

고전적 조건반응에서의 하울리브의 기능

이강준·김기석

고려대학교 심리학과

토끼 순막반응의 고전적 조건화에서 소뇌는 조건자극에 대한 정보와 무조건자극에 대한 정보가 수렴되는 부위이고, 하울리브는 무조건자극에 대한 정보를 소뇌로 보내는 역할을 한다고 알려져 있다. 본 연구는 외현적인 무조건자극 대신에 배측 올리브 부핵 문내측 부위의 전기자극을 무조건자극으로 사용하여 소리 조건자극에 대해 조건화시켜서 조건반응의 습득, 전이, 소거의 세 단계에서 외현적인 무조건 자극(안와주변 전기 쇼크)를 사용한 집단과 비교하였다. 조건반응의 습득에서 배측 올리브 부핵자극 집단이 안와주변 전기쇼크 집단보다 한 회기 정도의 지체를 보였으나, 최종적으로 양집단의 습득율은 유의미한 차이가 없었다. 전이단계에서는 두 집단 모두 안와주변 전기쇼크에 대해서 왼쪽 눈을 조건화시켰을 때 조건반응이 빠르게 습득되었으며, 첫단계에 실시된 오른쪽 눈 조건화에 대한 소거시행에서 두 집단간에 유의미한 차이가 없었다. 이러한 결과는 배측 올리브 부핵 자극이 외현적인 자극과 비슷한 효과를 나타냈다는 것을 보임으로써, 배측 올리브 부핵이 안와주변에 가해지는 무조건 자극에 대한 체감각 정보를 소뇌로 전달하는, 조건화에 필수적인 중요한 신경구조물이라는 것을 시사한다.

토끼의 순막반응(nictitating membrane response:NM R)을 사용한 고전적 조건화는 포유류의 기본적 연합 학습 과정에 대한 신경기제를 연구하는데 가장 적절한 표본으로서, 학습과 기억에 관한 생리심리학적 연구에 널리 사용되고 있다. 토끼의 순막반응(혹은 눈꺼풀반응)의 고전적 조건화는 대뇌 신피질 (Oakley & Russel, 1972), 해마(Schmaltz & Theios, 1972), 또는 시상수준 이상의 모든 조직(Enser, 1976)을 제거해도 일어날 수 있다. 이는 순막반응의 고전적 조건화를 담당하는 신경회로가 시상수준 이하에 존재한다는 것을 의미하는 것으로, 최근의 여러 연구를 통하여

소뇌와 뇌간에 그 신경실체가 존재한다는 것이 시사되고 있다(Clark, McCormick, Lavond, & Thompson, 1984; McCormick, Lavond, & Thomson, 1983; 김기석과 윤영화, 1987).

고전적 조건화는 조건자극 (conditioned stimulus: CS)에 대한 정보의 입력과 무조건자극(unconditioned stimulus: US)에 대한 정보의 입력이 수렴됨으로써 조건화에 필요한 신경적 변화가 발달한다고 생각되어 왔다. 조건화된 순막반응은 CS의 제시에 의해서 일어나기 때문에 조건화에 대한 신경적 변화가 일어날 수 있는 위치는 CS의 경로 중에서 US에 대한 정보의 입력이 수용되는 부위라고 가정할 수 있다(Mauk, Steinmetz, & Thompson, 1986). 신경적 변화가 일어나는 위치에 대한 탐색은 바로 CS와 US의 입력경로, 그리고

이 논문은 1988년도 문교부 지원 한국학술진흥재단의 자유공모 과제 학술연구조성비에 의하여 연구되었음.

그에 따른 출력경로를 하나하나 추적해 나가는 과정에서 이루어졌으며, 이제까지의 선행 연구에서 밝혀진 바로는 소뇌가 순막 조건화에 결정적으로 관여한다는 것이 입증되었다. 구체적으로, 소뇌의 치상-중간핵(dentate-interpositus nucleus)이 손상되면 무조건 반응에는 영향이 없었지만 조건반응이 습득되지 않거나 습득된 조건반응이 사라졌다(Clark et al. 1984; Lavond et al. 1985; McCormick et al. 1981; Yeo et al. 1985; 김기석과 윤영화, 1987). 또 다른 연구에서는 소뇌피질을 손상시켰을 때도 조건반응이 일어나지 않거나 사라지는 결과가 나타났다(Yeo et al. 1985; 김기석과 윤영화, 1987). 이러한 손상연구를 뒷받침하는 것으로, 조건화 동안에 CS와 US가 제시되었을 때 조건반응에 앞서 소뇌에서 신경발화가 증가한다는 연구결과도 있다(Donegan, Lowry, & Thompson, 1985; Foy, Steinmetz, Thompson, 1984; McCormick & Thompson, 1984).

이러한 결과들과 일치해서 소뇌 기능에 관한 이전의 신경 해부학적 연구들(Eccles, 1977; Ito, 1972)에 근거해 조건화 과정에서 CS와 US가 수렴되는 과정을 보면 다음과 같다. CS에 대한 정보는 교핵에서 기시하는 태상섬유(mossy fiber)를 통해서 소뇌피질의 과립세포(granule cell), 평행섬유(parallel fiber)를 거쳐 퍼킨지세포(purkinje cell)에 이른다. 그리고 US에 대한 정보는 하울리브에서 기시하는 등상섬유(climbing fiber)를 통해 소뇌피질의 퍼킨지세포로 들어가는데, 이 등상섬유의 입력이 퍼킨지세포의 수상돌기로 들어가는 태상섬유-평행섬유의 입력의 효과를 조정함으로써, 소뇌핵으로 투사되는 퍼킨지세포의 반응성을 변화시키고, 결과적으로 소뇌가 운동학습에 관여한다는 이론들이 제안되었다(Albus, 1971; Gilbert, 1974; Marr, 1969).

CS 경로에 촛점을 맞춘 실험에서, CS정보를 소뇌로 전달하는 태상섬유의 주입력원인 중소뇌각을 파괴했을 때 조건반응이 즉각적으로 사라졌다(Solomon, Lewis, LoTurco, Steinmetz, & Thompson, 1986). 또한 소리 CS 대신에 소뇌로 태상섬유 입력을 보내는 교핵의 여러 핵, 즉 배외측 교핵(dorsolateral pontine nucleus: DLPN)이나 외측 망상핵(lateral reticular nucleus: LRN)을 전기자극했을 때도 조건화가 일어난다는 것이 관찰되었다(Steinmetz, Lavond, & Thompson, 1985).

US 경로에 촛점을 맞춘 실험에서는 하울리브(inferior olive)가 등상섬유의 입력원으로, US 정보를 소뇌로 전달한다고 보고 있다. US의 입력과정을 보면, 먼저 각막 혹은 안와주변에서 들어오는 체감각 입력은 삼차신경 척수핵을 거쳐서 대측의 하울리브로 들어간다. 하울리브에서는 등상섬유를 통해서 조건화시키는 쪽의 눈과 동측인 소뇌로 교차하는 투사를 보낸다(Brodal & Kawamura, 1980). 하울리브에 대한 손상 연구에서는 배측 올리브 부핵(dorsal accessory olive: DAO)의 문내측 부위(rostromedial portion)를 손상시켰을 때, 훈련된 동물에서는 US를 제시하지 않고 CS만을 제시했을 때 나타나는 소거현상과 같은 조건반응의 점진적 감소를 보였으며, 훈련을 시키지 않은 동물의 경우는 조건반응이 일어나지 않았다(McCormick, Steinmetz, & Thompson, 1985). 그리고 안와주변 전기쇼크나 각막 공기분사와 같은 외원적 자극 대신에 DAO 전기자극을 US로 사용하였을 때는 여러 골격근 반응(머리운동, 순막반응, 앞발 굴절운동등)이 조건화되었음이 보고되었다(Mauk, Steinmetz, & Thompson, 1986). 다양한 여러 반응이 나타나는 것은 DAO의 체국소적인 위치에 따른 것으로 DAO의 문내측 부위는 안와주변의 체감각 자극에 반응하며(Gellman, Houk, & Gibson, 1983), 이 부위의 전기자극을 CS와 배쌍시켜 제시하였을 때 조건화가 일어난다는 것은 DAO의 문내측 부위가 안와주변의 US정보를 소뇌로 전달하는 US통로라는 것을 의미한다(Mauk et al, 1986).

순막조건화는 단측성(unilateral)으로 손상한 선행연구(Lincoln emd, 1982; 김기석과 윤영화, 1987)를 살펴보면, 조건화와 관련된 어떤 부위를 단측 손상시킨 경우 손상과 관련된 쪽의 눈만이 조건화가 일어나지 않을 뿐이며, 반대쪽 눈의 조건화는 영향을 받지 않는다. 이러한 전이 효과는 교핵에서 태상섬유가 소뇌 양측으로 투사됨으로써 CS 정보가 양측 소뇌 모두를 활성화시키기 때문인 것으로 의미한다(Steinmetz, Rosen, Woodruff-pak, Lavond, & Thompson, 1986). 더우기 일반적인 소리 CS를 사용하는 경우는 양쪽 귀에 모두 CS가 전달이 되기때문에 CS 경로의 활성화는 양쪽 모두 똑같은 조건이라고 할 수 있다. CS경로가 미리 활성화 되어 있으므로 해서 조건화를 반대쪽으로 전환하였을 때는 이전의 소뇌 이론에서 제안했던 바와같이

대상섬유-평행섬유와 퍼킨지세포의 연결에 대한 등상섬유의 조정효과가 좀더 빨리 나타날 것이고, 따라서 CS에 대한 반응성이 증가되어 빠른 조건반응의 습득이 나타날 것이다.

본 연구는 순막조건화에 있어서 하울리브의 DAO가 US에 관한 정보를 소뇌로 전달하는 부위라는 것을 알아보기 위해, Mauk 등(1986)이 DAO 자극을 US로 사용하여 조건화 시킨 연구를 토대로 전이 효과라는 측면에서 DAO자극이 US로서 효과가 있는 지를 알아보고자 한다. 즉 소리자극을 CS로 왼쪽 DAO자극을 US로 사용하여 오른쪽 눈을 조건화시킨 후, 대측의 왼쪽 눈을 안와주변 전기쇼크를 US로 사용하여 조건화시켰을 때, 오른쪽 눈 조건화에서 DAO자극이 효과적인 US로서 한다면 외현적인 US를 사용한 왼쪽 눈 조건화에 전이적인 효과를 미칠 것이다. Mauk 등(1986)이 행한 연구에서는 통제동물에 각각 공기분사를 US로 사용하였으나 본 연구에서는 안와주변 전기쇼크를 US로 사용하였다.

본 연구에서 기대되는 가설은 다음과 같다. 첫째, 조건반응 습득단계에서 DAO자극이 외부자극인 전기쇼크와 같이 효과적인 US로서 작용한다면, 조건반응의 습득에서 실험집단(DAO전기자극 집단)과 통제집단(안와 주변 전기 쇼크 자극집단)간에는 유의미한 차이가 없을 것이다. 둘째, 오른쪽 눈 조건화에서 DAO 자극이 효과적인 US로서 작용한다면 외현적인 US를 사용한 왼쪽 눈 조건화에 전이 효과를 미칠 것이다. 마지막으로 소거에 있어서 DAO자극 동물과 안와주변 전기쇼크 동물간에 차이가 없을 것이다.

연구방법 및 절차

피험동물

체중 2-2.6Kg의 뉴질랜드 백색종 수컷 13마리의 토끼에서 최종 자료를 얻었다. 실험 기간 동안 피험 동물은 개별장에 수용시켰고 충분한 먹이와 물을 공급하였다.

실험장치

본 실험에는 고려대학교 생리심리 실험실에서 자체 제작한 순막반응 광소자 변환기, 토끼고정장치, 소리

CS 발생기, 전기쇼크 US 발생기, 백색잡음 발생기(white noise generator), 방음상자, 정전류 자극기(constant current stimulator)등의 실험기구를 사용하였다. 그리고 모든 실험기구의 통제와 실험의 진행 및 자료수집에는 Apple II+ 컴퓨터를 사용하였다. 순막 움직임의 측정에는 실험 전에 순막에 봉합시켜 놓은 실고리를 광소자 변환기의 축에 연결된 강철막대와 연결시켜서 순막의 직선운동이 광소자 변환기 내에서 편광필터의 회전운동으로 바뀌고, 이러한 회전운동은 고정된 한장의 편광필터와 회전하는 다른 한장의 편광필터 간의 엇갈림을 일으켜 그 사이를 통과하는 꼬마전구의 불빛의 양을 변화시킨다. 빛의 양의 변화는 수광소자에서 전압의 변화로 바뀌고 이 전압변화를 차동 증폭기(differential amplifier)로 증폭시켜 A/D 변환장치를 통해 컴퓨터에 입력되어, 분석된다(자세한 내용은 이두현, 한정수, 심인섭과 김기석, 1986 참조). 조건화 시에는 토끼를 고정장치에 고정시키고 순막 움직임이 방해받지 않도록 위, 아래 눈꺼풀을 고리(hook)로 벌려 고정시켰다. 피험동물은 네마리를 동시에 조건화시킬 수 있는 방음상자에 넣어서 동일한 기구에 의해 통제되었으며, 실험 진행시에는 외부의 소음을 차단하기 위해서 방음상자 내에 65dB의 백색잡음을 제시하였다. CS는 정현파 발생기를 통해서 나오는 1KHz의 정현파를 증폭시켜 85dB의 크기로 제시하였다. US는 통제동물인 경우 AC 60Hz, 2.5mA의 전기 충격을 눈의 아래와 뒤쪽에 고정되어 있는 봉합용클립을 통하여 제시하였고, 실험동물인 경우는 정전류 자극기를 통해서 나오는 400Hz, 0.1msec지속기간의 정전류 음극펄스를 시술시 토끼 머리에 부착시킨 소켓에 제시하였으며, 전류값은 90-300 μ A로 각 토끼에 따라 역치보다 조금 높은 수준에서 결정되었다. 실험기구의 배치는 그림 1과 같다.

시술 및 실험절차

마취를 하기 전에 토끼를 진정시키기 위해서 클로르프로마진(chlorpromazine, 4mg/Kg)을 피하주사하고, 30분 후 기도 유지를 위해서 부교감신경 차단제인 아트로핀(atropine, 0.5mg)을 피하주사한 다음, 다시 30분 뒤에 펜토탈 소듐(pentotal sodium, 60mg/Kg)을 귀의 정맥에 주사하여 마취시켰다. 마취가 되면 토

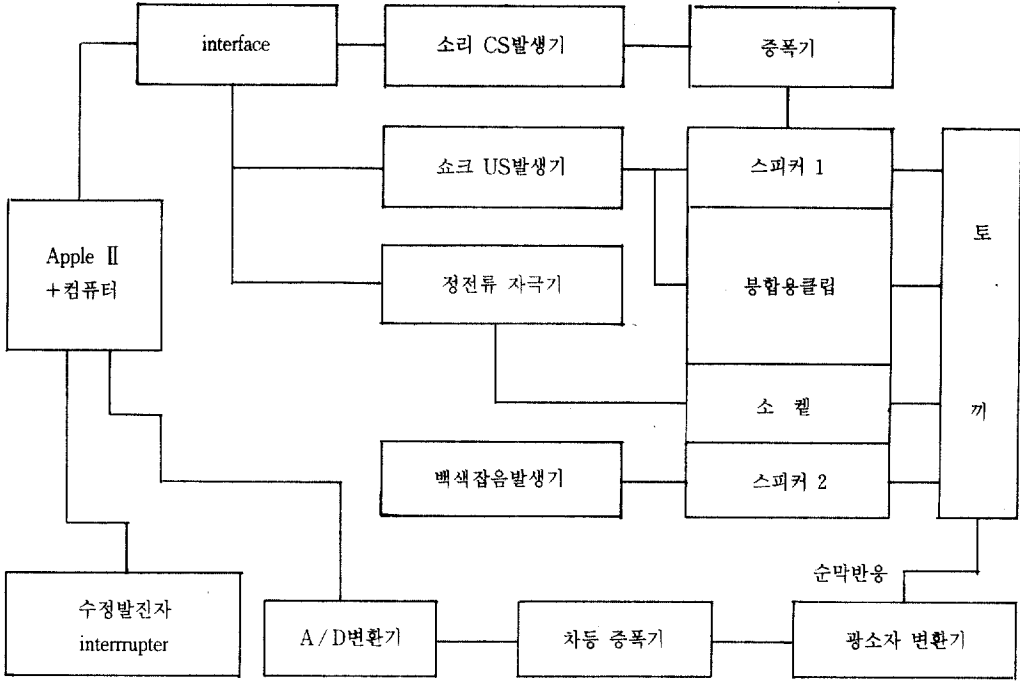


그림 1. 실험 기구 배치도

끼를 스테레오택식 기구(stereotaxic apparatus)에 올려 머리를 고정시키고, 두피 정중부를 절개하여 두개골을 노출시켰다. 두개골의 정중선 및 수평을 맞추고 전정(bregma)의 위치를 람다(lambda)보다 1.5mm높게 맞춘 다음, 목표지점의 두개골을 치과용드릴로 구멍을 내어 전극을 삽입하였다. 뇌 두개골 구멍은 두개를 내었는데, 하나는 좌측 DAO의 자극위치에 단극전극(monopolar electrode)을 삽입하기 위한 것이었고, 다른 하나는 자극위치 선정에 참고로 필요한 역행성 장전위(antidromic field potential)를 기록하기 위해 소뇌 피질에 자극펄스를 제시할 양극전극(bipolar electrode)을 삽입하기 위한 것이었다.

전극은 00크기의 곤충용 핀(insect pin, 00 size)을 에폭시로 피복 절연하였고, 털 끝을 150-200 μ m 노출시켰다. 하울리브의 전극 삽입 위치는 소뇌피질의 백질에 삽입한 양극전극에 1Hz, 0.04-0.08msec 지속시간의 200-400 μ A의 자극펄스를 주고, 하울리브에서 역행성 장전위를 기록하는 방법으로 찾아내었다. 하울리브의

전극위치 좌표는 람다 위치를 기준으로 하여, 전측으로 1-1.5mm, 외측으로 0.8-1.0mm, 복측으로 22.7-23.5mm였다. 소뇌피질에 삽입한 전극의 위치는 역시 람다를 기준으로, 전후측 0mm, 외측으로 5mm, 복측으로 11.5-12.5mm였으며, 양극 전극의 두 전극중 긴 전극을 람다의 기준으로 하였다. 그리고 긴 전극을 접지 전극으로 앞쪽의 짧은 전극을 양극(+)으로 하였다. 역행성 장전위가 하울리브에서 기록되면, 전극을 위아래로 움직여서 가장 반응이 크게 나타나는 부위에 전극의 위치를 고정하고, 소뇌 쪽의 양극전극을 제거한 다음, 젤폼(gelfoam)으로 구멍을 막고 치과용 시멘트로 전극을 고정 시켰다. 전극이 움직이지 않을 정도로 시멘트가 굳으면 두개골에 소켓 고정용 나사 세개를 박고, 그 중에서 전극에 가장 가까이 위치한 나사를 접지로 해서 선을 빼내었다. 전극에서 나온 선과 나사에 이어진 접지선을 소켓에 납땜을 한 다음 에폭시로 절연하고 치과용시멘트로 소켓을 두개골 위에 부착하여 고정시켰다. 소켓 고정이 끝나면 두피를 봉합하고

환부 감염을 막기위해서 항생제(테라마이신, 0.1mg/kg)를 주사한 다음, 일주일 간의 회복기간을 두었다.

회복기간 6일째에 양쪽 눈부위에 털을 깨끗히 제거하고, 순막의 상피층에 직경 2mm 정도의 실고리를 만들었다. 왼쪽 눈에는 전기쇼크 US를 제시하기 위해서 통제동물, 실험동물 모두 눈의 아래쪽 1mm부위에 봉합용클립을 부착시켰고, 통제동물의 경우는 오른쪽 눈부위에도 봉합용클립을 부착시켰다.

하루의 회복기간을 거친후, 7일째에는 조건화 훈련에 들어가기 전에 한 회기의 적응기간을 두어 CS와 US를 제시하지 않고 백색잡음만 제시한 상태에서 준막의 자발반응을 측정하였다. 다음날 부터는 본격적인 조건화 훈련으로, CS제시 기간이 350msec, US 제시기간이 100msec, 자극간 간격(ISI)이 250msec였고, 시행간 간격(intertrial interval: ITI)은 20-40sec 사이에 무선적으로 변화시켰으며 그 평균이 30sec가 되게 하였다. 하루 한 회기(session)는 12구획(block)으로 이루어져 있고 한 구획은 다시 아홉 시행으로 이루어져 있는데, 이 아홉 시행중 여덟 시행은 CS와 US가 짝지워 제시 되는 배쌍시행이고 나머지 한 시행은 US없이 CS만 제시되는 검사시행(test trial)으로 구획 내에서 그 순서가 무선적으로 제시되게 하였다. 조건화는 먼저

오른쪽 눈에 실시해서 한 회기 내의 조건반응률이 그 회기 전체 시행의 80%로 설정한 준거에 도달할 때까지 실시하였다. 그 후 다시 오른쪽 눈에 대해서 한 회기를 재훈련을 시킨, 다음 4일 동안의 소거 시행에 들어갔다.

조직검사

조건화 훈련이 끝난 DAO 자극 실험동물들은 과량의 펜토탈 소디움으로 깊이 마취시킨 다음, 100 μ A의 양극전류를 5-7초간 전극에 흘려 전극위치 확인을 위한 표시손상(marking lesion)을 한 후, 0.9% 생리식염수에 이어 10%의 포르말린으로 환류시켰다. 환류 후 동물의 뇌를 즉시 꺼내어 포르말린-수크로오즈 용액에 일주일 정도 담구었다가, 드라이아이스로 얼려서 로타리 마이크로톰을 사용하여 50 μ m두께로 절편을 내었다. 각각의 뇌 절편은 확대사진을 찍어 삽입되었던 전극의 위치를 확인하였다.

결 과

조직검사 결과

뇌 절편은 확대검사를 통해서 전극의 위치를 확인

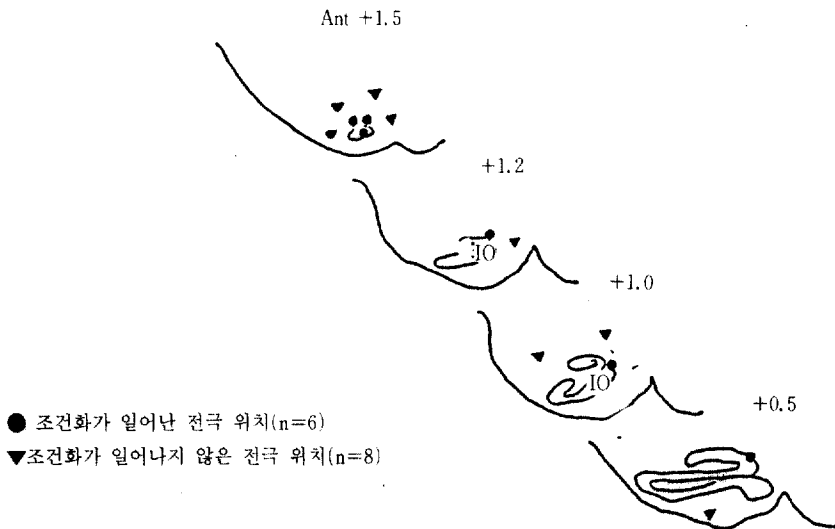


그림 2. 조직검사결과

하였다. 그림 2에 나타난 바와 같이 DAO에 전극 끝에 정확히 닿은 동물만이 조건화가 되었다. 조건화가 된 동물의 전극 위치는 주로 램다에서 문층으로 1.0-1.5mm 사이에 집중되어 있다.

행동검사 결과

자료분석은 전 시행의 행동 결과를 모두 이용하였으며, 습득, 전이, 소거등 세 단계로 나누어 각각 따로 분석하였다. 분석은 조건 반응물을 사용하였으며, 습득 및 전이단계에서는 연속적인 아홉 번의 시행중 조건 반응이 여덟 번 나타날 때까지의 시행수를 보조자료로 사용하였다. 조건반응물을 사용한 분석은 조건화 추이를 알아 보기 위해 하루 한 회기를 두 구간으로 나누어 통계처리를 하였다.

조건반응의 습득. 4일간의 오른쪽 눈 조건화에 대한 결과는 모두 여덟 구간에 걸쳐서 조건반응물의 변화를 살펴 보았다. 그림 3을 보면 5구간까지는 DAO 자극집단이 안와 주변 전기쇼크 집단보다 한 회기 정도 지체되는 습득을 진전을 보이고 있으나 7구간에서는 DAO 자극 집단이 92.6%, 안와 주변 전기쇼크 집단이 94.45%로 두 집단 모두 90%가 넘는 조건반응률을 보이고 있어 확실한 조건화가 이루어졌다는 것을 알 수 있다.

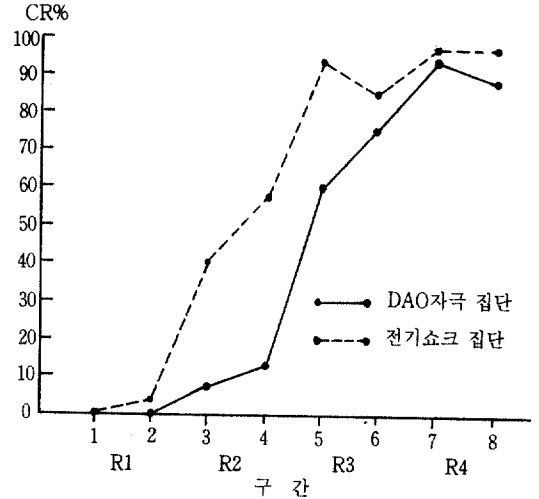


그림 3. 오른쪽 눈의 조건 반응률

자료를 변량 분석해 본 결과, 조건반응률의 변화에 있어서 두 집단 간에 유의미한 차이가 있었고($F(1,11)=9.23, p<0.01$), 구간 간에도 유의미한 차이가 있었다($F(7,77)=92.04, p<0.01$). 구체적으로 어느 구간에서 집단 간 차이가 있었는지를 살펴보면, 3구간부터 5구간까지는 안와 주변 전기쇼크 집단이 DAO 자극 집단보다 유의미하게 월등한 조건반응률을 보이고 있고 6

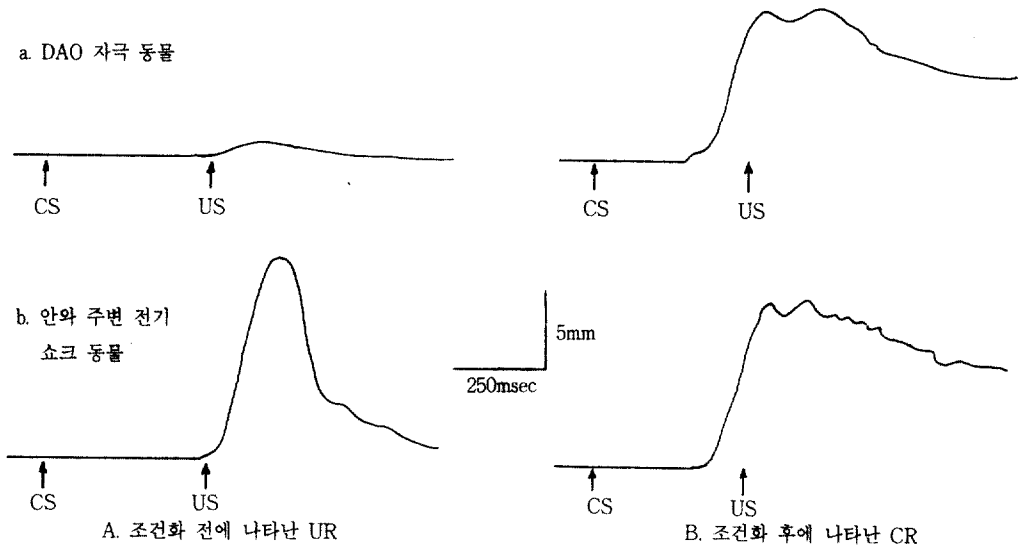


그림 4. 진폭비교

구간 이후로는 두 집단간에 차이가 없었다. 아홉 번의 연속시행중 조건반응이 여덟 번 나타날 때까지의 평균 시행수는 DAO 자극 집단이 245.5(± 63.22), 안와주변 전기쇼크 집단이 169.43(± 45.43)으로 의미있는 차이가 있었다($t=2.52(df=11)$, $p<0.05$). 진폭은 DAO 자극 동물의 경우 조건화 초기에는 무조건반응이 안와주변 전기쇼크 동물에 비해 아주 작았으나, 조건화가 일어난 후의 조건반응은 거의 비슷한 정도로 관찰되었다(그림 4).

전이. 4일 동안의 오른쪽 눈 조건화 후, 두 집단 모두 안와주변 전기쇼크를 US로 사용한 2일 동안의 왼쪽 눈 조건화에 대한 분석은 습득단계에서의 분석과 같이 반 회기를 한 구간으로 하여 이들 간의 두 회기를 네 구간에 걸쳐 조건반응률의 변화를 살펴 보았다(그림 5). 왼쪽 눈의 조건반응 습득에 있어서, 첫 구간의 평균 조건반응률 부터 상당한 정도의 조건 반응률을 보이고 있는데, 이것은 오른쪽 눈 조건화가 왼쪽 눈 조건화에 전이적인 영향을 미친 것으로, 왼쪽 눈 조건화는 이틀만에 오른쪽 눈 조건화의 최종 구간에 상당하는 수준까지 이르렀다. 변량분석 결과, 집단 간의 차이는 없었으나, 구간 간에 차이는 있었다($F(3,33)=28.33$, $p<0.01$). 연속적인 아홉 번의 시행 중 여덟 번의 조건반응이 나타날 때 까지의 평균 시행수는 DAO 자극 집단이 45.67(±11.3), 안와주변 전기쇼크 집단이 32.29(±21.85)로 의미있는 차이는 없었으며, 두 집단 모두

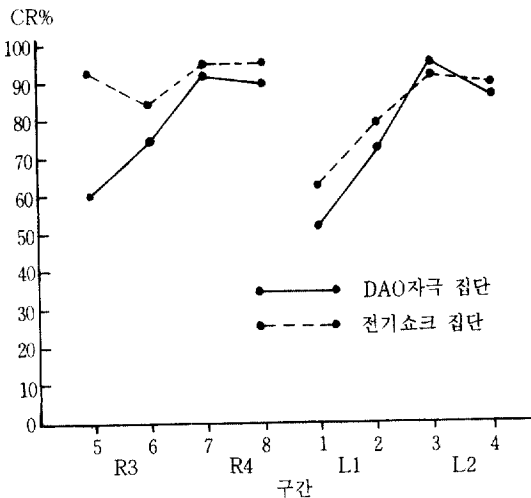


그림 5. 왼쪽 눈의 조건 반응률

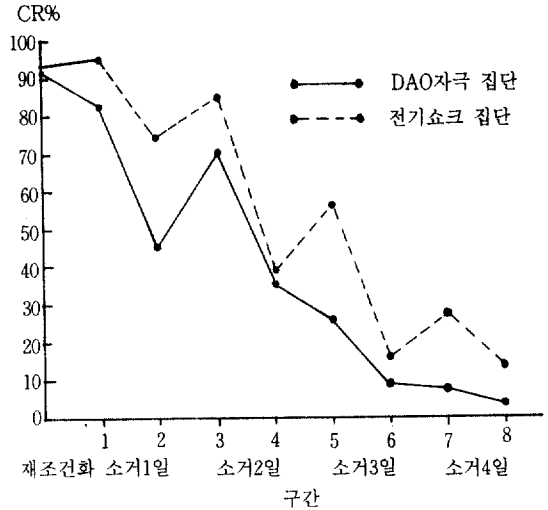


그림 6. 소거에서의 조건 반응률

오른쪽 눈 조건화 때 보다 적은 시행 내에 이 준거에 도달하였다.

소거. 왼쪽 눈 조건화후, 처음의 오른쪽 눈과 동일한 조건으로 한 회기를 재훈련 시킨 다음, US는 제시되지 않고 CS만을 제시한 4일 간의 소거시행을 실시하였다. 그림 6을 보면, 4구간(소거 2일째)에서는 두 집단 모두 50% 이하의 조건반응률을 보이고 있어 소거가 일어났다는 것을 알 수 있으며 최종구간에는 20% 미만의 조건반응률을 나타내었다. 그래프에서 진동이 있는 것은 각 회기의 초기에 나타나는 자발적 회복 현상에 의한 것이다. 구간 간 조건반응률은 차이가 있었으며($F(7,77)=36.34$, $p<0.01$), 집단 간 차이는 없었다.

논 의

이제까지의 연구로 소뇌가 순막조건화에 결정적으로 관련된다는 사실이 밝혀졌으며, 그에 따른 CS경로 및 US경로에 대한 연구들이 진행되어 왔다. CS경로 및 US경로의 직접적인 전기자극을 외현적인 자극 대신에 사용한 연구들은 이전의 손상연구에서 밝혀진 결과에 더하여 그 부위의 역할을 입증해 주는 결과를 산출해냄으로써 보다 확고한 지지 자료가 되고 있다.

하울리브의 DAO를 전기 자극하여 조건화가 일어났

다는 본 연구의 결과는 Mauk등(1986)이 행한 연구결과와 일치하는 것으로, DAO가 US에 대한 정보를 소녀로 전달하는 역할을 하며 이 부위의 전기자극이 안와주변 전기쇼크와 같은 외현적인 US못지 않은 효과적인 US로서 작용한다는 것을 확인하였다. 조건반응 습득에서 조건화가 되기 전까지 DAO자극으로 나타나는 무조건반응은 안와주변 전기쇼크를 사용한 경우보다 상당히 작았으나, 일단 조건화가 되고 난 후에는 CR%나 진폭면에 있어서 별 차이가 없었다. 그러나 조건화 진행과정에 있어서 DAO자극 집단이 안와주변 전기쇼크 집단보다 늦게 조건화가 이루어졌다. 이는 각각 공기분사를 US로 사용한 통제집단과 DAO자극을 US로 사용한 실험집단 간에 조건반응 습득에 있어 차이가 없다고 보고한 Mauk등(1986)의 연구 결과와는 약간 다르지만 최종적으로 DAO자극을 US로 사용해서 조건화가 되었다는 결과에는 일치한다. 특히 본 연구에 도입한 전이단계에서는 DAO자극 집단이 안와주변 전기쇼크 집단에 비해 차이가 없는 전이효과를 보임으로써 조건반응 습득단계에서 DAO자극이 효과적인 US로 작용했다. 또한 소거에 있어서도 조건반응을 면에서 DAO자극집단과 안와주변 전기쇼크집단 간에 차이가 없었다. 소거를 조건 반응율로서 분석한 본 연구와는 달리 소거를 조건반응의 진폭율로서 분석한 Mauk등(1986)의 연구에서도 DAO자극 집단이 각막 공기분사집단과 유사한 소거율을 보였다. 종합적으로 조건반응의 습득, 전이, 소거 단계에서 DAO자극이 안와주변 전기 쇼크와 동등한 효과를 지녔다는 것을 시사하는 바, DAO가 안와주변에 가해지는 US에 대한 정보를 소녀로 전달하는 부위라는 것을 말해준다.

US경로에 대한 여러 해부학적 연구를 보면 DAO는 삼차신경 척수핵으로부터 교차되는 투사를 받는데, 삼차신경 척수핵은 안면과 각막으로부터 입력을 받는다(Panneton, & Burton, 1981). DAO의 뉴우런은 체감각 자극에 반응하며, 특히 문태축 부위의 뉴우런은 안면에 가해진 자극에 대해 반응하는 것으로 알려져 있다(Gellman, Houk, & Gibson, 1983). 이러한 해부학적 결과와 더불어 이전의 손상연구에서는 DAO가 조건화에 필수적인 부위라는 것을 나타냈으며(McCormick et al, 1985), 소녀기능에 관한 이전의 이론을 보더라도 하 올리브는 소녀로 등상섬유를 보내는 등상섬유 입력원

으로 그 위치가 확고히 정립되어 있다. 따라서 본 연구는 DAO 전기자극에 따른 DAO의 활성화가 조건화를 일으키는데 충분하고도 효과적인 US로서 작용한다는 것을 입증함으로써 DAO가 US 전달경로에 위치한 구조물로 조건화의 필수적인 부위라는 것을 확인하는 바이다.

본 연구에서 사용한 전이실험은 교핵자극을 사용해서 전이가 나타나게 되는 신경기제 및 소녀의 역할을 입증한 Steinmetz 등(1986)의 연구와는 달리 단지 통제집단에 대한 조건화의 비교자료로서 사용하였기 때문에 전이를 일으키는데 결정적인 신경로 파악을 위해서는 별도의 연구가 있어야 할 것이다. 또한 본 연구에서는 전이 조건화에 외부 US를 사용 했으나, 전이단계에서도 DAO자극을 사용한 후속 연구가 있어야 할 것이다.

참고문헌

- 김현택과 김기석(1986). 토끼 순막 반응의 고전적 조건화에서의 초기시행의 역할. *한국심리학회지*, Vol. 6, NO. 1, 87-97.
- 김기석과 윤영화(1987). 조건 반사의 신경 실체에 관한 연구: 소녀 치상-중간핵과 단소엽의 기능. *한국심리학회지*, 6(2), 109-120.
- 이두현과 김기석(1986). 순막 조건 반응에서 배경 변화가 잠재적 억제에 미치는 영향. *행동 과학 연구*, Vol. 8, 33-43.
- 이두현, 한정수, 심인섭과 김기석(1986). 역행 짝지움 이 고전적 조건화에 미치는 영향. *행동 과학 연구*, Vol. 8, 19-25.
- Albus, J.S.(1971). A theory of cerebellar function. *Mathematical Biosciences*, 10, 25-61.
- Brodal, A., & Kawamura, K.(1980). Olivocerebellar projection As review. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, 64, 1-35.
- Clark, G.A., McCormick, D.A., Lavond, D.G., & Thompson, R.F.(1984). Effect of lesions of cerebellar nuclei on conditioned behavioral and hippocampal neuronal responses. *Brain Research*, 291, 125-136.

- Donegan, N.H., Lowry, R.W., & Thompson, R.F.(1983). Effects of lesioning cerebellar nuclei on conditioned leg-flexion responses. *Neuroscience Abstracts*, 9, 331.
- Eccles, J.C.(1977). An instruction-selection theory of learning in the cerebellar cortex. *Brain Research*, 127, 327-352.
- Enser, L.D.(1976). A study of classical nictitating membrane conditioning in neocorticate, hemidecorticate, and thalamic rabbits. Unpublished doctoral dissertation, University of Iowa.
- Foy, M.R., Steinmetz, J.E., & Thompson, R.F.(1984). Single unit analysis of the cerebellum during classically conditioned eyelid responses. *Neuroscience Abstracts*, 10, 122.
- Gellman, R., Houk, J.C., & Gibson, A.R.(1983). Somatosensory properties of the inferior olive of the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 215, 228-243.
- Gilbert, P.F.C.(1974). A theory of memory that explains the function and structure of the cerebellum. *Brain Research*, 70, 1-18.
- Ito, M.(1972). Neuronal design of the cerebellar motor control system. *Brain Research*, 40, 81-84.
- Lavond, D.G., Hembree, T.L., & Thompson, R.F.(1985). Effects of kanic acid lesions of the cerebellar interpositus nucleus on eyelid conditioning in the rabbit. *Brain Research*, 326, 179-182.
- Lincoln, J.S., McCormick, D.A., & Thompson, R.F.(1982). Ipsilateral cerebellar lesions prevent learning of the classically conditioned nictitating membrane/eyelid response. *Brain Research*, 242, 190-193.
- 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.
- McBride, R.L., & Klemm, W.R.(1968). Stereotaxic atlas of rabbit brain based on the rapid method of photography of frozen, unstained sections. *Communications in Behavioral Biology*, 2, 181-185.
- McCormick, D.A., Lavond, D.G., Clark, G.A., Kettner, R.E., Rising, C.E., & Thompson, R.F.(1981). The engram found? Role of the cerebellum in classical conditioning of nictitating membrane and eyelid responses. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 18, 103-105.
- McCormick, D.A., Lavond, D.G., & Thompson, R.F.(1983). Neuronal responses of the rabbit brainstem during performance of the classically conditioned nictitating membrane(NM)/eyelid response. *Brain Research*, 271, 73-88.
- 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.
- Oakley, D.A., & Russell, I.S.(1972). Neocortical lesions and Pavlovian conditioning. *Physiology and Behavior*, 8, 915-926.
- Panneton, W.M., & Martin, G.F.(1983). Brainstem projections to the facial nucleus of the opossum: A study using axonal transport techniques. *Brain Research*, 267, 19-33.
- Schmaltz, L.W., & Theios, J.(1972). Acquisition and extinction of a classically conditioned response in hippocampectomized rabbits(*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 79, 328-333.
- Solomon, P.R., Lewis, J.L., LoTurco, J., Steinmetz, J.E., & Thompson, R.F.(1986). The role of the middle cerebellar peduncle in the acquisition and retention of the rabbit's classically conditioned nictitating membrane response. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 23, 75-78.
- Steinmetz, J. E., Lavond, D. G., & Thompson, R.F.(1985). Classical conditioning of the rabbit eyelid response with mossy fiber stimulation as the conditioned stimulus. *Bulletin of the Psychonomic*

- Society*, 28(3), 245-248.
- Steinmetz, J.E., Rosen, D.J., Woodruff-Pak, D.S., Lavond, D.G., & Thompson, R.F.(1986). Rapid transfer of training occurs when direct mossy fiber stimulation for classical eyelid conditioning. *Neuroscience Research*, 3, 606-616.
- Yeo, C.H., Hardiman, M.J., & Glickstein, M.(1985). 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.(1985). 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.(1985). Classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit: III. Connections of cerebellar lobule HV. *Experimental Brain Research*, 60, 114-126.

원고 초 본 접수 : 1989. 9. 4

원고 수정본 접수 : 1989. 10. 5

Function of the Inferior Olive in Classic Conditioned Responses

Kang-Joon Lee and Ki-Suk Kim

Korea University

The nictitating membrane responses of 6 rabbits were classically conditioned using electrical stimulation of the dorsal accessory olive(DAO) as an unconditioned stimulus and a tone as a conditioned stimulus. When compared to the conditioning of control group using a standard unconditioned stimulus of periorbital electrical shock in the experiments of three stages, the conditioning produced by DAO stimulation is similar to the control's. In acquisition of conditioned nictitating membrane response, animals trained with DAO stimulation were slightly restarted than those with periorbital electrical shock but both groups eventually reached to a conditioning criterion of 80% CRs. After overtrained with DAO stimulation, conditioning of contralateral nictitating membrane responses with periorbital shock as unconditioned stimulus followed and the rate of conditioned response acquisition measured. It was observed that rapid acquisition occurred during contralateral conditioning with periorbital shock. There was no significant difference between DAO stimulation group and periorbital shock group in the rate of extinction. These results indicate that stimulation of the DAO can serve as an effective US to be identical to periorbital electrical shock. Therefore, the present experiments, suggest that DAO forms a portion of the US pathway conveying information about the occurrence of an US to the cerebellum.