

고전적 순막 조건화 동안의 해마 뇌전도와 다단위 활동

이두현 · 김현택 · 류재욱 · 김기석

고려대학교 심리학과

해마에서만 발견되는 뇌전도는 낮은 주파수, 높은 진폭의 특징을 갖고 동기화가 잘 이루어져 마치 정현파에 가까운 형태를 보인다. 이러한 뇌전도에 대해 서파리듬 또는 θ 파라 부르고 전기 생리학적인 연구가 많이 진행되고 있다. θ 파의 주파수 특성, 발생기전, 행동과의 관련성 등에 대해 집중적 연구가 이루어졌고, 그러한 연구를 기초로 θ 파의 기능에 관한 여러 가설이 도출되었다. 본 연구에서는 이러한 해마의 서파리듬이 행동과 어떤 관계를 갖고 있는지를 알아보기 위하여 토끼의 순막반응을 고전적으로 조건화시키는 동안에 미리 해마에 삽입한 전극으로부터 뇌전도와 다단위활동을 기록하였다. 해마 서파리듬에 대해서는 주파수 분석을 실시하고 다단위 활동은 시간 단위당 발화 횟수를 측정하여 조건화과정과의 관련성을 살펴보았다. 실험 결과, 해마의 다단위 활동은 순막의 조건 반응과 높은 상관관계를 보여주었다. 해마 서파리듬은 조건화 절차와 관계없이 조건자극, 무조건자극 제시 기간에 제2유형인 4.5Hz의 감소와 제1유형인 7.8Hz의 증가를 보였다. 이는 해마 서파리듬의 기능이 조건화된 반응보다는 조건자극과 무조건자극의 제시와 관련이 있음을 시사하는 것이었다. 이러한 결과를 해마 θ 파의 기능에 관한 여러 가설에 비추어 논의하였다.

해마에 관한 전기 생리학적 연구중에는 해마의 뇌전도에 초점을 맞춘 연구들이 있다. 이 해마의 특징적 뇌파는 진폭이 매우 높고, 주파수대가 3-12Hz로서 정현파에 가까우며 동기화가 잘 되어 있다. 이같은 특징으로 다른 구조물들에서 관찰할 수 있는 뇌전도와는 구분이 되며 그 신호의 크기가 커서 두개골이나 두피에서도 측정이 가능하다 (Landfield, 1977; Ranck, 1973). 그래서 이러한 뇌파를 서파리듬, 또는 θ 파라 부르고 있다. 이 θ 파에 대한 연구는 크게 세종류로 구분되는데 첫째는 발생기전에 관한 연구로, 이들 연구에 따르면 뇌간—망상체에서 올라오는 신호가 내측 중격을 거쳐 해마의 CA 1 영역과 치상회 영역에서 θ 파로 발전

한다고 한다. 이때 내측 중격은 박자잡이 역할로서 θ 파의 주파수 특성을 결정한다(Bland & Whishaw, 1976; Holsheimer, Boer, Silva, & Rotterdam, 1982; leung, Silva, & Wadman, 1982; Winson, 1974). 또한 이렇게 망상체, 내측 중격, 해마로 이어지는 연결은 다시 외측 중격으로 이어져 전체가 하나의 고리를 형성하게 되고 이 고리 안에 있는 전체 구조물들이 모두 관여하여 θ 파를 발생시킨다고 한다(O'keefe & Nadel, 1978). 두번째 행동과의 상관 연구로 θ 파가 어떤 행동에 수반해서 나타나는가를 보는 것이다. 종간의 차이는 있지만 대체적으로 이러한 θ 파는 먹기, 마시기, 하품하기 등과 같은 자동적(automatic) 행동시는 감소하고 보행, 정위반응,

자세조정, 탐색행동등과 같은 자발적(voluntary) 행동이 전형적인 잘 동기화된 θ 파가 나타났다(Black, Young, & Batenchuk, 1970; Buzsaki, Haubenreiser, Grastyan, Czopf, & Kellentyi, 1981; Coleman & Lindsley, 1977; Feder & Ranck, 1980; Vanderwolf & Leung, 1983). 특히 대부분의 연구에서 θ 파가 주파수대에 따라 두종류로 구분을 하는데 6-12Hz의 잘 동기화된 뇌전도를 제1유형 θ 파라 하고 제1유형 행동인 의도적 도는 유목적 행동과 관련이 있으며 4-7Hz의 잘 동기화된 뇌전도를 제2유형 θ 파라 하고 제2유형 행동인 자동적 행동과 관련이 있다고 한다(Miller, 1989; Vanderwolf et al., 1983). 또한 행동과의 상관 연구들 중에는 피험동물에게 학습을 시키면서 θ 파의 변화를 관찰한 결과도 있는데 보통은 학습이 진행되면서 제1유형 θ 파가 증가를 하다 학습이 어느 정도 이루어지고 나면 다시 감소함을 보여 주었다. 이는 θ 파가 학습과정과 관련이 있음을 보여 주는 것이다(Feder et al., 1973). 그러나 이러한 연구는 상관관계를 이용한 연구여서 θ 파와 행동간의 직접적 인과관계를 입증할 수 없다는 제한점이 있다. 세번째는 바로 이러한 상관연구의 제한점을 보완한 연구로 손상, 또는 자극에 의한 연구들이다. 이들 연구는 θ 파를 발생시키는 고리를 이루는 구조물중 해마이외의 구조물을 손상하거나 자극을 한다음 해마에서 θ 파의 변화를 관찰하였다(Bland & Bland, 1986; Berry & Thompson, 1979; Coleman & Lindsley, 1975; Landfield, 1977; Robinson & Vanderwolf, 1978; Urban & Wied, 1976). 내측 중격을 손상하거나 θ 파의 주파수대를 훨씬 넘어서는 고주파 전기자극을 가하면 해마의 θ 파가 붕괴되었고 내측 중격을 θ 파의 주파수대와 비슷한 저주파 전기자극으로 자극을 하거나 뇌간—망상체를 높은 주파수의 전기자극으로 자극을 하면 해마에서 θ 파가 유발되었다. 또한 이러한 직접적인 θ 파의 조작은 동물의 행동에도 영향을 미치는 것으로 나타났다. 즉, θ 파의 붕괴는 고전적 자연조건화를 자체시켰고(Berry 등, 1979), θ 파의 유도는 학습을 촉진시켰다(Landfield, 1977). 이러한 실험 결과들로부터 해마 θ 파의 기능에 관한 가설들이 도출된 바, 일반적 각성, 주의 기제,

억제, 동기, 자극처리, 종특유의 행동, 습득과 파지, 응고화 가설등으로 다양하다(Landfield, 1977). 또한 이러한 가설들은 해마 손상 연구로부터 나온 가설들과도 비슷하다.

이러한 연구들 중 두번째인 행동과의 상관 연구들 중에는 특히 동물의 학습과정과의 관련성을 찾고자 하는데 고전적 조건화(Buzsaki, Grastyan, Tveritskaya & Czopf, 1979; Buzsaki et al., 1981), 도구적 욕구조건화(Coleman et al., 1977), 능동회피 학습(Gralewicz, 1981) 등을 수행하면서 해마 뇌전도의 변화를 관찰한 연구들이 있었다. 그러나 그 결과는 Vanderwolf등(1983)이 해마의 뇌전도를 단순한 동물의 자발적 행동과 관련지웠던 결과와는 차이가 났다. 즉, Buzsaki등(1981)은 고양이에게 음식을 얻기위해 지렛대를 누르도록 훈련시키는 욕구적 도구 조건화에 보상시행에 대한 변별자극인 S^D 를 도입했는데, 그 결과 지렛대를 누르는 행동보다는 S^D 를 제시했을 때 그 S^D 에 대한 반응으로 해마 뇌전도의 주파수가 더 증가함을 관찰하였다. 이러한 결과는 해마의 θ 파는 행동자체, 또는 학습과 관련이 있기보다는 유목적 행동을 사전에 준비하는 단계로서의 자극처리, 또는 일반적 각성이나 주의기제와 관련되어 있음을 시사하는 것이었다. 그러나 이러한 연구 결과는 주로 쥐나 고양이를 대상으로 도구적 조건 형성을 과제로 사용하였으며 통제집단의 설정도 없었다. 예를들어 Buzsaki등(1981)의 실험에서 변별자극이 아닌 무관자극을 제시하는 집단이 없었기 때문에 S^D 에 대한 뇌전도 주파수의 증가가 순전히 자극처리과정으로서 나타나는 것인지 아니면 학습된 반응의 하나로 나타나는 것인지를 확인할 수 없었다.

이에 본 연구는 학습모델로서 잘 정립된 토끼의 고전적 순막조건화 동안에 해마의 뇌전도 변화를 관찰함으로서 Buzsaki등(1980)의 결과를 재확인하고자 하였다. 즉, 첫번째 실험 목적은 토끼의 고전적 순막 조건화동안의 해마 뇌전도 특성을 밝힌 연구가 없었기 때문에 해마 뇌전도에 대한 주파수 분석을 통해 그 결과가 다른 종, 다른 학습과제를 사용한 결과와 일치하고 있는가를 확인하는데 있다. 순막조건화 연구중 Weisz등(1982)의 연구가 있었지

만 해마 뇌전도에 촛점을 맞추기보다는 해마의 LTP와 다단위 활동을 주로 관찰하였고 뇌전도에 대한 주파수 특성 분석도 없었다. 두번째 목적은 조건자극과 무조건자극을 무관하게 제시하는 통제집단을 설정하여 해마 뇌전도의 학습과정과의 관련성을 검증하고자 했다. 그리고 세번째 목적으로는 순막의 조건반응 형태와 유사한 발화 형태를 보이고 있는 것으로 보고된 해마의 다단위 활동을 동시에 측정하여 해마 뇌전도와의 관련성을 보고자 하였다.

방 법

피험동물

백색종 뉴질랜드산 토끼로서 시술 시작시 체중이 1.8kg - 2.4kg인 수컷 14마리를 사용하였다. 각 피험동물들은 배쌍집단과 비배쌍집단으로 무선배치 시켰고 실험기간동안 개별장에 수용하여 충분한 물과 먹이를 공급하였다.

시술

시술 12시간전에 피험동물의 물과 먹이를 박탈하였다. 시술시 클로르프로마진(chlorpromazine, 4mg/kg)을 피하 주사하고 30분후에는 기도 유지를 위해 아트로핀(atropine, 0.5mg/kg)을 피하주사했다. 이로부터 30분 후에 티오펜탈(thiopental, 60mg/kg)을 귀의 주변 정맥에 주사하여 마취시켰다. 마취된 토끼를 스테레오택식 기구에 고정시킨 후 두피를 절개하여 두개골을 노출시켜 정중선 및 수평을 맞추고 전정(bregma)이 람다(lambda)보다 1.5mm 높도록 조정하였다. 그리고 오른쪽 배측해마에 기록용 전극을 심기 위해 치과용 드릴로 두개골에 구멍을 뚫고 그 구멍 주변에 세계의 구멍을 뚫어 접지용 나사를 끼워 넣고 접지용 선을 연결하였다. 기록 지점의 좌표는 전정을 중심으로 후측 4.0mm, 우측 3.0mm, 복측 6.6mm로서 해마의 치상회에 해당하는 지점이었다. 이 지점은 예비실험을 통해 해마의 뇌전도가 가장 잘 기록되는 곳으로 결정하였다. 목표부위에 삽입할 전극은 곤충용 펀을 이용하였는데 에폭시로 절연하였고 전극의 끝은 절연과정에서 적당

한 정도로 자연 노출되었다. 이는 혼미경 관찰과 전극의 임피던스를 측정함으로서¹⁾ 확인되었는데 측정 결과 임피던스는 1 - 3MΩ이었다. 전극을 목표부위로 삽입한 후 오실로스코프를 통해 뇌전도와 다단위 활동을 관찰하면서 약간의 조정을 거쳐 기록이 가장 잘되는 지점을 최종 목표부위로 하였다. 최종 목표부위가 결정되면 전극과 접지선을 3핀 소켓에 연결하고 치과용 시멘트로 고정하였다. 시멘트가 완전히 굳은 뒤 절개 부위를 봉합하고 감염을 막기 위해 가나마이신(kanamycin, 25mg/kg)을 주사하였다. 시술후 7일에서 11일의 회복기간을 둔 후 조건화를 실시하였다.

조건화장치

이두현과 김기석(1986)이 제작한 토끼 고정장치를 개량하여 사용하였고 순막반응의 측정은 미세토크 전위차계를 이용하였다. 즉, 순막의 움직임은 직선운동을 하는데 순막에 미리 봉합해놓은 명주실고리를 통해 전위차계의 축에 연결된 막대에 운동을 전달하고, 그 막대의 직선운동은 전위차계의 축을 회전시키므로 전위차계에 전압변화를 일으킨다. 이 전압변화를 A/D 변환기를 통해 1초당 256회의 비율로 표집하여 IBM AT 호환기종에 입력을 시키고 조건화가 끝난 후 반응개시시간, 조건반응과 무조건반응의 최대 진폭을 계산하였다. 이때 순막의 1mm의 움직임은 약 0.03V이다. 그리고 순막이 0.5mm이상 움직였을 때를 반응으로 간주하였다.

조건화는 전자파 차폐실에서²⁾ 한번에 한마리씩 실시하였다. 이는 조건화시 뇌의 전기적 활동을 기록하는데 있어서 외부 전자파를 차단하는데 그 목적이 있다. 조건자극은 소리자극으로 1KHz의 사각파를 85dB의 크기로 제시하였다.³⁾ 무조건자극은 공기분사를 사용하였는데 압축펌프를 이용하여 압축공기를 만들어 소형 압축공기 탱크에 저장하였다가 100g/cm²의 압력으로 분사하였다. 조건자극과 무조건자극의 제시는 개폐 조절기를 통하여 IBM AT 호환기종으로 통제하였다. 이상의 자료 수집과 통제 프로그램은 이 두현과 김기석(1986)에서 사용한

1), 3) 김현택 제작 2) 이강준 김현택 제작

프로그램을 Turbo C 언어로 IBM AT 호환기종에 맞게 수정하여 사용하였다.

기록장치

시술시 삽입한 전극에 WPI 전단 증폭기를 연결하여 내장된 대역폭 통과 여과기를 1Hz - 3KHz로 설정하여 1차 증폭을 한 후 그 신호를 2대의 차동증폭기로 입력하였다. 2대의 차동증폭기중 1대는 Tektronix제품(5A22N)으로 대역폭 통과 여과기를 1KHz로 설정하여 다단위 활동을 기록하였고 또 1대의 차동증폭기는⁴⁾ 대역폭 통과 여과기를 1 - 30Hz로 설정하여 뇌전도를 기록하였다. 이렇게 2차 차동 증폭기를 거친 각 신호를 A/D 변환기로 입력하여 다단위활동은 초당 1024회, 뇌전도는 256회의 비율로 표집하여 IBM AT 호환기종에 입력하였다. 이렇게 입력이 된 자료는 조건화가 끝난 후 시간 단위(bin) 당 발화 횟수를 계산해 내었고 약 16msec를 한 시간 단위로 하는 히스토그램을 그려 순막반응과 비교하였다. 이 상의 자료수집과 분석 프로그램 역시 Turbo C 언어로 작성하였다. 뇌전도의 주파수 분석 프로그램은 Emerson(1988)의 고속 푸리에 변환(FFT) 프로그램을 참조하여 작성하였다. 조건화장치와 기록장치의 배치도는 그림 1과 같다.

조건화절차

조건화와 신경활동의 만성적 기록은 1회기의 순응기간과 5회기의 조건화 기간으로 행하였다. 한 회기는 60시행으로 이루어져 있으며 시행간 간격은 30 - 50초 범위에서 무선적으로 변화시켰다. 조건자극의 제시기간은 600msec, 무조건자극의 제시기간은 100msec였고 조건자극의 개시부터 무조건자극의 개시까지의 기간인 자극간 간격은 500msec로서 조건자극과 무조건자극이 함께 끝나는 자연조건화를 사용하였다. 반면에 비배상집단의 경우 조건자극과 무조건자극은 제시기간은 같았으나 실험집단의 경우처럼 배상시켜 제시한것이 아니라 두 자극이 전혀 상관없이 한 자극만 단독으로 제시되는 시행으로 구성되어 있다. 즉, 조건자극 단독, 무조건자극 단독 시행은 무선적 순서로 각각 60회씩 제시하는 것을 한 회기로 하였다. 조건화동안의 신경 활동은 시행 시작전 1초부터 시작하여 2초 동안 기록하였다.

조직검사

6회기의 조건화절차가 모두 끝난 동물은 다음날 클로랄 하이드레이트 1g으로 깊게 마취 시킨뒤 삽입한 전극의 위치를 확인하기 위한 표지 손상(2mA

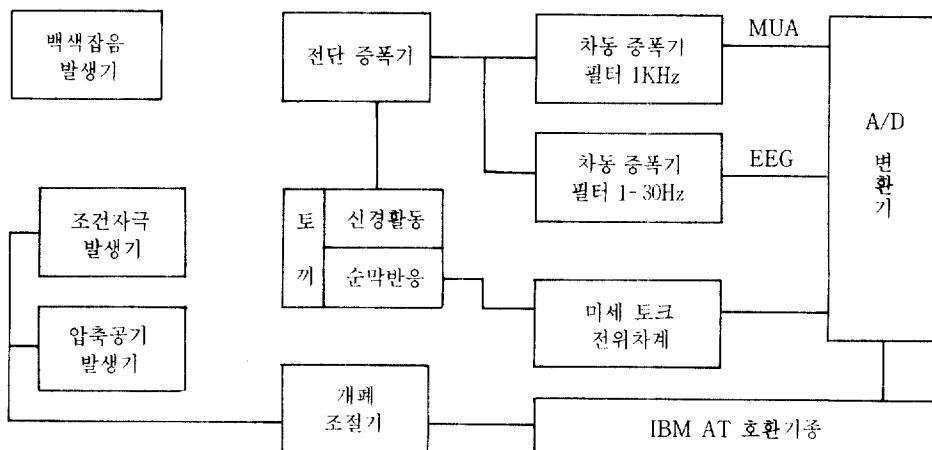


그림 1. 실험 장치의 배치도

4) 김현택 제작

DC, 1분)을 시켜 0.9% 생리식염수와 10% 포르말린으로 환류하였다. 환류 후 뇌를 꺼내어 10% 포르말린 용액 속에 보관하였다가 검사 1일전에 10%의 sucrose 용액 속에 담구어 두었다. 그후 냉동절편기 (Leitz Cryostat 1720)로 $25\mu\text{m}$ 두께로 절편을 내어 thionin 염색을 하여 전극이 위치했던 지점을 확인하였다.

결 과

조직검사 결과

조직검사는 절편을 내면서 전극 첨단의 위치를 확인하여 뇌도감에 표시하였다. 검사결과는 그림 2에서 보여주는 것처럼 전극 첨단의 위치는 전반적으로 치상회에 한정되어 있었다.

기록분석 결과

실험 도중 비배쌍 집단의 피험동물중 2마리가 사망하여 자료에서 제외시켰다. 자료 분석방법은 다음과 같다. 그림 3은 1회기(순응기간)에서 6회기까지의 분석결과를 나타내고 있는데 가장 아래쪽에 각 주파수 성분의 백분율이 1 - 15Hz까지의 스펙트럼으로 조건자극 제시후 기간으로 나누어 각 기간마다

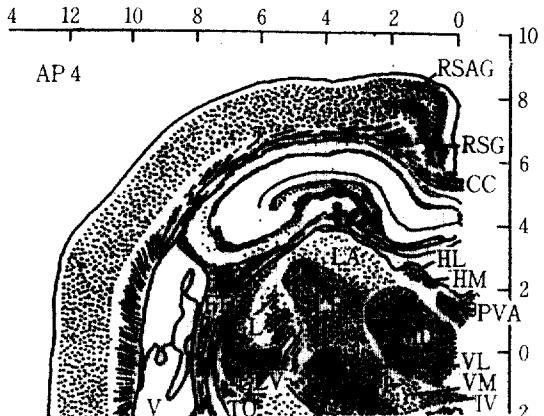


그림 2. 전극 첨단의 위치를 표시한 뇌도감

주파수 분석을 하여 1 - 15Hz까지의 진폭을 구하여 한 회기 60 시행분을 평균하여 나타내었다. 따라서 그림 3에서는 좌측부터 자극제시전 기간, 조건자극 제시기간, 무조건자극 제시후 기간에 따른 주파수 성분의 백분율 스펙트럼이다. 이 백분율은 각 주파수의 진폭을 전체 주파수 총합으로 나누어 100을 곱해준 값이다. <그림 3>의 중간부분은 다단위 활동의 히스토그램으로 이는 매 시행마다 약 4msec를 한 시간단위(bin)로 하는 시간단위당 발화횟수를 측정

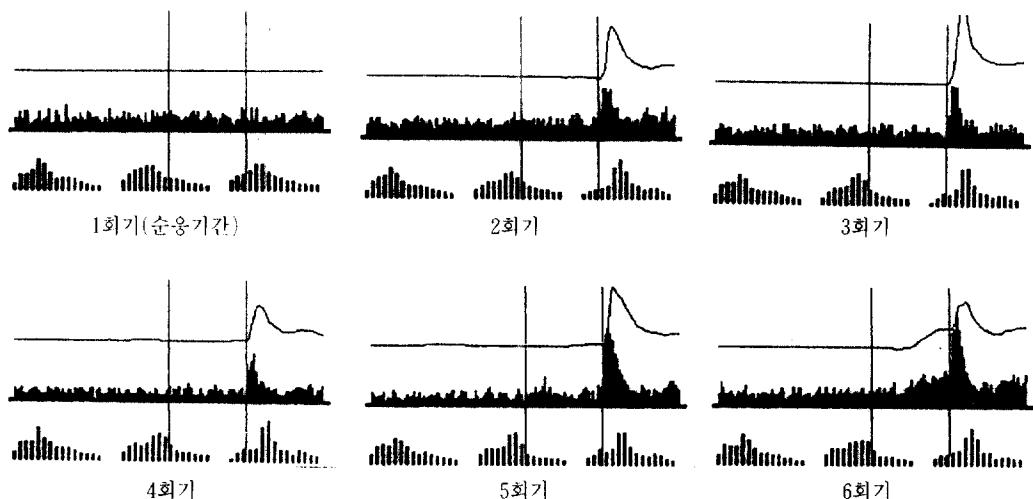


그림 3. 배쌍집단에 속한 한 피험동물의 순막반응, 다단위활동, 뇌전도의 주파수성분 백분율 히스토그램. 한 회기는 2초간의 자료이고 수직선 두개는 각각 조건자극과 무조건 자극의 제시시점을 표시.

하였고 한 회기 60시행분을 합산하여 약 16msec를 한 시간단위로 하는 히스토그램으로 나타낸 것이다. 그리고 맨 위의 그림은 60 시행분의 순막반응 측정치를 평균한 것이다. 그래서 분석은 이 회기별 결과를 가지고 실시하였다.

그림 3에서 다단위 활동을 살펴보면 조건반응이 형성되기 전에는 조건자극 제시기간에 발화의 증가가 나타나지 않다가 6회기에서처럼 조건반응이 잘 학습되었을 때는 다단위 활동의 증가가 순막반응의 진행형태와 유사하게 진행됨을 알 수 있다. 다단위 활동 증가의 개시는 순막반응의 개시를 앞서는데 이 시간차이를 상쇄시키기 위해 6회기 자료에 대해 교차 상관계수를 구하였다. 그림 3에 나타난 피험동물의 경우 0.75였고 배쌍집단의 평균은 0.60($SD=0.11$)이었다. 그림 4는 다단위 활동과 순막 조건반응 사이의 전 조건화 회기에 걸친 상관의 정도를 알아보기 위한 그래프로 조건반응의 최대진폭과 조건자극제시 기간동안의 다단위활동이 평균 발화횟수를 표준점수화 하여 회기에 따른 변화로 나타낸 것이고 이 두값에 대한 상관계수는 .95이었다. ($p < .01$) 이러한 결과로부터 해마의 다단위활동은 학습된 반응과 정적인 관련이 있음을 알 수 있다.

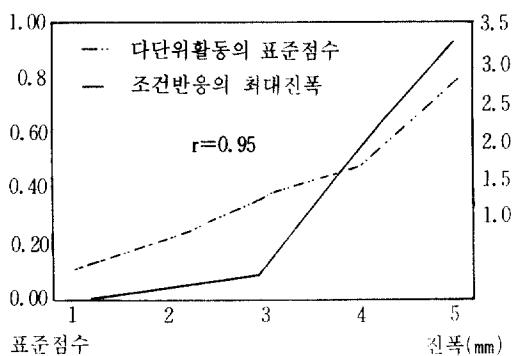


그림 4. 조건반응과 다단위 활동의 회기별 변화

그림 5는 뇌전도의 주파수 백분율이 회기에 따라 변화하는 형태를 회기별, 주파수별로 나타내었다. 그림에서 나타나 있듯이 최종분석은 1-10Hz에 대해서만 실시하였다. 분석은 각 기간별, 주파수별로

집단(2) × 회기(6)의 반복측정 변량분석을 하였다.

각 그래프에서 좌측은 배쌍 조건화집단, 우측은 비배쌍 조건화집단을 나타내는데 자극제시전 기간의 결과를 살펴보면 회기에 따른 주파수 성분 백분율의 변화는 보이지 않고 있다. 그리고 전체 회기에서 5Hz는 배쌍집단이 더 높았고 [$F(1, 24)=7.22, p < .05$], 8Hz는 비배쌍집단이 더 높은 것으로 나타났다 [$F(1, 24)=5.23, p < .05$]. 다음 조건자극 제시기간을 살펴보면 회기에 다른 변화가 뚜렷한데 4Hz [$F(1, 10)=4.64, p < .01$], 5Hz [$F(1, 10)=18.58, p < .01$], 7Hz [$F(1, 10)=14.5, p < .01$], 8Hz [$F(1, 10)=10.85, p < .01$]에서 잘 나타났다. 그래프에서 양집단 모두 4, 5Hz의 감소, 7, 8Hz의 증가가 나타남을 알 수 있다. 마지막으로 무조건자극 제시후 기간의 결과를 살펴 보면 1Hz [$F(1, 10)=22.95, p < .01$], 2Hz [$F(1, 10)=14.77, p < .01$], 3Hz [$F(1, 10)=15.0, p < .01$], 4Hz [$F(1, 10)=16.85, p < .01$], 5Hz [$F(1, 10)=35.44, p < .01$]의 뚜렷한 감소가 있고 7Hz [$F(1, 10)=54.97, p < .01$], 8Hz [$F(1, 10)=12.98, p < .01$]의 뚜렷한 증가가 있었다. 이러한 결과로부터 회기에 따라 변화하는, 또는 실험 처치에 의해 영향받는 주파는 4, 5, 7, 8Hz로 압축이 됨을 알 수 있고 이는 다른 연구들에서 구분한 제1유형 θ 파와 제2유형 θ 파와 일치하고 조건자극이나 무조건자극의 제시에 의해 제1유형 θ 파의 증가와 제2유형 θ 파의 감소가 일어나는 것임을 확인하였다(Miller, 1989; Vanderwolf 등, 1983). 그래서 해마 뇌전도의 유형에 따른 집단 간 차이를 알아보기 위해서 제1유형 θ 파와 제2유형 θ 파로 구분하여 분석하고자 하였다. 즉, 제1유형 θ 파는 7, 8Hz의 합, 제2유형 θ 파는 4, 5Hz의 합으로 하여 분석을 실시하였다.

그림 6은 유형 구분에 따른 자료를 한 그래프에 나타낸 것인데 집단간에는 차이가 없었으며, 집단과 기간, 집단과 회기, 집단과 유형간의 상호작용도 없었다. 그러나 기간에 따른 차이 [$F(2, 20)=24.05, p < .01$], 유형간 차이 [$F(1, 10)=37.69, p < .01$], 회기간의 차이 [$F(5, 50)=13.06, p < .01$]가 나타났다. 그리고 유형과 회기간 [$F(5, 317)=31.26, p < .01$], 기간과 유형간 [$F(2, 317)=277.92, p < .01$]

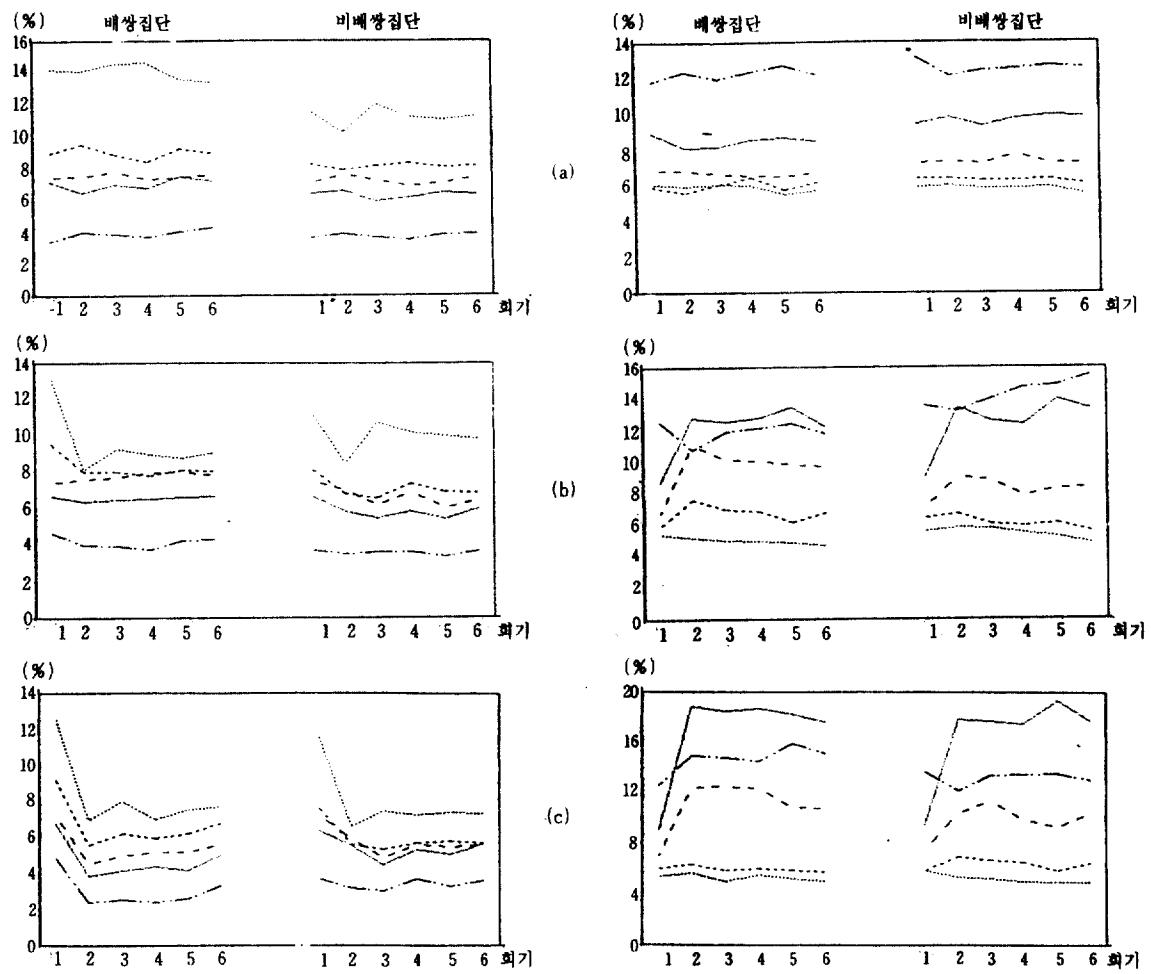


그림 5. 기간별, 주파수 성분별로 나누어 본 회기에 따른 변화. (a) 자극제시전 기간 (b) 무조건자극 제시후 기간
(c) 자극제시전 기간

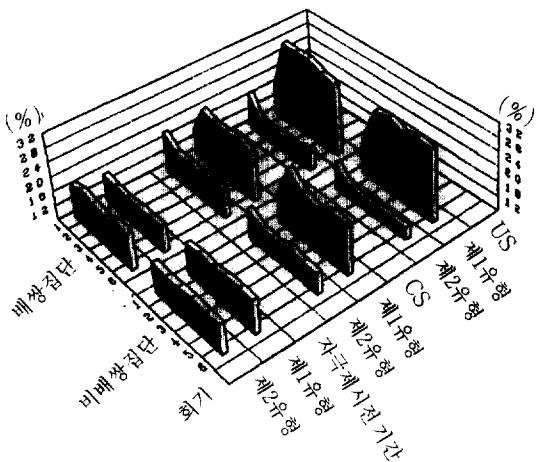


그림 6. 제1유형과 제2유형으로 나누어 본 뇌전도의 기간별 변화. 좌측부터 제2유형, 제1유형을 나타내고 각 기간별로 구분되어 있다. 안쪽은 배상집단, 바깥쪽은 비배상 집단.

$p < .01$] 상호작용 효과가 있었다. 이는 조건화 절차에 상관없이 자극제시에 대한 반응으로 제1유형의 θ 파가 나타남을 의미하고 조건자극 제시기간보다는 무조건자극 제시기간에 더 큰 제1유형 θ 파가 나타남을 의미한다.

논 의

결과분석으로부터 다음과 같은 사실을 알 수 있었다. 첫째 1-10Hz 각각에 대한 분석으로부터 해마 뇌전도의 변화는 4, 5, 7, 8Hz에 집중되고 4, 5Hz와 7, 8Hz의 변화형태가 서로 다르다는 사실을 관찰함으로서 다른 연구들에서 2가지 유형의 구분이 적절함을 확인하였다. 아울러 Miller(1989)에 따르면 제1유형은 6-12Hz, 제2유형은 3-6Hz로 그 구분이 명확치 않았는데 본 연구 결과는 그 구분을 보다 더 명확하게 해 주었다. 즉, 4, 5Hz는 자극제시 기간중에는 감소하였으며, 7-8Hz는 증가하였다. 이는 7-8Hz 성분을 가산하여 제1유형 θ 파로, 4-5Hz 성분을 가산하여 제2유형 θ 파로 분석했을 때도 같은 결과를 나타내었다. 두번째로 제1유형 θ 파는 자극의 제시와 관련이 있었다. 이는 제1유형 θ 파의 자극제시에 따른 증가가 학습조건과는 상관없이 나타난다는 사실로부터 확인할 수 있었다. 이러한 결과는 θ 파는 학습행동과 관련이 있기보다는 동물의 정보처리과정과 관련이 있음을 시사해 주는 것이다. 세번째 결과는 해마 뉴런의 기능과 기타 구조물과의 연결을 통해 하나의 통합체로서 작용한 해마의 기능은 서로 다를 수 있음을 시사한다. 즉, 같은 전극으로부터 기록한 다단위 활동은 학습과정과 정적 상관을 보인 반면에 해마전체의 활동을 나타내고 또한 내측증격, 해마, 외측증격이 고리를 이루고 이 고리에 뇌간—망상체와 후내피질의 활동이 연결됨으로서 나타나는 θ 파는 학습과정과 상관이 발견되지 않았기 때문이다.

그러나 본 연구는 배상조건에서 과도학습 후의 뇌전도 변화를 확인하지 못했다는 제한점 때문에 θ 파의 학습 관련설을 완전히 부정하지는 못한다. 즉, Feder등(1973)의 연구에서와 같이 학습이 잘 형성되면 자동 반응이 될 수 있고 아울러 θ 파의 감소

가 나타나는지를 확인할 수 없었기 때문이다. 이에 앞으로의 연구에서는 동물에게 과도학습을 시킨후 θ 파의 변화를 관찰함으로서 보다 분명히 학습과정과의 관련성을 확인해야 할 것이다.

참고문헌

- 이두현과 김기석.(1986). 순막조건반응에서 배경변화가 잠재적 억제에 미치는 효과. 행동과학연구, 8, 33-43.
- Berry, S. D., Thompson, R. F. (1978). Prediction of Learning rate from the hippocampal electroencephalogram. *Science*, 200, 1298-1300.
- Berry, S. D., Thompson, R. F. (1979). Medial septal lesions retarded classical conditioning of the nictitating membrane response. *Science*, 205, 209-211.
- Black, A. H., Young, G. A., Batenchuk, C. (1970). Avoidance training of hippocampal theta waves in flaxedilized dogs and its relation to skeletal movement. *Journal of comparative and physiological psychology*, 70, 15-24.
- Bland, B. H., Whishaw, I. W. (1976). Generators and topography of hippocampal theta in the anaesthetized and freely moving rat. *Brain research*, 118, 259-280.
- Bland, S. K., Bland, B. H. (1986). Medial septal modulation of hippocampal theta cell discharges. *Brain research*, 375, 102-116.
- Buzaski, G., Leung, L. E., Vanderwolf, C. H. (1983). Cellular bases of hippocampal EEG in the behaving rat. *Brain research reviews*, 6, 139-171.
- Buzsaki, G., Haubenreiser, E., Grastyán, J. C., Kelenyi, L. (1981). Hippocampal slow wave activity during appetitive and aversive conditioning in the cat. *Electroencephalography and Clinical neurophysiology*, 51, 276-290.
- Coleman, J. R., Lindsley, D. B. (1975). Hippocampal electrical correlates of free behavior and be-

- havior induced by stimulation of two hypothalamic hippocampal systems in the cat. *Experimental neurology*, 49, 506 - 528.
- Coleman, J. R., Lindsley, D. B.(1977). Behavioral and hippocampal electrical changes during operant learning in cats and effects of stimulating two hypothalamic hippocampal systems. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 42, 309 - 331.
- Emerson, P. L.(1988). Compact C language fourier analysis on small computers. *Behavioral research methods*, 20, 423 - 426.
- Feder, R., Ranck, J. B.(1974). Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unstrained rats. *Experimental neurology*, 41, 532 - 555.
- Gralewicz, S.(1981). Hippocampal electrophysiological correlations of avoidance behavior in the cat. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 52, 306 - 315.
- Holsheimer, J., Boer, F. H., Lopes da silva, Rotterdam, A.(1982). The double dipole model of theta rhythm generation: simulation of laminar field profiles in dorsal hippocampus of the rat. *Brain research*, 235, 31 - 50.
- Landfield, P. W.(1977). Different effects of posttrial driving or blocking of the theta rhythm on avoidance learning. *Physiology & Behavior*, 18, 439 - 445.
- Leung, L. W. S., Silva, F. H., Wadman, W. J.(1982). Spectral characteristics of the hippocampal EEG in the freely moving rat. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 54, 203 - 219.
- Miller, R.(1989). Cortico - hippocampal interplay: Self - organizing phase - locked loops for indexing memory. *Psychobiology*, 17, 115 - 128.
- O'deefe, J., and Nadel, L.(1978). *The Hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Oxford university press.
- Ranck, J. B.(1973). Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unstrained rats. *Experimental neurology*, 41, 461 - 555.
- Robinson, T. E., Vanderwolf, C. H.(1978). Electrical stimulation of the brain stem in freely moving rats: II. Effects of hippocampal and neocortical electrical activity and relation to behavior. *Experimental neurology*, 61, 485 - 515.
- Urban, I., Wied, D.(1974). A frequency shift in the hippocampal theta activity: an electrical correlate of central action of ACTH analogues in the dog?. *Brain research*, 69, 361 - 365.
- Vanderwolf, C. H., Leung, L. W. S.(1983). Hippocampal rhythmical slow activity: A brief history and effects of entorhinal lesions and phenacyclidine. In W. Seifert(Ed.), *Neurobiology of the Hippocampus*. New York: Academic Press.
- Winson, J.(1974). Patterns of hippocampal theta rhythm in the freely moving rat. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 36, 291 - 301.

**The Hippocampal EEG and Multiple unit Response During Rabbit's
Classically Conditioned Nictitating Membrane Response**

Doo-Hyun Lee, Hyun-Taek Kim, Jae-Uk Rhyu and Ki-Sak Kim

Korea University

This study was investigated to hippocampal θ rhythm and multiple unit response during classical conditioning of rabbit's nictitating membrane response. Hippocampal θ rhythm usually was classified into type 1 and type 2. According to various electrophysiological researches, type 1 θ rhythm was highly correlated with voluntary behavior and type 2 θ rhythm with automatic behavior, but there were studies which assert that type 1 θ rhythm was correlated with sensory information processing. So, this study was an attempt to investigate those results as compared paired conditioning group with unpaired control group. Paired group was presented 500 msec tone CS followed 100msec air puff US after 400msec interstimulus interval. But unpaired group was presented 500msec tone and 100msec air puff independently. There was no difference in distinction of θ rhythm between the two group. Again, there was no correlation between θ rhythm and conditioned response. But, there was high correlation between multiple unit response and conditioned response. The result indicated that type 1 θ rhythm was highly correlated with presentation of tone and air puff in both group. This result suggest that type 1 θ rhythm is correlated with subject's information processing.