韓國心理學會誌 : 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1989. Vol. 1, 57-65

토끼 해마손상이 흔적조건화의 습득과 소거에 미치는 영향

김혜경 · 김기석

고려대학교 심리학과

토끼의 순막반응을 사용한 흔적조건화의 습득과 소거에 해마손상이 미치는 효과를 알아보고자 하였다. 해마손상동물과 모의시술 통제동물은 7일간 흔적조건화 훈련을 받았고, 3일간 소거시행을 받았다. 해마손상은 흔적조건화 습득에는 아무런 영향을 주지 않았으나 소거시행에는 영향을 주어, 해마손상동물은 모의시술 통제동물에 비해 평균 조건반응율이 높았다. 통제동물의 경우 소거시행시에 반응개시 시간이 점점 늦어지는데 반해 해마손상동물은 조건화시행때의 반응개시시간과 비슷한 수준을 계속 유지하였다. 이같은 결과는 해마가 흔적조건화에 필수적으로 관여하는 구조물은 아니지만 소거에는 관여한다는 것을 나타내며, 시간정보처리면에서 해마가 부적절자극을 배제하는 주의과정과 관련되어 있음을 시사한다.

순막조건화의 기억흔적에 관한 연구들은 해마와 해마인접 구조물에 일차적인 관심을 갖고 진행되어 왔는데, 해마의 뉴런활동이 순막반응과 관련되어 있음이 많은 연구에 의해서 밝혀졌다. 일련의 전기생리학적인 연구는 순막조건화시에 해마의 신경단위활동이 실질적으로 증가하는데 이 증가는 조건화훈련의 처음 몇 시행에서 나타나기 시작하여 훈련이 진행됨에 따라 점점 증가한다고 보고하였다. 특히, 배측 해마의 CA1-CA3 영역에 있는 추체세포층에서 단단위 활동과, 다단위 활동 모두가 조건자극(conditioned stimulus : CS)과 무조건자극(Unconditioned Stimulus : US)이 짝지어진 초기에 증가한다고 보고하였으며, 이렇게 증가된 활동은 행동적인 반응에 약 35-40msec정도 선행하며 시간에 따라 진폭이 변화하는 순막반응의 양상과 유사하게 나타났다(Berger, Alger & Thompson, 1976 ; Berger, Laham & Thompson, 1980 ; Berger & Thompson, 1978 ; Thompson, 1976).

해마가 순막조건화와 관련된 중요한 신경실체임을 시사하는 연구들에도 불구하고 CS와 US가 동시에 종결되는 지연조건화(delayed conditioning)의 경우 해마가 제거되어도 조건반응(conditioned response : CR)을 습득하는데 아무런 지장이 없다. Solomon, Vander Schaaf와 Perry(1983)는 아세틸콜린 수용기를 차단하는 scopolamine을 주입하면 정상동물의 조건화는 지체되지만 해마가 손상된 동물의 학습율은 변화되지 않음을 밝혔다. 지연조건화의 조건반응을 습득하는데 해마가 필수적이지 않다면 과연 어느 부위가 필수적으로 작용하는가? 이같은 물음에 대답하기 위하여 많은 연구자들이 꾸준히 연구를 진행시켰으며 소뇌가 그 부위임을 밝혔다(김기석 · 윤영화, 1987 ; Clark, McCormick, Lavond & Thompson, 1984 ; Lavond, Steinmetz, Yokaitis, Lee & Thompson, 1984 ; Yeo, Hardiman &

Glickstein, 1985). 소뇌와 해마의 관련성을 밝히려는 Clark등(1982)의 연구에 의하면 소뇌는 학습의 행동표현에 필수적인 구조물이며 조건화된 해마반응의 생성에 소뇌가 중요한 역할을 한다는 것이다.

지연조건화가 아닌 보다 복잡한 과제의 수행에는 해마의 작용이 필수적이라는 여러 실험증거가 있다. 구체적으로 예를 들자면 강화가 뒤따르지 않는 자극을 사전에 제시한 후에 이를 무조건자극과 짝지었을 때 조건화가 지체되는 잠재적억제(Lubow, 1973; Solomon & Moore, 1975), 두 종류의 조건자극을 시간순으로 제시하면 첫번째 CS에 대해서는 조건반응율이 높게 나타나지만 두번째 CS에 대해서는 조건반응율이 감소하는 계열복합조건화(노혜란, 김기석, 1986), 첫번째 CS와 US을 짝지우고 난 후에 다시 두번째 CS와 첫번째 CS를 짝지어 조건화시키는 이차조건화(심인섭, 김기석, 1987), 감각양식이 다른 두 종류의 조건자극을 변별하도록 훈련한 후에 다시 반대로 변별훈련을 시키는 역전학습(Weikart & Berger, 1980)에서 해마손상동물이 심각한 장애를 보였다. 따라서 해마는 고차적인 과제를 수행하는데 필수적으로 작용하는 인지적인 기억흔적계로 생각된다(Thompson, 1984).

흔적조건화(trace conditioning)는 CS가 제시되고나서 아무 자극도 제시되지않는 흔적기간이 있고 그 후에 US가 제시되는 것으로, Pavlov는 흔적조건화가 일어나기 위해서는 CS의 뉴런표상이 US와 연합되기 위해 지속되어야 한다고 하였다(Solomon, Vander Schaaf, Thompson & Weisz, 1986). Weisz, Solomon과 Thompson(1980)은 해마가 흔적조건화에 필수적으로 관여한다고 제안하였다. Yeo, Hardiman, Moore와 Russell(1984)은 신피질을 제거하여도 흔적조건화가 아무런 영향을 받지 않는다는 관찰결과를 토대로 신피질 이하의 뇌부위가 흔적조건화를 담당한다고 제안하였다. Woodruff-Pak, Lavond와 Thompson(1986)은 소뇌핵이 손상되면 흔적조건화가 일어나지 않지만 소뇌피질이 손상되면 흔적조건화가 이루어지는데 아무런 영향을 미치지 않는다는 실험결과를 보고하면서 흔적조건화가 이루어지기 위해서는 소뇌중간핵으로부터의 정보가 중요하다고 하였다.

최근들어 해마와 관련된 흔적조건화의 연구들은 그 결과가 일치하지 않고있다. Solomon등(1986)은 흔적조건화동안에 습득되는 CR을 두가지로 분류하여 분석하였다. 하나는 잠재기간이 긴 CR로 US가 제시되기 100msec전 쯤에 최고 진폭을 나타내는 반응이며, 또 다른 반응은 짧은 잠재기의 CR로 US제시 600-650msec전에 작은 순막운동과 짧은 지속기간을 보이는 반응이다. 긴 잠재기의 CR은 통제동물이 80%이상의 반응율을 보이는데 비해 해마손상동물은 거의 보이지 않았으며, 짧은 잠재기의 CR은 통제동물이 거의 나타내지 않는데 비해 해마손상동물은 30%정도의 반응율을 나타내었다. 이는 해마가 반응의 시간조절에 관여할 가능성을 시사한다. 반면에 Port, Romano, Steinmetz, Mikhail과 Patterson(1986)은 두 가지 반응을 구분하지 않고 분석한 결과 해마손상이 CR을 습득하는데는 아무런 영향을 주지 않고 반응개시시간에만 영향을 준다고 보고하였다. 이 두 실험은 해마가 CR의 시간조절에 관여한다는 점에는 일치하고 있으나 CR의 습득율에 있어서 두 실험결과가 상당한 차이를 보인다. 또한 반응개시시간에도 차이가 나는데 Solomon등(1986)의 실험에서는 해마손상동물의 반응개시시간이 통제동물에 비해 짧아졌으나, Port(1986)등의 실험에서는 해마손상동물의 반응개시시간이 더 길다. 이같은 차이는 두 실험이 사용한 US의 차이, 즉 공기분사와 전기쇼크의 차이 때문인 것으로 생각된다(Port등, 1986, Solomon등, 1986). 이와같은 점에서 볼 때, 흔적조건화가 이루어지는데 해마가 필수적으로 작용하는지에 대해서는 아직 분명하지 않은 상태이다.

해마 손상이 일단 습득된 CR을 소거하는데 어떠한 영향을 미치는가를 살펴본 연구에서 Schmaltz와 Theios(1972)는 해마손상동물이 통제동물에 비해 소거가 잘 안된다고 보고하였다. Solomon과 Moore(1975)는 해마를 손상하면 잠재적 억제와 저지가 잘 안됨을 관찰하였고, Berger와 Orr(1983)는 해마가 손상된 동물이 두 가지 소리를 정상적으로 변별하지만 변별이 역전되면 강화되지 않은 CS에 대해서도 여전히 반응을 한다고 보고하였다. 또한 Akase와 Disterhoft(1987)는 해마 손상이 지연조건화의 습득에는 영향을 미치지 않지만 소거에는 영향을 미친다는 것을 관찰하였다. 그러나 흔적조건화의 소거에 관한 선행연구는 아직까지 찾아볼 수 없다.

본 연구에서는 흔적조건화 수행시 해마손상이 반응

개시시간과 조건반응의 습득율에 어떠한 영향을 미치는지를 알아보고자하며, 해마손상이 흔적조건화의 소거에 어떠한 영향을 미치는지를 살펴보고자 한다.

방 법

피험동물

백색종 뉴질랜드산 토끼로서 체중이 2.0kg−2.5kg인 토끼 18마리를 피험동물로 사용하였다. 피험동물은 해마손상집단과 모의시술통제집단으로 각각 9마리씩 무선으로 배정되었다. 실험기간동안 피험동물은 개별장에 수용되었고, 충분한 물과 먹이를 공급받았다.

시술 및 조직검사

시 술

시술상 편의를 위해 시술전에 24시간동안 피험동물에게 물과 먹이를 박탈하였다. 시술시에는 먼저 chlorpromazine 4mg / kg을 피하주사하여 토끼를 진정시킨 다음 30분후에 마취시 기도유지를 위하여 atropine 5mg을 피하주사하였다. 그 후 30분 뒤에 pentotal sodium 60mg / kg을 귀의 정맥을 통해 혈관주사하여 마취시켰다. 마취가 완전히 된 후에 면도날로 머리의 털을 제거하고 스테레오택식 기구(stereotaxic apparatus)에 동물을 고정시켰다. 두피에 국소마취제인 lidocaine을 피하주사한 후, 두피의 정중선을 절개하여 두개골을 노출시켰다. 두개골의 정중선과 수평을 맞추고, 전정(bregma)의 위치를 람다(lambda)보다 1.5mm높게 한 다음, 목표지점의 두개골을 치과용 드릴로 양쪽에 두개씩 구멍을 내었다. 해마를 양측으로 손상시키기 위해, 전정을 원점으로 하여 후측으로 4.8mm, 외측으로 ±4.8mm, 복측으로 6.3mm의 위치에 전극을 삽입하여 2.5mA의 전류를 40초간 흘러 보내고, 다시 다른 전극을 사용하여 후측으로 4.8mm, 외측으로 ±6.8mm, 복측으로 7.0mm의 위치에 전극을 삽입하여 마찬가지로 2.5mA의 전류를 40초간 흘러보내 해마를 손상시켰다. 손상용 전극(직경 0.2mm)은 절연되어진 전극의 끝을 0.5mm만 노출시켰다. 모의시술 통제집단은 해마시술집단과 똑같은 방법으로 두개골에 4개의 구멍을 내어 같은 좌표의 위치에 전극을 삽입하였으나 조직손상을 위한 전류는 흘러보내지 않았다. 시술이 끝난 후에는 구멍난 두개골을 젤폼(Gelfoam)으로 막아 출혈을 방지하고 절개한 두피를 봉합한 다음, 상처 부위의 감염을 방지하기 위하여 테라마이신(0.1mg / kg)을 근육주사하였다. 각 동물들은 마취가 깬 후 개별장에 수용되었고, 조건화훈련 전에 7일간의 회복기간을 주었다.

조직검사

실험이 끝난 피험동물들은 pentotal sodium으로 깊게 마취시킨 후에 심장의 좌심실에서 나가는 상대동맥을 통하여 0.9%의 생리식염수를 주입한 후, 뇌조직의 고정과 부패방지를 위하여 10%의 포르말린용액으로 환류하여 10% 포르말린과 30%자당을 넣은 용액에 7일 이상 보관한 후 드라이아이스로 얼려서 로타리 마이크로톰(rotary microtome)을 사용하여 50 μm의 두께로 절편을 내었다. 그 후 확대현미경으로 뇌절편의 손상부위를 확인하였다.

실험장치

본 실험에 사용된 실험장치는 이두현과 김현택등(1986)이 제작한 것으로, 순막반응 광소자 변환기, 토끼 고정장치, CS발생기, US전기쇼크 발생기, 방음상자등이 사용되었으며, 마이크로 컴퓨터를 이용하여 통제하였다. 실험기구 배치도는 그림 1과 같다.

순막 움직임은 순막에 봉합된 실고리를 광소자 변환기의 축에 부착된 강철막대에 연결함으로써 측정되었는데 순막의 직선운동은 광소자 변환기내에서 회전운동으로 바뀌며, 이러한 회전운동은 두장의 편광필터가 엇갈림으로써 필터를 통과하는 꼬마전구의 불빛의 양을 변화시켜 광소자에서 전압변화로 바뀌어진다. 이렇게 광소자 변환기를 통해 이루어진 전압변화는 차등증폭기(differential amplifier)로 증폭되며 A / D변환기를 통해 컴퓨터에 입력되어 물리적인 운동량이 전압변화를 5msec마다 수치(digital)로 변환하여 변환시의 전압값을 컴퓨터에 저장했다가 한 시행이 끝나면 첫번째 반응개시시간, 두번째 반응개시시간, 첫번째 반응의 진폭, 두번째 반응의 진폭 등을 분석하여 그 결과를 컴퓨터 모니터 화면에 출력하였고, 최대반응시간은 디스켓에 저장되게 하여 자료를 프린트할 때 볼 수 있게 하였다. 컴퓨터 프로그램은 이두현(1986)이 제작한 것을

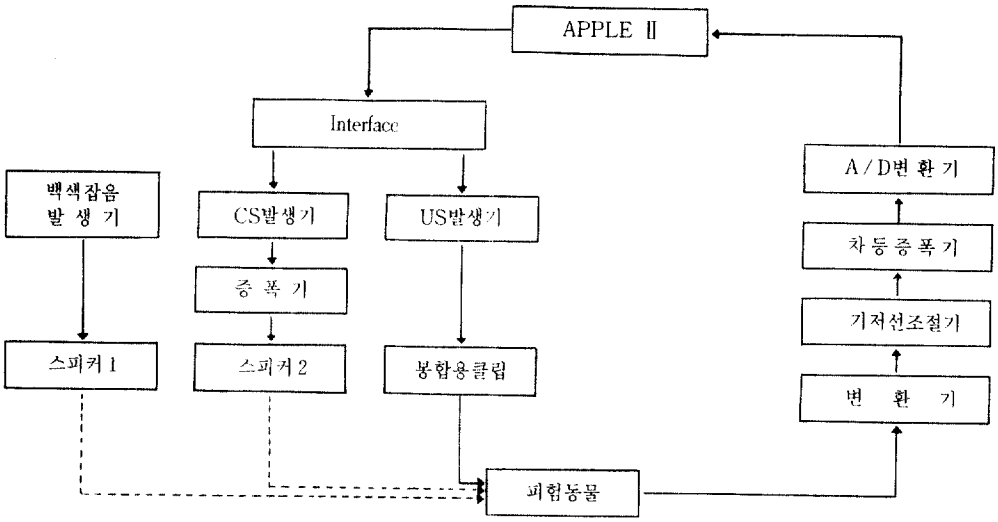


그림 1. 실험기구 배치도

수정 보완한 것이다.

조건화시에는 토끼를 고정장치에 고정시킨 후에 순막 움직임에 방해가 되지 않도록 눈꺼풀의 상·하에 고리를 끼워 벌려진 상태가 유지되게 하였다. 실험은 한번에 4마리를 동시에 실시하였는데, 각 피험동물은 각각의 방음상자에 넣어져 동일한 기구로 통제하여 반응을 측정하였다. 4층으로 된 방음상자의 내부에는 두꺼운 스폰지를 부착하였고, 각 상자마다 스피커와 조명등을 설치하였으며, 전체 방음상자내의 공기를 환기시키기 위하여 환풍기를 설치하였다. 실험중에는 외부소음을 차단하기 위하여 75dB의 백색잡음을 들려주었다. CS는 소리자극으로 정현파발생기를 통해 나온 1KHz의 정현파를 증폭시켜 85dB의 크기로 제시하였다. US는 전기충격으로 눈의 아래 10mm지점과 뒤쪽 15mm지점에 부착된 봉합용 클립을 전극으로 하여 AC 60Hz, 3.0mA의 전기충격을 제시하였다.

실험절차

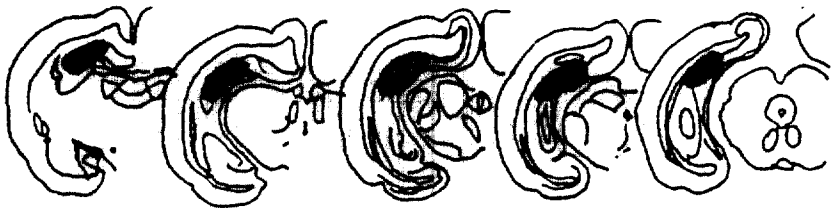
시술 후 일주일간의 회복기간을 둔 다음, 실험의 첫째날은 준비기간으로 오른쪽 눈주변의 털을 깨끗이 제거하고 순막의 상피층에 나일론 실을 이용하여 직경 2mm정도의 고리를 만들었다. 또한 US를 주기 위해 안와주변에 두개의 봉합용 클립을 부착시켰다. 다음날 회복기간을 두고, 세째날은 적응기간으로 이때에는 CS와 US는 제시하지 않은 상태에서 순막의 자발적 반응을 측정하였다. 습득기간에 CS는 250msec동안 제시되며 500msec 동안 흔적기간이 있은 후에 50msec동안 US가 제시되었다.

습득기간동안에는 각 피험동물에게 하루에 한 회기가 실시되었는데, 한 회기는 11개의 구획으로 나뉘어져 있고 각 구획은 9시행으로 이루어져 있는데, 그 중 한 시행은 US가 제시되지 않는 검사시행으로 각 구획내에서 무선적으로 제시되었다. 즉, 한 회기에 모두 99시행이 실행되었는데, 이러한 과정이 7일간 계속되었다. 이때 시행간 간격은 25-35초 간격내에서 평균 30초가 되도록 무선적으로 변화시켰다. CR의 정의는 순막이 0.5mm이상 움직였을 때를 CR로 보았으며, 검사시행에서는 CS제시후 1000msec내에 반응이 나타나면 CR로 정의하였다.

결 과

조직검사결과

동물의 뇌절편은 McBride와 Klemm(1968)의 뇌도감과 비교하여 손상부위를 확인하였다. 주로 배측해마가 손상되었고, 전극이 삽입되는 위치를 제외하고는 피질은 거의 손상되지 않았다. 배측해마의 80% 정도가 손상되었는데, 손상정도를 나타내는 개략적인 그림



4.0mm 4.5mm 4.8mm 5.0mm 5.5mm

그림 2. 해마의 손상정도

은 다음과 같다. 각각의 뇌절편은 왼쪽부터 전정을 중심으로 후측으로 4.0mm, 4.5mm, 4.8mm, 5.0mm, 5.5mm를 나타낸다(그림 2).

행동검사결과

시술시에 사망하거나 학습불능인 토끼를 제외하여, 해마손상집단이 6마리, 모의시술집단이 5마리였다. 6마리의 해마손상동물은 조직검사결과, 양측해마가 모두 손상되었다. 통계처리는 각 회기의 11번의 검사시행만을 분석자료로 사용하여 조건반응율과 반응개시시간을 분석하였다.

흔적조건화 시행 분석

흔적조건화 시행동안 해마손상동물은 모의시술동물에 비해 약간 늦게 학습을 하였으나, 두집단 모두 6일째에는 조건반응이 습득되었다. 반복측정한 자료를 통계처리한 결과, 흔적조건화의 습득동안에는 집단간에 유의미한 차이가 없었고($F(1,9)=1.52$, n.s.), 회기간에는 유의미한 차이가 있었으며($F(6,54)=44.35$, $P>.01$), 상호작용효과는 없었다($F(6,54)=0.63$, n.s.). 즉, 해마손상이 흔적조건화 수행시 조건반응습득율에 아무런 영향을 미치지 않았으며, 회기가 진행됨에 따라 학습을 하여 조건반응습득율이 현저하게 변화되었고, 회기에 따른 집단의 효과는 차이가 없음을 알 수 있다.

흔적조건화 시행동안 반응개시시간은 두 집단이 비슷하게 나타났다. 흔적조건화 시행의 마지막 두 회기만으로 분석한 결과 두 집단간에는 유의미한 차이가 없었고($F(1,9)=.13$, n.s.), 회기간에도 유의미한 차이가 없었으며($F(1,9)=1.8$, n.s.), 상호작용과도 유의미한 차이가 없었다($F(1,9)=1.8$, n.s.), 즉, 해마손상이 흔적조건화 시행에서의 반응개시시간에 아무런 영향을 미치지 않았으며, 회기의 진행에 따른 각 집단의 효과도 차이가 없음을 알 수 있다. 이와같은 자료의 평균과 표준편차는 표 2과 같다. 또한, 조건화시행중 검사시행과 소거시행의 검사시행에 대한 각 집단의 평균조건반

표 1 흔적조건화 시행에서의 조건반응율의 평균과 표준편차

집단 \ 회기	1	2	3	4	5	6	7
해마손상군	0	3.03	18.18	39.4	59.1	87.7	93.93
	(0)	(4.69)	(31.48)	(38.84)	(26.17)	(12.67)	(7.43)
모의시술군	1.82	18.18	38.18	58.2	74.52	74.52	96.36
	(4.07)	(26.48)	(35.43)	(30.53)	(17.50)	(17.50)	(4.98)

( )안은 표준편차

표 2 흔적조건화시행에서의 평균과 표준편차

집단 \ 회기	6	7
해마손상군	479.50	440.510
	(40.72)	(57.00)
모의시술군	440.32	425.30
	(35.22)	(38.78)

( )안은 표준편차

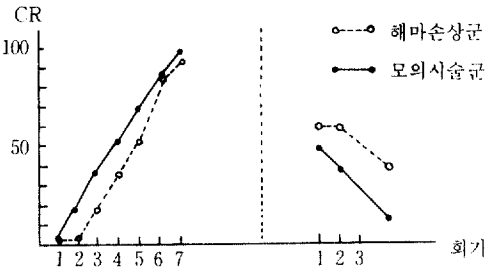


그림 3. 평균 조건반응율

응율은 그림 3과 같다.

소거시행분석

소거시행에서는 모의시술동물이 해마손상동물에 비해 빨리 소거가 되었다. 조건반응율을 분석한 결과, 집단간에 유의미한 차이가 있었고($F(1,9)=10.09$, $P<.01$), 회기간에도 유의미한 차이가 있었으며($F(2,18)=7.86$, $P<.01$), 상호작용효과는 없었다($F(2,18)=.57$, n.s.). 즉, 해마손상은 소거시행의 조건반응율에 영향을 미쳤는데, 해마손상동물이 모의시술동물보다 반응이 많이 나타나 소거가 늦게되었다. 또한 회기가 진행됨에 따라 소거가 일어나 반응율은 회기에 따른 집단의 효과는 차이가 없음을 알 수 있다.

반응개시시간은 집단간에 유의미한 차이가 있었고 ($F(1,9)=5.06$, $P<.05$), 회기간에도 유의미한 차이가 있었고($F(2,18)=40.83$, $P<.05$), 상호작용효과도 있었다($F(2.18)=10.78$, $P<.01$) 즉, 모의시술군은 소거시행의 반응개시시간이 점점 늦어지는 반면에, 해마손상군은 그 정도가 크지 않았다.

이와같은 자료의 평균과 표준편차는 표 3과 표 4와 같다.

표 3 소거시행에서의 조건반응율의 평균과 표준편차

집단 \ 회기	1	2	3
해마손상군	62.03	62.1	41.58
	(19.38)	(14.92)	(14.75)
모의시술군	49.10	36.38	14.56
	(18.22)	(15.72)	(10.38)

( )안은 표준편차

표 4 반응개시시간의 평균과 표준편차

집단 \ 회기	1	2	3
해마손상군	44.959	468.59	489.96
	(60.121)	(82.74)	(53.02)
모의시술군	47.822	551.20	602.51
	(53.88)	(59.86)	(53.58)

( )안은 표준편차

논 의

배측해마의 손상은 흔적조건화의 습득이나 반응개시시간에는 아무런 영향을 미치지 않으나 소거시행에는 영향을 미쳤다. 즉, 해마손상동물은 통제동물보다 소거가 잘 안되었고 반응개시시간도 통제동물이 점점 늦어지는 반면 해마동물은 조건화 시행에서의 반응개시시간과 비슷하게 유지되었다. 본 연구의 결과는 해마가 흔적조건화의 습득시에는 필수적으로 작용하지 않으나 소거시행에는 관여하고 있음을 시사한다.

본 실험 결과는 해마손상이 흔적조건화에 장애를 일으키지 않는다는 Solomon등(1986)의 연구결과와는 일치하지 않으나 해마가 손상되어도 습득과 파지는 그대로 유지된다는 Port등(1986)의 연구결과와 일치하고 있다. 해마손상이 흔적조건화의 습득시의 반응개시시간에는 아무런 영향을 미치지 않지만 소거시행에는 영향을 미쳤는데, 이 결과는 Moyer Jr., Deyo와 Disterhoft (1988)의 연구결과와 일치한다. 본 연구가 진행되고 있는 시점에서 발표된 일련의 연구 중 흔적조건화가 이루어진 후에 해마 CA1 뉴런의 전기생리학적 특성의 변화를 연구한 결과를 보면(Jonge, Deyo, Bleck & Disterhoft, 1988) 흔적조건화는 지연조건화시에 나타나는 이온변화와 다른점이 없었다고 하였다. 또한 흔적조건화 후에 해마치상회에 있는 과립세포의 뉴런변화를 측정한 결과, CA1에서 뉴런변화가 발견되지 않아 이 영역에서 일어나는 뉴런변화는 다른 기전에 의한 것 일 수 있다(Black, Deyo, & Disterhoft, 1988).

해마가 환경의 인지적지도와 관련된 공간정보를 처리한다는 가설(O'Keefe & Nadel, 1978), 사건의 시간적 순서 및 자극과 반응의 연결과 관련된 시간정보를 처리한다는 가설(Berger & Thompson, 1978; Moore, 1979

;Solomon, 1979), 부적절 자극의 배제와 관련된다는 가설(Moore, 1979;Solomon, 1979)들로 해마의 기능에 관한 가설들을 크게 분류할 수 있다. 본 실험에서 사용한 고전적 순막조건화는 비교적 공간적단서가 적은 실험표본이므로 본 실험의 결과는 시간정보 처리에 관한 견해를 지지해주고 있는데 많은 생리학적 자료들 또한 이를 지지해준다(Berger et al, 1976;Berger & Thompson, 1978;Berger et al, 1980). 시간적 정보처리의 견해에서 보면, 해마에서의 CS와 US의 수반성에 관한 시간적 정보의 부호화는 CS와 US의 실제적인 연합이상의 과정, 즉 주의과정을 필요로 한다. 해마가 CS와 US의 시간적 수반성을 부호화하는데 있어서 유기체는 CS에 주의를 기울이게되는데 만약 CS가 부적절하다면 해마는 자극에 주의 기울이는 것을 그치게 될 것이다(Moore, 1979;Solomon, 1977;Solomon, 1980). 따라서 흔적조건화의 습득시에 자극간의 시간적 관계를 부호화했지만 소거시행에서 동기적으로 무의미한 자극이 제시되면 통제동물은 CS를 부적절자극으로 처리하여 반응이 줄어들 것이다. 그러나 해마가 손상되면 부적절자극을 배제하지 못하고 계속 반응이 유지될 수 있다.

해마가 시간정보 처리 과정에서 시간조절에 관여하여 반응개시시간에 영향을 미친다는 보고가 있다(Port & Patterson, 1984). Berger와 Orr(1983)는 해마손상이 변별역전 과제에서 처음 변별을 학습하는데는 반응개시시간과 조건반응율에 아무런 영향을 미치지 않았으나 변별이 역전되면 반응개시시간과 조건반응율에 영향을 미친다고 하였다. 본 연구에서도 흔적조건화 습득시에는 반응개시시간과 조건반응의 습득에는 아무런 영향을 미치지 않았으나 소거시행에는 영향을 미쳤다. 해마손상이 소거시행의 반응개시시간에 영향을 준 것은 해마손상으로 인해 시간조절기능이 제대로 수행되지 못했기 때문인 것으로 보인다. 이같은 결과는 흔적조건화를 사용한 Moyer등(1988)의 결과와 일치한다. 그러나 Solomon등(1986), Port등(1986)의 결과를 보면 흔적조건화의 습득시에 해마손상이 반응개시시간에 영향을 주었는데 이들의 결과와 본 실험의 결과와의 차이는 자극의 종류와 실험상수의 차이 때문인 것으로 생각된다.

해마가 흔적조건화를 습득하는 데는 필수적으로 작용하지 않지만 소거시행에는 관여한다는 본 실험의 결과는 흔적조건화 또한 지연조건화와 마찬가지로 기억흔적이 소뇌에서 형성될 가능성이 있음을 시사한다. 최근들어 흔적조건화에 관한 연구가 계속 진행되고 있는 바, 앞으로는 해마와의 관련성뿐만 아니고 소뇌와의 관련성에 대해서도 연구가 진행되어야 할 것이며 특히 해마와 소뇌의 연결로에 대한 자세한 연구가 필요하다.

참고문헌

김기석 · 윤영화(1987). 조건반사의 신경실체에 관한 연구 : 소뇌치상 · 중간핵과 단소엽의 기능. **한국심리학회지, 6(2)**, 109-120.

노혜란 · 김기석(1986). 해마손상이 계열 복합조건화에 미치는 영향. **한국심리학회지, 6(3)**, 208-215.

심인섭 · 김기석(1987). 토끼순막반응의 고차조건화에서의 해마의 기능. **한국심리학회지, 6(2)**, 121-129.

Akase, E., Deyo, R.A., & Disterhoft, J.E. (1988). Activity of single hippocampal CA1 pyramidal neurons during trace eye-blink conditioning *Society For Neuroscience Abstract, 14*, 394.

Berger, T.W., & Orr, W.B. (1983). Hippocampectomy selectively disrupts discrimination reversal conditioning of the rabbit nictitating membrane response. *Behavioral Brain Research, 8*, 49-68.

Berger, T.W., Laham, R.L., & Thompson, R.F. (1980). Hippocampal unit-behavior correlations during classical conditioning. *Brain Research, 193*, 229-248.

Berger, T.W., Alger, B., & Thompson, R.F. (1976). Neuronal substrate of classical conditioning in the hippocampus. *Science, 192*, 483-485.

Berger, T.W., & Thompson, R.F. (1978). Neuronal plasticity in the limbic system during classical conditioning of the rabbit nictitaing membrane response. I. the hippocampus. *Brain Research, 145*, 323-346.

Berger, T.W., Clark, G.A., & Thompson, R.F. (1980). Learning-dependent neuronal responses recorded from limbic system brain structures during classical

conditioning. *Physiological Psychology*, *8*, 155-167.

Black, J., Deyo, R.A., & Disterhoft, J.F. (1988). Electro-physiological characteristics of dentate gyrus granule cells following classical trace conditioning. *Society for Neuroscience Abstract*, *14*, 394.

Jonge, M.C., Deyo, R.A., Bleck, T.P., & Disterhoft, J.R. (1988). Changes in electrophysiological characteristics of hippocampal CAl neurons after trace eye-blink conditioning. *Society for Neuroscience Abstract*, *14*, 394.

Lavond, D.G., Steinmetz, J.E., Yokaitis, M., Lee, J., & Thompson, R.F. (1986). Retention of classical conditioning after removal of cerebellar cortex. *Society for Neuroscience Abstract*, *12*, 753.

Lubow, R.E. (1973). Latent inhibition. *Psychological Bulletin*, 79, 398-407.

Moyer, J.R., Deyo, R.A., & Disterhoft, J.F. (1988). Effects of hippocampal lesions on acquisition and extinction of trace eye-blink conditioning in rabbit. *Society for Neurosciense Abstract*, *14*, 233.

Moore, J.W. (1979). Information processing in space-time by the hippocampus. *Physiological Psychology*. *7(3)*, 224-232.

Port, R.L., Romano, A.G., Steinmetz, J.E. Mikhail, A.A., & Patterson, M.M. (1986). Retention and acquisition of classical trace conditioned responses by rabbits with hippocampal lesions. *Behavioral Neuroscience*, *100(5)*, 745-752.

Schmaltz, I.W., & Theios, J. (1972). Acquisition and extinction of a classically conditioned response in hippocampectomized rabbits(oryctolagus cuniculus). *Journal ofComparative and Physiological Psychology*, *79*, 328-333.

Solomon, P.R., Vander Schaaf, E.I., Thompson, R.F., & Weisz, D.F. (1986). Hippocampus and trace conditioning of the rabbit's classically conditioned nictitating membrane response. *Behavioral Neuroscience*, *100(5)*. 729-744.

Solomon, P.R. (1977). Role of the hippocampus in blocking and conditioned inhibition of the rabbit's nictitating membrane response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *92(2)*, 407-417.

Solomon, P.R. (1979). Temporal versus spatial information processing theories of hippocampal function. *Psychological Bulletin*, *86(6)*, 1272-1279.

Solomon, P.R. (1980). A time and a place for everything? Temporal processing view of hippocampal function with special reference to attention. *Physiological Psychology*, *8(2)*. 254-261.

Solomon, P.R. & Moore, J.W., (1975). Latent inhibition and stimulus generalization of the classically conditioned nictitating membrane response in rabbits(oryctolagus cuniculus) following dorsal hippocampal ablation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *89(10)*. 1192-1203.

Thompson, R.E. (1976). The search for the engram. *American Psychologist*, *3*. 209-227.

Woodruff-Pak, D.S., Lowond, D.G., & Thompson, R.F. (1986). Trace conditioning : Abolished by cerebellar nuclear lesions but not lateral cerebellar cortex aspirations. *Brain Research*, *348*, 249-260.

Weisz, D.J., Solomon, P.R., & Thompson, R.F. (1980). The hippocampus appears necessary for trace conditioning. *Bulletin of the Psychonomic Society Abstracts*, *193*, 244.

Weikart, C.L., & Berger, T.W. (1986). Hippocampal lesions disrupt classical conditioning of cross-modality reversal learning of the rabbit nictitating membrane response. *Behavioral Brain Research*, *22*, 85-89.

Yeo, C.H., Hardiman, M.J., Moore, J.W., & Russell, I.S. (1984). Trace conditioning of the nictitating membrane response in decorticate rabbits, *Behavioral Brain Research*, *11*, 85-88.

Yeo, C.H., Hardiman, M.J., & Gickstein, M.(1985). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit : I. lesions of the cerebellar nuclei. Experimental Brain Research, *60*, 87-98.

원고 초본 접수 : **1989. 10. 20**
최종 수정본 접수 : **1989. 11. 13**

韓國心理學會誌 : 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1989. Vol. 1, 57-65

Acquisition and Extinction of Classical Trace Conditioned Responses in Rabbits with Hippocampal Lesions

Hye-Kyeong Kim and Ki-Suk Kim

Korea University

Effects of hippocampal lesions on the acquisition and extinction of classical trace conditioned responses were examined using the rabbit nictitating membrane preparation. After the lesion, rabbits received trace conditioning for 7 days and then were given extinction sessions for 3 days. During the trace conditioning, hippocampal lesion had no effect on the acquisition of response and onset latency. During extinction, however, the hippocampal lesioned rabbits showed significantly more responses than those of the sham-operated ones. And the lesioned showed no change in mean response latency, while the sham-operated exhibied progressive increase in the latency.

The results suggest that hippocampus is not necessary for trace conditioning but involved in extinction process. Discussion was made within the context of the temporal processing approach which involves the hippocampus in attention process that enables the organism to learn to ignore irrelevant stimuli.