

ラットの走行訓練に与える 海馬損傷の効果

岡 市 広 成

Jarrard (1973) は直線走路での走行, 連続強化事態でのバー押し, 同時弁別などの, 餌や水を強化子として用いた単純な訓練課題の遂行に, 海馬損傷はなんら障害をもたらさないと述べている。海馬損傷あるいは脳弓損傷を有する被験体を用いて走行訓練を行った最近の研究 (Van Hoesen, MacDougall & Mitchell, 1969; Wishart & Mogenson, 1969; Fried, 1970, 1972 a, b, 1973; Greene & Stauff, 1974) もまた, 海馬損傷群 (海馬群とよぶ) と手術統制群 (統制群とよぶ) の遂行に相違がみられないと報告している。しかし, Fried & Goddard (1967), Fried (1971), Isaacson & Wickelgren (1962) や Snyder & Isaacson (1965) は, 訓練初期では海馬群が統制群よりも走行がはやいが, 訓練が進むにつれてその差がなくなることを示している。これらの結果は, 海馬損傷が直線走路での走行訓練に障害をもたらすよりも, むしろ, 訓練を促進すると考えられる。

従来, ほとんどの走行訓練実験では, その測度として出発箱から目標箱への総走行時間を使用しており, 装置の各部分を通過する走行時間を分析した実験は少ない。Fried (1970) は数種類の走行時間を測定したが, 結局, 総走行時間のみを分析した。Okaichi, Anchel, Barbaree & Black (1978) や岡市 (1978) は, 走行訓練後の罰訓練において, 装置内の各部分の走行に海馬損傷が顕著な効果を示すことを明らかにした。彼らの結果

は走行訓練においても装置の各部分を通過する時間に海馬損傷が効果を有する可能性を示唆する。以上のことより、本研究は海馬損傷が走行訓練に及ぼす効果を装置内の各部分を通過する時間を分析することによって明らかにすることを目的とし、2つの実験を行った。

第 1 実 験^{注1}

高架式直線走路を用いて、海馬群と統制群が示す報酬による走行訓練過程を明らかにし、海馬損傷の効果を究明しようとするものである。

方法

被験体 被験体は実験経験のない Wistar 系の雄のアルビノラット33匹であり(手術時の体重 220 g から295 g)、海馬群(17匹)と統制群(16匹)に配分された。

手術および組織学的方法 被験体はネブタール麻酔後、頭部定位固定装置(David Koff 社製)に固定された。海馬群ははさみ状ナイフを開いた状態で前頂から 1.6mm 後方、頭蓋骨の頂上より 3.8mm 下方の左側頭葉の硬膜面から水平方向に 11.0mm 挿入され、刃を閉じ、30秒間その状態で維持した後、再び開いた状態にもどし、抜きだされた。統制群は刃を常に開いた状態に保つこと以外、海馬群と同じ手法により手術された。

実験終了後、深麻酔下でホルマリンの灌流を行なった後、脳を取り出し、凍結固定後、マイクロトームで 25 μ の冠状切片を得、ヘマトキシリン染色法により染色した。手術については岡市と斎藤(1978)、染色法については岡市(1978)に詳細に報告されている。第2実験も全く同じ手法により処理された。

注1 本実験は岡市と斎藤(1978)によって報告された罰訓練実験における報酬訓練過程を分析したものである。

装置 走路の両端に出発箱と目標箱（各々長さ 30 cm, 巾 10 cm, 高さ 30cm）を持つプレキングラス製の高架式直線走路（全長 150cm, 巾 12cm, 高さ 50cm）を用いる。装置の床は直径 3mm のステンレス製格子（格子の間隔 10mm）からなっている。目標箱の終端の壁には、床から 2cm の位置に黒色の餌皿（3cm×3cm×3cm）が取り付けられている。被験体が走路の各部分を走行するのに要する時間を測定するために 4 個の電動タイマーを設置する。出発箱の床はバネ式スイッチになっており、ラットが置かれると同時にこの電動タイマー群が作動する。走路の次の 4 ヶ所に取りつけられたスイッチが 4 個の電動タイマーに接続され、ラットが装置の当該部分を通過するとスイッチが作動し、タイマーを停止させた。出発箱と目標箱の床にはラットの重みで開閉する床バネ式スイッチ、目標箱の 5cm 手前と餌皿内にそれぞれ光電管式スイッチが設置された。出発箱と目標箱にスウィング式ドアが取り付けられた。出発箱の壁面は白色紙で覆われた。目標箱の外部正面は明るい灰色紙で、その内部の壁面と床は黒色紙で覆われた。室内の照明は、出発箱の床から 2.3m 上方に走路路に平行して設置された蛍光灯（20w）によってなされた。

手続 手術後 5 日間、毎日 3 分間のハンドリングを行なった。

手術後約 10 日間で被験体の体重は回復し、順調に増加するようになり、摂食計画を開始する。摂食計画は全実験期間の体重を摂食計画開始時の基準体重の 75% に維持することである。毎日の訓練終了時に規定量の固型飼料をホームケージで与えた。摂水はホームケージで自由に行なわせた。

体重が 80% 以下になった時、一匹ずつ 5 日間の装置への馴致を開始し、ついで 10 日間の走行訓練と 1 日の罰訓練を行なった。馴致第 1 日から第 3 日までは、出発箱と目標箱のドアを開け、30 分間自由に装置内を探索させた。但し、第 2 日には被験体を目標箱に置いた。第 4 日と第 5 日は両ドアを閉じ、出発箱から目標箱まで被験体が移動するとそこに 2 分間閉じこめ

た後、取り出した。同一区間で5分間滞在した場合は、実験者により軽くつつかれて、移動を促された。馴致期間中、装置内に餌は置かれなかった。馴致第1日、第2日において、1分ごとの走路走行回数が数えられ、行動様式が観察された。

走行訓練は1日10試行で、試行ごとに目標箱の餌皿で3個(50mg)のペレットが与えられた。被験体は餌皿に到達後10秒間、あるいはペレットを食べ終るまで目標箱に閉じこめられた後、ケージに戻された。試行間隔は60秒であった。但し、訓練第1日は形成手続と強制手続(同一区間に5分間滞在した場合軽くつつく)を併用し、目標箱への走行を促進した。第2日目以後でも、もし2分以上移動しなければ軽く押した。

走行測度は次の4種である。(1)出発箱潜時: 被験体が出発箱に置かれてから出るまでの時間。(2)走路走行時間: 出発箱を出てから目標箱直前の光電管ビームを切るまでの時間。(3)目標箱侵入時間: 目標箱直前のビームを切ってから目標箱に入るまでの時間。(4)餌皿到達(目標箱)時間: 目標箱に入ってから餌皿内の光電管ビームを切るまでの時間であった。

結果と考察

組織学的分析 岡市と斎藤(1978)に示したごとく、海馬群の損傷部位は、脳弓から海馬の背側部に集中しており、海馬の最大切断面で測定したところ、その70%から100%(中央値91%)が両側性に切断されていた。一方、統制群では2匹の被験体が海馬あるいは海馬采の一部に軽微な損傷を受けていた以外、脳弓—海馬経路に何ら損傷は見られなかった。

行動の分析 走路訓練における4測度—出発箱潜時、走路走行時間、目標箱侵入時間および餌皿到達時間の訓練日に伴う変化を第1、第3、第6および第10試行ごとに分析する。訓練第1日は形成手続を用いていたために分析から除く。また、走路走行、目標箱侵入および餌皿到達時間の各測

度は、訓練第5日以後、群間および訓練日間の平均値の差がほとんどみられなくなるため、第2, 第3および第4日の結果を用いて分析した。出発箱潜時は9日間の結果を用いた。海馬群の一匹は第2日にも形成手続が用いられたため結果の分析から除かれた。このため、各群16匹ずつの結果が処理された。各測度の値は $\text{Log}(X+1)$ 変換された。

海馬群と統制群の出発箱潜時の平均値を第1, 第3, 第6および第10試行ごとに示したのが Fig. 1 である。統制群は各試行とも第2日から第10日へ潜時間が短くなり訓練の効果が顕著であるが、海馬群は第1試行と第3試行以降では顕著な違いが認められる。すなわち、第1試行では訓練第2

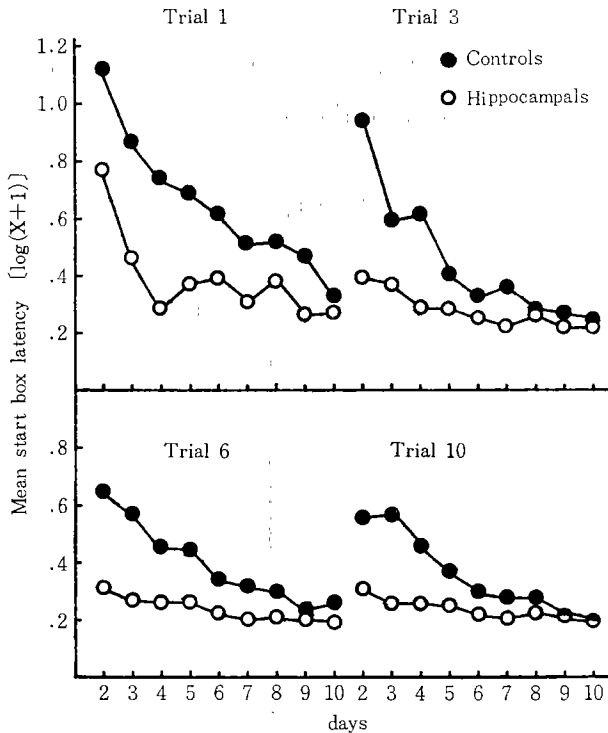


Fig. 1 Mean start box latency

日から第4日にかけて著しい潜時の減少, 訓練効果がみられるが, 第3試行以降は第2日の潜時がすでに短く, 訓練日に伴う潜時の減少はわずかである。各試行ごとに, 手術群(海馬群と統制群)と訓練日(第2から第10日)を主効果とする2要因の分散分析を行なったところ, Table 1 に示す

Table 1
F Values of Analyses of Variance for Start Box Latency

	df	Trial 1	Trial 3	Trial 6	Trial 10
Operation (A)	1 & 30	10.74**	10.76**	23.59**	11.41**
Training Day (B)	8 & 240	15.31**	15.62**	15.93**	12.32**
A × B	8 & 240	1.77	5.62**	5.08**	5.18**

** $p < .01$

結果を得た。すなわち, 第1試行における両主効果の交互作用は有意でなかったが, 各試行とも手術群と訓練日の主効果に有意差があり, またそれらの交互作用も有意であった。

Fig. 2 および Fig. 3 は走路走行時間および目標箱侵入時間測定での各

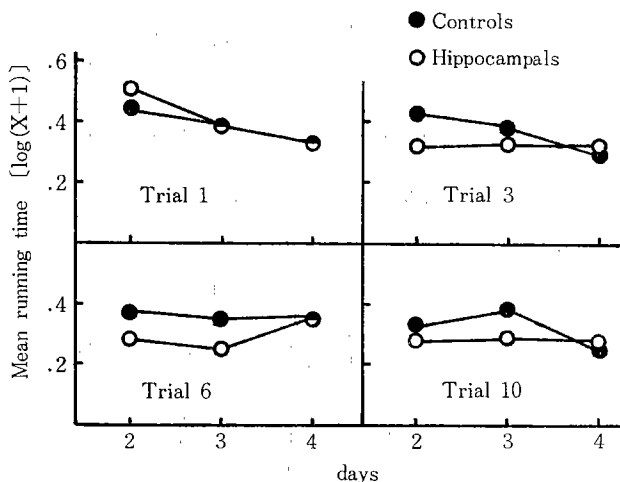


Fig. 2 Mean running time

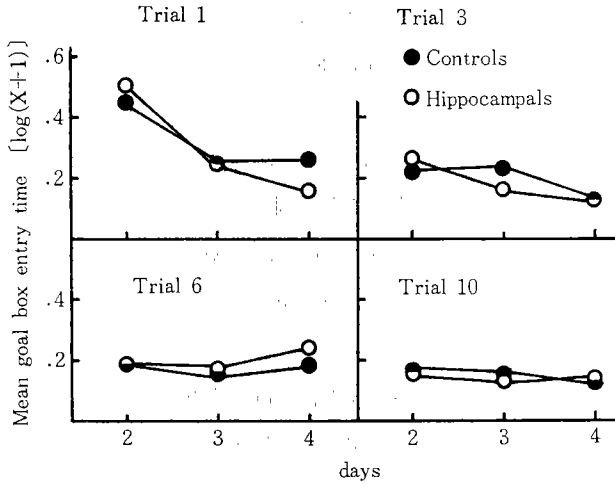


Fig. 3 Mean goal box entry time

手術群の平均値を示している。各測度とも訓練に伴う走行時間の変化は両群とも少なく、かつ類似している。手術群と訓練日（第2から第4日）を主効果とする2要因の分散分析を行なったところ、両測度とも第1試行の

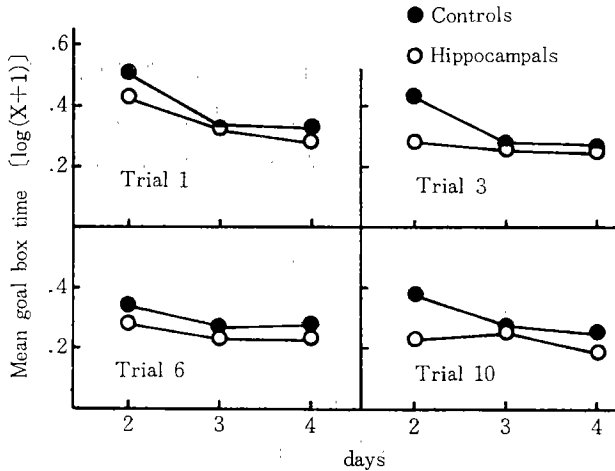


Fig. 4 Mean goal box time

訓練日の主効果にのみ有意差 ($F=5.51$, $F=4.95$, $df=2$ & 60 , $p<.01$, $p<.05$) があった。しかし、手術群間には有意差がなく、交互作用も有意でなかった。

餌皿到達時間についても第2から第4訓練日までの結果を Fig. 4 に示した。この結果はいずれの試行でも統制群の走行時間が海馬群より長くかかり、出発箱潜時の結果と類似している。手術群と訓練日を主効果とする2要因の分散分析を施し、結果を Table 2 に示した。訓練日の主効果はいずれの試行においても有意差を示した。第3試行では両主効果の交互作用が有意であり、訓練日に伴う走行時間の変化が海馬群と統制群により異っていることを示唆する。第10試行では手術群間に有意差がみられた。

Table 2
F Values of Analyses of Variance for Goal Box Time

	df	Trial 1	Trial 3	Trial 6	Trial 10
Operation (A)	1 & 30	.96	2.54	2.82	5.26*
Training Day (B)	2 & 60	16.61**	15.80**	3.84*	5.11**
A × B	2 & 60	.54	7.48**	.03	3.06

** $p<.01$, * $p<.05$

以上の結果より、餌を報酬として行なった直線走路走行訓練における手術群間の差は、出発箱から走路に出るまでの潜時とわずかに目標箱内での餌皿への接近時間でみられることが明らかにされ、ドアの存在が走行行動に影響した可能性を示唆する。

出発箱潜時の第1試行では訓練日を重ねるに従って両群の潜時が減少していくことがみられるが、その減少傾向は両群間で差異がない。海馬群においても第2日の潜時はかなり長い、統制群と比較し訓練日ごとの日間変動はかなり大きい。これに対して、第3から第10試行では、海馬群は訓練第2日においてすでにすみやかな走行を示し、第10日まであまり変化がなく、試行を加えることによる効果は顕著でない。しかし、統制群は各試

行とも第4日目に致るまでその潜時はかなり長く、それ以後漸時潜時が短縮され、訓練第8日において海馬群とほぼ等しい潜時を得ている。両群におけるこの潜時の減少傾向の違いが有意な交互作用となって現われたのであろう。

また、餌皿到達時間においても手術群の効果が第3、第10試行であらわれているが、これらはいずれも、海馬群のラットが統制群のラットに比して、訓練第2日の走行時間が短かったことによる。

海馬群と統制群間のこの結果の相違は、両群間の動物の動機づけの程度が異なるということでは説明ができない。動機づけの主要な機能としての行動活性化に関してしてみると、走路の走行時間や目標箱への侵入時間には両群間の差はなく、体重を75%低減することによって操作された動機づけの強度は、両群を等しい程度に活性化したと判断しうる。

出発箱内の行動に注目すると、海馬群はおおむね、出発箱に置かれるとすぐに出発するようになるが、統制群は長い潜時を示す。しかし、統制群は出発箱に置かれた状態でじっとしていることはわずかであり、実験者の手を離れるとすぐに出発箱内を一巡したり、壁に前足をかけたり、ちょっとドアをつついたりし、さらに顔洗いや見づくろい行動を示した。このことは行動の種類が海馬群とは異っているけれども、両群の活動性そのものに違いがあるとは思えない。また、動機づけの指向性機能や強化機能が海馬群で昂進されるとも考えられるが、多くの迷路学習で得られた結果 (Kimble, 1963; Jarrard & Lewis, 1967; Thomas, 1971 など) は、海馬群が統制群より目標への訓練ですぐれた遂行を示すということを示していない。また、本結果においては、一度方向づけられ行動を開始した統制群が走路を迅速に走行した後、再び目標箱内で躊躇している。出発箱潜時と餌皿到達時間にみられる結果は単に指向性機能や強化機能の違いよりも、むしろ、統制群では環境の変化に伴う探索的自発的行動が訓練試行を重ね

でも低減しないのに対し、海馬群では急速に低減することによって考えられる。統制群も探索行動から走行行動に移ると目標箱まで迅速に走行するが、目標箱内で走行行動から餌皿への接近、摂食行動に移るときに再び、環境探索的な行動が生じ、接近行動の躊躇がみられる。すなわち、海馬群が示す特異な行動は、新奇事態で統制群が示す探索的自発的行動の欠如に起因すると考えられる。

次に、装置への馴致期間中の活動によって海馬群と統制群を比較する。Fig. 5 は第1日と第2日の30分の馴致期間の6分ごとに、走路を往復した回数の平均値を示したものである。Fig. 5から明らかなように、海馬群は統制群の2倍から3倍の往復回数を示しており、特に、6分から18分までの12分間中の往復回数が顕著に多い。手術群、馴致日、および馴致時間を主効果とする3要因の分散分析を行なったところ、手術群と馴致時間の主効果に1%水準で有意差 ($F=29.35, df=1 \text{ \& } 30$; $F=9.47, df=4$

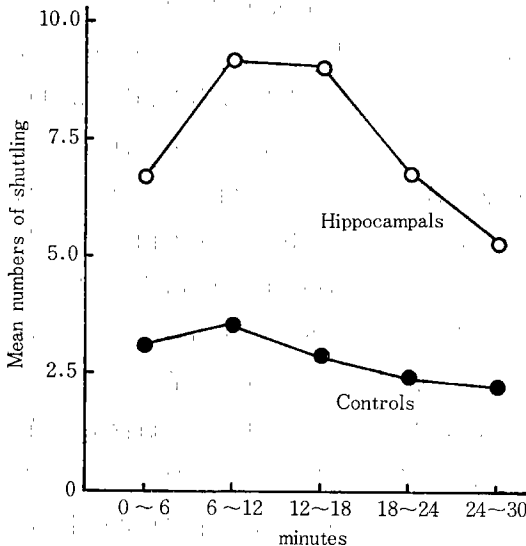


Fig. 5 Numbers of shuttling on the runway during each six minutes

& 120) が得られ、その交互作用も1%水準で有意 ($F=3.57$, $df=4$ & 120) であった。この結果は、一見、海馬群の活動性の高さを示すように考えられるが、その行動の特徴は、多くの場合、出発箱と目標箱間あるいはその直前間の頻繁な往復であり、その折返し点における探索行動は非常に少なかった。また、走行中ほとんど走路上で停止することがなかった。これに対し、統制群は出発箱および目標箱内の探索行動は勿論として、走行中走路上で停止し、ある時は後戻りし、臭いをかぎ、下をのぞいたりする行動を示した。以上のことは馴致期間における両群の行動は、新奇事態への探索的行動において異っており、その効果が走行回数に影響したと考えられる。

第1実験の結果は、餌を報酬とする走行訓練中の遂行に関する要因として、海馬群の動物の探索行動の減少を示唆している。しかし、両群の差は主に出発箱潜時にあらわれているが、真に探索行動の減少によるのか、あるいは行動開始直後に接触するドアへの嫌悪反応の減少によるのかを調べるために、出発箱ドアに接近するまでの時間を測定する第2実験を計画した。また、出発箱と目標箱の関係がL字型になるように出発箱を設置し、出発箱のドアを押しあけて直線的に目標箱を見通することができないようにし、出発箱から走路への走行行動を複雑にした。

第 2 実 験

出発箱潜時でみられる海馬群と統制群の差が生じる原因を明らかにするために、より多くの探索行動が可能と考えられる大きな出発箱を準備した。また、第1実験で測定した出発箱潜時を、被験体が出発箱のドアに接近するまでの出発箱潜時Aとドアを通過するのに要する出発箱潜時Bに分離し、出発箱潜時に与えるドア接触の効果を究明しようと試みた。

方法

被験体 実験経験のない Wister 系の雄のアルビノラット15匹であり、海馬群（8匹）と統制群（7匹）に配分された。

装置 出発箱を除き基本的には第1実験と同じ装置を使用する。出発箱は奥行 40cm×巾 40cm×高さ 40cm の木製の立方体で、壁の色は薄茶色の木肌の色そのままである。床は進行方向と直角に 1cm 間隔で張られた直径 3mm のステンレス格子からなっている。出発箱の出口はベークライト製のスイングドアが取り付けられており、一度走路に出たラットは再び出発箱に戻れない。出発箱の床の中央部分はタッチスイッチになっており、ラットが置かれると同時にこれと接続されている5個の電動タイマーが作動する。出発箱のドアの内側に光電管式スイッチが新たに設置された。また、ドアの外側の走路の床は床バネ式スイッチになっていた。これらのスイッチは目標箱直前、目標箱内および餌皿内のスイッチと同様に電動タイマーに接続されており、被験体が走路の当該部分を通過するとこれらのスイッチが作動し、タイマーを停止させた。

手続 装置への馴致5日間、走行訓練10日間で第1実験と同様の手続に従った。走行訓練後、2日間の罰訓練と1日のテストが行なわれたが、本報告では、走行訓練のみを扱う。

結果と考察

組織学的分析 海馬群での損傷部位は脳弓から海馬背側部であり、海馬の最大切断面で測定したところ、脳弓—海馬経路の60%から100%（中央値：100%）が両側性に切断されていた。一方、統制群では脳弓—海馬経路には損傷が見られなかった。

行動の分析 走路の5ヶ所に設置されたスイッチに接続された5個の電動タイマーによって5つの走行測度が得られたが、第1実験において走行訓練に大きな影響を及ぼした出発箱での行動を明らかにするために、被験

体が出発箱の中央に置かれてから出発箱のドアに達するまでの出発箱潜時 A とドアに達してから走路に出るまでの出発箱潜時 B について第 1 実験と同様の方法によって分析を試みた。

Fig. 6 および Fig. 7 は出発箱潜時 A および B 測度ごとに海馬群と統

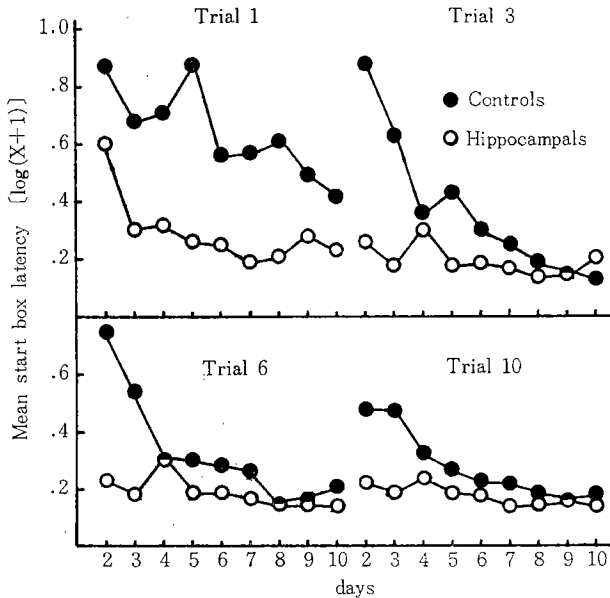


Fig. 6 Mean start box latency A

制群の平均値を第 1, 第 3, 第 6 および第 10 試行別に示したものである。出発箱潜時 A の第 1 試行は訓練第 10 日に至るまで手術群間に大きな差がみられるが, 第 3, 第 6 および第 10 試行では訓練日が進むにつれて, 海馬群と統制群間の差が少なくなっていく。各試行ごとに手術群と訓練日を主効果とする 2 要因の分散分析を行ない, 結果を Table 3 に示す。第 1 試行では海馬群と統制群間に有意差がみられたが, 訓練日の主効果には有意差がなく, また, 両主効果の交互作用も有意でなかった。しかし, 第 3 試行

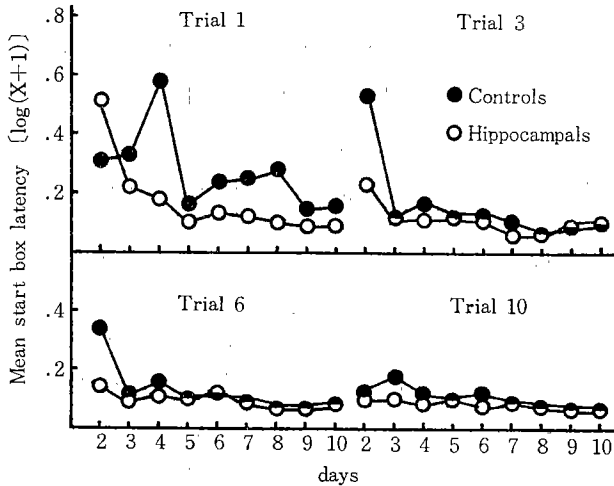


Fig. 7 Mean start box latency B

Table 3

F Values of Analyses of Variance for Start Box Latency A

	df	Trial 1	Trial 3	Trial 6	Trial 10
Operation (A)	1 & 13	4.57*	15.02**	13.41**	13.84**
Training Day (B)	8 & 104	1.12	8.28**	6.27**	5.77**
A × B	8 & 104	.30	6.35**	4.45**	2.73**

** $p < .01$, * $p < .05$

以降は手術群と訓練日の両主効果に有意差があり、かつ、それらの交互作用も有意であった。

一方、出発箱潜時Bの潜時は潜時Aの潜時に比較していずれの試行においても短い。また、第1試行を除き、海馬群と統制群の潜時は訓練第3日以降はほぼ等しい。手術群と訓練日を主効果とする2要因の分散分析を行い、その結果を Table 4 に示す。いずれの試行とも訓練日間に有意差が得られた。第1と第6試行では手術群に有意差がなく、かつ交互作用も有意でなく、手術の効果は認められない。これに対して、第3試行では交互

Table 4
F Values of Analyses of Variance for Start Box Latency B

	df	Trial 1	Trial 3	Trial 6	Trial 10
Operation (A)	1 & 13	1.44	2.82	4.44	4.73*
Training Day (B)	8 & 104	3.24**	9.89**	3.99**	3.31**
A × B	8 & 104	1.67	2.92**	1.80	1.81

** $p < .01$, * $p < .05$

作用が有意であり、第10試行では手術群間に有意差が得られ、手術の効果が認められる。第10試行では海馬群、統制群ともにドアを通過するのに迅速で安定した行動を示したけれども、常に海馬群の方がわずかに早かった（海馬群、 $M = .2$ 秒、 $SD = .09$ 秒；統制群、 $M = .3$ 秒、 $SD = .19$ 秒）。この値からも予測されるごとく、両群ともドア通過中に探索的行動はほとんど生ぜず、また、走行を躊躇することもなかった。

第1実験の出発箱潜時と第2実験の結果を対比してみるならば、潜時Aを示す Fig. 6 は Fig. 1 と大変類似した曲線を各試行において示している。すなわち、第1試行では訓練が進んでも海馬群と統制群に差がみられるのに対して、第3試行以降では、訓練初期には両群間に差がみられるが、訓練後期にはほとんど差がみられなくなる。両実験の分散分析の結果を比較すると、第1試行の訓練日の主効果に第1実験では有意差があったが、第2実験では有意差がなかったことを除き、各試行ごとの主効果の有意差と有意な交互作用のあらわれ方が同じであった。しかし、Fig. 7 に示すごとく潜時Bは第1実験の出発箱潜時および潜時Aと比較して短かく、また分散分析の結果のあらわれ方もこれらの測度の結果と異っており、むしろ、第1実験の餌皿到達時間の分散分析の結果と同じあらわれ方をしている。

以上のことより、第1実験の出発箱潜時で示された海馬群と統制群間の違いは、統制群が出発箱内で示す探索行動や自発行動を持続するのに対し

て、海馬群が訓練開始後これらの行動を急速に消失させていくことに原因があると考えられる。

注2 本実験を行なうにあたり、同志社大学斎藤喜人、大講憲久、人見英子の各氏の協力を得た。ここに厚く感謝します。

文 献

- Fried, P. A. Pre- and post-operative approach training and conflict resolution by septal and hippocampal lesioned rats. *Physiology and Behavior*, 1970, **5**, 975-979.
- Fried, P. A. Limbic system lesions in rats: Differential effects in an approach-avoidance task. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1971, **74**, 349-353.
- Fried, P. A. Conflict resolution by septal, dorsal hippocampal or ventral hippocampal lesioned rats with pre- or post-operative approach training. *British Journal of Psychology*, 1972 a, **63**, 411-420.
- Fried, P. A. The effect of differential hippocampal lesions and pre- and postoperative training on extinction. *Canadian Journal of Psychology*, 1972 b, **26**, 61-70.
- Fried, P. A. The interaction of inter-trial intervals, timing of surgery and differential hippocampal lesions. *British Journal of Psychology*, 1973, **64**, 115-126.
- Fried, P. A., & Goddard, G.V. The effects of hippocampal lesions at different stage of conflict in the rat. *Physiology and Behavior*, 1967, **2**, 325-330.
- Greene, E., & Stauff, C. Behavioral role of hippocampal connections. *Experimental Neurology*, 1974, **45**, 141-160.
- Isaacson, R. L., & Wickelgren, W. O. Hippocampal ablation and passive avoidance. *Science*, 1962, **138**, 1104-1106.
- Jarrard, L. E. The hippocampus and motivation. *Psychological Bulletin*, 1973, **79**, 1-12.
- Jarrard, L. E., & Lewis, T. C. Effects of hippocampal ablation and inter-trial interval on acquisition and extinction in a complex maze. *American Journal of Psychology*, 1967, **80**, 66-72.

- Kimble, D. P. The effects of bilateral hippocampal lesions in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1963, **56**, 273-283.
- 岡市広成 ラットの受動的回避訓練に与える海馬損傷の効果 人文学, 1978, **133**, 115-128.
- Okaichi, H., Anchel, H., Barbaree, H., & Black, A. H. Punishment of runway behaviour in rats with fornical lesions. *Physiology and Behavior*, 1978, **21**, 503-509.
- 岡市広成・斎藤喜人 ラットの罰訓練における海馬損傷の効果 心理学研究, 1978, **49**, 215-221.
- Snyder, D. R., & Isaacson, R. L. The effects of large and small bilateral hippocampal lesions on two types of passive avoidance responses. *Psychological Reports*, 1965, **16**, 1277-1290.
- Thomas, G. J. Maze retention by rats with hippocampal lesions and with fornixotomies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1971, **75**, 41-49.
- Van Hoesen, G. W., MacDougall, J. M., & Mitchell, J. C. Anatomical specificity of septal projections in active and passive avoidance behavior in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1969, **68**, 80-89.
- Wishart, T., & Mogenson, G. Effects of lesions of the hippocampus and septum before and after passive avoidance training. *Physiology and Behavior*, 1970, **5**, 31-34.