵器で集団孵化させた。孵化後1~3時間でそれぞれのヒナは金属製の32×22×17cmの個別ケージに移され、他のヒナの発声は聞こえるが姿は見えなかった。また、実験時以外は暗闇に置かれた。実験室は暗幕で2つのエリアに区切り、一方で実験を行ない(実験エリア)、もう一方には実験時以外のヒナを置いた(飼育エリア)。室内は常時34~36°Cに保った。

装 置

180×50×30cmの、内部を灰色に塗った木製の直線走路を使用した。概略は図1の通り。走路の中に110cm離して2本のシャフトを立て、45cmの高さのところにそれぞれ直径25cmの滑車を取り付けた。滑車の間には布製のコードをかけ、刺激をこれに吊るした。一方の滑車の上に直径9cmの小滑車を取り付け、装置外に設置したモーターとたこ糸でつないだ。モーターには竹井機器製のメモリードラムを転用した。走路は実験室の床上25cmの高さに設置し、モーターは走路の小滑車とほぼ水平になるような台の上に設置した。また、走路の床から約1.2m上方に20wの蛍光灯1本を取り付け、実験時の

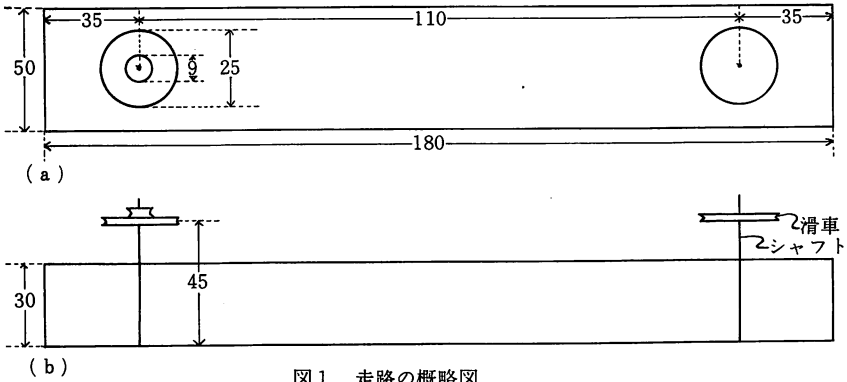


図1 走路の概略図

(a) 上から見た図

(b) 正面から見た図

図中の数字はcm

照明を行なった。刺激の運動パターンは愛知計装製のプログラムタイマーで操作し、記録には渡辺測器製作所製のミニライターを用いた。ミニライターはプログラムタイマーとペダルスイッチに接続され、刺激の運動、静止を自動的に記録する。さらに、実験者が追従反応を認めた時にはペダルスイッチを踏むと、それがミニライター上に追従として記録されるようにした。

刺激は初呈示の際に使用されるものを訓練刺激とし、テストの際に初めて呈示されるものをテスト刺激とした。訓練刺激は青の厚紙製で、1辺が11cmの立方体。テスト刺激は緑の厚紙製で、直径11cm高さ11cmの円筒形を用いた。刺激は、底面が走路の床上約13cmの高さになるようにして走路上に吊るした。

手 続 き

10羽のヒナを、表1に示す5群にそれぞれ2羽ずつ割り合てた。割り合ては孵化前に乱数表を用いて決めておき、奇形のヒナは割り合てからは除いた。

training は孵化後15—17時間の間に個別に行なった。ヒナは、ケージ共実験エリアに移し、取り出して走路に入れてから照明をつけた。走路の中程に訓練刺激を吊るし、ヒナは刺激の進行方向と反対側に、刺激に接近させて置かれた。照明のスイッチが入れてから30秒後に刺激がスタートし、試行は20分間続けられた。ヒナが刺激の30cm以内を追従しているか、または刺激が静止している時その30cm以内に止まっていること、これをもって追従反応と見なし、その時にペダルスイッチを押した。training 終了と同時に刺

表1 各実験群の条件

群	刺激速度 (cm/sec)	動作—静止パ タン (sec)	1回の運動パ タンに動く距 離 (cm)	被験体
F4-2	14	4-2	56	R1 R2
F2-2	14	2-2	28	R3 R4
S8-2	7	8-2	56	R5 R6
S4-2	7	4-2	28	R7 R8
S2-2	7	2-2	14	R9 R10

激をストップさせ、照明を消してヒナをケージに戻し、test まで再び飼育エリアで暗闇においた。

test は training 開始から 72 時間後（孵化後 87—89 時間）に行なった。訓練刺激とテスト刺激の両方を走路の中央に、平行に吊りし（図 2）、ヒナを両刺激から約 50cm 離れたところに置いた。どの刺激をどちら側に吊るすかは群内でランダムとした。照明がつけられてから 2 分後に刺激がスタートし、一方はヒナが最初に置かれた地点に近づく方向に動き、もう一方は遠ざかる方向に動いた。それ以外の手続きは training と同様であった。追従反応は両刺激について測定された。

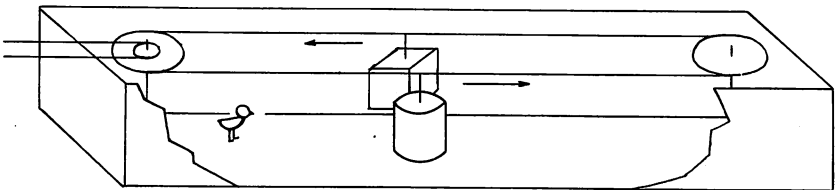


図2 test における刺激とヒナの位置

training では、刺激は立方体のみであり場所は手前側。ヒナは刺激のすぐ後に置かれた。
→は刺激の進行方向を示す

結果と考察

表2に、20分間の試行における各被験体の追従秒数と群の平均値を示した。まず training の場合、最も良く追従した個体は、R 7、R 9であり、R 5、R 6、R 2は追従したとは言い難い値である。名群の平均値ではS 4—2群とS 2—2群が高いが群内の2羽の差が大きい。F 2—2群は2羽の差は小さいが平均追従量はS 4—2群、S 2—2群よりも悪い。

表2 追従秒数

群及び被験体	training	test	
		訓練刺激	テスト刺激
F 4—2 R 1	72.0 (36.5)	128.5 (65.8)	17.0 (9.8)
	R 2	1.0	3.5 2.5
F 2—2 R 3	172.5 (174.8)	33.5 (84.3)	7.5 (30.3)
	R 4	177.0	135.0 53.0
S 8—2 R 5	9.0 (5.5)	2.5 (38.5)	0.0 (3.5)
	R 6	2.0	74.5 7.0
S 4—2 R 7	362.0 (237.8)	43.5 (52.8)	15.0 (10.5)
	R 8	113.5	62.0 6.0
S 2—2 R 9	331.5 (207.0)	0.0 (228.8)	0.0 (37.0)
	R 10	82.5	457.5 74.0

各被験体の追従秒数と、群毎の平均値〔 () 内〕を示した。

testの結果はtrainingの結果とは一致していない。testで最も良く追従したR 10は、trainingでは追従の良い個体ではなかった。trainingで良い追従を示したR 9はtestでは全く追従行動を示さず、むしろ刺激から遠ざかろうとし、またほとんどの時間をpeckingに費していた。しかも、このR 9とR 10はどちらもS 2—2群であり、条件差の効果ではない。他の群でも、trainingやtestにおいて群内の差が大きいことが多い。また、trainingでの追従量と、testでの訓練刺激に対する追従量との間に相関は見られない(Kendallの順位相関係数は、 $r=0.03$)、すなわち、条件の効果について確定的なこと

はほとんど何も言えない。ただ、testの結果から言えるのは、R9を除くすべての個体が、テスト刺激よりも訓練刺激の方に、より追従したということである。10羽全部の値についてのサインテストの適用の結果は1%水準で有意となった。また、testでの訓練刺激への追従量とテスト刺激への追従量には相関がある。Kendallの順位相関係数を求めると、 $r=0.873$ となり、無相関検定の結果、0より有意に大きいことがわかった。すなわち、testで訓練刺激への追従の良い個体は、テスト刺激への追従も良い方であり、訓練刺激への追従が悪い個体はテスト刺激への追従も悪い傾向がある。

次いで試みに、刺激の運動パタンの持つ2~3の要因についての効果を調べてみることにした。まず、trainingでの追従量について、刺激速度によって追従量に差があるかどうかを見るために、F条件(R1~R4)とS条件(R7~R10)の間にU検定を適用してみたところ有意差はなかった。次に刺激の運動パターンについて、4-2条件(R1, R2, R7, R8)と2-2条件(R3, R4, R9, R10)の間にU検定を適用したがこれにも有意差はなかった。そこで次に、刺激が1回の運動パターンに動く距離について考え、56cm条件(R1, R2, R5, R6,)と28cm条件(R3, R4, R7, R8)の間にU検定を適用したところ有意差が見られた($U=0$, $n_1=n_2=4$, $P<0.05$)すなわち、刺激が1回に28cm動く条件の方が、56cm動く条件よりも追従が良いという結果が得られた。しかしtestでの、訓練刺激に対する追従量についての同様の方法を試みた結果では、どれにも有意差は見られなかった。

結 論

この実験からは、5群のうちどの条件で最も追従量が多くなるかについて、はっきりしたことは言えない。これは主として個体差が非常に大きかったことによる。U検定の結果からは、trainingについては、刺激が1回の運動パターンに動く距離によって追従量に差が見られた。追従量に影響することが判明した要因は、これだけである。しかし、刺激速度や運動パターンは全く関係がないとは言いきれない。より広範な刺激速度や運動パタンの段階を用いたり、1群の被験体数をもっと多くすることによって、何らかの効果が見られる可能性は充分にある。

また、testにおいてR9を除くすべての被験体がテスト刺激よりも訓練刺激の方へ良く追従したということは、ヒナにとって訓練刺激の弁別ができて

いた (training の効果があった) ことを示しているようにも思われる。しかし、青の立方体という、刺激の色の特性または形の特性自体が、緑の円筒形よりも imprinting 刺激として優れていたと考えることも可能である。これは、training で青の立方体でなく緑の円筒形を初呈示される群を設けておいたり、training を行わず、test において両刺激を初呈示するコントロール群を加えることで明らかにすることができたであろう。また、test で訓練刺激へ良く追従する個体はテスト刺激への追従も良い個体であり、訓練刺激への追従の悪い個体はテスト刺激への追従も悪いという傾向があった。これは、追従という反応に対する個体差の表われであると見られると同時に、追従反応の生ずる個体については、刺激の般化が見られたと解釈することもできる。この般化の原因の1つには、刺激の類似性ということもいづらく影響しているかもしれない。青の立方体と緑の円筒形とは、色と形は異なっているが、材質、運動の様式、大きさなどについては、ほぼ同等と言えるからである。

しかし、結果のところでも述べた通り、training での追従量と、test での訓練刺激に対する追従量との間には相関がない。これは、training での追従反応と test での追従反応を切り離して考えなければならないことを示唆しているように思われる。藤田 (1968) は、初呈示での追従と、臨界期後の再テストでの追従が示しているものは何か別のものであるらしいし、刻印づけが形成される段階 (臨界期の段階) とそれが表出される段階 (臨界期後の段階) とでは働いている機構が違うのではないかと報告している。具体的な機構やそれに影響する要因については、はっきりしたことはわからないが、初呈示での追従と test での追従が同じ傾向を持つ値にならないということは、これからの実験で、どんな手続きで行ない、いつ測定した測度であるかということの考慮が、より必要であることを示している。

また、実験時のヒナの行動観察を行なった。training でも test でも、ヒナが刺激に注意を向けず、眠ってしまう行動が、半数くらいのヒナに見られた。他に、ほとんどの個体が、刺激が近づいてくる場合にも接近反応を示した。一般に、ヒナは遠ざかる刺激に対しては追従行動を示すが近づいてくる刺激からは逃避すると言われている。この実験では良く追従する個体は、刺激が近づいてくる場合にも遠ざかる場合にも、接近や追従行動を示すことが多く、また追従の良くない個体では、刺激が近づいてくる場合に、より接近行動が生じたようにさえ思われる。その他、全個体に多かった行動としては走路の床や側面への pecking があった。床のゴミ、抜け落ちた自分の羽毛、フン、シャフトの軸を留めてあるネジの頭、塗装時のわずかな突起など、少しでも

目立つものにはすべて peck し、それがかなり長い時間続くこともあった。刺激に追従している時でも、しばしば追従を止めて pecking をする行動が見られたし、pecking をして刺激を無視していることもあった。pecking の他に、刺激の下へもぐり込む行動も良く見られた。個体によっては刺激の下ですわり込んでしまい、刺激が離れていっても動かないものもいた。自然の環境で孵化したヒナには親ドリの羽の下にもぐり込む行動が見られるようであり、それと同じ意味の行動なのかもしれない。

また、本実験では全体的に追従量が少ない。最も良く追従したヒナは 20 分間の試行中、約 7.5 分間追従していたことになるが、後に述べる現象から見ると、これがプロイラーの最大追従量であるとは思われない。これは、本実験で使用した方法や条件が適切でなかったとも考えられる。さらに、光に対する順応の問題が挙げられるかもしれない。この実験では、ヒナは孵化後ずっと暗闇で飼育され、実験時に初めて照明された。孵化後初めて光にさらされたヒナにとって、外界で活動するためにしばらく時間が必要だということは、ありそうなことに思われる。また、本実験の装置や手続きに固有の問題もある。Jackson (1974) はこれについて、走路を用い追従量を測定するような実験計画において、ヒナの刺激に対する関係（特に視角）が一定に保たれないことから、ヒナに、実験者が名義上賦課したもの以外の刺激特性の変動体を与えていることになるのであると述べている。また、実験室の室温も影響していると思われる。本実験では室温は常に 34~36°C に保つようにしたが、実験室が 2 つのエリアに区切られ、しかもヒーターが実験エリアに設置されていたため、実験エリアの方が飼育エリアよりも常時 1~2°C 気温が高かったことがわかった。Fischer (1972) は、飼育時よりも実験時の温度が低い時に追従が良くなり、その反対の場合は、飼育時と実験時の温度が同じであった場合よりも追従が悪いことを報告している。これに照らして考えると、本実験は最も追従の悪くなる温度条件の下で行なっていたことになる。このことは、眠ってしまったヒナが見られたことにも関係するのかもしれない。

補 足

本実験は、実験としては不十分なものであったが、著者が行なった最初の imprinting 実験ということで、実験状況以外の面で種々の発見、観察を得ることができた。それらについて述べてみるのがこの section の目的である。

孵 化

卵は柴田孵卵機製作所製 S—100 型孵卵器で孵化させた。孵卵器内の温度は 37.8°C に保たれ、3 時間に 1 度自動的に転卵された。孵化の 2 日前に卵は孵卵器下部の発生座に移され、そこで集団孵化した。孵化予定日には 30 分～1 時間毎に孵卵器内を確認した。確認は外側から壊中電燈で照らして行ない、その他の時は暗闇にしておいた。孵化したヒナは個別ケージに移したが、その際、手をさし出すとピィピィ鳴きながら手のそばへ寄ってくることもあり、imprinting の始まりを思わせた。孵化する時期は一定しておらず、約 2 日程の幅が見られ、孵化しない卵も、25 個中 2～3 個あった。一般には孵化率は 68% くらいとされているそうである。また、孵化したヒナに奇形が見られることがあり、そのほとんどは足の立たないものであった。training 時に走路へ入れてみて足の立たないヒナは実験から除外したが、training 時には正常であっても test 時になって立てなくなっていたヒナもいた。

孵化の時には、最初に星形の小さなヒビが入り、そこが少し突起する。次に小さい穴があき、しばらく変化が止まった。この時は、ヒナは初めて外気に触れ、かなりショックを受けている状態だということである***。それから次第に周囲の殻が落ちて穴が大きくなり、卵の周囲に 1 本のヒビが入って、ヒナはそこを押しやって孵化した。穴が大きくなってから孵化までは短時間であり、孵化したヒナはほぼ 40 g であった。

飼 育

孵化後 2～3 日はエサや水は必要ないといわれていることと暗闇飼育の条件から、実験終了までヒナにエサは与えなかったが、そのために死亡したヒナはいなかった。実験終了時のヒナは 34～35 g 前後のものが多かった。エサは幼雛用の配合飼料を使用した。エサを与えないうちはヒナもフンも無臭で、フンの色は緑、白、黄などが主であったが、エサを与え始めると、配合飼料のせいか茶褐色になり、ヒナも匂うようになった。このことから、フンの色や量、水の汚れなどを手がかりとして、エサを食べないヒナや、弱ったヒナを、ある程度識別することができた。また、ヒナを集団にしておいた場合、少数のヒナが水やエサを摂り出すと、他のほとんどのヒナもそれに倣ったが、個体飼育などの場合にはエサを摂らないものがあり、そのようなヒナは実験者がヒナの口ばしを水やエサに 1～2 度つけてやることによって教えた。また、水入れとして皿状の容器を使用した。ヒナが足を突っ込んだりして体中濡れてしまうことがよくあった。濡れたヒナは体温の低下によるせいかぐったりしてしまうので、体がかわくまで注意が必要であった。さらに集団

*** 名古屋大学辻敬一郎先生にいただいた個人的な助言による。

飼育では、他のヒナの足や口ばしのつけ根を peck して傷つけるヒナが見られることがあった。

実験に関して

ヒナをケージや走路に移す時には、手でつかんですばやく移動させたが、その際に distress call を発したり、動き回るヒナは追従が良いように思われた。

試行中のヒナの追従のしかたは様々であり、刺激の後を追従するだけでなく、ある程度離れると勢いよく走って後を追うもの、刺激の横に並んで歩くもの、刺激の前を歩いたり、先に行って待っているもの、刺激が近くへ来た時のみ興味を示し、離れていくと無関心になるものなどが見られた。この最後のような行動を示すヒナは追従が良くなかったが、一羽のヒナがこれらの行動のいくつかを示すこともあった。他に、割り合い良い追従を示したヒナには、刺激にまといついて体をすりつけるような行動が見られた。これらの行動は、刺激の 30cm 以内であれば追従反応と見做した。ヒナが刺激に注意を向けていない時に、その 30cm 以内に刺激が偶然静止したり、そばを通過した時には追従とは見做さなかったが、その際ヒナが刺激に注意を向け、改めて接近した場合には追従とした。また、刺激から逃避しようとして、ヒナが刺激の 30cm 以内で前方を歩くことがあったが、それは追従とはせず、その行動が追従であるか逃避であるかは、それ以前の、そのヒナの刺激に対する行動状況から判断した。

imprinting 実験においては、音を発する刺激の方が、そうでない刺激よりも、より追従を生じさせることが一般に知られているので、本実験外で、音を発する刺激の使用を考えた。しかし装置の構造上、刺激の重量は制限されたので、走路の約 1 m 上方にスピーカーを取り付け、玩具の犬の鳴き声を録音したテープを流してみた。しかしヒナは音に気を取られて distress call を繰り返す、却って刺激に対する注意が悪くなった。

別の機会に、電池で動き、7 秒進み 4 秒静止を繰り返し、静止時にキャンキャンと鳴き声をあげる玩具の犬を呈示してみたところ、追従は本実験とは比較にならない程良好であった。ヒナはほとんど玩具のそばを離れず、背に乗ろうとしたり、腹の下に入ろうとする行動が頻繁に見られた。本実験で使用したヒナに、test 終了後直ちにこの刺激を呈示してみたところ、上記と同様の行動を示すものが多かった。このことから、本実験の手続きや刺激が不十分なものであることが明らかにされた。しかし音を発して動く汽車の玩具に対しては全く追従が見られなかった。この玩具は上記の犬や本実験での刺

激より速度が速く、また静止しないところが異なっており、それが影響した要因の1つかもかもしれない。さらに、犬の玩具を、類似した色（赤）の厚紙で囲み、直方体の形にして呈示したり、鳴き声を発しないようにして呈示したところ、ヒナの追従は減少した。これらはいずれも、実験的統制も行なわず、試行錯誤的に試みたのであるが、示唆するところの大きい事実であると思われる。

文 献

- Bateson, P.P.G. & Wainwright, A.A.P. 1972 The effects of prior exposure to light on the imprinting process in domestic chicks. *Behaviour*, 42, 279-290.
- Bateson, P.P.G. 1974 Length of training, opportunities for comparison, and imprinting in chicks. *J. comp. physiol. Psychol.*, 86, 586-589.
- Fischer, G.J. 1970 Arousal and impairment: Temperature effects on following during imprinting. *J. comp. physiol. Psychol.*, 73, 412-420.
- 藤田 統 1968 生体を受容する刺激の意味について（その2）一刻印づけの研究を中心として—東京教育大学教育部紀要, 14, 53-67.
- Gottlieb, G. 1961 Developmental age as a baseline for determination of the critical period in imprinting. *J. comp. physiol. Psychol.*, 54, 422-427.
- 原 正隆 1972 ヒヨコの刻印づけ—初呈示と運動制限— 動物心理学年報, 22, 51-59.
- 原 正隆 1973 アヒルの刻印づけとそれに及ぼす運動制限の影響 動物心理学年報, 23, 39-42.
- Hess, E.H. 1959 Imprinting. *Science*, 130, 133-141.
- Jackson, P.S. 1974 A method for measuring generalization of imprinting effect in young chicks. *J. comp. physiol. Psychol.*, 87, 1032-1037.
- Jaynes, J. 1956 Imprinting: Generalization and emergent discrimination. *J. comp. physiol. Psychol.*, 51, 238-242.
- Kovach, J.K. & Hess, E.H. 1963 Effects of painful stimulation upon the following response. *J. comp. physiol. Psychol.*, 56, 461-464.
- Moltz, H. & Rosenblum, L.A. 1958 Imprinting and associative learning: The stability of the following response in pecking ducks. *J. comp. physiol. Psychol.*, 51, 580-583.
- Polt, J.M. & Hess, E.H. 1966 Effects of social experience on the following response in chicks. *J. comp. physiol. Psychol.*, 61, 268-270.
- ティンベルヘン 渡辺宗孝・日高敏隆・宇野弘之（訳）1955 動物のことは みすず書房（Tinbergen, N. 1953 *Social Behaviour in Animals*. London: Methuen & Co. Ltd.）