韓國心理學會誌 : 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1989. Vol. 1, 40-47

하올리브 손상에 의한 순막조건반응의 소거효과

윤영화 · 김기석

고려대학교 심리학과

순막조건반응의 학습및 파지에 소뇌가 결정적으로 중요한 구조물임이 밝혀졌다. 이때 하올리브의 문내측부위에서 기시하는 등상섬유가 무조건자극정보를 소뇌로 전달하는가를 규명하기 위하여 왼쪽 문내측 하올리브에 만성적 전극을 심은 후 회복시키고 나서 소리를 조건자극, 안와주변전기쇼크를 무조건자극으로 사용하여 오른쪽 눈을 조건화시켰다. 그후 심어둔 전극을 통하여 하올리브를 손상시키고 그 다음날부터 재훈련시켰다. 실험결과, 왼쪽 문내측부위가 손상된 동물들은 재훈련 기간동안 조건자극과 무조건자극을 짝지워 제시하는데에도 오른쪽 눈의 조건반응율이 여러회기에 걸쳐 점차 감소하여 소거와 같은 현상을 보였으며 왼쪽눈의 학습도 방해되었다. 그러나 문내측 하올리브보다 배측이나 외측부위의 손상은 순막조건반응의 파지 및 왼쪽 눈으로의 전이훈련에 영향을 미치지 않았다. 이 결과는 순막조건화에 소뇌가 결정적으로 중요한 구조물이며 이때 문내측 하올리브에서 기시하는 등상섬유가 무조건자극정보를 소뇌로 전달함을 나타낸다.

학습과 기억의 신경기제를 밝히기 위한 연구에서 순막(nictitating membrane)조건화 파라다임이 널리 채택되고 있다. 이 파라다임을 사용하면 생리적 처치를 가한 후에 나타나는 행동변화가 학습요인 때문인지 수행요인 때문인지 구별하기가 용이하다는 큰 장점이 있다.

고전적 순막조건화에서는 보통 조건자극(conditioned stimulus : CS)으로는 소리나 불빛을 사용하고 무조건자극(unconditioned stimulus : US)으로는 눈에 가하는 공기분사나 안와주변에 가하는 전기쇼크를 사용한다.

근년에 와서 고전적 순막조건화에 관련된 신경회로 및 조건화가 형성되는데 결정적으로 중요한 구조물에 대한 연구가 활발히 진행되었다. 이제까지 행해진 여러 연구결과로, 순막조건화에 결정적으로 중요한 구조물이 소뇌임을 나타내는 증거가 축적되었다. 소뇌심부핵인 치상-중간핵(dentate-interpositus nuclei)손상은 손상전에 학습한 순막조건반응을 완전히 폐지시켰으며 재학습도 불가능하게 만들었다(김기석과 윤영화, 1987 ; Clark, McCormick, Lavond, Baxtery, Gray, & Thompson, 1982 ; Yeo, Hardiman, & Glickstein, 1985a). 그러나 무조건반사반응이나 손상된 쪽과 대측면 눈의 학습능력에는 영향을 미치지 않았다. 치상-중간핵을 손상시킨 후에 훈련시켰을 때에도 순막조건화가 습득되지 않았다(Lincoln, McCormick, & Thompson, 1982).

또한 치상-중간핵에 입력을 보내는 선행구조물인 소뇌피질 단소엽(simple lobule)의 손상 역시 손상전에 학습한 조건반응을 폐지시켰다(김기석과 윤영화, 1987 ; Yeo, Hardiman. & Glickstein, 1985b). 전기생리학적인 연구에서 소뇌피질의 단소엽이나 고리소엽(ansiform lobule)등에 있는 퍼킨지 세포(Purkinje cell) 및 외측중간핵등에 있는 뉴런들이 순막조건화의 각 시행에서 학습된 행동반응에 선행해서 행동적 반응과 상관된 뉴런

활동을 나타내었다(Foy, Steinmetz, & Thompson, 1984 ; McCormick & Thompson, 1984).

소뇌가 순막조건화에 결정적으로 관련되는 구조물이라면 조건자극정보와 무조건자극정보가 이 구조물에서 수렴되어야 한다. 소뇌로 들어오는 주된 입력섬유는 두가지로 태상섬유(mossy fiber)와 등상섬유(climbing fiber)로 이루어져 있다. 소뇌피질 특히 단소엽에 투사하는 태상섬유는 뇌간의 여러 핵, 즉 배외측교핵(dorsolateral pontine nucleus), 외측교핵(lateral pontine nucleus) 및 외측망상핵(lateral reticular nucleus)등에서 주로 기시한다. 고양이를 피험동물로 한 연구에서 배외측교핵에 있는 세포들은 청각자극이나 시각자극에 반응한다(Mower, Gibson, & Glickstein, 1979).

단소엽으로 투사하는 등상섬유는 하올리브의 문내측부위(rostromedial portions of inferior olive : rmIO)-배측 올리브부핵(dorsal accessory olive : DAO)의 내측부위와, 인접한 주올리브핵(principal olive)의 배내측부위-에서 기시한다(Yeo, Hardiman & Glikstein, 1985c). 고양이에서 하올리브의 이 부위에 있는 세포들은 얼굴과 목의 체감각에 반응한다(Gellman, Houk, & Gibson, 1983).

소뇌의 신경해부학적인 연구에 기초하여 소뇌의 운동학습에 관한 몇가지 이론적 모델이 제안되었다. 이 모델들은 간단한 운동반응이 학습될 때 소뇌피질에서 가장 중요한 과정이 일어난다고 제안하였다(Albus, 1971 ; Gilbert, 1974 ; Marr, 1969). 이 모델들에 의하면 CS 정보는 태상섬유를 통해서 소뇌피질에 있는 과립세포(granule cell)에 전달되며 다시 과립세포의 축색인 평형섬유를 통해서 퍼킨지 세포에 전해진다. US정보는 하올리브에서 등상섬유를 통해서 소뇌피질로 전달된다. 그리고 이 모델들에 의하면 결정적인 연합은 평형섬유와 퍼킨지 세포간 시냅스가 수정되어 일어나며 이는 등상섬유의 통제하에 있다.

순막조건화에 소뇌가 결정적으로 중요한 구조물이고, 소뇌운동학습 모델에서 제안하는 바와 같이 소뇌로 무조건자극정보를 보내는 입력이 하올리브에서 기시하는 등상섬유라면, 하올리브중 눈가의 체감각 정보를 받는 문내측 하올리브를 순막조건반응이 습득된 후 손상시키면 그후 CS-US를 짝지워 제시하여 훈련시키더라도 US정보는 소뇌로 전달되지 못하여 손상전에 습득한 순막조건반응이 서서히 감소하여 소거와 같은 현상이 나타날 것이다.

그런데 하올리브손상으로 손상전에 학습한 반응의 '소거'현상을 보고한 연구가 별로 없다. McCormick, Steinmetz와 Thompson(1985)은 하올리브손상후에 '소거'현상을 보고하였으나 윤영화, 김현택과 한정수(1989)의 연구와 Yeo, Hardiman과 Glickstein(1986)의 연구에서는 하올리브손상은 손상전에 습득한 순막조건반응을 완전히 폐지시켰다.

위의 연구결과들이 일치하지 않는 것과 관련해서 연구들간에서 몇가지 차이점을 발견할 수 있다. 첫째는 무조건자극 유형의 차이로, McCormick등은 눈에 가하는 공기분사를 US로 사용한 반면에 Yeo등과 윤영화등에서는 안와주변전기쇼크를 US로 사용하였다. 또 한가지 차이점은 시술절차의 차이이다. McCormick등은 먼저 시술하여 하올리브에 만성적 전극을 심어 놓은 후 순막조건화가 확립되면 심어 놓은 만성적 전극을 통해 손상시킨 후 그 다음날부터 재학습시켰다. 그러나 Yeo등과 윤영화등은 먼저 학습을 시킨 후 피험동물을 마취하여 하올리브를 손상시켰다. 그후 회복시킨 후 재훈련시켰다.

윤영화등(1989)과 Yeo등(1986)의 시술절차로는 McCormick등(1985)의 시술절차를 사용한 것보다 하올리브손상후 소뇌의 기능이 정상상태에서 더욱 많이 벗어날 수 있을 것이다. 그리하여 위의 두 연구에서는 하올리브손상후 소뇌의 기능장애로 마치 소뇌손상과 같은 효과를 나타낼 가능성이 있다. 이러한 가능성을 최대로 줄이기 위하여 본 연구에서는 피험동물을 시술하여 미리 문내측 하올리브에 만성적 전극을 심어둔 후 학습시키고 나서 심어둔 전극을 통하여 하올리브를 손상시키고 손상후 24시간이내에 재훈련에 들어갈 수 있도록 계획하였다.

그런데 하올리브에서 소뇌로 투사하는 등상섬유의 경로를 보면 훈련받는 눈의 대측에 있는 하올리브에서 정중선을 지나 훈련받는 눈과 동측인 하올리브주변을 돌아서 동측소뇌로 투사되기 때문에 하올리브를 단측으로 전해질 손상시키면 손상시킨 쪽 하올리브의 세포체뿐만 아니라 그 부위를 지나가는 섬유도 손상되어 손상대측면 하올리브의 세포체도 변성(degeneration)되어 죽기 때문에 하올리브핵을 양측으로 손상시킨 것과

비슷한 효과를 나타낼 것이다.

본 연구에서는 단측 rmIO손상이 손상전에 습득한 순막조건반응의 파지, 재습득 및 다른쪽 눈의 습득에 미치는 영향을 확인하기 위하여 학습전에 심어둔 만성적 전극을 통하여 왼쪽 rmIO를 전해질 손상하기로 하였다.

방 법

피험동물

백색종 뉴질랜드산 숫토끼를 17마리 구입하여 그중 11마리는 하올리브손상군으로 하올리브에 만성적 전극을 심었으며 6마리는 소거통제군으로 아무런 시술을 가하지 않았다.

실험기구

윤영화등(1989)과 동일하다.

실험절차 및 시술방법

윤영화등(1989)과 대동소이하다. 간단히 기술하면 다음과 같다. 먼저 하올리브손상군 피험동물에게 rmIO에 만성적 전극을 심기 위하여 클로르프로마진(chlorpromazine, 4mg / kg)을 피하주사한 후 소디움 치오펜탈(sodium thiopental, 25mg / kg)을 정맥주사하여 마취시켰다. 그후 왼쪽 rmIO를 확인하기 위하여 먼저 오른쪽 소뇌피질 단소엽에 양극전극을 심었다. 그후 왼쪽 하올리브근처로 전극을 내리면서 단소엽에서 가한 역류자극에 대하여 하올리브근처에서 유발전위(evoked potential)를 찾아내어 유발전위가 가장 잘 잡히는 부위에 치과용 시멘트로 전극을 고정시켰다. 그후 일주일동안 회복시킨 후 오른쪽눈에 무조건자극을 가하면서 조건화시켰다.

순막조건화를 시키기 위하여 사용한 조건자극으로는 350msec동안 제시되는 1kHz, 85dB 소리였으며 무조건자극으로는 눈아래와 옆에 붙여놓은 클립을 통해서 50msec동안 제시되는 3mA 교류전류였다. 무조건자극은 조건자극개시 300msec후에 제시되기 시작하여 동시에 끝났다. 훈련은 하루에 한회기(session)를 실시하였으며 한 회기는 108시행으로 구성되어 있었다. 9시행이 한 구획(block)으로 한 구획에는 조건자극만 제시되는 검사시행이 한 번 있었다. 시행간 간격은 평균 30초가 되게 하였으며 조건화준거는 9번 연속시행중 조건반응이 8번이상 나타나는 것이었다.

3회기간의 습득기간에 걸쳐 오른쪽 눈을 과잉훈련시킨 후 습득기간의 마지막 날에 심어둔 전극을 통해 전해질 손상시켰다. 손상시킨 다음날부터는 1차 재습득기간으로 오른쪽 눈을 7회기에 걸쳐 재훈련시켰다. 그 다음날부터 왼쪽 눈을 4회기에 걸쳐 전이훈련시켰다. 다음날 다시 오른쪽 눈을 재습득시켰다. 1차 재습득기간의 첫회기부터 계속해서 높은 조건반응율을 보인 피험동물들은 왼쪽눈의 전이훈련기간동안 3회기만 훈련시키고 나서 행동검사를 끝내었다. 소거통제군에 속한 피험동물들은 습득기간동안 하올리브손상군과 동일하게 오른쪽 눈을 3회기동안 조건화시켰다. 이 집단에게는 4일째부터는 소거기간으로 이 기간동안 7회기에 걸쳐 안와주변전기쇼크는 제시하지 않고 소리만 제시하였다.

조직검사

행동검사후 하올리브손상군 피험동물들을 생리식염수와 10% 포르말린으로 환류시킨 후 뇌를 꺼내어 며칠간 10% 포르말린에 담가두었다. 그후 파라핀에 매몰시킨 후 50 μm두께로 절편내어 크레실자(cresyl violet)로 염색하여 손상된 부위를 확인하였다.

결 과

행동검사결과, 하올리브손상군은 크게 두 집단으로 분류되는데 한 집단의 피험동물들(n=5)은 손상후 재습득기간의 첫 회기부터 7회기까지 계속해서 99%이상의 높은 파지율을 보였다. 다른 한 집단의 피험동물들(n=6)에서는 재습득기간의 첫 회기에서는 평균 조건반응율이 95%(±10.9)였으나 7회기에 가서는 12%(±3.2)로 조건반응율이 점차적으로 감소하였다(그림 1참조). 조직검사결과, 전자에 속한 피험동물의 손상된 부위는 왼쪽 rmIO보다 외측인 부위이거나 배측인 부위였다. 후자에 속한 피험동물인 경우에는 왼쪽 rmIO가 손상되어 있었으며 오른쪽 rmIO도 크게 변성되어 있었다. 그래서 본 연구의 결과에서는 피험동물들을 rmIO 손상군, 기타 부위손상군, 소거통제군으로 나누어 통

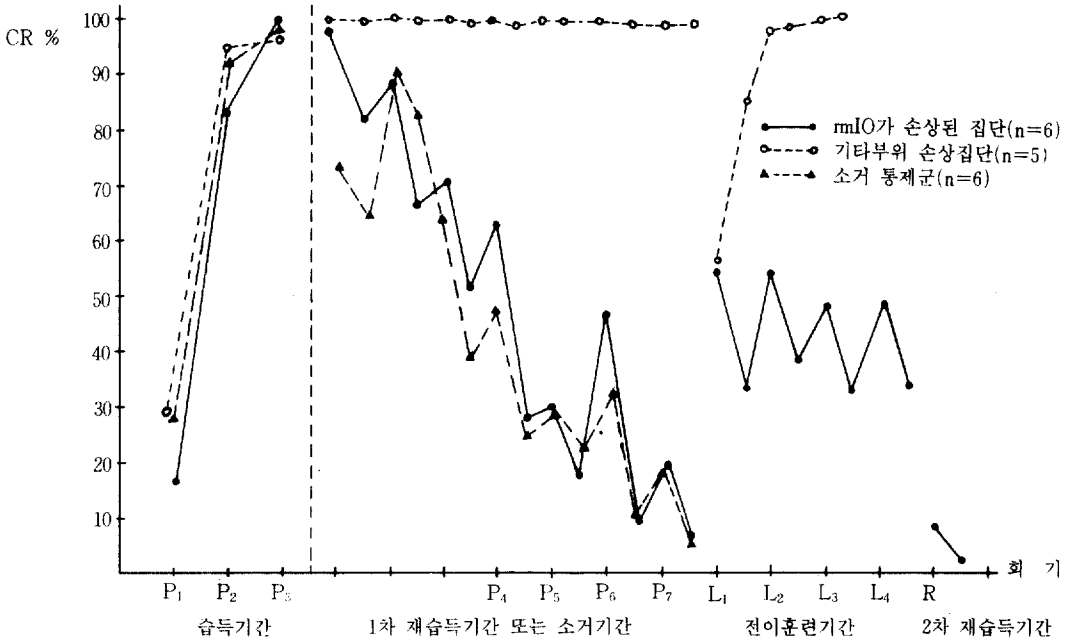

그림 1. 각 집단별 조건반응율 rmIO손상군(n=6), 기타부위손상군(n=5), 소거통제군(n=6)의 조건반응의 평균백분율이 회기에 따라 표시되었다. 세로점선 왼쪽은 습득기간의 평균 조건반응율이다. 점선 오른쪽에서는, 손상피험동물의 경우에는 손상후 재습득기간에 나타난 조건반응율이며, 소거통제군의 경우에는 US없이 CS만 제시되는 소거기간동안 나타난 조건반응율이 제시되었다. 점선 오른쪽에서는 한 회기를 두 기간으로 나누어 표시하였다. R은 오른쪽눈에, L은 왼쪽눈에 무조건자극이 가해지는 회기이다.

계처리하였다. 그림 1에는 3회기간의 습득기간동안 각 집단이 나타낸 조건반응율이 제시되어 있는데 세 집단간 조건반응율에서는 유의미한 차이가 없었다. 그림 1의 점선 오른쪽의 1차 재습득기간 또는 소거기간에서는 손상피험동물의 경우에는 손상후 1차 재습득기간에 나타낸 평균 조건반응율이며 소거통제군의 경우에는 US없이 CS만 제시되는 소거기간동안 피험동물들이 나타낸 평균 조건반응율이다. 점선 오른쪽에는 한 회기가 두 기간으로 나뉘어 표시되었다.

rmIO손상군 피험동물들은 손상후 1차 재습득기간동안 CS와 US를 짝지워 제시하는 데에도 조건반응율이 점차 감소하였다. 또한 이 기간동안 이 집단의 피험동물에게서는 매회기의 전반부에서 조건반응율이 상승하는 자발적 회복과 같은 현상이 나타났는데 이를 그림 1에서 볼 수 있다. rmIO손상군이 이 기간동안 나타낸 조건반응율은 소거통제군이 소거기간동안 보인 조건반응율과 다를 바 없었다. 즉 회기간에서는 유의미한 차이가 나타났으나[$F(13,130)=26.43$, $p<.01$], 집단간[$F(1,10)=1.85$, N.S.] 그리고 집단과 회기간 상호작용은[$F(13,130)=0.98$, N.S.] 유의미한 차이가 없었다.

손상군 피험동물들을 왼쪽 눈으로 전이훈련시킨 결과, 기타부위 손상군 피험동물들은 전이훈련의 첫회기에서 69%(±18.5)라는 조건반응율을 나타내었고 2회기부터는 99%이상의 조건반응율을 나타내었다. 그런데 이 기간동안 rmIO 손상군의 평균조건반응율은 50%이하에 머물렀다. 그리하여 두 집단간($F(1,9)=30.20$, $p<.01$), 집단과 회기간 상호작용에서($F(5,45)=10.19$, $p<.01$) 유의미한 차이가 나타났다. 그후 rmIO 손상군을 다시 오른쪽 눈으로 재훈련시킨 결과, 평균조건반응율이 10%이하로 나타났다.

그림 2에는 손상후 1차 재습득기간동안 조건반응율이 점진적으로 감소한 피험동물들의 조직검사결과를 개별적으로 제시하였으며 손상후 조건반응의 파지에 전혀 영향을 받지 않은 피험동물의 조직검사결과는 종합적

A. 효과적인 손상부위

B. 비효과적인 손상부위

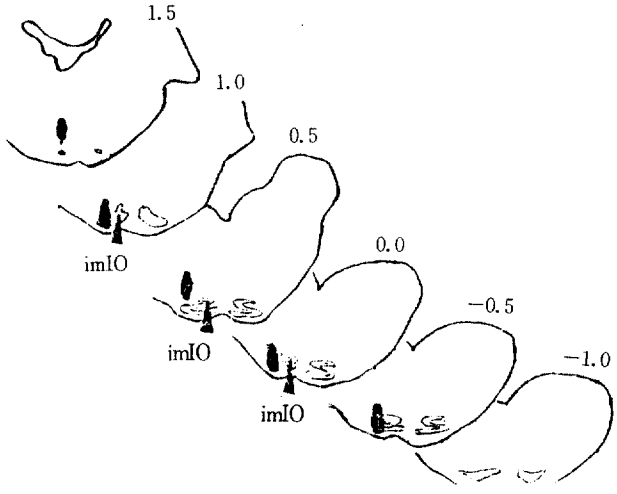

그림 2. 손상후 소거현상을 나타내는 데 효과적인 부위와 비효과적인 부위. A. 손상후 CS-US를 짝지워 제시하여 훈련시켰는데도 조건반응율이 점진적으로 감소한 피험동물들의 하올리브의 조직학적 재구성을 개개 피험동물별로 제시하였다. B. 손상후 순막조건반응에 영향을 미치지 않은 뇌부위의 조직학적 재구성.

으로 제시하였다.

논 의

본 연구의 결과는 하올리브의 문내측부위의 기능적 통합이 순막조건반응의 유지에 필수적임을 나타낸다. 이 구조물이 손상되면 CS와 US를 짝지워 제시하여 훈련시켜도 조건반응율이 점진적으로 감소하고 각 회기의 전반부에서 조건반응율이 상승하는 자발적 회복과 같은 현상이 일어났으나 무조건순막반응에는 결함이 나타나지 않았다. 이 손상효과는 소거통제군 피험동물들이 나타낸 정상적인 소거현상과 행동적으로 다르지 않았는데 이는 문내측 하올리브 손상이 US인 안와주변 전기쇼크없이 CS인 소리만 제시한 것과 기능적으로 동일한 것임을 나타낸다. 이는 순막조건화동안 하올리브의 문내측부위가 무조건자극정보를 소뇌로 전달한다는 견해를 지지하는 것이다.

또한 rmIO 손상동물에게서 단측 하올리브손상은 손상된 동측눈의 순막조건화의 습득에도 영향을 미쳐서 왼쪽눈의 순막조건반응율이 50%이상 습득되지 못했다. 이 사실은 단측 하올리브의 전해질손상은 그 부위의 세포체뿐만 아니라 지나가는 섬유도 손상시켜 손상 대측면 하올리브도 변성된 결과로 이는 rmIO손상군의 조직검사에서 오른쪽 rmIO가 크게 변성된 결과와 일치한다. 그렇기 때문에 rmIO가 순막조건화의 습득에도 중요한 구조물임을 알 수 있다.

본 연구결과에서 rmIO손상군의 피험동물들이 손상후 1차 재습득기간의 첫회기에서 나타낸 조건반응율이 95%로 조건반응이 정상적으로 일어났다는 사실은 기억흔적의 본질적인 부분이 rmIO에 있을 가능성이 없다는 사실을 나타낸다. 즉 하올리브가 순막조건화에서 결정적으로 중요한 구조물일 가능성을 배제한다.

rmIO손상효과는 단순히 손상된 뇌구조물의 점진적인 변성때문인 것으로는 보이지 않는다. 왜냐하면 첫째, rmIO 손상동물에게서 손상후 24시간이내에 실시한 1차 재습득기간의 첫회기에서 전반부보다 후반부의 조건반응율이 낮아 소거와 같은 현상이 나타났으며 둘째, 매회기마다 전반부의 조건반응율이 전회기의 후반부의 조건반응율보다 상승하는 자발적 회복과 같은 현상이 나타났기 때문이다.

이러한 결과는 Yeo등(1986)의 연구결과나 윤영화등(1989)의 연구 결과와는 일치하지 않고 McCormick등(1985)의 연구결과와 일치한다. 상기 연구결과들을 종합하여 볼 때 위의 결과들간의 불일치는 무조건자극 유형의 차이에서 야기되기보다는 실험절차상의 차이로 야기된 것 같다.

rmIO는 삼차신경 감각핵으로부터 투사섬유를 받고 소뇌피질의 고리소엽이나 단소엽뿐만 아니라 소뇌심부핵중 내측치상핵과 중간핵으로도 측부지를 투사한다. 고양이의 rmIO에서 단단위기록을 하여 여기에 있는 세포들이 얼굴에 관한 체감각정보에 특히 민감하다는 연구가 보고되었다(Gellman et al, 1983). 그러므로 rmIO 뉴런들이 안와주변 전기쇼크의 출현에 관한 정보를 소뇌의 결정적인 영역으로 전달할 것이다.

본 연구 결과는 이전 연구에서 rmIO 영역의 자극이 효과적인 US로 작용한다는 연구결과와도 일치한다. 이들 연구에서는 피험동물에게 보통 사용하는 각막 공기분사나 안와주변 전기쇼크와 같은 외현적인 US대신에 rmIO의 전기자극을 US로 사용하여 소리 CS와 짝지워 훈련시킨 결과, 소리 CS만 듣고도 rmIO자극으로 유발된 반응을 일으킬 수 있게 되었다(이강준과 김기석, 1989; Mauk, Steinmetz, & Thompson, 1986). 이러한 결과들과 본 연구 결과는 몇몇 이론가들이 제안한 '소뇌운동학습'모델과 일치한다. 이러한 모델에서는 하올리브에서 기시하는 등상섬유는 교수입력(teaching input) 즉 수정시키는 입력으로, 반면 태상섬유입력은 학습입력(learning input) 즉 수정되는 입력으로 제안하였다. 그러므로 고전적 조건화파라다임에서 하올리브에서 기시하는 등상섬유는 US정보를, 태상섬유는 CS정보를 전달할 것이다.

다른 실험파라다임에서도 하올리브손상은 행동적인 수정을 붕괴시킬 수 있음이 발견되었다. 하올리브손상은 전정안구반사에서(Ito, 1982), 또 내이의 단측 미로절제(hemilahyrinthectomy)후에 나타나는 보상(compensation) 현상에서(Llinás & Walton, 1979) 변화를 야기시켰다.

그러나 손상기법을 사용한 결과만으로는 특정 뇌영역의 기능을 밝혀주기는 하지만 완전한 것은 아니다. 왜냐하면 어떤 뇌영역의 손상은 다른 뇌영역에 비정상적인 활동을 야기시킬 수 있기 때문이다. 정상적인 뇌

에서 등상섬유을 통해서 소뇌로 들어오는 하올리브입력은 소뇌피질의 퍼킨지세포에 강력한 억제적인 영향을 미치기 때문에 하올리브의 손상은 소뇌피질의 퍼킨지세포의 발화를 비정상적으로 증가시켰다(Ito, Nisimaru, & Shibuki, 1979; Ito, Sakurai, & Tongroach, 1982).

본 연구에서 하올리브의 문내측부위의 손상으로 손상전에 습득한 순막조건반응이 점진적으로 감소하여 소거와 같은 현상이 나타났고 매회기의 전반부에서 자발적 회복과 같은 현상이 일어난 결과는 하올리브가 혐오적인 고전적 조건화에서 무조건자극정보를 소뇌로 전달한다는 가설을 지지한다. 앞으로의 연구에서는 소뇌운동학습모델의 다른 요소, 즉 CS정보가 어떤 경로로 해서 소뇌로 전달되는지 밝힐 필요가 있다.

참고문헌

김기석 · 윤영화(1987). 조건반사의 신경실체에 관한 연구. **한국심리학회지, 6,** 109-120.

윤영화 · 김현택 · 한정수(1989). 하올리브손상이 순막조건반응의 파지및 전이훈련에 미치는 효과. **한국심리학회지. : 생물 및 생리, 1,** 34-39

이강준 · 김기석(1989). 고전적 조건반응에서의 하올리브의 기능. **한국심리학회지,** 제출중.

Albus, J.S.(1971). A Theory of cerebellar function. *Mathematical Bioscience, 10,* 25-61.

Clark, G.A., McCormick, D.A., Lavond, D.G., Baxtery, K., Gray, W., & Thompson, R.F.(1982). Effects of electrolytic lesions of the cerebellar nuclei on conditioned behavioral and hippocampal neuronal responses. *Society for Neuroscience Abstract, 8,* 22.

Foy, M.R., Steinmetz, J.E., & Thompson, R.F.(1984). Single unit analysis of cerebellum during classically conditioned eyelid response. *Society for Neuroscience Abstract, 10,* 122.

Gellman, R., Houk, J.C., & Gibson, A.R.(1983). Somatosensory properties of inferior olive of the cat. *Journal of Comparative Neurology, 215,* 228-243.

Gilbert, P.F.S.(1974). A theory of memory that explains the function and structure of the cerebellum. *Brain Research, 187,* 3-27.

Ito, M.(1982). Cerebellar control of the vestibulo-ocular reflex-around the flocculus hypothesis. *Annual Review of Neuroscience, 5,* 275-296.

Ito, M., Nisimaru, N., & Shibuki, K.(1979). Destruction of inferior olive induces rapid depression in synaptic action of cerebellar Purkinje cells. *Nature, 277,* 568-569.

Ito, M., Sakurai, M., & Tongroach, P.(1982). Climbing fibre induced depression of both mossy fibre responsiveness and glutamate sensitivity of cerebellar Purkinje cells. *Journal of Physiology(London), 324,* 113-134.

Lincoln, J.S., McCormick, D.A., & Thompson, R.F.(1982). Ipsillateral cerebellar lesions prevent learning of the classically conditioned nictitating membrane / eyelid response. *Brain Research, 242,* 190-193.

Llinás, R., & Walton, K.(1979). Place of the cerebellum in motor learning. In M.A.B. Brazier(Ed.), *Brain Mechanisms in memory and learning : From the single neuron to man,* Raven Press, New York. 1979. 17-36.

Marr, D.(1969). A theory of cerebellar cortex, *Journal of Physiology(London), 202,* 437-470.

Mauk, M.D., Steinmetz, J. E., & Thompson, R.F.(1986). Classical conditioning using stimulation of the inferior olive as the unconditioned stimulus. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.), 83,* 5349-5353.

McCormick, D.A., Steinmetz, J.E., & Thompson, R.F.(1985). Lesions of the inferior olivary complex cause extinction of the classically conditioned eyeblink response. *Brain Research, 359,* 120-130.

McCormick, D.A., & Thompson, R.F.(1984). Neuronal responses of the rabbit cerebellum during acquisition and performance of the classically conditioned nictitating membrane-eyelid response. *Journal of Neuroscience, 4,* 2811-2822.

Mowrer, G., Gibson, A., & Glickstein, M.(1979). Tecto-

pontine pathway in the cat : laminar distribution of cells of origin and visual properties of target cells in dorsolateral pontine nucleus, *Journal of Neurophysiology, 42,* 1-15.

Yeo, C. H., Hardiman, M.J., & Glickstein, M.(1985a). Classical Conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit. I. Lesions of the cerebellar nuclei. *Experimental Brain Research, 60,* 87-98.

Yeo, C.H., Hardiman, M.J., & Glickstoin, M.(1985b). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit, Ⅱ. Lesions of the cerebellar cortex. *Experimental Brain Research, 60,* 99-113.

Yeo, C.H., Hardiman, M.J., & Glickstein, M.(1985c). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit : Ⅲ. Connections of cerebellar lobule HⅥ. *Experimertal Brain Research, 60,* 114-126.

Yeo, C.H., Hardiman, M.J., & Glickstein, M.(1986). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit : Ⅳ. Lesions of the inferior olive. *Experimemtal Brain Resoarch, 63,* 81-92.

원고 초본 접수 : 1989. 10. 20
최종 수정본 접수 : 1989. 11. 5

韓國心理學會誌 : 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1989. Vol. 1, 40-47

Extinction Effects of Conditioned Nictitating Membrane Response by Inferior Olive Lesion

Young-Hwa Yun and Ki-Suk Kim

Korea University

Classical conditioning of the nictitating membrane response(NMR) of rabbits has been shown to be critically dependent upon the cerebellum. The rostro-medial portions of the inferior olive(rmIO) receive facial somatosensory information and relay it to the cerebellum. The present experiment was conducted to answer the question of whether inferior olive is part of a neural circuit which provides unconditioned(US) information to the cerebellum during NMR conditioning. After lesion electrodes were implanted in the inferior olive of the rabbits, then they were conditioned by pairing tone as conditioned stimulus(CS) and periorbital shock as US. Lesions were then made through the chronic electrode and reconditioning was attempted from the next day on. The lesions of the rmIO caused a previously conditioned NMR to decrease slowly in CR percentile even with continued CS-US pairing. This phenomenon is similar to extinction of the learned response. The lesion had no effect on the unconditioned response. Lesions of the lateral portions to and dorsal portions above the IO did not affect the conditioned NMR. These results are consistent with the hypothesis that the cerebellum is a critically important neuronal structure of the NMR learning and US information is conveyed to the cerebellum by the climbing fiber from the inferior olive.