

도구적 조건화에서의 소뇌의 기능 : 쥐의 혐오 조건화를 중심으로

윤영화 · 김기석* · 이만영*

고려대학교 심리학과

순막조건화와 같은 고전적 혐오조건화에 필수적인 신경구조물로 밝혀지고 있는 소뇌가 도구적 혐오조건화를 습득하거나 파지하는데도 결정적으로 중요한 신경신체인가 밝히고자 두개의 실험을 실시하였다. 실험 1에서는 쥐가 소리경고신호에 대해 지렛대를 누르거나 소리에 뒤따라 제시되는 전기쇼크를 받고 지렛대를 누르면 경고신호와 쇼크가 중단된다. 조건화가 형성된 후 실험동물의 소뇌 치상핵과 중간핵을 손상시킨후 회복시켜 파지검사와 재훈련을 실시했다. 실험 2에서는 소뇌를 미리 손상시킨 후 훈련을 실시하여 조건화 유무를 알아보았다. 실험 1과 실험 2의 결과, 중간핵과 치상핵이 손상된 피험동물들은 도구적 혐오조건화의 습득 및 파지에서 결함을 나타내지 않았다. 본 연구결과로 도구적 혐오조건화의 신경실체는 고전적 혐오조건화의 신경실체와 다르며 도구적 조건화동안 그 기억흔적이 소뇌에 저장되는 것으로 보이지 않는다.

과학에서 가장 중요하고도 해결하기 어려운 과제 중 하나는 뇌가 기억을 어떻게 부호화하고 저장하고 인출하는가에 관한 것이다. 최근 학습과 기억의 생물학적인 기초연구가 활발히 진행되어 여기에 관한 우리의 이해는 변혁을 겪게 되었다. 그리하여 이제 학습 및 기억에 관여하는 회로와 신경망(neural network)을 확인하고, 기억이 저장되는 장소를 국재화시키고 그리고 기억의 세포기전 및 분자기전을 분석하는 것이 가능하게 되었다.

유기체는 환경에서 일어나고 있는 인과관계를 배워야 생존할 수 있다. 학습중 가장 기본이 되는 연

합학습은 고전적 조건화(classical conditioning)와 도구적 조건화(instrumental conditioning)로 나누어 생각해 볼수 있다. 그런데 이 두 조건화간에는 중요한 차이가 있다고 인식되고 있다(Miller & Konorski, 1928; Mackintosh, 1983). 학습심리학자 Mackintosh(1983)는 두 조건화는 이론적으로나 절차상으로 뚜렷이 구별되는 기본적인 조건화라고 간주하면서 유기체는 고전적 조건화를 통해서만 자극(조건자극)과 자극(무조건 자극, 즉 강화자)이 수반되어 나타남을 배우게 된다고 보았다. 그리고 여러 실험실에서 두 조건화가 기본적이며 각기 독립된 현상임을 나타내는 증거가 보고되었다(Atnip, 1977; Locurto, Terrace, & Gibbon, 1976; Sheffield, 1965).

최근까지 학습과 기억의 신경학적인 기초와 신경기전을 연구하는데에 고전적 조건화가 주요 실험도

* 이 논문은 1990년도 문교부 학술진흥재단의 자유공모과제 학술연구조성비에 의해 연구되었음.

모델로 사용되어 왔으며 그 중에서도 주로 혐오적 조건화가 사용되었다(김기석 · 윤영화, 1987; 류재욱 · 김기석, 1989; Lavond, Steinmetz, Yokaitis, & Thompson, 1987; Lincoln, McCormick, & Thompson, 1982; Mintz, Yun, Lavond, & Thompson, 1988; Yeo, Hardiman, & Glickstein, 1985a). 그리하여 고전적 혐오조건화인 순막조건화를 이용하여 학습과 기억의 흔적을 찾고자 한 연구를 통하여 토끼의 순막조건화가 형성되는 동안 기억흔적이 소뇌에서 형성된다는 사실이 밝혀졌다(김기석 · 윤영화, 1987; 문양호 · 김기석, 1989; Clark, Brown, Thompson, & Lavond, 1990; Clark, McCormick, Lavond, Baxtery, Gray, & Thompson, 1982; Hardiman, Glickstein, & Yeo, Welsh, & Romano, 1990; Yeo, Hardiman, & Glickstein, 1985b)

소뇌가 고전적 혐오조건화중에서도 순막조건화에만 필수적인 뇌구조물인가? Donegan, Lowery 및 Thompson(1983)은 소뇌심부핵 손상은 고전적 혐오조건화의 일종인 토끼의 다리굴곡조건반응도 폐지시킨다는 사실을 발견하였다. 그리하여 그들은 소뇌가 순막조건화와 다리굴곡 조건화를 포함한 고전적 혐오조건화를 형성하는데 주요한 뇌구조물이라고 제안하였다(Thompson & Donegan, 1986). 고전적 조건화의 신경실체를 밝히려는 연구중 거의 대부분이 토끼를 피험동물로 사용하여 연구되었는데 Skelton(1988,1989)은 쥐를 피험동물로 사용하여 쥐의 눈꺼풀조건화에서도 소뇌가 필수적인 뇌구조물이라는 결과를 발표하였다. Voneida, Jefford-Christie 및 Bogdanski(1989)는 고양이를 피험동물로 사용하여 소뇌에 입력을 보내는 하올리브핵(inferior olive)을 손상시키거나 하올리브핵에서 소뇌로 투사하는 섬유를 절단하였을 때 다리굴곡 조건반응에 결함을 야기시키는 결과를 발견하였다.

이제까지 살펴본 바와 같이 기본적인 학습의 신경실체 및 신경회로를 찾는 연구가 고전적 혐오조건화를 중심으로 이루어졌다. 그렇기 때문에 도구적 조건화가 이루어질 때 관련되는 신경회로 및 그 기억흔적이 저장되는 신경실체에 관한 연구는 거의 없었다. 최근 Polenchar, Patterson, Lavond 및 Thompson(1985)은 토끼의 순막 조건화를 모델로

사용한 도구적 혐오적 조건화에서도 소뇌가 결정적으로 중요한 신경실체라고 보고하였다. 그런데 본 연구자들은 그들이 사용한 연구방법으로는 도구적 조건화의 신경실체를 적절히 밝히지 못하리라고 생각한다.

왜냐하면 그들은 토끼의 순막반응을 이용하여 도구적 회피학습(instrumental avoidance learning)을 훈련시키면서 각막에 공기를 분사하는 무조건자극(unconditioned stimulus: US)을 제시하기 전에 토끼가 소리 조건자극(conditioned stimulus: CS)에 대해 순막반응을 하면 US를 제시하지 않았다. 그런데 이 과제를 학습하기 위해서는 먼저 CS에 대해 순막조건반응이 나타나야지 제시되도록 예정된 US가 제시되지 않는데, 소리 CS자극에 대한 토끼의 순막반응은 고전적 조건화가 형성되기 전에는 거의 나타나지 않기 때문에 그들이 사용한 과제를 학습하기 위해서는 먼저 CS와 US간에 고전적 조건화가 형성되어야 한다. 그들은 피험동물에게 과제를 학습시킨 후 학습된 눈과 동측으로 소뇌 심부핵인 치상—중간핵(dentate - interpositus nuclei)을 손상시킨 결과, 순막반응에서 결함이 나타났다. 그리하여 그들은 포유동물의 기본적인 연합학습에서 혐오조건화인 경우, 고전적 조건화와 도구적 조건화 두 조건화 모두에서 소뇌가 필수적인 뇌구조물일 것이라고 제안하였다. 그런데 본 연구자의 견해로는 소뇌 치상—중간핵을 손상시킨 후 과지검사하면 이미 고전적 순막조건화에 관한 이전 연구의 결과에서와 같이 순막조건반응이 나타나지 않을 것으로 본다. 소뇌 손상후 순막조건반응이 나타나지 않으면 CS제시후 US가 제시되어 Polenchar등(1985)이 사용한 과제에서 피험동물이 결함을 나타낼 것이다. 즉 피험동물이 소뇌 치상—중간핵의 손상으로 고전적 순막조건화에서 결함을 나타내면 Polenchar등이 사용한 과제에서도 결함을 나타내게 된다. 이제까지 살펴본 바와 같이 Polenchar등(1985)이 사용한 과제를 학습하는 데에는 고전적 조건화와 도구적 조건화가 혼합되어 있고 그들이 사용한 과제습득에 고전적 조건화가 필수적인 요소로 보인다.

본 연구자들은 피험동물이 Polenchar등(1985)의 실험에서 사용한 과제를 학습하는 데에는 도구적

수반성뿐만 아니라 고전적 수반성도 중요한 역할을 하기 때문에 그 과제를 학습하는데 결함을 초래할 수 있다고 본다. 즉 본연구자들의 견해로는 소뇌손상으로 야기된 학습장애가 학습과제를 해결하는데 필요한 고전적 조건화의 결함에 기인하는 것인지 도구적 조건화의 결함에 기인하는 것인지 구분하기 어렵기 때문에 그들의 결론에 설득력이 적다고 생각한다.

고전적 수반성은 주요한 역할을 않는 비교적 순수한 도구적 조건화 과제에서도 소뇌가 필수적인 뇌구조물인가에 관해서는 연구된 것이 별로 없다. 도구적 조건화가 조건화에서 고전적 조건화와 나란히 두개의 맥을 이룬다는 사실에서 볼 때 도구적 조건화의 신경회로를 규명하는 일이 필요하다고 생각된다. 그런데 도구적 조건화를 학습시키기에는 토끼보다 쥐가 적절하다고 생각되기 때문에 본 연구에서는 쥐를 피험동물로 사용하기로 했다.

본 연구에서는 실험1를 통하여 소리 경고신호에 뒤이어 제시되는 전기쇼크를 중단시키기 위한 지렛대 누르기 반응을 도구적으로 조건화하는데 소뇌가 결정적인 뇌구조물로 기억 흔적이 저장되는 신경실체인가를 확인하기 위하여 피험동물에게 지렛대 누르기를 학습시킨 후 소뇌심부핵인 중간핵과 치상핵을 양측으로 손상시켜 파지검사 및 재훈련시키기로 하였다 실험 2에서는 미리 소뇌심부핵을 양측으로 손상시킨 후 학습시키기로 하였다.

실 험 1

도구적 혐오조건화의 학습 및 파지에 소뇌가 필수적인 뇌구조물인가 확인하기 위하여 스키너 상자를 이용하여 쥐가 전기쇼크를 중단하기 위해 지렛대를 누르는 조건화를 실험모델로 택하였다.

연구방법

피험동물

흰쥐 숫컷을 피험동물로 사용하였다. 집단주장에 서 사육하다 훈련시작 1주일전에 개별장에 한마리씩 넣었다. 실험중에 물과 먹이는 충분히 제공하였

으며 훈련이 시작되기 전에 적어도 3일 이상 10분간 사전취급(핸들링) 하였다. 시술시 몸무게가 250~350g 되게 하였다.

기구

실험기구는 28×24×26cm되는 스키너 상자로서 옆면중 삼면과 천정은 회색 알루미늄판으로 되어 있고 앞면은 투명한 아크릴판으로 되어 있다. 바닥에는 스테인레스 스틸 막대가 깔려있다. 한쪽 벽면에는 폭 3.4cm되는 알루미늄판 지렛대가 바닥에서 12cm, 앞면에서 5cm 들어간 부분에 부착되어 있다. 바닥에 깔린 쇠막대중 하나와 지렛대를 전선으로 연결하여 전기쇼크 제시때 전기쇼크가 실험상자의 바닥뿐만 아니라 지렛대나 알루미늄판으로 된 벽면과 천정에도 흐르도록 하였다. 전기쇼크는 쇼크 발생기에서 쇼크스크램블러를 통해서 제시된다. 실험상자 천정의 중앙에 스피커가 설치되어 있다. 이것을 통해 소리신호자극이 제시된다. 소리자극제시와 전기쇼크제시 및 지렛대 누르는 반응의 잠재기 및 횟수의 측정은 Apple 컴퓨터로 처리하였다.

훈련절차

피험동물에게, 제시되는 전기쇼크를 피하기 위하여 신호자극인 소리를 듣고 지렛대를 누르거나 소리자극에 이어 제시되는 전기쇼크를 받고 지렛대를 누르도록 학습시킨다. 경고소리 신호는 65db 1000Hz 소리로 천정에 달린 스피커를 통해서 제시된다. 소리 제시후 5초 이내에 지렛대를 누르면 소리가 중단되고 전기쇼크가 제시되지 않는다. 그런데 5초가 지나도록 지렛대를 누르지 않으면 바닥에 깔린 쇠막대를 통해서 0.6~0.9mA되는 전기쇼크가 제시된다. 그동안 지렛대를 누르면 전기쇼크와 소리자극이 중단된다. 전기쇼크 제시동안 지렛대를 누르지 않으면 전기쇼크 제시 10초후에 전기쇼크와 소리가 중단된다. 시행간간격은 40~60초 사이에서 변화시켜 평균 50초가 되도록 하였다. 훈련은 하루에 한회기 실시하며 한회기는 36시행으로 되어 있다. 전기쇼크가 제시되기 전에 소리만 듣고 지렛대 누르기 반응을 하거나 전기쇼크 제시 1초 이내에 반응을 하면 옳은 반응으로 처리된다. 이는 예비실험결과 전기

쇼크가 제시될 때 쥐가 실험상자에서 날뛰다가 지렛대를 누르는 경우가 가끔 있는데 이런 경우 지렛대 누르는 반응을 하는데 최소한 1초이상 소요되기 때문이다. 피험동물이 8번 연속시행중 7번이상 옳은 반응하는 것을 학습준거로 삼는다. 피험동물이 준거에 도달하면 하루이상 과잉훈련시켜 최소 6회기이상 훈련시킨다. 시술후 회복시킨후 파지검사 및 재훈련시키는데 이 때에도 습득기간의 훈련절차와 동일하게 실시한다.

시술

피험동물이 학습준거에 도달하면 7마리는 유사시술통제군, 14마리는 소뇌손상군으로 할당한다. 시술시 발생하는 호흡문제를 줄이기 위해 각 피험동물에게 시술 전달 물과 먹이를 박탈한다. 시술하기 한시간 전에 기도유지를 위하여 황산 애트로핀 0.5ml(0.5mg/ml)을 복강주사한다. 그후 클로랄 하이드레이트(chloral hydrate) (400mg/kg)를 복강주사하여 마취시킨다. 마취가 완전히 되면 머리의 털을 깨끗이 깎아준 후 스테레오타식 기구(stereotaxic instrument) 위에 올려놓는다. 유사시술통제군의 경우 두피를 절개한 후 봉합한다. 소뇌손상동물군의 경우, 두피를 절개한 후 손상시킬 부위에 있는 두개골에 치과용 드릴로 구멍을 낸다. 이때 손상시킬 목표부위는 좌우소뇌 각 2군데씩 전체 4부위이다. 소뇌를 손상시킬 때에는 전정(bregma)과 람다(lambda)는 수평이 되게 한다. 목표부위는 전정뒤 11.3mm, 정중선에서 외측으로 2.2mm, 두개골 표면에서 복측으로 6.0mm와 전정뒤 11.3mm, 정중선에서 외측으로 3.3mm, 두개골표면에서 6.1mm이다. 손상용 전극을 목표부위에 내린후 2mA 교류전류를 10초동안 흘려 전해질손상시킨다. 손상후 두피를 봉합하고 테라마이신 0.3ml(50mg/ml)를 근육주사한다. 그후 개별취장에 넣어 회복시킨다. 10일간 회복시킨 후 파지검사 및 재훈련시킨다.

조직검사

실험이 끝난 쥐는 클로랄 하이드레이트로 깊이 마취시킨후 상대동맥을 통해 0.9% 생리식염수와 10% 포르말린 용액으로 환류한 후 10% 포르말린에

머칠간 담가둔다. 그후 손상부위를 확인하기 위하여 25μm로 절편내어 티오닌(thionin)으로 염색하여 손상부위를 확인한다.

결과 및 논의

조직검사결과, 소뇌손상동물중에는 소뇌 중간핵과 치상핵이 양측으로 완전히 손상된 동물과 중간핵과 치상핵이 단측으로 손상되거나 다른 인접부위가 손상된 동물로 나눌 수 있어 전자를 중간핵과 치상핵 완전손상군, 후자를 불완전손상군으로 묶어 행동검사 결과를 처리하였다. 중간핵과 치상핵이 양측으로 손상된 피험동물의 전형적인 뇌절편사진이 그림 1에 제시되어 있다. 그림 2에는 완전손상군과 불완전손상군의 손상부위 및 손상크기가 제시되어 있다.

시술후 회복기간동안에는 자세이상이나 운동장애

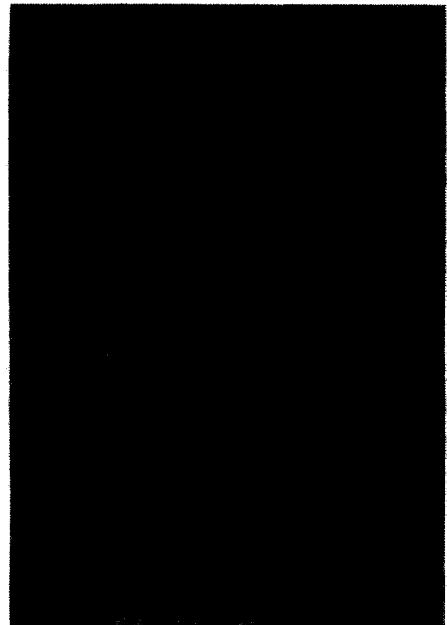


그림 1. 소뇌 중간핵과 치상핵이 양측으로 완전히 손상된 피험동물의 전형적인 뇌절편사진. 화살표는 손상된 부위를 가리키고 있다.

중간핵과 치상핵 완전손상군

불완전손상군

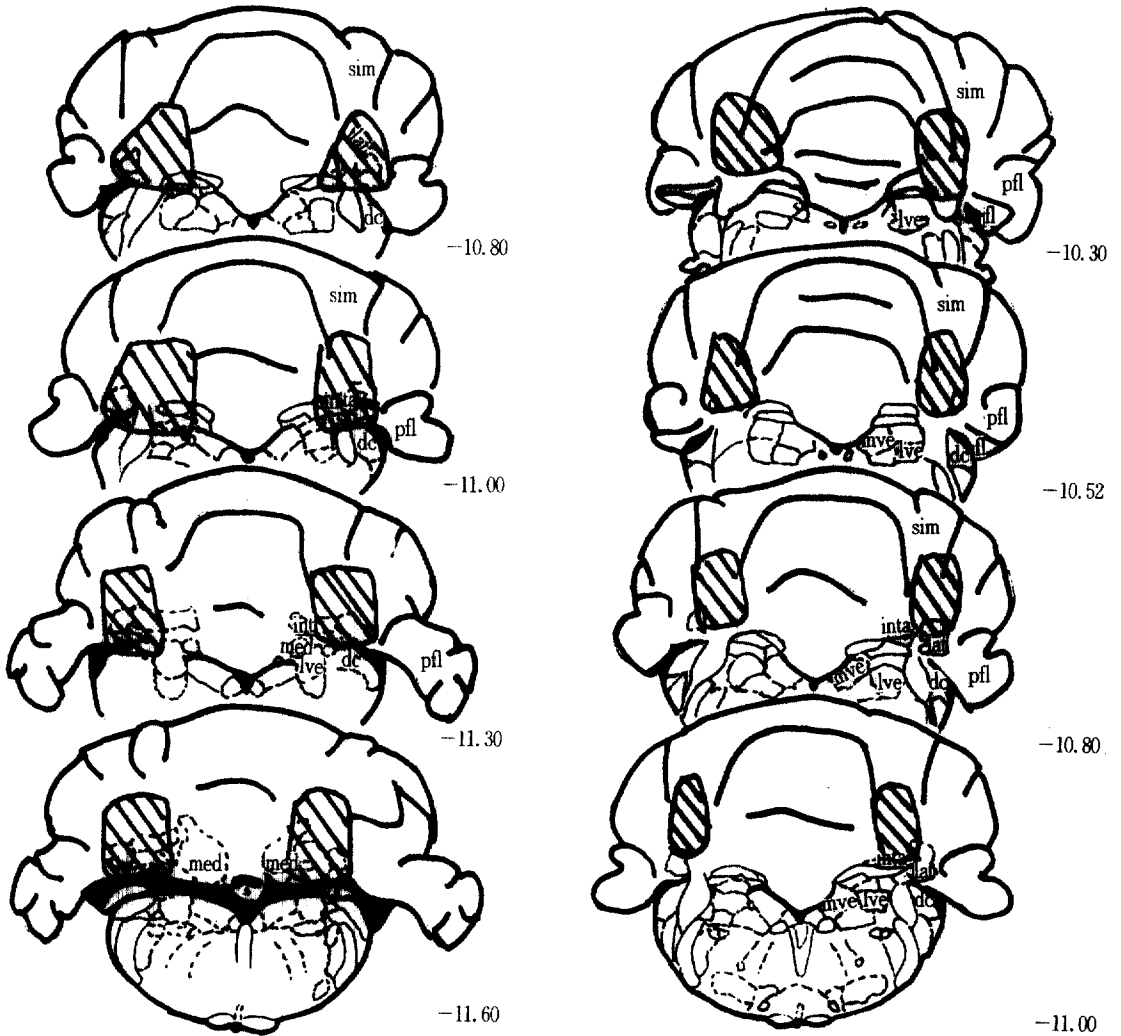


그림 2. 소뇌 중간핵과 치상핵이 양측으로 손상된 완전손상군(왼쪽 그림)과 소뇌 불완전손상군의 손상부위 및 손상 크기. 사선친 부위는 각 손상집단에 속한 피험동물의 손상 부위중 가장 크게 손상된 크기를 나타내고 있다. 각 그림옆에 있는 숫자는 뇌절편그림이 전정으로부터 뒤로 떨어진 거리를 mm단위로 나타내고 있다. sim 단순소엽 : pfl 방편엽 : lat 치상핵 : int 중간핵 : inta 전중간핵 : intp 후중간핵 : med 내측핵 : dc 배측 와우핵 : mve 내측 전정핵

를 보이는 피험동물이 있었으나 파지검사시에는 거의 모든 동물의 자세가 정상으로 보였다. 그러나 소뇌손상군중 한마리는 자세이상도 심하고 건강도 나쁘게 보여 실험에서 제외시켰다. 또 한마리는 조직검사결과에서 소뇌의 중간핵과 치상핵이 크게 손상되고 인접한 전정핵도 손상되어 있었는데 파지검사

기간동안 운동장애가 심하여 일어설지도 못하고 바닥에 기기때문에 참고 자료로만 쓰려고 행동검사는 실시하였으나 평균자료분석에는 포함시키지 않았다. 그리하여 자료분석에 포함된 피험동물은 소뇌 중간핵과 치상핵 완전손상군에 6마리, 불완전 손상군에 6마리, 유사시술군에 6마리가 포함되었다.

세집단의 피험동물들이 시술전에 학습준거에 도달하는데 걸린 평균시행수와 표준편차는 소뇌중간핵과 치상핵 완전손상군, 불완전손상군, 유사시술군의 순으로 45.33(20.3), 46.83(34.71), 50.57(24.14)로 세집단의 평균시행수간에 유의미한 차이가 나타나지 않았다($F=0.7, p>.05$). 시술후 파지검사시에 준거에 도달하는데 걸린 평균시행수와 표준편차는 세집단별로 21.50(10.75), 21.00(6.44), 24.43(7.74)로 세집단이 파지기간동안 준거에 도달하는데 유의미한 차이가 발견되지 않았다($F=0.26, p>.05$). 세집단이 습득기간 6회기동안과 파지기간 첫회기에 나타난 정반응백분율이 그림 3에 제시되어 있다. 시술전에 소리만 듣고 전기쇼크 제시전에 지렛대를 누른 동물은 시술후에도 소리를 듣고 지렛대

누르는 반응을 나타내었는데 이러한 양상은 세집단간에 비슷하였다.

이러한 결과로 소뇌 중간핵과 치상핵이 완전히 손상된 동물은 시술후 파지검사에서 파지를 나타내어 본 연구에서 사용한 과제를 파지하는데 중간핵과 치상핵이 불완전하게 손상되거나 인접부위가 손상된 동물이나 유사시술통제군과 다르지 않았다. 또한 자세가 이상하고 동작장애가 심한 한 피험동물은 소뇌 중간핵과 치상핵이 완전히 손상되었고 그 인접한 전정핵도 조금 손상되어 있었는데 이 피험동물은 제대로 일어설지도 못하여도 파지기간 첫회기에서 소리만 듣고 지렛대쪽으로 갔으며 머리를 들어 지렛대를 눌러 쇼크를 중단시켰으며 4회기때에는 준거에 도달하였다.

실험 1의 결과로 쥐가 지렛대를 눌러 발바닥 전기쇼크를 중단시키는 도구적 혐오조건화의 파지에 소뇌 심부핵인 중간핵과 치상핵 양측 손상이 결합을 야기시키지 않았다. 이러한 결과로 소뇌 중간핵과 치상핵이 쥐의 도구적 혐오조건화의 기억저장 및 파지에 필수적인 뇌구조물로 보이지 않는다.

실험 2

실험 1의 결과, 전기쇼크를 중단하기 위해 지렛대를 누르는 도구적 혐오조건화의 저장 및 파지에 소뇌가 결정적으로 중요한 뇌구조물로 보이지 않는다. 도구적 혐오조건화의 습득에 소뇌가 필수적인 신경구조물인가 확인하고 실험 1의 결과를 보완하기 위하여 피험동물을 미리 시술하여 소뇌의 중간핵과 치상핵을 양측으로 손상시킨다. 그후 회복되면 실험 1과 마찬가지로 피험동물에게 전기쇼크를 중단하기 위한 지렛대 누르기 반응을 훈련시키면서 소뇌가 도구적 혐오조건화의 습득에 필수적인 뇌구조물인가 확인한다.

기구, 훈련절차, 시술 및 조직검사

실험 1과 동일하다. 단지 시술이 행해진 후 훈련시킨다는 점에서 실험 1과 차이가 난다. 피험동물을 새로 구입하여 그 중 7마리는 유사시술통제군, 14마리는 소뇌손상군으로 할당하여 시술하였다.

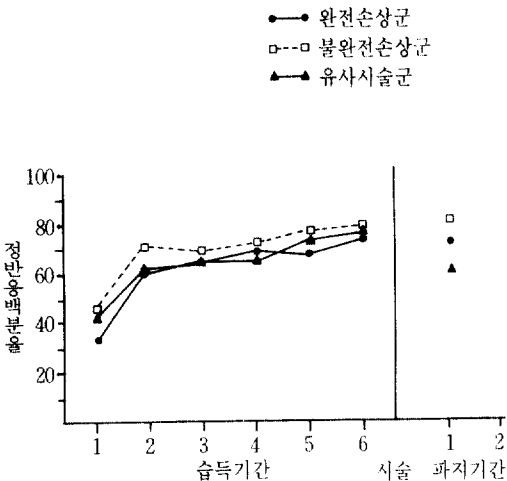


그림 3. 중간핵과 치상핵 완전손상군, 불완전손상군 및 유사시술군이 전기쇼크를 끊기 위해 지렛대를 눌러야 하는 과제의 습득기간과 시술후 파지기간에 나타난 정반응백분율

결과 및 논의

실험 2의 조직검사결과, 소뇌손상군중 6마리는 소뇌 중간핵과 치상핵이 양측으로 완전히 손상되어 있었으며 7마리는 중간핵과 치상핵이 단측으로 손상되었거나 인접부위가 손상되어 중간핵과 치상핵 완전손상군과 중간핵과 치상핵 불완전손상군으로 나누어 행동검사결과를 처리하였다. 소뇌손상군중 한마리는 과제검사때까지 회복되지 않았고 건강상태가 나쁘게 보여 실험에서 제외시켰다.

중간핵과 치상핵 완전손상군, 중간핵과 치상핵 불완전손상군과 유사시술군이 준거에 도달하기 전까지 필요로 한 시행수의 평균과 표준편차는 54.83 (48.03), 47.57(29.30), 54.14(23.46)로 세집단이 전기쇼크를 끊기 위해 지렛대누르는 과제를 학습하는데 유의미한 차이가 발견되지 않았다($F=0.09, p > 0.05$). 세집단이 과제습득기간동안 나타난 정반응 백분율이 그림 4에 제시되어 있다. 피험동물 중 몇 마리는 간혹 소리만 듣고 지렛대를 눌렀는데 이러한 양상은 세집단간에 유사하였다.

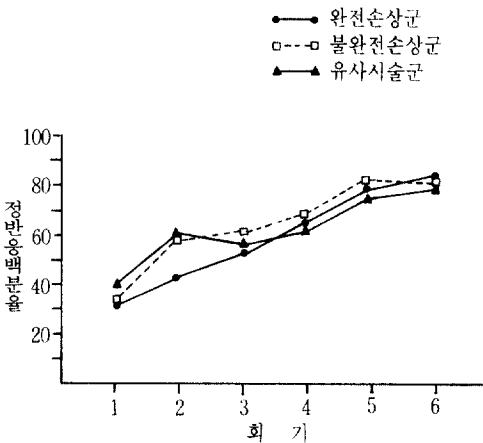


그림 4. 중간핵과 치상핵 완전손상군, 불완전손상군 및 유사시술군이 전기쇼크를 끊기 위한 지렛대 누르는 과제의 습득기간동안 나타난 정반응백분율이 회기별로 제시되어 있다.

실험 2의 결과, 쥐가 전기쇼크를 중단시키기 위하여 지렛대를 눌러야 하는 과제를 습득하는데 소뇌 중간핵과 치상핵의 양측손상이 아무런 결함을 야기시키지 않았다. 이러한 결과로 소뇌 중간핵과 치상핵이 쥐의 도구적 혐오조건화의 습득에 필수적인 뇌구조물로 보이지 않는다.

전체논의

실험 1과 실험 2의 결과, 쥐가 지렛대를 눌러 바닥 전기쇼크를 중단시키는 도구적 혐오조건화의 습득, 저장 및 파지에 소뇌 심부핵인 치상핵과 중간핵 양측 손상이 아무런 결함을 야기시키지 않았다. 이는 토끼를 피험동물로 사용한 순막조건회피반응의 조건화에 소뇌 치상-중간핵 단측손상이 결함을 야기시킨 Polenchar등 (1984, 1985)의 연구결과와 일치하지 않는다. 실험 1과 실험 2의 결과와 Polenchar등의 연구결과와 다른 가능성을 몇가지 생각해 볼 수 있다. 첫째, Polenchar등의 연구에서는 피험동물이 과제를 수행할 때 도구적 수반성을 학습해야 할뿐만 아니라 고전적 수반성을 학습해야 하는 것이 중요한데 소뇌손상동물은 고전적 수반성을 학습하는데 결함이 야기되어 그 과제의 습득이나 파지에 결함을 나타낼 수 있다. 반면 본 연구의 실험 1과 실험 2에서 사용한 과제에서는 소리 경고 신호와 전기쇼크간의 고전적 수반성은 별로 중요하지 않다. 통제집단에 속한 피험동물이거나 소뇌손상집단에 속한 피험동물이거나 간에 대부분의 피험동물이 과제습득시 전기쇼크를 받고 지렛대를 눌러 전기쇼크를 중단시켰다. 실험 1의 결과, 중간핵과 치상핵이 완전히 손상된 동물중에서 손상전 습득기간에 소리자극에 대해 지렛대누르기 반응을 보인 피험동물은 손상후에도 거의 비슷한 율로 소리자극에 반응하였으며 소뇌심부핵 불완전손상군이나 유사시술통제군 동물들도 소리자극에 대해 반응하는데 비슷한 양상을 나타내었다. 또한 실험 2에서도 세집단에 속한 대부분의 피험동물들이 전기쇼크를 받고 지렛대를 눌러 전기쇼크를 중단시켰으며 몇마리는 소리신호에 대해 지렛대를 눌러 반응하였다. 그렇기 때문에 실험 1과 실험 2의 과제를 습득하고

수행하는데에는 단순한 고전적 수반성은 중요한 위치를 차지하지 못하고 도구적 수반성이 중요한 역할을 하기 때문에 Polenchar등(1985)의 연구결과와 본연구의 실험 1과 실험 2의 결과간에 차이가 나는 가능성을 생각할 수 있다.

둘째 가능성으로는 Polenchar등의 연구에서는 피험동물로 토끼를 사용하고 본연구에서는 쥐를 사용하여 피험동물의 종의 차이로 인한 소뇌기능의 차이를 생각할 수 있다. 그러나 소뇌수준에서는 토끼와 쥐와는 종간에 기능차이가 크게 없는 것으로 보이기 때문에 이와 같은 가능성은 희박한 것으로 생각된다. 사실 토끼의 순막반응이나 다리굴곡반응의 고전적 조건화에서 소뇌의 치상-중간핵이 중요한 뇌구조물로 나타난 결과(김기석·윤영화, 1987; Foy, Steinmetz, & Thompson, 1984; Lincoln et al 1982; McCormick, & Thompson, 1984; Thompson, Clark, Donegan, Lavond, Lincoln, Madden, Mamounas, Mauk, McCormick, & Thompson, 1984)와 마찬가지로 Skelton의 연구(1988, 1989)에서 쥐가 눈꺼풀조건화를 습득, 파지하는데 소뇌가 중요한 신경구조물로 나타났다.

세번째 가능성으로는 순막 조건반응의 경우, 순막과 관련된 신경실체는 대단히 국제화되어 있으나 쥐의 지렛대 누르기 반응의 조건화에서는 오른쪽 앞발로 누르도록 훈련시키지만 양쪽 앞발을 모두 사용하는 피험동물이 많고 또 뛰면서 지렛대를 누르기 때문에 지렛대 누르기 반응에 관련될 수 있는 신체부위와 소뇌부위가 좀 더 넓을 것이다. 그렇기 때문에 지렛대누르기 반응의 도구적 혐오조건화 역시 소뇌에서 형성되나 본 연구에서 사용한 목표부위인 중간핵과 치상핵의 양측손상으로는 지렛대를 누르는 도구적 조건화의 학습과 결정적으로 관련된 모든 부위를 손상시키지 못하기 때문에 본 연구과제의 습득과 파지에 영향을 미치지 못했을 가능성이 있다. 그런데 본연구에서 손상한 부위인 소뇌심부핵 중간핵과 치상핵은 소뇌의 출력부위이기 때문에 조건화동안 기억흔적이 중간핵과 치상핵에서 형성되거나 그와 관련된 소뇌피질에서 형성되거나 간에 소뇌 심부핵손상으로 과제의 습득과 파지에 결함이 나타나야 한다. 그렇지만 본연구에서 가한 손

상으로는 소뇌심부핵중 실정핵은 남아있어서 기억흔적이 실정핵이나 그에 관련된 소뇌피질에서 형성된다면 본 연구에서 가한 소뇌손상으로는 과제에 결함이 야기되지 않을 수 있다. 그러나 실정핵과 그와 관련된 소뇌피질은 주로 평행감각과 관련되기 때문에 이런 가능성은 적을 것으로 생각된다. 사실 피험동물 중 한마리는 전정핵이 일부 손상되어 자세에 이상이 생겨 바로 서 있지도 못하였으나 학습준거에 조금 느리지만 도달하였다.

본 연구의 실험 1과 실험 2의 결과로, 도구적 혐오조건화에서는 고전적 혐오조건화에서와는 달리 학습의 결정적인 신경회로에 소뇌가 포함되지 않는 것으로 해석된다. 여기에 대한 대안적 해석으로 도구적 혐오조건화에 소뇌가 중요하나 기억이 형성되는 신경회로에 소뇌이외의 다른 신경구조물로 구성된 병렬회로가 있어 소뇌손상만으로는 도구적 혐오조건화의 습득, 저장 및 파지에 결함을 야기시키지 않을 수 있다는 것이다. 그러나 본실험만으로는 이런 가능성을 배제할 수 없다.

실험 1과 실험 2의 결과로 도구적 혐오조건화에서는 순막조건화와 같은 고전적 조건화에서와는 달리 소뇌손상이 조건화의 학습 및 파지에 영향을 미치지 않았다. 그렇다면 도구적 조건화에서는 소뇌가 고전적 조건화학습의 경우만큼 결정적으로 관련되지 않는다고 결론지을 수 있다. 이런 결과는 기본적인 연합학습을 고전적 조건화와 도구적 조건화로 구분한 Miller와 Konorski(1928), Mackintosh(1983)의 견해와 일치하며 두조건화는 신경실체에서도 역시 독립되어 있다고 결론지을 수 있다.

참고문헌

- 김기석·윤영화(1987). 조건반사의 신경실체에 관한 연구: 소뇌 치상-중간핵과 단소엽의 기능. **한국심리학회지**, 6(2), 109-120.
- 류재욱·김기석(1989). 외측 망상핵의 전기자극을 조건자극으로 사용한 조건반응의 고전적 조건화. **한국심리학회지(일반)**, 8(1), 44-55.
- 문양호·김기석(1989). KA를 사용한 소뇌피질 단소엽의 손상이 고전적 순막조건화에 미치는 효

- 과. 한국심리학회지(생물 및 생리), 1, 1-9.
- 윤영화 · 김기석(1989). 하울리브 손상이 순막조건 반응의 파지 및 전이훈련에 미치는 효과. 한국심리학회지(생물 및 생리), 1, 34-39.
- 이강준 · 김기석(1989). 고전적 조건반응에서의 하울리브의 기능. 한국심리학회지(일반), 8(1), 56-66.
- Atnip, G. W.(1977). Stimulus - and response - reinforcer contingencies in autoshaping, operant, classical and omission training procedures in rats. *Journal of Experimental Analysis of behavior*, 28, 56-69.
- Clark, R. E., Brown, D. J., Thompson, R. F., & Lavond, D. G.(1990). Reacquisition of classical conditioning after removal of cerebellar cortex in Dutch belted rabbits. *Society for Neuroscience Abstracts*, 16, 271.
- 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 behaviorial and hippocampal neuronal responses. *Society for Neuroscience Abstracts*, 8, 22.
- Donogan, N. H., Lowery, R. W., & Thompson, R. F.(1983). Effects of lesioning cerebellar nuclei on conditioned leg - flexion responses. *Society for Neuroscience Abstracts*, 9, 331.
- Foy, M. R., Steinmetz, J. E., & Thompson, R. F.(1984). Single unit analysis of cerebellum during classically conditioned eyelid response. *Society for Neuroscience Abstracts*, 10, 122.
- Hardiman, M. J., Glickstein, M., & Yeo, C. H.(1988). Kainic acid lesions of the cerebellar cortex abolish the classically conditioned nictitating membrane response of the rabbit. *Society for Neuroscience Abstracts*, 14, 784.
- Harvey, J. A., Yeo, C. H., Welsh, J. P., & Roman, A. G.(1990). Recoverable and non recoverable deficits in conditioned responses(CRs) after cerebellar cortical lesions. *Society for Neuroscience Abstracts*, 16, 268.
- Lavond, F. G., Steinmetz, J. E., Yokaitis, M. H., & Thompson, R. F.(1987). Reacquisition of classical conditioning after removal of cerebellar cortex. *Experimental Brain Research*, 67, 569-593.
- Lincoln, J. S., McCormick, B. A., & Thompson, R. F.(1982). Ipsilateral cerebellar lesions prevent learning of the classically conditioned nictitating membrane/eyelid response. *Brain Research*, 242, 190-193.
- Locurto, C., Terrace, H. S., & Gibbon, J.(1976). Autoshaping, random control, and omission training in the rat. *Journal of experimental analysis of behavior*. 26, 451-462.
- Mackintosh, N. J.(1983). *Conditioning and associate learning*. Clarendon Press, Oxford, Oxford University Press.
- McCormick, D. A., & Thompson, R. F.(1984). Neuronal Responses of the rabbit cerebellum during aquisition and performance of the classically conditioned nictitating membrane - eyelid response. *Journal of Neuroscience*, 4, 2811-2822.
- McCormick, R. A., Steinmetz, J. E., & Thompson, R. F.(1985). Lesions of the inferior olive complex cause extinction of the classically conditioned eyeblink response. *Brain Research*, 359, 120-130.
- Miller, S.& Konorski, J.(1928). Sur une forme particuliere des reflexes conditionels. C. R. SeamcSp/Bop/99, 1155-1157.
- Mintz, M., Yun, Y., Lavond, D. G., & Thompson, R. F.(1988). Unilateral inferior Olive NMDA lesion leads to unilateral deficit in acquisition of NMR classical conditioning. *Society for Neuroscience Abstract*, 14, 783.
- Polenchar, B. E., & Patterson, M. M.(1984). Cerebellar deep nuclei lesions abolish or impair an instrumental avoidance response in rabbit. *Society for Neuroscience Abstracts*, 10, 123.
- Polenchar, b. E., Patterson, M. M., lavond, D. G., &

- Thompson, R. F.(1985). Cerebellar lesions abolish an avoidance response in rabbit. *Behavior and Neural Biology*. 44, 221 - 227.
- Sheffield, F. D.(1965). Relation between classical conditioning and instrumental learning. In *Classical conditioning: a symposium*(ed. W. F. Prokasy) pp. 302 - 322. Appleton - Century - Crofts, New York.
- Skelton, R. W.(1988). Transection of the middle cerebellar peduncle abolishes classically conditioned eyelid responses in the rat. *Society for Neuroscience Abstracts*. 14, 784.
- Skelton, R. W.(1989). Lesions of deep cerebellar nuclei selectively abolishes conditioned but not "spontaneous" eyeblinks in rats. *Society for Neuroscience Abstracts*, 15, 640.
- Thompson, R. F., Clark, G. A., Donegan, N. H., Lavond, D. G., Lincoln, J. s., Madden, J. IV., Mamounas, L. A., Mauk, M. D., McCormick, D. A., & Thompson, J. K.(1984). Neural substrates of learning and memory: A "multi - trace" view. In G. Lynch., J. L. McGaugh, & N. M. Weinberger(Eds.) *Neurobiology of learning and memory*(136 - 164). The Guilford Press, London.
- Thompson, R. F., & Donegan, N. H.(1986). The search for the engram. In J.Martinez and R. P. Kesner(Eds.) *Learning and memory. A biological view*. (pp 3 - 39). Academic Press Inc.
- 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., Glickstein, M.(1985b). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit. II. Lesions of the cerebellar cortex. *Experimental Brain Research*, 60, 99 - 130.
- Voneida, T. F. Jefford - Christie, D., & Bogdanski, R.(1989). Effect of inferior olive lesions and olivocerebellar tractotomy on a conditioned limb flexion response in the cat. *Society for Neuroscience Abstracts*. 15, 639.

**Effects of Bilateral Cerebellar Lesions on Aversive
Instrumental Conditioning of the Rat**

Young-Hwa Yun, Ki-Suk Kim and Mahn-Young Lee

Korea University

Classical conditioning of the nictitating membrane response of rabbits has been shown to be critically upon the cerebellum. The present study was conducted to answer the question of whether the cerebellum is also critically involved in the acquisition and retention of aversive instrumental conditioning of the rat. In experiment 1, all animals were trained to press a lever in order to avoid or escape electric shock. When animals press the lever during the tone signal or during the shock following the tone, the tone and shock is discontinued. After training, subjects of experimental group were lesioned bilaterally at the cerebellar interpositus and dentate nuclei. Six animals that were lesioned bilaterally at the interpositus and dentate nuclei and six animals lesioned at the surrounding areas displayed good retention as well as seven control animals that were sham-operated. In experiment 2, fourteen animals of experimental group were lesioned bilaterally at the interpositus and dentate nuclei bilaterally and seven control ones in the acquisition of the task. The results indicate that the cerebellum is not a critical neural substrate in the aversive instrumental conditioning of the rat.