

# 토끼 순막반응의 고차 조건화에서의 해마의 기능

심 인 섭 · 김 기 석

고려대학교 심리학과

학습과 기억에 있어서 해마가 담당하는 역할이 무엇인지를 알아 보고자, 본 연구는 현재까지 해마의 기능을 밝히는데 사용하지 않았던 이차조건화를 학습과제로 채택하였다. 피험동물은 수컷 토끼 16마리를 사용하였고 8마리는 통제집단, 나머지 8마리는 해마손상집단이었다. 6일동안 CS1-US배쌍과 CS2-CS1배쌍을 무선적으로 제시하는 습득 시행을 실시하였다. 실험결과, 통제집단과 해마손상집단간에 일차조건화에서의 조건반응물은 차이가 없었으나 이차조건화에서 통제집단은 조건반응률이 60%에 이른 반면, 해마손상집단은 거의 조건반응을 보이지 않았다. 이러한 결과는 해마가 연합전이를 요하는 이차조건화에 필수적인 구조물이고 감각 자극들의 연합에 관여함을 시사한다. Patterson등이 제안한 자극 지도이론으로 본 연구의 결과를 논의하였다.

해마가 학습과 기억에 특수한 역할을 한다는 임상적 연구 결과가 보고됨에 따라(Scovill & Milner, 1957), 지난 30년 동안 학습과 기억에 있어서 해마의 기능을 밝히려는 수많은 연구들이 진행되어 왔다. 특히 토끼의 순막반응(nictitating membrane response: NMR)을 표본으로 하여 여러 종류의 연구들이 계속되어 왔는데, 여기서는 본 연구와 관련된 손상 연구만을 개관하기로 한다.

그같은 해마의 손상 연구를 요약컨대, 해마가 손상된 동물의 경우 지연조건화(delay conditioning)와 같은 단순한 조건화는 정상적으로 이루어지지만, 과제가 복잡해지면 조건화가 이루어지지 않는다는 것이다. 그같은 복잡한 과제로는 흔적 조건화(trace conditioning)를 비롯한 잠재적 억제(latent inhibition), 저지(blocking), 차폐(overshadowing), 변별 역전학습(discrimination reversal learning), 감각 사전 조건화(sensory preconditioning), 계열 복합 조건화(serial compound conditioning) 등이 있다. 이러한 복잡한 과제들을 이용

한 해마 손상 연구들은 해마가 손상된 동물들이 이들 모든 과제들에서 장애를 보인다고 보고하고 있다. 그러면 이러한 과제들에 대한 손상 연구들을 차례로 살펴 보겠다.

먼저 해마가 손상된 동물은 흔적 조건화에서 장애를 보였다(Hoehler & Thompson, 1980). 이 과제는 조건 자극(CS)이 종료된 후에 무조건 자극(US)이 개시되는 절차인데 보통은 지연 조건화보다 흔적 조건화를 학습하기가 더 힘들다. 그런데 해마가 손상되면 흔적 조건화에 결함을 보였다. 다음으로 해마가 손상되면 잠재적 억제에 있어서도 결함을 보였다. 잠재적 억제란 조건화 시행을 하기전에 조건자극으로 사용될 자극을 단독으로 반복 제시하면 나중의 조건화 시행에서 조건화 과정이 현저한 지체를 보이는 현상이다(Lubow, 1973). 그러나 해마가 손상되면 이런 지체현상이 사라졌다(Solomon & Moore, 1975). 그리고 저지과제에서도 결함을 보였는데 저지란 CS1과 US를 배쌍하여 제시하여 CS1에 대한 조건화를 확립한 후에 CS1과 CS2의 복합자극을 US

와 함께 제시하면 CS2에 대해 조건화가 잘 일어나지 않는 현상이다. 이에 대해 CS1이 CS2를 저지하였다고 하는데 해마가 손상되면 이런 저지 현상이 일어나지 않았다(Solomon, 1977; Rickert, Bennet, French, 1978). 그리고 차폐 과제에서도 해마가 손상되면 결함을 보였다. 차폐란 두 조건자극중에서 US를 예언하는 정도가 더 크거나 현출성이 더 큰 자극이 그렇지 못한 자극에 대한 조건화를 방해하는 현상으로 해마가 손상되면 이런 방해현상이 나타나지 않았다(Rickert, Lorden, Dawson, Smyly, Callahan, 1979).

변별 역전과제에서도 해마가 손상된 동물은 수행장애를 보이는데, 두가지 소리 조건자극의 변별 역전과제에서 초기의 변별시행에 대해서는 학습을 잘 하였다. 그러나 두 조건자극간 강화 수반성이 바뀌었을 때 새로이 강화되는 CS에 대해 반응은 하였지만 이전의 강화된 CS에 대한 반응도 현저한 지속성을 보였다(Berger & Orr, 1983). 또 해마가 손상된 동물은 감각 사전 조건화에서도 장애를 나타냈다. 감각 사전 조건화란 CS1-US보다는 CS2-CS1간의 연합을 측정하는 과제로서, 이 절차는 복합자극인 CS2-CS1을 먼저 배쌍하여 제시하고 다음 단계에 CS1-US를 제시한 후 CS2에 대한 조건화의 정도를 검사한다. 이 과제에서도 해마가 손상되면 CS2의 획득에 장애를 보였다(Port, Patterson, 1984). 마지막으로 해마가 손상되면 계열 복합 조건화에서도 결함이 나타난다. 계열 복합 조건화란 복합조건자극을 동시에 제시하는 것이 아니라 시간 간격을 두고 차례로 제시하는 과제이다(Kehoe, Gibbs, Gormezano, 1979). 즉, 한 시행에서 CS1, CS2, US를 시간 간격을 두고 CS1-CS2-US의 순서로 제시하는 과제인데 CS1-CS2의 간격이 길면 보통은 CS1에 대해 최고 반응수준을 유지하지 못하고 반응수준이 급격히 감소한다. 그런데 해마가 손상되면 이런 CS1에 대하여 반응을 감소시키지 못하고 반응수준이 급격히 감소하였다(노 해란과 김 기석, 1986).

이상의 개관에서 보았듯이 본 연구는 학습과 기억에 미치는 해마의 기능을 밝히려는 목적으로 현재까지 연구되지 않았던 이차조건화 과제를 택하였다. 이차조건화는 Pavlov(1927)가 개발한 절차로서 자극들간의 관계가 더 복잡하고 더 고차적인 연합을 요하는 과제이므로

해마를 손상 시키면 학습장애가 나타나리라 여겨진다. 따라서 본 연구는 해마의 기능에 관한 실험적 증거를 더 제시해 주리라 생각한다.

본 연구의 가설은 다음과 같다. 1)해마가 손상되어도 단순학습은 영향을 받지 않을 것이므로 CS1에 대한 조건 반응률은 해마 손상집단과 정상 통제집단간에 차이가 없을 것이다. 2)통제집단에서는 조건자극들간 연합 전이가 이루어질 것이므로 이차 조건반응률이 의의있게 나타날것이나 해마 손상집단에서는 복잡한 학습의 형태인 이차조건화는 이루어지기 어려울 것이므로 CS2에 대한 조건반응률은 통제집단보다 낮을 것이다.

## 연구방법 및 절차

### 피험동물

백색종 뉴질랜드산 토끼로서 시술시작시 체중 2.0kg ~ 2.5kg인 수컷 16마리를 피험동물로 사용하였다. 피험 동물들을 시술시작 전에 두 집단으로 무선적으로 8마리씩 나누었는데 한 집단은 해마를 손상시키는 해마손상 집단 이었고 다른 집단은 모의 시술통제 집단이었다. 각 피험동물은 모든 실험기간 동안 개별장에 수용되어 충분한 물과 먹이를 공급받았다. 모든 절차는 낮 주기 동안 실시되었다.

### 시술 및 조직검사

#### 시 술

시술상 편의를 위해 시술전에 24시간동안 피험동물에게 물과 먹이를 박탈하였다. 시술시에 클로르프로마진(chlorpromazine: 4mg/kg)을 근육주사한 후 30분 뒤에 기도유지를 위해 아트로핀을 1cc 복강 주사하였다. 그 후 30분 뒤에 소듐 치오펜탈(sodium thiopental: 20mg/kg)을 토끼귀의 주변정맥을 통해 주사하여 마취시켰다. 마취가 완전히 된 후에 면도날로 머리의 털을 깨끗히 제거하고 스테레오택식 기구(stereotaxic apparatus)에 동물을 고정시켰다. 두피에 국소마취제인 리도카인을 바르고 두피의 정중선을 절개하고 손상시키고자 하는 부위의 두개골을 치과용 드릴로 양 측으로 두 개씩 구멍을 냈다. 해마를 손상시키기 위해 전정의 위치를 램다보다 1.5mm 높게 하여 수평축을 잡은 뒤 전

정을 원점으로 하여 후측으로 5.0mm, 외측으로  $\pm 4.8\text{mm}$ , 복측으로 6.3mm의 위치에 전극을 삽입하여 30초간 2mA의 전류를 흘리고 다시 후측으로 0.5mm, 외측으로  $\pm 6.8\text{mm}$ , 복측으로 7mm 위치에 전극을 삽입하여 40초간 2mA의 전류를 흘려 양측해마를 파괴시켰다. 전극의 직경이  $200\mu\text{m}$ 되는 니켈크롬 스틸 합금 선으로 전극침단의 0.5mm만 노출시키고 나머지 부분은 절연된 전극을 사용하였다. 모의 시술통계집단은 해마 시술 집단과 똑같은 두개골 위치에 네 개의 구멍을 내어 같은 좌표위치까지 전극을 내렸지만 전류는 흘려보내지 않았다. 시술이 끝나면 구멍난 두개골에 젤폼(Gelfoam)을 막아 출혈을 막고 봉합한 다음 상처의 감염을 막기 위하여 테라마이신( $1.0\text{mg/kg}$ )을 근육주사하였다. 각 동물들은 마취에서 깰 때 까지 적절한 온도를 유지시켰고 마취가 깬 다음 개별장에 넣고 약 2주일간 회복기를 거친 후에 실험을 실시하였다.

#### 조직검사

실험이 끝난 피험동물들은 치오펜탈로 깊이 마취시킨 후 상대동맥을 통하여 0.9%의 생리식염수에 이어 10%의 포르말린 용액으로 환류하여 뇌조직을 고정시켰다. 뇌조직이 고정된 후 꺼내어 10%의 포르말린 용액에 며칠 담갔다가 드라이 아이스로 얼려서 로터리 마이크로톰(rotary microtome)을 사용하여  $50\mu\text{m}$ 의 두께로 절편을 내었다. 그 절편들을 확대 사진으로 찍어 손상 부위를 확인하였다.

#### 실험기구

이두현과 김기석(1986)이 제작한 토끼 고정장치와 순막반응 측정기를 사용하였다(자세한 내용은 이두현 등(1986) 참고). 순막반응의 측정은 광소자 변환기를 통해 순막의 직선운동을 회전운동으로 바꾸어 광소자 변환기축의 회전이 전압변환을 일으키도록 하였다. 이러한 광소자 변환기를 통해 이루어진 전압변화는 차동증폭기를 통해 증폭되었고 A/D변환기를 통해 APPLE II 컴퓨터에 저장분석되었다. 즉 연속적인 전압변화를 5msec 마다 수치(digital)로 변환하여 변환시의 전압값을 컴퓨터의 기억장치에 저장했다가 한 시행이 끝나면 반응 개시시간, 최대 반응시간, 반응의 진폭, 반응의 형태등을 분석하여 그 결과를 컴퓨터 모니터 화면에 출력하였다.

이런 분석은 이두현등(1986)이 사용한 프로그램은 수 정보완한 프로그램으로 실시하였다. 조건화때 토끼를 고정장치에 고정시킨 후 순막의 움직임을 기록하고 각 막이 계속 노출되어 있도록 바깥 눈꺼풀 상, 하에 고리를 끼웠다. 실험은 한 번에 네 마리를 동시에 실시하였는데, 각 피험동물들을 네 개의 방음상자에 넣고 동일한 기구로 통제하여 반응을 측정하였다. 이 방음상자는 중형 캐비닛을 개조하여 전면과 내부 및 상부에 1.5cm의 두꺼운 스폰지를 부착하였는데 내부용적은  $142 \times 71 \times 42\text{cm}$ 이었다. 4층으로 구성된 방음상자 각 층마다 스피커를 부착하였고, 조건화시키는 동측 눈에 빛자극이 제시되도록 100V, 10W의 전구를 설치하였고, 각 층 전면에 직류 12V, 3W의 조명을 설치하였고, 그 후측 상단에 환풍기를 달아 환기를 시켰다. 그리고 실험중 외부 소음을 차단하기 위하여 75 dB의 백색잡음을 제시하였다. 조건자극들은 빛자극과 소리자극인데 빛자극은 100V, 10W의 전구를 사용하였다. 빛 자극의 현출성을 높이기 위해 1초에 10번 깜박이도록 즉 10Hz의 flicker가 되도록 하여 450msec 동안 제시하였다. 소리 자극은 정현파발생기를 통해 나온 1000Hz의 정현파를 증폭기를 통하여 증폭시켜 85 dB의 크기로 450msec 동안 제시하였다. 무조건자극은 눈의 하측 10mm 지점과 우측 15mm 지점에 부착된 봉합용 클립을 전극으로 하여 AC 60Hz, 3-4 mA의 전기 자극을 50msec 동안 제시하는 것이다. 실험기구 배치도는 그림 1과 같다.

#### 실험절차

첫째날은 준비기간, 둘째날은 회복기간, 셋째날은 순응기간으로 하고, 넷째날부터 조건화시행을 실시하였다. 준비기간에는 오른쪽 눈 주변의 털을 깨끗이 제거하고 순막의 상피층에 직경 2mm 정도의 고리를 만들었다. 무조건자극을 주기 위해 안와부에 두 개의 봉합용 클립을 부착시켰다. 다음날 회복 기간을 주고, 순응기간에는 조건자극과 무조건자극을 제시하지 않는 상태에서 순막의 자발적 반응을 측정하였다. 획득 기간동안 제시된 조건자극과 무조건자극의 제시시간 및 제시간격은 그림 2와 같다.

6일간 계속된 획득기간에는 매일 조건화시행은 강화시행(CS-US)을 40번 제시하는데, 40번은 2차 조건

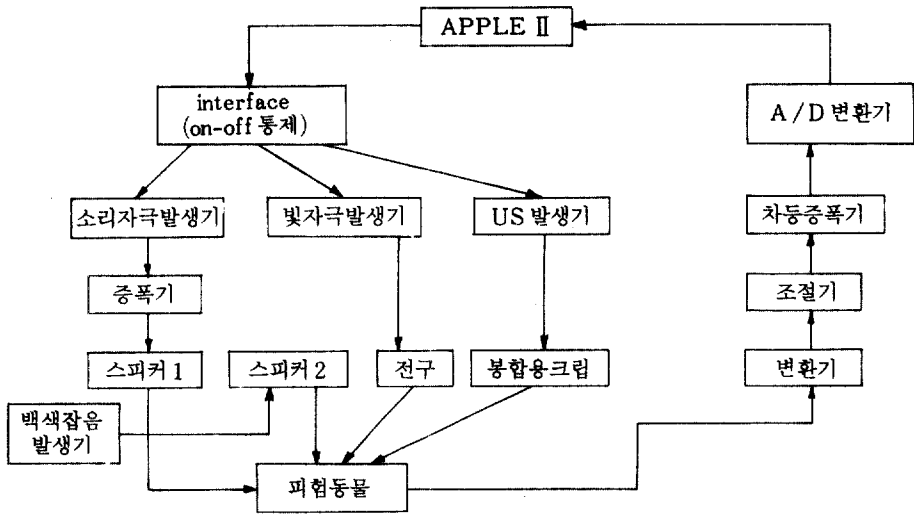


그림 1. 실험기구 배치도

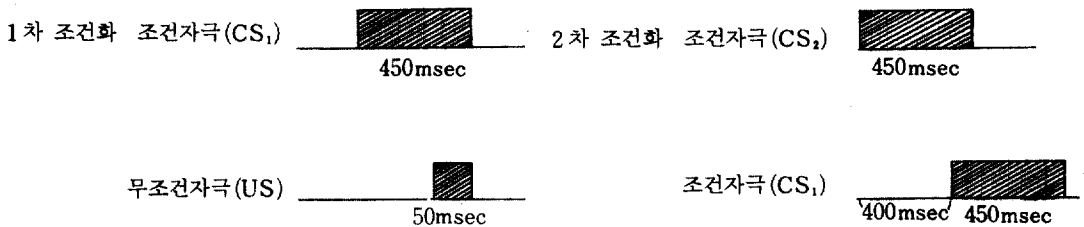


그림 2. 조건자극과 무조건자극의 제시시간 및 간격

화시행(CS2-CS1)이 무선적으로 강화시행에 섞여 제시 된다. 즉 하루의 획득시행은 1차 조건화의 정도를 측정하기 위해 CS1만 단독으로 제시되는 검사 시행이 4번 포함되는 40번의 조건화 시행과 2차 조건화의 정도를 측정하기 위해 CS2만 단독으로 제시되는 40번의 이차 조건화 시행으로 구성되는 80번의 시행을 한 구획으로 이뤄진다. 이때 CS1-US 간격은 400msec였고, CS2-CS1의 간격도 400msec였다. 시행 간격은 35-25초 간격내에서 평균 30초가 되도록 무선적으로 변화시켰다. 조건반응의 정의는 전압이 0.08V 이상 변화할 때 즉 순막이 1mm 이상 움직였을 때를 CR로 정의하였다. 획득검사시행에서 CS 제시 후 1000msec 내에 반응이 나타나면 CR로 처리하였다.

## 결 과

### 조직검사결과

뇌 절편을 확대 사진으로 찍어 손상된 부위들을 McBride와 Klemm(1968)의 스테레오택식 도감과 비교하여 확인하였다. 손상은 주로 배측 해마에 국한되어 있었고, 피질은 전극이 삽입되는 위치를 제외하고는 거의 파괴되지 않았다. 손상된 정도는 배측해마가 약 70%정도 파괴되었다. 그림 3은 손상된 부위와 손상의 정도를 나타낸다.

2차조건화에서 거의 수행을 못한 6마리는 A-E까지 손상을 나타냈고 나머지 2마리는 B-D까지 손상을 나타냈

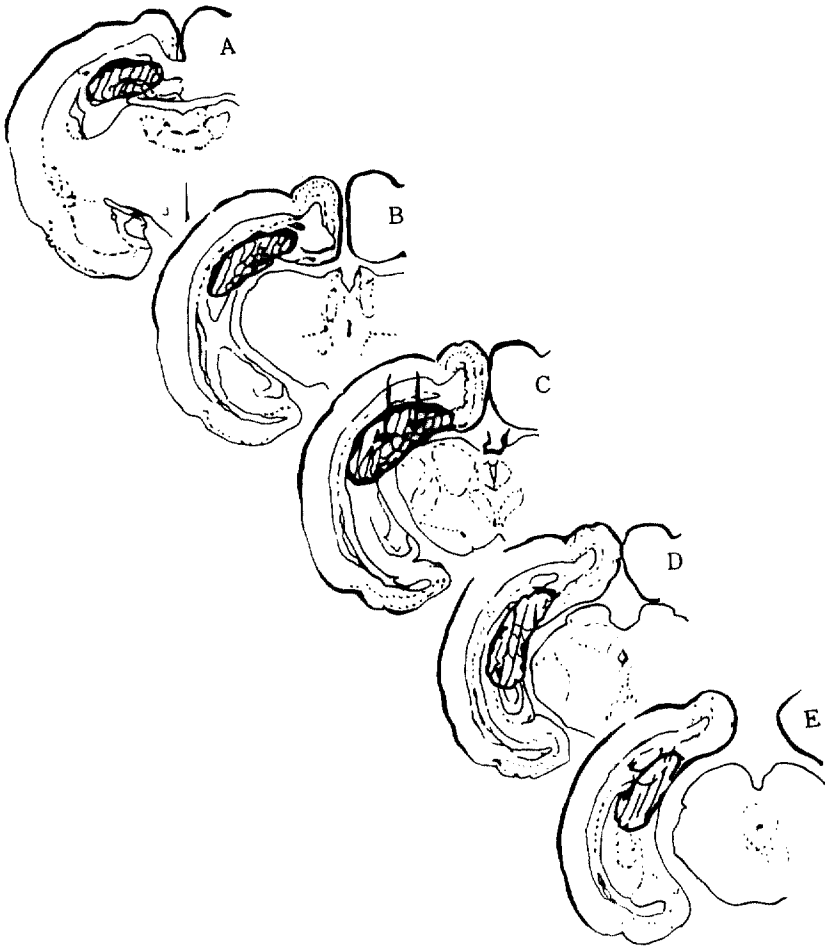


그림 3. 손상된 부위와 손상된 정도

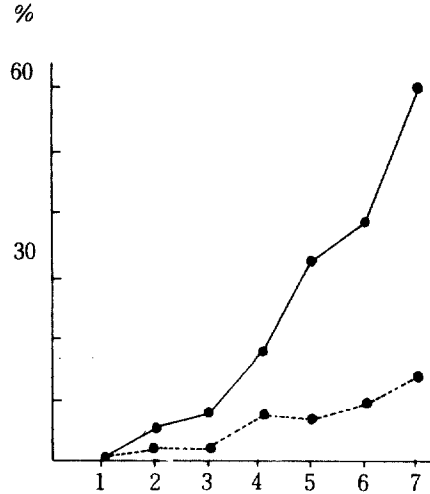
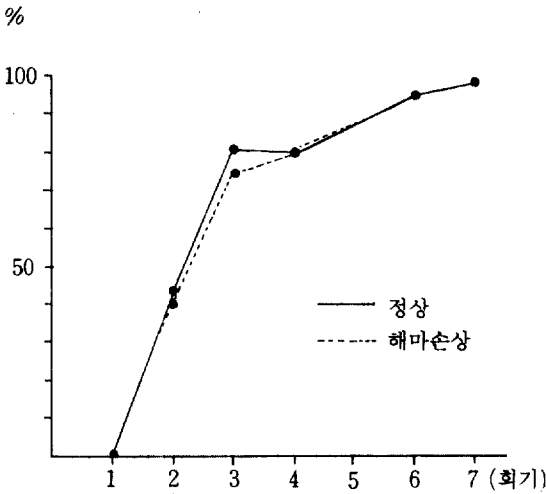
다. A: A-P 4.0mm B: 4.5mm C: 5.0mm D: 5.5mm E: 6.0mm: C의 화살표는 손상 전극 2개가 삽입된 목표 부위

### 행동검사결과

자료 분석에는 검사 시행만 사용하였다. 조건화 시행 동안 하루를 한 회기로 하여 80시행 중 CS1-US배쌍과 CS2-CS1 배쌍을 각 40번씩 Gellerman순으로 제시하였는데 그 중  $10 \pm 3$  시행에서 무선적으로 삽입되는 8번의 검사 시행때만 조건반응을 측정하였다. 각 조건 자극에 대한 현출성을 상쇄시키기 위하여 해마손상 집단과 통제집단의 반은 CS1을 소리 자극으로 CS2를 빛 자

극으로 사용하였고, 나머지 반들은 CS1을 빛 자극으로 CS2를 소리자극으로 제시하였다. 두 집단의 반은 결과를 합쳐서 통계처리 하였다. 조건화시행의 각 검사자극에 대한 집단들의 평균조건반응율은 그림 4에 제시하였다. (1)은 1차 조건화를 측정한 CS1에 대한 반응율을 나타내고 (2)는 2차 조건화를 측정한 CS2에 대한 조건반응율을 나타낸다.

(1)을 살펴보면 CS1에 대한 반응율의 곡선은 해마손상집단과 통제집단은 거의 비슷하고 6일쯤 두 집단 다 약 100%의 수행수준에 도달했다. 그러나 CS2에 대한 조건반응율은 정상통제집단은 마지막 회기에서 약 60%의 반응율을 나타냈으나 해마손상집단은 15%밖에 도달



(1) CS1의 반응률

(2) CS2의 반응률

그림 4. 각 검사 자극에 대한 집단들간 평균조건 반응률

하지 못했다. 이들 평균치를 가지고 통계검증을 실시하였다. 이들 자료들은 반복 측정 변량 분석한 결과를 보면 CS1에 대한 반응에서 집단간에는 유의미한 차이가 없었고 ( $F(1.15)=0.254, p>.05$ ), 회기간에는 유의미했다 ( $F(5.80)=25.740, p<.01$ ). 그리고 집단과 회기간에 상호작용 효과도 없었다 ( $F(5.80)=0.7037, p>.05$ ). CS2에 대한 반응 분석을 보면 집단간에는 유의미한 차이가 있었고 ( $F(1.15)=22.524, p<.01$ ), 회기간 유의미한 차이가 있었다( $F(5.80)=10.341, p<.01$ ). 그러나 집단과 회기간에 상호작용은 유의미하지 않았다 ( $F(5.80)=2.343, p>.05$ ).

## 논 의

배측 해마를 손상시킨 결과 일차 조건화는 정상 통제 집단과 손상집단간에 조건반응률의 차이가 없었으나 자극들간의 관계가 더 복잡한 고차적 연합이 요구되는 이차 조건화에서는 해마가 손상되면 학습장애를 보였다. 본 연구의 결과는 해마가 이차 조건화에 관여하는 신경구조물임을 시사한다.

본 연구의 결과를 자세히 살펴보면 일차 조건화에서는 두 집단간의 조건반응률이 차이가 없었는데 이는 해마가 손상되어도 단순학습은 영향을 받지 않는다는 이

전의 연구와 일치하는 결과이다(Schmalz & Theios, 1972; Holland & Rescorla, 1975; Solomon & Moore, 1975; Rickert, Bennett, Lane, French, 1978). 그리고 본 실험의 통제집단의 최고 이차 조건반응률은 60%이었는데 비해서 해마 손상집단은 15%이었던 바, 이러한 결과는 해마가 이차 조건화에 필요한 신경구조물임을 시사한다.

해마가 손상된 동물은 순막반응의 고전적 조건화의 획득은 정상이나 소거에 대한 저항이 증가하고(Ackil, Mellgren, Halgren, Frommen, 1969), 이전에 회피하도록 학습된 대상에 대한 수동적 회피(Kimble, 1968), 신기성에 대한 습관화(Suess & Berlyne, 1978), 조건억제(Solomon, 1977)에 장애를 보였다. 그리고 자발적 교대의 결함(Douglas & Issacson, 1964), 잠재적 억제 결함(Solomon & Moore, 1975; 윤영화와 김기석, 1987) 및 차례의 장애도 해마손상 동물에게서 나타났다(Solomon, 1977; Rickert 등, 1979). 또한 미로학습(O'keefe & Nadel, 1978), 작업기억 과제(Olton, Becker, Handelman, 1979), 계열 복합 조건화(노혜란과 김기석, 1986) 등에서도 결손을 나타냈다. 이상의 여러 과제와 더불어 본 연구의 결과에서 해마가 손상된 동물은 이차 조건화에 대해서도 장애를 나타내었다. 이상과 같은 경험적 결과를 설명하려는 가설들중에 최근까지 학

습과 기억에 관한 기능과 관련지어려는 이론들이 많이 제안되었는데 어떤 단일 이론이 이런 경험적 결과를 모두 예언해 주지는 못한다. 그런 중에서도 본 연구와 많은 연구 결과를 설명해 주는 이론은 Patterson의 설이다. 이것은 Port, Patterson(1985, 1986) 등이 제안한 자극 지도(stimulus map)이론으로서 해마가 환경자극을 표상하는 자극 지도를 생성한다는 것이다. 자극 지도는 반사적 운동 반응이나 동기적 측면이 없는 학습에 필수적이다. 즉, 해마는 반사적 운동반응이 없을 때 일어나는 연합에 필요하며 자극의 형태화나 자극 지도의 신경 표상을 생성하는 신경실체라는 것이다. 이 이론을 지지하는 실험적 증거를 살펴 보면, 해마손상후 잠재적 억제, 변별 역전 학습, 감각 사전 조건화의 장애를 들 수 있다. 해마가 손상되면 잠재적 억제가 없어지는데, 자극 지도 이론에 의하면 반사적 운동반응 없이 제시된 CS에 대하여 자극 지도의 신경 표상을 생성하지 못하기 때문에 잠재적 억제효과가 사라진다고 주장하고 있다. 그리고 해마손상후 변별 역전학습의 결함을 들 수 있는데 이 과제에서도 비강화되는 CS에 대하여 자극 지도를 생성하지 못하므로 그 자극을 변별하는데 장애를 보인다는 것이다. 그리고 감각 사전 조건화에서의 결함도 예언하는데 그들의 이론에 따르면 해마손상 동물은 CS1-CS2에 대한 자극형태의 신경 표상을 생성하지 못하므로 CS2에 대한 조건화가 일어나지 않는다고 설명하고 있다. 본 연구의 결과도 Patterson 등의 자극 지도 이론으로 설명할 수 있다. 본 연구의 이차 조건화 과정은 US가 없는, 즉 반사적 운동 반응이 없을 때 일어나는 과정이므로 해마가 손상된 동물의 경우 CS1과 CS2에 대한 자극 지도를 형성할 수 없기때문에 CS2에 대한 조건화는 일어나지 않는다는 것이다.

## 참고문헌

- 노혜란과 김기석(1986). 해마 손상이 계열 복합조건화에 미치는 영향. *한국심리학회지*, Vol. 6, No. 3, 208~215.
- 윤영화와 김기석(1987). 해마 Ca 3 영역의 선택적 손상이 저지 및 잠재적 억제에 미치는 영향. *한국심리학회지*, Vol. 6, No. 1.
- 이두현과 김기석(1986). 순막 조건반응에서 배경변화가 잠재적 억제에 미치는 영향. *행동과학연구*, Vol. 8, 33~43.
- 이두현, 한정수, 심인섭과 김기석(1986). 역행 짝지움 이 고전적 조건화에 미치는 영향. *행동과학연구*, Vol. 8, 19~25.
- Ackil, J.E., Mellgren, R.L., Halgren, C., & Frommen, G.P.(1969). Effects of CS preexposure on avoidance learning in rats with hippocampal lesions. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 69, 739-747.
- Berger, T.W., & Orr, W.B.(1983). Hippocampectomy selectively disrupts discrimination reversal learning of the rabbit nictitating membrane response. *Behavioral Brain Research*, 849-868.
- Douglas, R.J., & Issacson, R.L.(1964). Hippocampal lesions and activity. *Psychonomic Science*, 1964, 1, 187-188.
- Hoehler, F.K., & Thompson, R.F.(1980). Effect of the interstimulus(CS-US) interval on hippocampal unit activity in classical conditioning of the rabbit nictitating membrane response. *Physiological Psychology*, 7, 345-351.
- Holland, P.C., & Rescorla, R.A.(1975). Second-order conditioning with a food unconditioned stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 459-467.
- Kehoe, E.J., Gibbs, C.M. & Gormezano, I.(1979). Associative transfer and stimulus selection in classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response to serial compound CSs. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 5, 1-18.
- Kimble, D.P.(1968). Hippocampus and internal inhibition. *Psychological Bulletin*, 70, 285-295.
- Lubow, R.E.(1973). Latent inhibition. *Psychological Bulletin*, 79, 398-407.
- Olton, D.S., Becker, J.T., & Handelmann, G.E.(1980). Hippocampal function: Working memory or cognitive mapping. *Physiological Psychology*, 8, 239-246.

- Port, R.L., Mikhail, A.A., & Patterson, M.M.(1985). Differential effects of hippocampectomy on classically conditioned rabbit nictitating membrane response related to interstimulus interval. *Behavioral Neuroscience*, *99*, 200-208.
- Port, R.L., & Patterson, M.M.(1984). Fimbrial lesions and sensory Preconditioning. *Behavioral Neuroscience*, *98*, 584-589.
- Port, R.L., Romano, A.G., & Patterson, M.M.(1986). Stimulus duration discrimination in the rabbit: Effects of hippocampectomy on discrimination and reversal learning. *Physiological Psychology*, *14*, 124-129.
- Rickert, E.J., Bennett, T.L., Lane, P., & French, J.(1978). Hippocampectomy and the attenuation of blocking. *Behavioral Biology*, *22*, 147-160.
- Rickert, E.J., Lorden, J.F., Dawson, R., Smyly, E., & Callahan, M.F.(1979). Stimulus processing and stimulus selection in rats with hippocampal lesions. *Behavioral and Neural Biology*, *27*, 454-465.
- Schmalz, L.W., & Theios, J.(1972). Acquisition and extinction of a classically conditioned response in hippocampectomized rabbits. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *79*, 328-334.
- Scoville, W.B., & Milner, B.(1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology and Psychiatry*, *20*, 11-21.
- Solomon, P.R.(1977). Role of the hippocampus in blocking and conditional inhibition of the rabbit's nictitating membrane response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *91*, 407-411.
- Solomon, P.R. & Moore, J.W.(1975). Latent inhibition and stimulus generalization of the classically conditioned nictitating membrane response in rabbits following dorsal hippocampal ablation. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, *89*, 1192-1203.
- Suess, W.M. & Berlyne, D.E.(1978). Exploratory behavior as a function of hippocampal damage, stimulus complexity and stimulus novelty in the hooded rat. *Behavioral Biology*, *23*, 487-499.

원고 초본 접수 : 1987. 10. 15

최종 수정본 접수 : 1987. 12. 9



**Role of Hippocampus in the Higher-order Classical Conditioning of Rabbit's Nictitating Membrane Responses.**

**In-sop Shim and Ki-Suk Kim**

Korea University

The aim of this study was to examine the effects of hippocampal lesion on the classical second-order conditioning of rabbit's nictitating membrane responses. The present experiment was carried out in a single stage which entailed randomly intermixing CS2-CS1 and CS1-US pairings. The subjects were 16 naive male albino rabbits. Half of the animals were randomly assigned to hippocampal lesioned group, and the other half to sham-operated control group. Results showed that the level of responding to CS2 in the hippocampal group reached a maximum of 15% CRs while the control group yielded a terminal level of approximately 60% CRs. The results suggest that hippocampus is involved in second-order conditioning. These findings were discussed in terms of stimulus map theory of Patterson.