

혹질선조로의 감각운동 기능

이 배 환 · 김 기 석

고려대학교 심리학과

본 연구는 외부 자극에 대한 반응 촉진, 곧 감각운동 기능을 외측시상하부(LH) 자체가 담당하는가, 아니면 혹질에서 기시하여 LH를 지나가는 도파민 성 섬유가 담당하는가를 규명하려는 것이다. 이를 위해 쥐들에게 좌측 또는 우측에 뇌 보상을 신호하는 시각 단서를 제시하여 적절한 반응을 하도록 훈련시킨 다음, 양쪽 모두 자극을 제시하거나 양쪽 모두 제시하지 않는 두 가지의 선호성검사를 실시하였다. 이 절차를 바탕으로 먼저 단측 혹질을 보상적으로 자극하여 검사한 후 LH를 뉴런의 세포체만 선택적으로 파괴하는 kainic acid로 손상시켜 다시 검사했다. 혹질을 단측으로 자극하면 쥐들은 자극 부위의 동축 보다는 대축에 제시된 시각 단서에 대해 반응을 더 많이 했다. LH의 세포체를 손상시켜도 이 효과는 영향을 받지 않았다. 이러한 결과는 LH 자체보다 혹질에서 기시하여 LH를 지나 선조체로 투사하는 혹질선조 도파민성 섬유가 감각운동 기능에 관여한다는 것을 시사한다.

외측시상하부(lateral hypothalamus; 이하 LH라 약칭함)는 동기적 행동이 표현되는데 중요한 신경 실체로 생각되어 왔다. 이 부위를 전기적으로나 화학적으로 자극하면 음식과 물의 섭취, 공격성, 성행동을 비롯하여 많은 종특정적 반응을 유발시킬 수 있다(Grossman, 1960; Valenstein, Cox, & Kakolewski, 1970). 반대로 LH를 손상시키면 이러한 행동에 장애가 나타난다(Anand & Brobeck, 1951; Caggiula, Antelman, & Zigmond, 1973; Jimerson & Reiss, 1973; Teitelbaum & Epstein, 1962; Wolgin & Teitelbaum, 1978). 이러한 현상은 지금까지 특정한 동기 상태를 매개하는 LH 회로를 직접 조작한 결과로 간주되었다. 하지만 최근에는 LH가 감각운동 기능이라는 보다 근본적인 과정에 중요한 역할을 할 수 있다는 것이 알려졌다. 여기서 감각운동 기능이란 어떤 외부 자극이 제시될 때 그 자극에 대해 반응을 하거나 아니면 그 자극을 무시하여 외현적인 반응을 보이지 않는 것을 말한다.

LH가 감각운동 기능을 수행한다는 증거는 손상법 및 자극법을 사용한 여러 연구에서 보고되어 왔다. 일찍이 Hess

(1943)는 시상하부와 하시상(subthalamus)이 손상된 고양이 는 손상 부위의 반대쪽에 제시된 시각, 촉각, 고유감각(proprioceptive) 자극을 무시한다는 것을 발견했다. Marshall, Turner 및 Teitelbaum(1971)은 LH가 단측으로 손상된 쥐는 손상부위의 반대쪽에 제시된 시각, 후각, 촉각, 체감각 자극에 대해 정위를 하지 못한다는 것을 보고했다. 그후 Marshall 등(Marshall, 1978; Marshall & Teitelbaum, 1974)은 LH를 손상시켰을 때 음식 섭취, 기어오르기 등에서 장애가 나타나고, 감각이 상실되어 시각, 촉각, 후각 자극에 대한 정위 반응에 장애가 나타나서 감각 무시가 일어난다는 것을 관찰했다.

LH를 손상시키면 감각 무시가 일어나지만 반대로 LH를 자극하면 감각자극에 대하여 반응이 촉진된다는 증거가 있다. Bandler와 Flynn(1971)은 고양이 시상하부의 공격 중추를 전기자극했는데, 이제 고양이는 생쥐가 자극 부위의 동축 눈에 제시될 때 보다 대축 눈에 제시될 때 그 생쥐에게 덤벼들 확률이 더 높았다. 이 결과는 종특정적 행동을 인위적으로 유발시켰을 때 대축에 제시된 감각 자극에 대한 반응

촉진을 관찰한 것이다. 학습된 반응에 대해서도 이와 비슷한 촉진이 일어난다는 증거가 있다. Beagley와 Holley(1977)는 쥐의 시상하부를 자극하는 동안에, 배고픈 쥐가 머리에 부착된 꼬마전구에서 나오는 불빛 신호를 받을 때에만 지렛대를 눌러서 먹을 수 있도록 훈련을 시켰다. 그 결과 쥐들은 전기 자극을 받는 동안에 신호가 자극 전극의 대측 눈에 보이면 지렛대를 눌렀지만, 동측 눈에 보이면 그 신호를 무시하였다. 그리고 최근에 Nakahara와 Ikeda(1984)는 LH를 보상적으로 전기자극하면, 반대쪽 시각자극에 대해서 반응이 촉진된다는 것을 보고했다. LH를 손상시킨 실험과 자극한 연구들로 미루어 볼 때, LH는 자극에 대한 반응성, 다시 말해서 감각운동 기능을 수행하고, 이 감각운동 기체의 음식이나 물의 섭취, 공격 등의 통제에 관여하며, LH의 손상으로 인한 거식증, 거음증 등도 이러한 감각운동 기체의 장애로 일어난다고 할 수 있는 것이다.

한편 감각운동 기능은 LH 자체의 기능이기 보다는 이 부위를 지나가는 섬유계가 수행할지 모른다는 것을 시사하는 증거가 있다. 중추의 monoamine 통로를 지도화한 연구를 보면 상행성 도파민 축삭이 최외측 시상하부에 있는 내포(internal capsule) 첨단에 조밀한 다발로 모여 있다는 것을 알 수 있다(Ungerstedt, 1971a). 그리고 거식증이나 거음증은 LH의 도파민 섬유나 흑질의 도파민 세포체를 6-OHDA(6-hydroxydopamine)로 손상시켰을 때에도 일어날 수 있었다(Ungerstedt, 1971b). 이러한 사실이 시사하는 바는 상행성 도파민 속의 손상이 LH 중후를 일으키는데 관여할지 모른다는 것이다. 바꾸어 말하면 도파민 섬유가 LH를 지나가기 때문에 LH를 자극하게 되면 이 도파민 섬유가 함께 자극되고, 이와는 반대로 손상시키면 이 섬유가 같이 손상되기 때문에, LH의 자극 및 손상 효과가 실제로는 이러한 상행성 도파민 섬유계의 자극 및 손상 효과에 기인할 수 있는 것이다. 따라서 Turner(1973)는 LH 손상으로 인한 감각운동 장애는 LH 자체의 손상 때문이 아니라, 한 반구 내에서 감각 영역과 운동 영역을 연결하는 섬유가 손상되었기 때문이라고 제안했다.

Marshall, Richardson 및 Teitelbaum(1974)에 의하면 6-OHDA를 사용하여 흑질선조로를 양측으로 손상시킨 동물은 섭식의 장애를 보였으며, 또한 감각운동 장애를 보여 운동실조, 경직 등을 나타내었다. 그리고 단측으로 손상시키면 대측에 제시된 시각, 후각, 촉각 등 감각 자극에 대하여 정위를 하지 못했다. Ljungberg와 Ungerstedt(1976), 그리고 Siegfried와 Bures(1978)도 6-OHDA를 사용하여 흑질을

파괴시킨 결과, 그 동물은 대측에 제시된 시각, 청각, 후각, 촉각 등의 감각 자극에 대한 감각 무시가 일어난다는 것을 발견했다. Feeney와 Wier(1979)도 LH와 흑질을 손상시키면 감각 무시가 생기지만, LH의 손상으로 인한 장애는 점차 회복이 되는 반면에, 흑질 및 흑질선조로가 지나가는 내포의 손상으로 인한 감각무시는 시술 후 60일이 지나도 회복되지 않는다는 것을 보고하며 흑질선조로의 중요성을 강조하였다. 또한 Nieoullon, Chéramy 및 Glowinski(1977)는 체성 및 시각 자극을 제시할 때, 흑질과 미상핵에서 동측과 대측의 도파민 방출량이 다른 것을 보고했다. 이로 미루어 볼 때, 손상으로 인한 감각 무시에는 LH를 지나가는 도파민 섬유, 특히 흑질선조로가 관여한다고 할 수 있을 것이다.

흑질선조로가 감각운동 기능 수행에 중요한 역할을 한다는 많은 증거에도 불구하고, 최근 Carli, Evenden 및 Robbins(1985)는 미상핵에 6-OHDA를 주입하여 선조체의 도파민이 단측으로 감소된 쥐는 보상적인 시각 신호에 대한 주의에 있어서 장애를 보이지 않는다는 증거를 제시하고 있다. 이는 미상핵을 전기자극했을 때, 뇌 여러 영역에서 감각 자극에 대한 반응변화가 일어난다는 연구들(Collines & Simonton, 1967; Mckenzie & Gilbert 1972) 및 미상핵 손상으로 인한 감각운동 기능의 장애를 보고한 연구들(Bowen, 1969; Reeves & Hagamen, 1971)과 상치된다. 그러므로 Nakahara와 Ikeda(1984)가 이야기한 바와 같이 LH의 전기자극에 따른 감각자극에 대한 반응 촉진 및 손상에 따른 감각 무시는 시상하부핵 자체 또는 시상하부에서 기시하여 괴질로 가는 연결이 수행하는 것인지, 또는 LH를 지나가는 대측전뇌속, 이중에서도 주로 catecholamine성 섬유인지, 아니면 양자가 모두 관련되는지 불분명해진다. 따라서 LH가 감각운동 기능에 직접 관여하는가, 이 부위를 지나가는 catecholamine성 섬유가 직접 관여하는가, 그렇지 않으면 이 두가지가 모두 관여하는지를 규명해 볼 필요가 있다.

흑질의 감각운동 기능에 관해 6-OHDA를 주입하여 도파민 섬유를 변성시킨 연구 결과는 많이 보고되었지만, 전기적 자극을 사용한 연구는 아직 없다. 본 연구에서는 흑질의 보상적 자극에 따른 도파민계의 활성화로 자극에 대한 반응 촉진이 일어나는가를 알아보기 위해 중뇌의 도파민 세포체가 밀집해 있으며, 흑질선조로가 기시하는 흑질을 보상적으로 자극하여 반대쪽에 제시된 외부 자극에 대한 반응 촉진 효과를 보려 한다. 만일 LH의 자극 및 손상 효과가 LH 자체가 아니라 이 부위를 지나가는 도파민 섬유라면, 흑질을 자극할 때에도 반드시 반응 촉진이 일어나야 할 것이다. 반

대로 도파민 섬유가 관여치 않는다면 이러한 촉진 효과는 나타나지 않을 것이다.

LH에 관한 이전 연구들을 보면 주로 전해질 손상이나 전기응고법으로 손상시켰는데, 이런 손상법을 사용하면 LH를 지나가는 섬유도 파괴가 된다. 따라서 지나가는 섬유는 그대로 두고 세포체(perikarya)만 파괴시키는 선택적 손상법을 사용하면 손상 효과를 좀 더 분명히 관찰할 수 있을 것이다(Peterson & Moore, 1980). 그러므로 혹질의 전기자극으로 인한 반응 촉진 효과가 나타나면 LH를 지나가는 섬유는 그대로 남겨두고 뉴런의 세포체, 즉 핵만 선택적으로 파괴시키는 kainic acid를 LH에 주입한 뒤, 혹질 자극 효과가 영향을 받는지 알아보려 한다. 만약 LH를 지나가는 섬유가 아니고 LH 자체가 감각운동 기능을 담당한다면, LH의 세포체 손상으로 말미암아 혹질의 보상적 자극에 따른 반응 촉진 효과가 사라질 것이다. 그렇지만 LH 자체가 감각운동 기능을 수행하지 않는다면, LH의 세포체를 손상시켜도 반응 촉진 효과는 그대로 남아있게 될 것이다.

방 법

피험동물

시술시 체중이 260~350g 되는 흰쥐 수컷 20마리를 피험동물로 사용했다.

혹질 자극 시술

기도 유지를 위해 atropine을 0.3cc 주사한 다음 30분이 경과한 후에 sodium thiopental(60mg / kg)을 피험 동물의 복강에 주사하여 마취시켰다. 그 다음 입체정위고정장치(stereotaxic apparatus) 위에 고정시키고, König와 Klippen(1963)의 입체도감에 따라 혹질의 조밀부에 전극을 꽂았는

데, 좌표는 절치 막대를 interaural line 아래로 4.2mm 내린 상태에서 interaural line을 중심으로 하여 A-P +3.1mm, M-L ±2.0mm, D-V -2.1mm이었다. 이때 사용한 전극은 직경 200 μ m인 침으로서 절단면만을 제외하고 나머지 모든 부분은 epoxy로 완전히 절연시켰다. 그리고 무관전극으로는 비콜에 박힌 나사중 하나를 사용하였다. 시술이 끝난 쥐는 테라마이신 근육주사를 0.3cc 놓은 후 개별 쥐장에 돌려 보내어 최소한 7일간 회복시킨 다음 실험에 들어갔다.

훈련 및 검사 절차

본 실험에 사용된 절차는 Nakahara와 Ikeda(1984)가 시상하부의 보상적 자극 효과를 연구할 때 사용한 것을 부분적으로 수정하여 사용했다.

자기자극 검사 : 시술에서 회복된 모든 쥐들은 각 전극 위치에서 하루에 30분씩 자기자극을 검사하여 감별했다. 이때 사용한 기구는 다음에 행할 시각 식별 훈련 상자에서 3개의 지렛대 중 양쪽 두개는 떼어내고 중앙의 한 지렛대만 이용했다. 이 상자에서 동물들은 두개의 전극 중 하나에서 전기자극을 받도록 지렛대 누르는 훈련을 시켰다. 전기자극은 Lafayette PB-3 오실로스코프에서 나오는 100Hz의 음극 사각파를 뇌자극용으로 사용했는데, 단일파의 지속기간은 0.1mse, 전압은 15V로 고정시켰고, 전류는 각 쥐마다 조정하였다. 쥐가 지렛대를 누를 때마다 0.5초간 자극을 받게된다. 쥐의 뇌로 직접 가해지는 전류는 ARON BS-601 오실로스코프의 화면을 통해 관찰했다. 모든 실험은 APPLE II 컴퓨터로 통제하고 기록했다. 이 검사와 후속 훈련 및 검사에 사용된 회로도는 기구들의 그림1과 같다. 자기자극 반

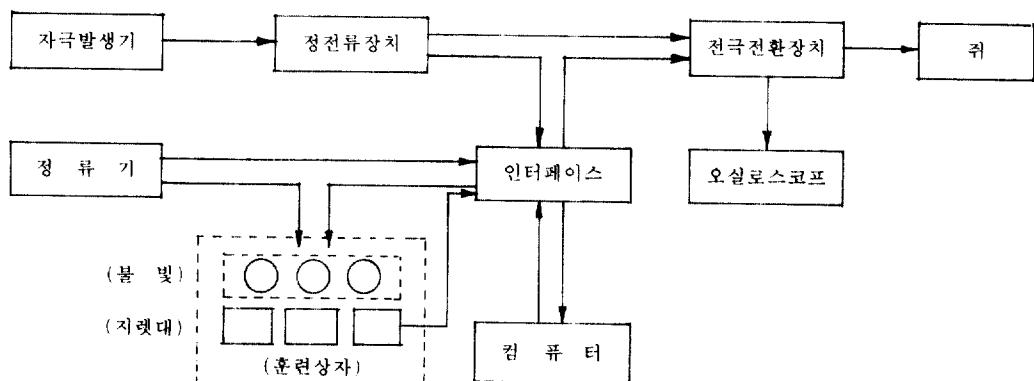


그림 1. 실험 장치 회로도

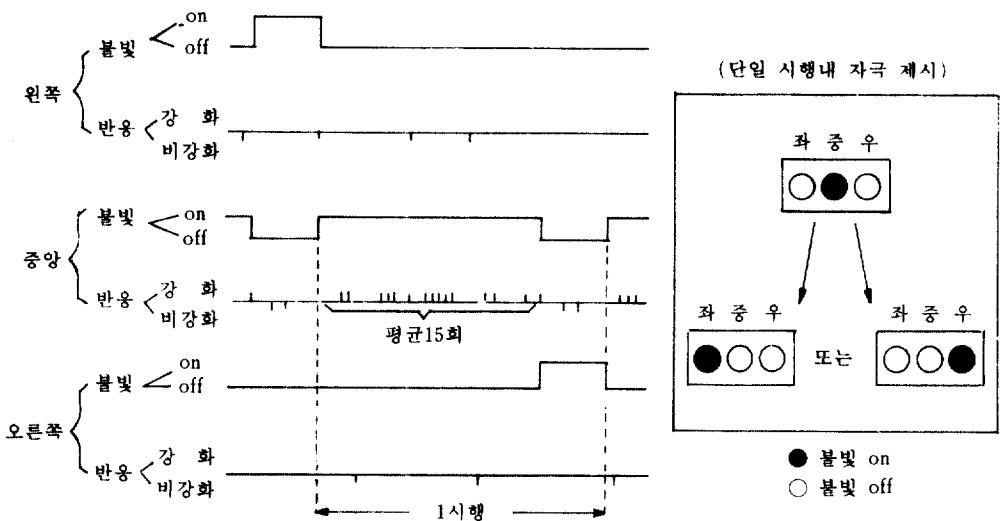


그림 2. 시각식별 훈련 paradigm

용의 기준은 5분을 1회기로 하여 하루 연속 4회기 동안에 회기당 100회 이상의 반응을 수행하는 것으로 정했다. 자기자극 효과가 나타나 이 기준을 통과한 쥐는 선택된 전극과 전류에서 후속 훈련 및 검사를 실시했으며, 양쪽 모두 자기자극 효과가 나타난 쥐는 그 중 더 많은 반응을 한 쪽을 택했다.

시각식별 훈련 : 다음 실험 단계는 한쪽 벽에 3개의 지렛대가 달려있고 각 지렛대 바로 위에는 램프가 하나씩 부착된 훈련 상자에서 실시되었다. 쥐는 램프에서 방출되는 녹색 단서에 반응하여 지렛대를 누르도록 훈련시켰다. 즉, 쥐는 빛이 방출되는 지렛대를 누르면 선택된 전극에서 뇌가 자극됨으로써 보상을 받게 된다. 반면 빛이 없는 지렛대를 누르면 그 동물은 아무런 보상적 자극도 받지 못한다(그림1 참조). 이 연구에 사용된 강화 계획은 그림2에 제시되어 있다. 각 시행은 중앙 지렛대에 빛이 제시되는 것으로 시작된다. 중앙 지렛대에서 빛은 동물이 평균 15회(10~20회 사이에서 무선적으로 변화)의 반응을 하는 동안에 계속 제시된다. 이때 쥐들은 지렛대를 누를 때마다 0.5초간의 뇌 자극으로 강화를 받는다. 중앙 지렛대에 쥐가 마지막 강화 반응을 한 직후에 빛은 Gellerman 순서(Gellerman, 1933)에 따라 중앙 지렛대에서 양쪽 지렛대 중 하나로 전환된다. 그러면 쥐는 불이 켜진 그 지렛대를 눌러서(정반응) 1초간의 자

극을 단 한번 받게 된다. 만일 쥐가 불이 들어오지 않은 쪽의 지렛대를 누르면(오반응), 강화를 받지 못하고 1분내에 반응을 할 때 까지 불은 계속 제시된다. 쥐가 불이 들어온 지렛대를 누르거나 1분내에 불이 들어온 지렛대를 누르지 않으면, 불빛은 중앙으로 되돌아가서 다음 시행이 시작된다. 따라서 중앙과 바깥쪽 지렛대에 빛이 제시되는 한 주기가 단일 시행을 이루며, 중앙 지렛대에서 강화를 받는 반응 수와 양쪽 지렛대에서 강화를 받는 반응수의 전체 비는 약 15:1이 된다. 각 쥐는 매일 40시행씩 훈련을 받았다. 훈련은 연속 3일에 걸쳐 양쪽 지렛대에서 연속 20회의 반응 중 17회(85%) 이상의 정반응을 하는 기준에 도달할 때까지 계속 했다.

선호성 검사 : 이 단계는 양쪽 지렛대 모두 불빛이 제시되거나 모두 제시되지 않을 때, 동물이 어느쪽 지렛대를 선택하는지를 검사하기 위한 것이다. 시각식별 훈련에서 준거에 도달한 모든 동물들은 두 가지 형태의 선호성검사를 받았다. 각 선호성검사는 60시행으로 이루어져 있으며, 이중 40시행은 이전의 훈련 시행과 같고, 나머지 20시행은 검사 시행인데, 각 검사 시행은 매 3번째 시행마다 행해졌다. 검사 시행은 이전 훈련 시행과 같지만, 단지 빛이 제시되는 방식만이 달랐다. 즉 선호성검사 I에서는 중앙에서 바깥으로 전환될 때 양쪽 모두 불이 켜졌으며, 선호성검사 II에서는 모

두 껴졌다. 이때 동물은 양쪽 지렛대 중 어느 것을 눌러도 강화를 받을 수 있었다. 모든 동물들은 각 선호성검사를 한번씩 받았으며, 선호성검사 I을 먼저 실시했고, 양쪽 모두 자극을 제시한 것이 다음 검사에 미칠 가능한 영향을 배제하기 위하여 그 다음에 3일간 시각식별 훈련을 재학습시킨 뒤 선호성검사 II를 실시했다. 물론 선호성검사 I은 시각적인 자극을 제시했을 때 어떻게 반응하는가를 보기 위한 것이며, 선호성검사 II는 외부 자극이 제시되지 않을 때 어떻게 반응하는가, 즉 자극에 대한 반응성이 아니라 뇌 자극으로 인한 순수한 운동 효과를 살펴보기 위한 것이다.

LH 손상 시술

검사를 마친 동물은 모두 kainic acid로 LH를 손상시켰다. kainic acid는 SARTORIUS 2423으로 5mg씩 측정하여 2.5mg/mℓ의 농도로 생리식염수에 녹였다. 그리고 pH는 FISHER ACCUMET MODEL 230A pH / ION METER로 측정하여 7.4에 맞추었다.

시술시 먼저 kainic acid의 주입으로 인한 발작을 감소시키기 위해 diazepam(5mg / cc)을 0.8cc 주사했다. 이로부터 30분 후에 sodium thiopental(60mg / kg)로 마취를 하고 시술에 들어갔다. 쥐가 마취되면 입체정위고정장치에 올려 쥐를 고정시켰다. LH의 좌표는 A-P+5.9, M-L±2.2, D-V -1.7mm이었으며, 자극 전극과는 동측인 한쪽에만 kainic acid를 주입했다. 주입은 0.5μg / 0.2μl의 양을 10분간 주입했으며, 주입이 끝난 뒤에는 needle을 뇌속에 5분간 그대로 두었다. 시술을 마친 뒤에는 테라마이신을 0.3cc 주사하고, 쥐장으로 돌려 보내어 1주일간 회복시켰다.

손상 후 검사

손상 전 보상적 전기자극을 할 때 채택한 훈련 및 검사 절차와 동일하다. 즉 먼저 자기자극 검사를 하고, 시각식별 훈련을 실시한 다음 선호성검사 I, II를 행했다. 단, 자기자극 검사시 기준은 1회기당 75회를 연속 4회기 수행하는 것으로 정했다.

조직 검사

실험이 끝난 쥐는 즉시 과량의 sodium thiopental로 마취시킨 후 심장을 통해 0.9%의 생리식염수와 10%의 포르말린으로 환류시켰다. 입체정위고정장치를 사용하여 뇌를 관상면으로 잘라 끄집어 내어 10% 포르말린 용액 속에 고정시켰다. 뇌는 파라핀에 매몰시켜 rotary microtome(AO S-

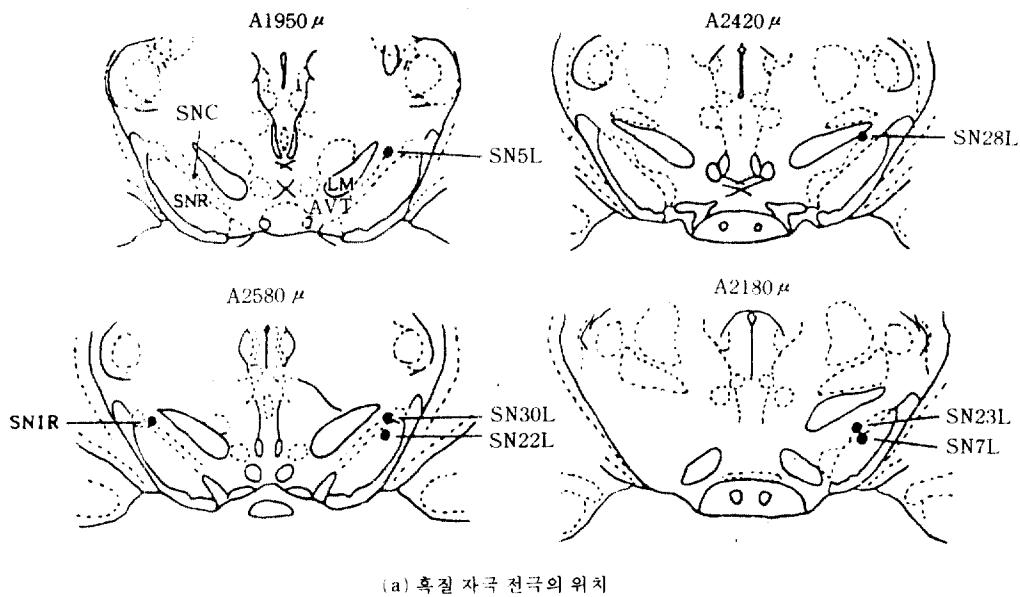
cientific Co.)을 사용하여 15μm의 두께로 절편을 내었다. 이 절편은 cresyl violet로 염색하고 König와 Klippel(1963)의 입체도감에서 혹질 자극 전극의 위치와 kainic acid로 인한 LH의 손상 정도를 광학현미경(Nikon)을 사용하여 확인하였다. 실제 사진은 Photomicroscope III(Zeiss)로 찍었다.

결과

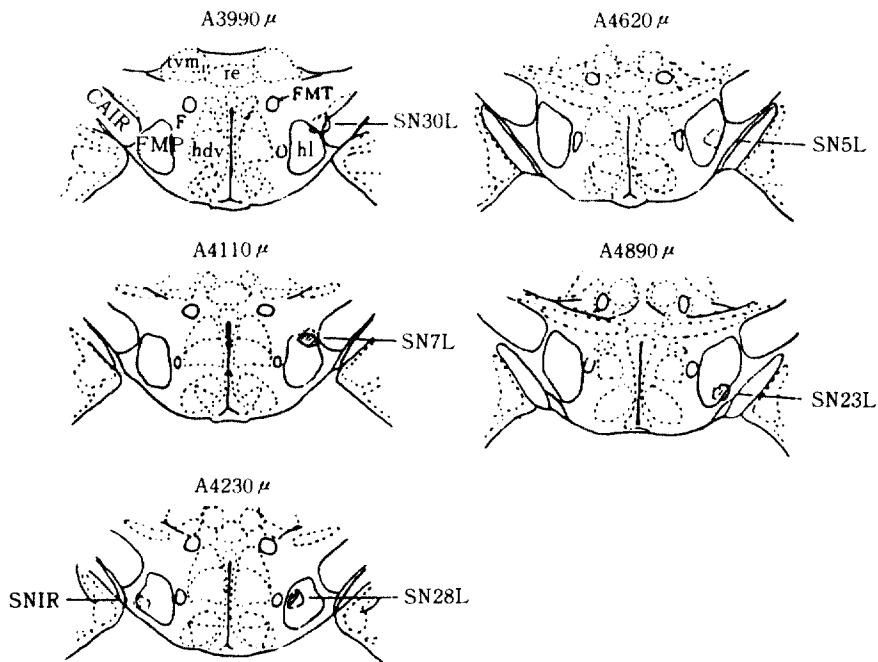
조직 검사 결과

혹질 자극 전극의 위치 : 20마리의 피험 동물 중 실제 검사에 사용한 각 쥐가 혹질을 자기자극할 때 사용된 전극의 위치는 그림3의 (a)에 제시되어 있다. 그림에서 개별 피험 동물은 영문자와 숫자로 표시를 했는데, SN은 혹질을 나타내며, 그 다음의 숫자는 각 동물의 고유 숫자를, 마지막 L이나 R은 전극이 왼쪽이나 오른쪽 반구의 혹질에 꽂혔음을 나타낸다. 그림을 보면 대부분의 전극이 혹질의 조밀부내 또는 바로 인접 부위에 위치했다는 것을 알 수 있다. SN27R과 SN29R은 확인을 하지 못했다. 또한 그림3의 (c)-1은 자극용 전극이 혹질의 조밀부내에 위치한 것을 확인한 실제 사진을 보여 주고 있다(SN30L : ×62.50).

LH 손상 부위 : kainic acid 주입에 의한 LH 세포체의 손상 위치 및 정도는 그림3의 (b)에 나와 있다. 현미경으로 관찰할 때 LH의 세포체가 소멸되어 있었으며, 어떤 조직에서는 신경교의 증식(gliosis)이 있었다. 그리고 needle이 지나간 경로를 따라 위쪽으로도 약간의 손상이 있었다. 그렇지만 내측시상하부에는 아무런 손상이 없었다. 그림3의 (c)-2는 LH에 kainic acid를 주입하여 손상된 부위 및 needle이 내려간 자취의 실제 사진을 보여 주고 있으며(SN28L : ×62.50), (c)-3은 이 손상 부위를 확대한 것인데 (×800), 뉴런의 세포체가 소멸되어 가는 모습 및 gliosis 현상을 볼 수 있다. (c)-4는 kainic acid에 의해 LH의 세포체가 소멸되어 없어진 부분을 보여 주며(SNIR : ×800), (c)-5는 반대쪽 LH를 보여 주는데, kainic acid를 주입하지 않았으므로 뉴런의 세포체가 그대로 남아있다(SNIL : ×800).

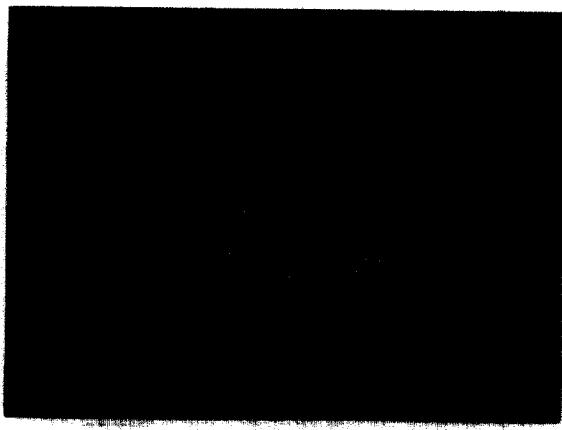


(a) 흑질 자극 전극의 위치

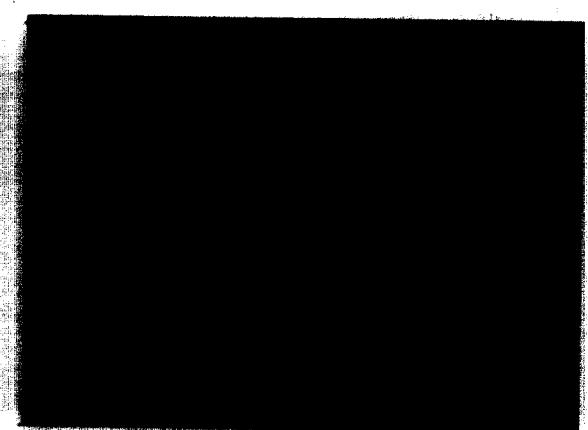


(b) kainic acid에 의한 LH 손상 부위

그림 3. 흑질 자극 전극의 위치 및 외측시상 하부 손상 부위



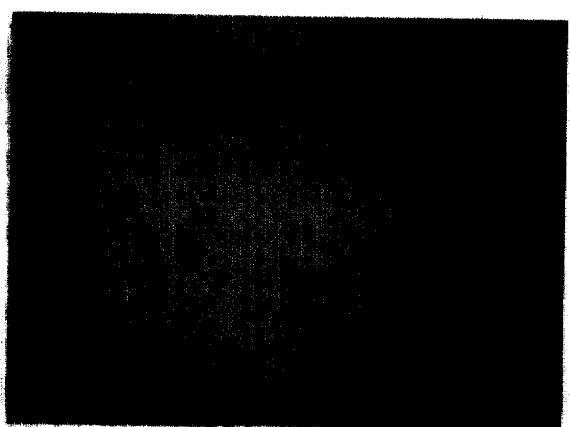
(c)-1 흑질 자극 전극 위치



(c)-2 LH 손상 부위



(c)-3 (c)-2 사진을 확대한 것



(c)-4 뉴런이 소멸된 모습



(c)-5 반대쪽 손상 안된 부위

그림 3 (c)흑질 자극 전극 위치 및 LH 손상 부위의
실제 사진

활동 검사 결과

〈여우의 보상적 자극 효과〉

자기자극 검사: 시각 식별 훈련을 실시하기 전에 행한 자기자극 검사는 쥐에 따라 2~27일이 소요되었는데, 시술한 20마리의 피험동물 중 9마리가 기준을 통과하여 후속 실험에 사용되었다. 자기자극 기준 도달시에 쥐들은 분당 반응률로 환산했을 때, 분당 평균 43.6회의 반응을 보였다. 이때 각 쥐에게 가해진 전류는 600~800 μ A의 범위로 쥐마다 달랐다.

시각 식별 훈련: 자기자극 검사에서 기준을 통과한 모든 동물들은 시각 식별 과정을 학습하기 위한 기준에 도달하는데 있어서 기준에 도달한 회기를 포함하여 3~5회기가 걸렸다.

시각 식별 훈련시에 쥐들은 빛이 중앙 지렛대에서 바깥쪽 지렛대로 전환된 후에도 중앙 지렛대를 계속 누르는 경향이 있었다. 이때 빛이 중앙 지렛대에서 왼쪽이나 오른쪽으로 전환된 후에도 쥐가 강화를 받지 않고 중앙 지렛대를 누르는 것을 오반응으로 기록했다¹⁾. 만일 흑질 자극시 자극 부위의 대측에 제시된 외부 단서에 대한 반응 촉진이 일어난다면 대측에 자극이 제시되는 경우 그 자극을 더 빨리 탐지하기 때문에 중앙지렛대에서의 오반응(C형)이 동측에 제시될 때보다 적어질 것이다. 그림4는 시각 식별 학습 초기와 마지막 단계에서의 C형 오반응을 그래프로 그려 놓은 것이다. 그림에서 볼 수 있는 바와 같이 전반적인 오반응은 훈련 회기와 더불어 점차 감소되었다. 최초 1회기에서의 오류 점수(동측과 대측 합친 평균 : 109.67회)와 최종 1회기에서의 오류 점수(합친 평균 : 35.78회) 사이의 차이는 통계적으로 유의미했다($t(8)=7.77, p<.001$). 그런데 식별 학습 최종 단계에서 빛이 뇌 자극파는 반대쪽 지렛대에 제시될 때 중앙 지렛대에서의 오류는, 같은쪽 지렛대에 제시될 때의 오류에 비해 유의미하게 더 적었다($t(8)=2.46, p<.05$). 그러나 학습 초기 단계에서는 그렇지 못했다($t(8)=0.08, p>.20$). 따라서 일단 쥐가 시각 단서를 이용하여 지렛대를 누르는 것을 학습하면, 뇌 자극의 동측인 빛 보다는 대측 빛에 대해 더 정확하게 반응할 수 있었다.

1) 오반응은 두 가지로 나눌 수 있다. 즉 불빛이 중앙 지렛대에서 바깥쪽 지렛대로 전환될 때 중앙 지렛대를 누르는 오반응과, 바깥쪽 지렛대일지라도 불이 들어오지 않은 쪽의 지렛대를 누르는 것으로 여기서는 편의상 전자를 C형, 후자를 E형으로 구분한다.

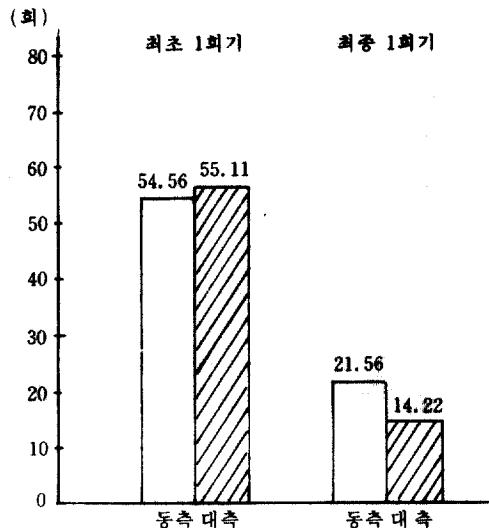


그림 4. 시각 식별 훈련시 흑질 자극에 따른 중앙 지렛대에서의 오반응수

선후성검사: 동물의 반응에 있어서 대측 자극에 대한 이러한 촉진은 그림5의 (a)에서 볼 수 있듯이 원래의 학습을 마친 후 수행된 선후성검사I에서 보다 분명히 알 수 있다. 그림에서 왼쪽에 사선으로 그려 놓은 것은 개별 동물의 수행 결과를, 오른쪽에 막대 그래프로 나타낸 것은 모든 동물의 평균 수행을 보여 주고 있다. 쥐들은 한 경우(SN22L) 만 제외하고 뇌자극의 대측에 제시된 빛 자극에 대해 반응을 더 많이 하였다($t(8)=2.43, p<.05$). 피험 동물들은 모두 검사 시행간에 삽입된 정규 훈련 시행에서 왼쪽이나 오른쪽 자극에 대해 97.5% 이상 정확하게 반응을 했다는 것을 주목해야겠다. 따라서 검사 시행에서 동측이나 대측 빛을 선택하는 것 사이의 차이는 양쪽 모두 빛을 제시함으로써 야기되는 혼동에 기인한 것 같지는 않다. 따라서 뇌자극의 동측인 지렛대 보다 대측인 지렛대를 더 많이 선택한다는 것은 반대쪽 자극에 대해 더 많이 반응하는, 자극에 대한 반응 촉진이 생겼다고 할 수 있다.

그림5의 (b)는 선후성검사II의 결과를 보여 주고 있는데, 양쪽 모두 빛이 제시되지 않을 때, 쥐는 뇌 자극의 동측인 지렛대를 선호하는 경향이 있었지만, 이 차이는 통계적으로 유의미하지 않았다($t(8)=2.23, p>.05$). 여기서도 검사 시행간의 정규 훈련 시행에서 쥐들은 97.5% 이상의 높은 수행률을 보였다. 이러한 결과로 볼 때, 위의 반응 촉진 효과는 외적인 시각 단서가 존재하기 때문에 나타난다는 것을 의

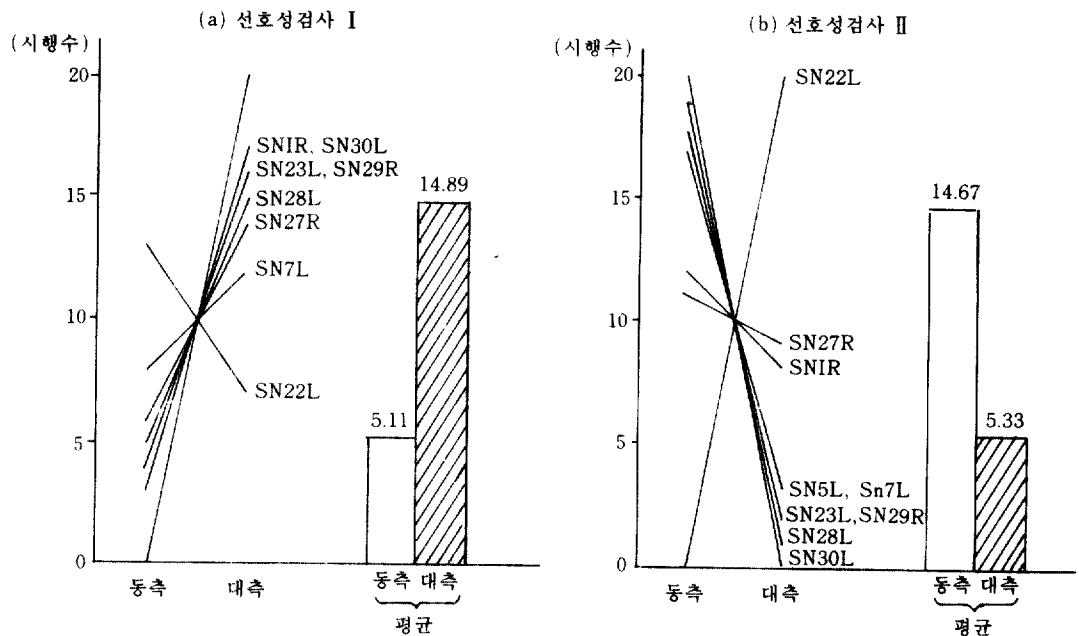


그림 5. 혹질 자극시의 선호성검사 결과

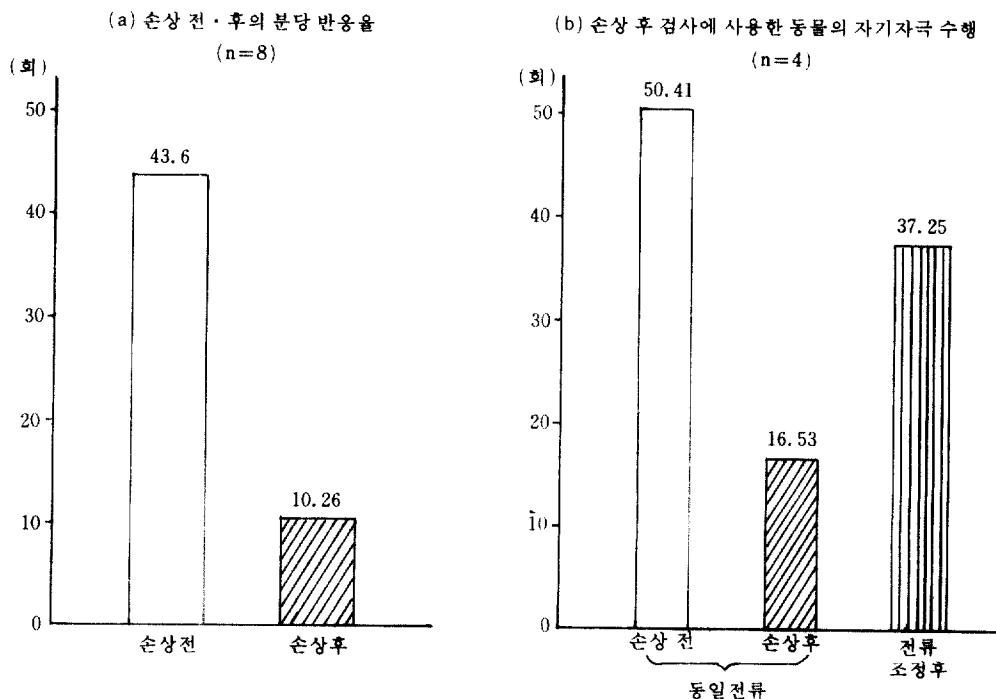


그림 6. 외축시상하부 손상 전 · 후의 자기자극 수행 비교

미하는 것이다.

〈LH 손상 후 흑질 자극 효과〉

자기자극 검사 : 조직 검사 결과 자극되는 흑질의 반대쪽 LH가 손상된 SN22L을 제외하고, 8마리의 동물에서 손상 전·후의 흑질에 대한 자기자극 수행을 분당 반응수로 환산하여 그림6의 (a)에 제시해 놓았다. 그림에서 볼 수 있는 바와 같이 LH를 지나가는 섬유는 그대로 두고, LH의 세포체만 선택적으로 손상시키면 흑질의 자기자극 수행이 유의미하게 감소한다는 것을 알 수 있다($t(7)=9.25, p<.001$). 이어서 자기자극 기준에 도달시키기 위해 전류를 높여 주었는데, 운동 장애를 보인 SN7L과 반응을 거의 하지 않은 SN23L, SN27R, SN30L은 후속 실험에서 제외시켰다. 후속 실험에 사용한 나머지 4마리는 전류를 $750-1350\mu A$ 까지 높여 주었을 때, 자기자극 기준에 도달했다. 그림6의 (b)는 이들 4마리의 손상 전, 손상 직후, 전류 조정 후의 자기자극 수행을 보여 주고 있다. LH의 세포체를 손상시키면 손상 전의 32.94%로 수행이 떨어졌다가 전류를 높이면 73.89%까지 회복되었다. 자기자극 기준에 도달하는데는 1-2일이 걸렸다.

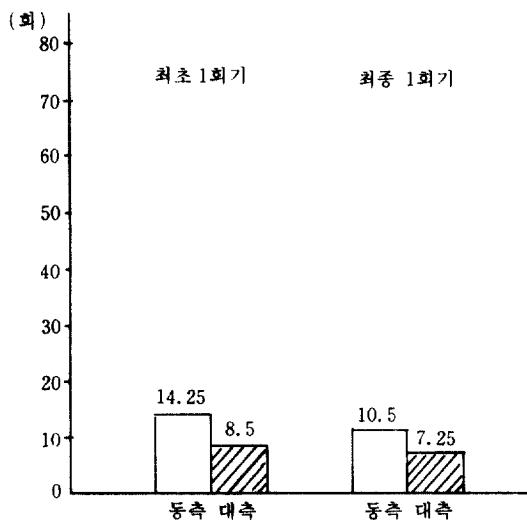


그림 7. 외측시상하부 손상 후 시각식별 훈련시 중앙 지렛대에서의 오반응수

시각 식별 훈련 : 동물들은 첫 회기부터 90% 이상의 높은 수행률을 보였다. 1형 오반응은 거의 하지 않고 자극에 대해 반응을 잘 하여 식별 훈련을 마치는데는 3회기 밖에 걸리지 않았다.

불빛이 중앙에서 외측으로 전환된 뒤 중앙 지렛대에서의 c형 오반응은 그림7에 나와 있는 바와 같이 최초 1회기 및 최종 1회기에서 뇌 자극의 동측 보다는 대측에 제시될 때 더 적은 듯하지만 통계적으로 유의미하지 않았다(최초 1회기 : $t(3)=1.89, p>.10$; 최종 1회기 : $t(3)=2.26, p>.10$.) 이는 전반적으로 오반응이 줄어들었기 때문인 것 같다. 최초 1회기에서 동측 및 대측 오반응을 합친 평균은 22.75회였으며, 최종 1회기는 17.75회로 이들간에는 유의미한 차이가 없었다($t(3)=.63, p>.20$). 그러므로 이 분석에서는 동측 보다 대측에서 자극을 더 잘 탐지한다고 주장할 수 없겠다.

선호성 검사 : 그림8의 (a)는 양쪽 지렛대 모두에 자극이 제시되는 선호성검사 I의 결과를 보여 주고 있다. 그림에서 볼 수 있는 바와 같이 모든 동물은 뇌 자극의 동측 보다는 대측 지렛대에 반응을 더 많이 했다($t(3)=3.22, p<.05$). 쥐들은 검사 시행 간에 삽입된 정규 훈련 시행에서 모두 100%의 높은 수행을 보였다. 따라서 동물들은 LH가 손상되더라도 뇌 자극의 동측 보다는 대측에 제시된 자극에 대해서 많이 반응했다는 것을 알 수 있다.

아무런 자극이 제시되지 않는 조건에서는 동물이 어느쪽으로 반응하는가를 검사한 결과는 그림8의 (b)에 제시되어 있는데, 동물은 대측보다는 동측 지렛대를 더 많이 누르는 경향이 있었지만, 이는 통계적으로 유의미하지 않았다($t(4)=1.15, p>.20$). 여기서도 동물은 검사 시행 간에 삽입된 정규 훈련 시행에서 95% 이상의 높은 수행을 보였다. 그러므로 외부 단서가 존재할 때, LH가 손상되어도 반대쪽에 제시된 외부자극에 대한 반응 촉진은 여전히 남아 있다고 할 수 있는 것이다.

논의

시각 식별 과제 습득시 중앙 지렛대에서의 오반응 분석과 선호성검사 I에서 보았던 바와 같이 흑질을 자극하면 뇌 자극의 반대쪽에 제시된 시각 자극에 대한 쥐의 반응이 촉진되었다. 그리고 지나가는 섬유로는 그대로 남겨두고 LH의 세포체만 선택적으로 손상시켜도 자기자극 효과는 감소하지만, 외부 자극에 대한 반응 촉진 효과는 그대로 남아 있었다. 그렇지만 손상 후 검사에는 피험 동물의 수가 줄어든 것

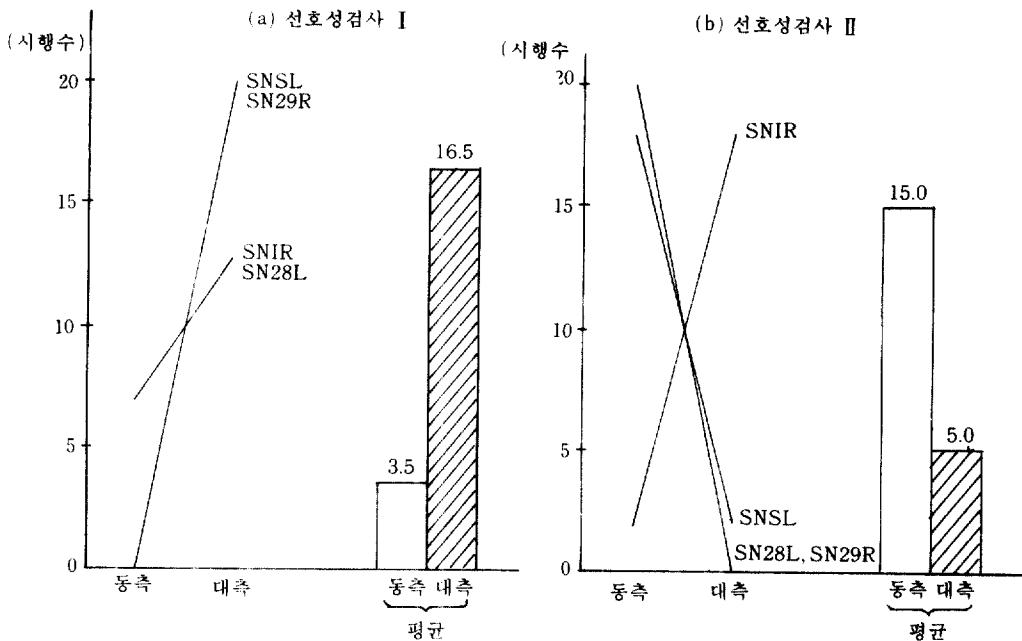


그림 8. 외측시상하부 손상 후의 선호성검사 결과

이 하나의 문제점으로 남는데 손상법을 사용한 실험과는 달리 자기자극 paradigm을 이용한 다른 실험에서도 적은 피험동물을 사용한 것이 많으므로 피험동물의 수가 줄어든 것이 실험 결과에 큰 영향을 미칠 것으로는 보이지 않는다. 아울든 LH의 손상은 감각운동 기능에 아무런 영향을 미치지 못했다. 이것이 시사하는 바는 외부 자극에 대한 반응성, 즉 감각운동 기능을 LH 자체 보다는 오히려 흑질에서 기시하는 도파민성 섬유가 담당한다는 것이다.

흑질에 관한 연구를 보면 대부분이 6-OHDA를 사용한 손상 효과만 보았기 때문에 LH에 관해 자극법을 사용한 연구와 직접 비교할 수 없었다. 그렇지만 본 실험에서는 흑질을 자극할 때 뇌 자극된 쪽의 반대쪽 눈에 들어오는 시각 자극에 대해서 반응 촉진이 일어났다. 이 실험결과는 고양이 시상하부의 공격 부위를 전기자극한 Bandler와 Flynn(1971)의 연구, 쥐가 먹이를 먹기 위해 지레내 누르는 것을 시각적으로 통제하는 paradigm을 이용하여 시상하부의 섭식 부위를 전기자극한 Beagley와 Holley(1977)의 연구, 그리고 시상하부의 보상 부위를 전기자극한 Nakahara와 Ikeda(1984)의 연구와 비교해 볼 수 있다. 이 연구들은 시상하부의 각기 다른 부위를 단측으로 자극하여, 시각 정보를 활용하는데 있어서 유사한 촉진 효과를 얻었다. 본 연구에서는 이러한

반응 촉진 효과가 특정 시상하부의 기능이 아니라 이 부위를 지나가는 섬유, 즉 도파민 섬유계가 그 기능을 담당한다면 이 도파민성 섬유를 자극할 때도 마찬가지의 결과를 얻을 수 있을 것이라는 가정 아래 행한 실험에서 이를 확인한 것이다. 따라서 흑질의 자극은 도파민계를 활성화시켰고, 이 도파민계의 활성화로 인하여 시각 자극에 대한 반응 촉진이 일어났다고 볼 수 있는 것이다.

여기서 주목해야 할 것은 자극 부위의 반대쪽에 제시된 시각 자극에 대한 반응 촉진이다. 쥐의 시각계는 대체로 교차되어 있기 때문에 한쪽 눈으로 들어오는 자극은 반대쪽 반구로 들어간다(Lund, 1965). 반대쪽으로 들어간 자극은 그곳의 전기자극으로 인한 활성화로 말미암아 조직의 반응 역치가 낮아져 눈에 들어오는 시각 단서를 탐지하기가 더 쉬워진다(Nakahara & Ikeda, 1984). 또한 한 반구의 활성화는 뇌량이나 다른 교련을 통한 반구간 연결에 의해 반대쪽 반구에서 그에 상용하는 기능을 억제한다고 한다(Kinsbourne, 1970). 그러므로 한쪽 흑질을 자극하면 그쪽의 반구를 활성화시키게 되고, 이는 교련 섬유를 통해 반대쪽 반구를 억제시켜 자극된 부위의 동측 보다는 대측에 제시된 외부 자극에 대한 반응 촉진이 일어났다고 할 수 있다.

자극 부위의 반대쪽에 제시된 외부 단서에 대한 이러한 반

옹 촉진은 학습에 의존한다고 볼 수 있는데, 이는 자극이 중앙 지렛대에서 외측 지렛대로 전환되었을 때, 중앙 지렛대에서의 오반응수 변화를 보면 알 수 있다. 식별 훈련시 처음에는 원쪽으로 전환되든 오른쪽으로 전환되든 관계없이 c형 오반응은 좌우 모두 비슷했다. 그런데 훈련 회기를 거듭함에 따라 자극이 동측에 제시될 때 보다는 대측에 제시될 때 c형 오반응이 줄어들었다. 만일 학습이 개입되지 않았다면 최초 회기부터 동측과 대측간에 차이가 있어야 했겠지만 취들은 처음에는 동측과 대측간에 차이가 없다가 시행을 거듭함에 따라 점차 자극이 대측에 제시될 때 c형 오반응을 더 적게 범했다. 그러므로 전기자극으로 인한 반대쪽 자극에 대한 반응 촉진은 학습에 의존한다고 할 수 있다.

한편 양쪽 지렛대 모두 자극을 제시하지 않는 조건에서 행한 선호성검사II는 뇌 자극으로 인한 순수한 운동 효과를 분리시키기 위한 것인데, 자극을 하면 반대쪽으로 도는 경향이 생기기 때문이다. 외부 자극 때문이 아니라 순수한 운동 효과로 뇌 자극 반대쪽 지렛대를 누를 가능성을 검사하기 위한 것이다. 그런데 동물들은 뇌 자극의 대측 지렛대를 더 많이 누르기보다는 오히려 동측 지렛대를 선호하는 경향이 있었다. 따라서 이상에서 본 바와 같이 흑질 자극으로 인한 반대쪽 자극에 대한 반응 촉진은 순수한 운동 효과 때문이라고 할 수 없다. LH를 kainic acid로 손상시켜도 자극에 대한 반응 촉진이 남아 있었으며, 이것 역시 뇌 자극으로 인한 순수한 운동 효과를 반영하지 못했다. 그러므로 LH 자체가 아니고 LH를 지나가는 섬유계가 감각운동 기능을 수행한다고 할 수 있다.

해부학적으로 볼 때 감각운동 기능을 담당하는 이 섬유로는 catecholamine성으로서, 이 중 norepinephrine(NE)성 섬유는 배제된다. 예를 들어 Ljungberg와 Ungerstedt(1976)는 흑질 미측의 NE성 축삭에 6-OHDA를 주입했는데 동물은 감각 자극에 대해 감각 무시를 보이지 않고 정상적으로 정위했다. 따라서 catecholamine 섬유 중 도파민 섬유가 감각운동 기능을 담당한다고 할 수 있는 것이다.

Moore와 Bloom(1978)에 따르면, 포유류 뇌의 도파민계는 크게 6가지의 체계로 나눌 수 있다 : 중뇌-종뇌계(mesotelencephalic system), 회백용기-하수체계(tubero-hypophyseal system), 망막계(retinal system), 불확대-시상하부계(incerto-hypothalamic system), 실방계(pereiventricular system), 후구계(olfactory bulb system). 이 가운데 중뇌-종뇌계를 제외한 나머지 5체계는 본 연구의 감각운동 기능에서 제외될 것 같다. 왜냐하면 이들은 흑질에

서 기시하여 LH를 지나가는 것이 아니기 때문이다. 그러므로 중뇌-종뇌 도파민계가 자극에 대한 반응성, 곧 감각운동 기능을 담당한다고 할 수 있다. 그렇지만 이 체계는 다시 흑질선조계와 중뇌피질계(mesocortical system)로 나눌 수 있는데, 이전 연구들이나 본 연구의 결과로 미루어 보면 흑질선조계가 그 기능을 담당한다고 할 수 있다. 그러나 다른 증거로 볼 때 중뇌피질계가 관여할 가능성도 완전히 배제할 수는 없다(Lindvall, Bjöklund, Moore, & Stenevi, 1974; Mercuri, Calabresi, Stanzone, & Bernardi, 1985; Thierry, Sutin, Blanc, & Glowinski, 1973). 이 점은 앞으로 조직형광기법 등 더욱 정교한 기법을 사용하여 연구해야 할 것이며, 또한 여기서 취한 방법과는 반대로 LH를 자극하고, 이어 LH를 지나가는 도파민 섬유계를 선택적으로 파괴시킨 효과를 이 연구 결과와 비교해 보아야 보다 정확한 결론을 내릴 수 있을 것이다.

참 고 문 헌

- Anand, B.K. & Brobeck, J.R. (1951). Hypothalamic control of food intake in rats and cats. *Yale Journal of Biology and Medicine*, 24, 123-140.
- Bandler, R. Jr. & Flynn, J.P. (1971). Visual patterned reflex present during hypothalamically elicited attack. *Science*, 171, 817-818.
- Beagley, W.K. & Holley, T.L. (1977). Hypothalamic stimulation facilitates contralateral visual control of a learned response. *Science*, 196, 321-322.
- Bowen, F.P. (1969). Viscomotor deficits produced by cryogenic lesions of the caudate. *Neuropsychologia*, 7, 59-65.
- Caggiula, A.R., Antelman, S.M., & Zigmund, M.J. (1973). Disruption of copulation in male rats after hypothalamic lesions: A behavioral, anatomical analysis. *Brain Research*, 59, 273-287.
- Carli, M., Evenden, T.L., & Robbins, T.W. (1985). Depletion of unilateral striatal dopamine impairs initiation of contralateral actions and not sensory attention. *Nature*, 313, 679-682.
- Collins, R.J. & Simonton, V.R. (1967). Inhibition of evoked potentials by caudate stimulation and its antagonism by centrally acting drugs. *International Journal of Neuropharmacology*, 6, 349-356.

- Feeley, D.M. & Wier, C.S.(1979). Sensory neglect after lesions of substantia nigra or lateral hypothalamus:Differential sensitivity and recovery of function. *Brain Research*, 178, 329-346.
- Gellerman, L.W. (1933). Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. *Journal of Genetic Psychology*, 42, 207-208.
- Grossman, S.P. (1960). Eating or drinking elicited by direct adrenergic or cholinergic stimulation of hypothalamus. *Science*, 132, 301-302.
- Jimerson, D. & Reiss, D.J. (1973). Effects of intrahypothalamic injection of 6-hydroxydopamine on predatory aggression in rat. *Brain Research*, 61, 141-152.
- Kinsbourne, M.(1970). A model for the mechanism of unilateral neglect of space. *Trans American Neurological Association*, 95, 143-146.
- Köing, J.F.R. & Klippel, R.A. (1963). *The Rat Brain:A Stereotaxic Atlas of Forebrain and Lower Parts of the Brainstem*. Baltimore:Williams and Wilkins.
- Lindvall, O., Björklund, A., Moore, R.Y., & Stenevi, U.(1974). Mesencephalic dopamine neurons projecting to neocortex. *Brain Research*, 81, 325-331.
- Ljungberg, T. & Ungerstedt, U. (1976). Sensory inattention produced by 6-hydroxydopamine-induced degeneration of ascending dopamine neurons in the brain. *Experimental Neurology*, 53, 585-600.
- Lund, R.D. (1965). Uncrossed visual pathways of hooded and albino rats. *Science*, 149, 1506-1507.
- Marshall, J.F. (1978) Comparison of the sensorimotor dysfunctions produced by damage to lateral hypothalamus or superior colliculus in the rat. *Experimental Neurology*, 58, 203-217.
- Marshall, J.F., Richardson, J.S., & Teitelbaum, P.(1974). Nigrostriatal bundle damage and the lateral hypothalamic syndrome. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 87, 808-830.
- Marshall, J.F. & Teitelbaum, P. (1974). Further analysis of sensory inattention following lateral hypothalamic damage in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86, 375-395.
- Marshall, J.F., Turner, B.H., & Teitelbaum, P. (1971). Sensory neglect produced by lateral hypothalamic damage. *Science*, 174, 523-525.
- McKenzie, J.S. & Gilbert, D.M. (1972). Hippocampal and neostriatal inhibition of medial thalamic unit response to somatic and brain-stem stimulation. *Brain Research*, 38, 202-205.
- Mercuri, N., Calabresi, P., Stanzione, P., & Bernardi, G.(1985). Electrical stimulation of mesencephalic cell groups (A9-A10) produce monosynaptic excitatory potentials in rat frontal cortex. *Brain Research*, 338, 192-195.
- Moore, R.Y. & Bloom, F.E. (1978). Central catecholamine neuron systems:Anatomy and physiology of the dopamine systems. *Annual Review of Neuroscience*, 1, 129-169.
- Nakahara, D. & Ikeda, T. (1984). Differential behavioral responsiveness to ipsilateral and contralateral visual stimuli produced by unilateral rewarding hypothalamic stimulation in the rat. *Physiology and Behavior*, 32, 1005-1010.
- Nieoullon, A., Chéramy, A., & Glowinski, J. (1977). Nigral and striatal dopamine release under sensory stimuli. *Nature*, 269, 340-342.
- Peterson, G.M. & Moore, R.Y. (1980). Selective effects of kainic acid on diencephalic neurons. *Brain Research*, 202, 165-182.
- Reeves, A.G. & Hagamen W.D. (1971). Behavioral and EEG asymmetry following unilateral lesions of the forebrain and midbrain in cats. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 30, 83-86.
- Siegfried, B. & Bures, J. (1978). Asymmetry of EEG arousal in rats with unilateral 6-hydroxydopamine lesions of substantia nigra:Quantification of neglect. *Experimental Neurology*, 62, 173-190.
- Teitelbaum, P. & Epstein, A.N. (1962). The lateral hypothalamic syndrome:Recovery of feeding and drinking after lateral hypothalamic lesions. *Psychological Review*, 69, 74-90.
- Thierry, A.M., Stinus, L., Blanc, G., & Glowinski, J. (1973). Some evidence for the existence of dopaminergic neurons in the rat cortex. *Brain Research*, 50, 230-234.

- Turner, B.H. (1973). Sensorimotor syndrome produced by lesions of the amygdala and lateral hypothalamus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 82, 37-47.
- Ungerstedt, U. (1971a). Stereotaxic mapping of the monoamine pathways in the rat brain. *Acta Physiologica Scandinavica*, 82(Suppl. 367), 1-48.
- Ungerstedt, U. (1971b). Adipsia and aphagia after 6-hydroxydopamine induced degeneration of the nigro-striatal dopamine system in the rat brain. *Acta Physiologica Scandinavica*, 82(Suppl. 367), 95-122.
- Valenstein, E.S., Cox, V.C., & Kakolewski, J.W. (1970). Reexamination of the role of the hypothalamus in motivation. *Psychological Review*, 77, 16-31.
- von Hess, W.R. (1943). Induzierte störungen der optischen wahrnehmung. *Nervenartz*, 16, 57-66.
- Wolgin, D.L. & Teitelbaum, P. (1978). Role of activational sensory stimuli in recovery from lateral hypothalamic damage in the cat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 474-500.

원고 초본 접수 : 1987. 4. 16

최종 수정본 접수 : 1987. 8. 10

韓國心理學會誌
Korean Journal of Psychology
 1987. Vol. 6, No. 1. 65-78

**Exploration of Sensorimotor Functions of Rat's Nigrostriatal System
 through Electrical Stimulation and Selective Brain Lesion**

Bae-Hwan Lee and Ki-Suk Kim

Korea University

This study was conducted to determine whether lateral hypothalamus (LH) per se or dopaminergic fibers which originate in substantia nigra (SN) and pass through LH serve to facilitate responsiveness to external stimuli. For this, rats were trained to respond to a visual cue presented on the left or right side of front panel of a chamber. The cue signaled availability of brain stimulation reward. The rats were then subjected to two kinds of preference test. In one test cues were simultaneously presented in both sides, and in another presented in neither side. With this procedure, rats were tested while they were unilaterally self-stimulating SN. The rats were retested after the lesion of LH with kainic acid which is selective neurotoxin to neuronal perikarya. When SN was unilaterally stimulated, rats responded more to the visual cue presented on the side contralateral to brain stimulation than ipsilateral. Even if cell bodies of LH were lesioned, this effect was not affected. The results may be interpreted as an indication that nigrostriatal dopaminergic system which transverses LH rather than LH per se is concerned with sensorimotor functions.