

순막반응의 고전적 조건화와 그 신경회로

김기석

고려대학교 심리학과

기억의 신경실체인 엔그램의 해명은 생리심리학의 주요관심사의 하나이다. 엔그램을 탐구하기 위해서 Thompson을 위시한 일단의 연구자는 Gormezano가 개발한 토끼의 순막조건반응을 모델로 정하고, 뇌손상·자극·기록법 등을 사용하여 고전조건화의 신경회로를 계속 탐색하여 왔다. 이들은 마침내 소뇌의 피질과 심부핵이 조건화를 가능케 하는 신경가소성의 자리임을 발견하였다. 즉 소뇌피질이나 심부핵을 파괴하면 순막조건반응은 영구히 상실되는데 비해서 순막무조건반응은 계속 유지됨이 발견된 것이다. 이어서 여러 연구자들의 노력으로, 청각CS정보는 와우핵에 이어 교핵 또는 외측망상핵을 거쳐 소뇌로 입력되며, 체성감각US정보는 삼차신경척수로핵에 이어 하올리브를 거쳐 소뇌로 입력되며, CR정보는 소뇌에서 적핵에 이어 부외전신경핵을 거쳐 순막반응을 야기함이 밝혀졌다. 또 이같은 단순한 순막조건화동안 정서적 조건화가 부수되며 또 경우가 요구하면 고차적 조건화도 동시에 부수되는 것으로 간주되는 바, 전자는 편도체, 후자는 해마 등이 관여하는 것으로 보인다. 앞으로는 소뇌에 국소화된 것으로 판명된 학습의 신경실체에 대한 미시적 분석과 해명이 요구된다.

학습과 기억을 사적, 주관적 현상으로서가 아니라 공적, 객관적 사건으로 다루고, 실험이 가능한 분야로 만든 여러 개척자들 가운데 Pavlov(1927)를 빼놓을 수 없다. 뿐만 아니라 그는 조건반사의 연구를 토대로 하여 그같은 연합학습이 형성되는 자리가 대뇌피질이라는 학설을 제창함으로써, 기억과 학습을 실험적 검증이 가능한 과학의 일분야로 인정케 함에 공헌을 하였다.

오늘날 Pavlov의 고전적 조건화는 신피브로프주의라고 일컬을 만큼 그 중요성이 재평가 되고 있다 (Mackintosh, 1983). 사실 고전적 조건화는 그동안 Hull(1943), Skinner(1938) 등 당대의 영향력 있는 연구자들에 의해서 과소평가되어 오다가(Mackintosh, 1983), Brown과 Jenkins의 결정적 실험(1968)에 의해

서 그 중요성이 재인식되었다. 즉 이들은 순수한 고전적 조건화절차에 의해서 비둘기의 “도구적”조건화를 성공시킬 수 있었고, 그것을 자동조형(autosha-ping)이라 일컬었다. 그 후 여러 후속실험(Hearst & Jenkins, 1974)의 결과로, 고전적 조건화는 종전에 도구적 조건화 고유의 영역이라고 간주되었던 영역을 단독지배 또는 중복지배함이 밝혀졌으며, 그리하여 비록 도구적 조건화를 전적으로 배제할 수는 없다해도 고전적 조건화는 종전의 통념에 비해서 연합학습에서 차지하는 비중이 크게 증가하였다.

한편 Pavlov의 대뇌피질설에 대한 검증은 그의 동료인 Zeligony에 의해서 시도 되었다. Zeligony의 1911년 실험에서 대뇌피질 전체를 손상시킨 개는 조건화가 안되었으므로 Pavlov의 설은 지지된 듯이 생각되

었으나, 1930년 재차실험에서는 조건화가 가능한 것으로 판명되어 최종적으로 그의 설은 지지를 얻지 못하였다(Morgan & Stellar, 1950). 미국에서는 Lashley가 1910년대부터 주로 쥐를 대상으로 하여 대뇌피질 손상에 따른 연합학습의 가능 여부를 30년 이상 연구(Lashley, 1950) 하였으나, 대뇌피질의 특정영역에 엔그램(engram), 즉 기억흔적이 국소화되어 있다는 그의 설(Lashley, 1929)을 결정적으로 지지해주는 연구결과를 얻지는 못했다(Thompson, McCormick, & Lavond 1986).

본 논고에서는 학습과 기억의 엔그램을 추구하는 연구가 이후 어떻게 전개되었는지를, 주로 순막반응의 고전적 조건화와 그 신경회로에 관한 제반연구를 중심으로 고찰하고자 한다. 이같은 주제의 선정은 기억의 생리적 기제에 대한 수 많은 접근방식 중에서 고전적 조건화의 신경실체에 관한 연구들(Gomezano, Kehoe, & Marshall, 1983; Thompson, McCormick, Lavond, Clark, Kettner, & Mauk, 1983)이 근년에 크게 부각되고 있을 뿐만 아니라 본 연구자의 연구의 관심도 또한 이 분야에 있기 때문이다(김기석·윤영화, 1987; 이강준·김기석, 1989).

순막반응의 고전적 조건화

토끼의 눈에 상하로 개폐되는 눈꺼풀 뿐만 아니라 눈꺼풀안에 좌우로 개폐되는 순막(nictitating membrane)이 있다. 눈의 각막에 공기를 분사하거나 안와 주변에 전기 쇼크를 가하면, 눈꺼풀이 닫히고 안구가 안와속으로 쑥 들어가며 순막이 각막표면을 쓸다시피 하면서 눈을 반정도 덮는다. 토끼의 순막은 결막의 일종으로서 연골조직으로 받쳐지고 있으며, 보통은 내측안각에 접혀져 있다가 자극을 받으면 외측으로 퍼졌다가 다시 제자리로 접혀진다. 이같은 순막의 개폐운동을 순막반응(nictitating membrane response : NMR)이라고 한다(Gomezano, 1966).

NMR을 처음으로 고전적 조건화에 사용한 사람은 Gomezano(1962)이었는데, 그는 조건자극(conditioned stimulus : CS)으로 소리를, 무조건자극(unconditioned stimulus : US)으로 공기분사를 사용했다. 그는 NMR이외에도 눈깜박임 반응(Schneiderman, Fuent-

es, & Gomezano, 1962)과 안구철회반응(Deaux & Gomezano, 1963)도 사용해서 고전적 조건화를 연구하였으며, 또 이것들이 모두 혐오적 조건화인 점을 감안하여 대조적인 욕구적 조건화(appetitive conditioning)의 파라다임으로 토끼의 턱운동반응(jawmovement response : JMR)을 설정하여 고전적 조건화를 연구하였다. JMR조건화에서는 목마른 토끼의 입에 소량의 물을 분사하는 것이 US이고, 그에 따라 일어나는 턱의 운동이 무조건반응이며 CS는 소리의 제시이다(Smith, DiLollo, & Gomezano, 1966). 그런데 이같은 몇개의 파라다임 중에서 Gomezano와 그의 동료들은 고전적 조건화에 관한 제반 주제를 연구하기 위해서 NMR를 채택하게 되었다. 그것은 NMR조건화가 여러가지 면에서 종전의 절차보다 이점이 많았기 때문이다. 종전의 파라다임으로는 인간이나 동물을 대상으로 타액 반응, 피부전기 반응, 눈깜박임 반응 등이 사용되어 왔는데, 이것들은 정확한 실험통제의 어려움, 측정치의 심한 변산, 비연합적 요인의 개입 등의 문제로 인하여 만족스러운 절차가 못되었다(Gomezano, 1966 : Hilgard & Marquis, 1940 : Stewart, Stern, Winokur, & Fredman, 1961). 이에 비해서 NMR은 (1)토끼는 구속만 잘하면 장시간의 조건화 동안에도 온순하고 조용하며 (2)순막반응의 자연발생률은 극히 낮아서 1시간당 1-3회에 불과하며 (3)순막반응에서는 청각CS에 대한 alpha반응이 없다는 점등을 들어 종전의 절차보다 고전적 조건화의 연구에 유리한 파라다임이라고 하였다(Gomezano, 1966).

그 후 Gomezano의 20년 이상의 연구(Gomezano et al, 1983)를 위시하여 여러 연구자들의 연구에 의해서 오늘날 고전적 조건화의 기본지수는 거의 확립되어 있다. 우선 표준절차를 보면 CS는 85 dB크기의 1000 Hz 정현파, US는 AC 60Hz로 2-3mA의 안와 주변 전기자극 또는 80mm의 압축질소 분사, 자극간 간격 즉 CS-US간격은 200-400msec, 시행간 간격은 60sec, 검사시행으로서는 매 8시행마다 CS만 단독으로 제시하는 것 등이다(Schneiderman et al., 1962). 조건화의 진행과정을 보면 조건반응(conditioned response : CR)은 훈련초기에는 나타나지 않으며 훈련이 진행되어 몇 검사시행만에야 나타난다. 처음 나타

나는 CR은 그 크기도 크지 않고 잠재기도 짧지 않으나 훈련이 거듭되는데 따라 CR의 크기도 커지고 잠재기도 점차로 짧아지며 중국에는 CS개시후 약 100msec 후에 CR이 출현하게 된다.

고전적 조건화의 기본지수는 Pavlov(1927)가 처음 보고하고 기타 연구자들이 확인한 고전적 조건화의 기본지수와 매우 흡사한데, 그 대강을 보면 우선 CS강도에서는 그 강도가 클수록 CR이 출현할 백분률도 높아지며, US강도에서도 그 강도가 증가하는데 따라 CR의 크기가 증가하고 또 일정한계내에서 CR의 획득도 증가한다는 것이다. 시행간 간격과 학습과의 관계를 보아도 다른 종류의 학습상황과 유사하게, 시행간 간격이 길수록 시행회수가 덜 소요되며, 이 점에 대해서 Levinthal과 Papsdorf(1970)는 1일 1회 시행이 제일 빠른 학습을 가져온다고 보고하였다. 마지막으로 CS-US간격, 즉 자극간 간격을 보면 이것은 여러 변수 중에서 CR에 가장 강력한 영향을 미치는 변수로 판명되었다. 우선 역조건화(CS에 앞서 US제시)와 동시조건화(CS와 US동시제시)에서는 조건화가 불가능하며, 나아가서 순행조건화(CS다음 US제시)의 경우도 50msec이내의 CS-US 간격으로는 조건화가 되지 않는 것으로 판명되었다. 그리하여 조건화의 습득곡선을 보면 자극간 간격 100msec에서 중간정도, 200msec부터 400msec까지에서 최적, 800msec에서 하강을 나타낸다(Smith, Coleman, & Gormezano, 1969; 조원호·현성용·김기석, 1986; 현성용·조원호·김기석, 1986; 이두현·한정수·심인섭·김기석, 1986). 특기할 점은 자극간 간격이 조건반응의 형태와 잠재기를 결정한다는 사실이다. Smith(1968)의 연구에서는 125, 250, 500, 1000msec의 자극간 간격을 사용했는데, 이때 반응의 잠재기는 그 간격과 비례했으며, 또 순막 반응의 형태에 있어서도 훈련시 US가 제시될 시점에서 최고봉에 달하는 꼴을 보였다. 그리고 짧은 자극간 간격에서는 반응형태를 나타내는 곡선의 상승과 하강이 빠르고 급격한데 비해서 긴 간격에서는 그 곡선의 상승과 하강이 느리고 완만함을 보였다. 요약컨대 조건반응의 강도(출현시기, 습득률, 크기)는 CS강도, US강도, 시행간 간격, 자극간 간격에 의해서 결정되며, 다만 조건반응의 형태와 잠재기만은 주로 자극간 간격으로 결정된다는 것이다.

순막반사의 신경로

순막조건반응의 신경로를 검토하기에 앞서 선천적 순막반사의 신경로를 기술하기로 한다. 순막반응을 야기하는 자극은 예컨대 공기분사나 전기쇼크와 같은 안구에 위해를 가할 위험이 있는 체성감각자극이며, 순막반응은 눈꺼풀반응과 안구철회반응과 함께 그런 위험으로부터 안구를 보호하는 선천적 반사기체라 할 수 있다. 순막반사는 슬개건반사와 같은 골격근반사이며, 순막의 신전은 외전신경의 지배를 받는 안구철회근이, 그 원상복귀는 동안신경의 지배를 받는 순막근이 각각 담당한다. 이들 신경은 모두 체성뇌신경이고, 이들 근은 또한 모두 횡문근에 속한다.

순막반사의 신경로는 비교적 간단하며, 그 구성로는 삼차신경, 중간로는 삼차신경핵에서 외전신경부핵으로 뻗는 중간 뉴런, 원심로는 외전신경부핵에서 기시하여 안구철회근에 달하는 외전신경의 가지로 구성되어 있다(Berthier & Moor, 1983; Powell, Berthier & Moor, 1979). 눈에 위해를 주는 체성감각 정보를 이같은 신경로를 거쳐 중국에는 안구철회근을 수축시켜 안구의 철회운동을 야기하는 동시에 그에 따른 순막의 수동적 신전을 일으킨다. 다음에 일어나는 순막의 원상복귀운동은 순막의 상단에 부착된 작은 횡문근의 수축에 의한 것이며 이것은 동안신경의 직접적인 지배하에 있다(Thompson, 1976). 따라서 순막반응을 이루는 순막의 신장과 복귀기는 각각 안구철회를 통해 간접적으로 순막신장을 일으키는 외전신경과, 직접적으로 순막복귀를 일으키는 동안신경에 의해서 담당되고 있다. 행동적으로 보아도, 순막신장조건화의 습득율과 소거율은 안구철회조건화의 것과 동일한 것으로 판명되었다(Deaux & Gormezano, 1963; Gormezano et al., 1962). 또 안구철회반응과 순막반응과 함께 일어나는 눈꺼풀반응은 안면신경의 직접적인 지배하에 있다(Cegavske & Thompson, 1976).

순막신장반응의 잠재기, 즉 눈의 각막에 공기를 분사하기 시작했을 때부터 순막의 신장이 개시될 때까지의 시간간격은 보통 약 40msec이다. 이에 비해서 외전신경핵을 직접 전기자극하고 나서 순막반응이 개시되는 시간간격으로 본 잠재기는 약 16-18msec이

다. 또 눈의 각막에 공기를 분산했을 때부터 외전신경의 운동뉴런의 활동이 증가할때까지의 시간간격은 22-24msec이다(Cegavske et al., 1976). 따라서 이같은 실험수치는 반사로를 구성하는 각부분의 잠재시간의 합은 반사로 전체의 잠재시간과 동일할 것이라는 기대에 잘 부합되는 결과이다.

외전신경 뉴런의 활동은 순막신전에 앞서 증가하며, 순막신전이 개시되고 지속되는 동안 그 활동은 최고에 달하며, 순막신전의 최고점 이후에는 그 활동이 감소된다. 요컨대 순막반사에 있어서 외전신경뉴런의 활동과 순막신전은 높은 상관성을 보인다(Thompson, 1976). 이것은 순막신전반응에 있어 외전신경이 최후공통로(final common path)임을 입증하는 것이라 하겠다.

순막조건반응의 신경회로

학습과 기억의 엔그램을 찾기 위해 순막조건반응의 신경회로를 처음으로 연구하기 시작한 연구자는 Thompson(1976)이었다. 그의 지론에 따르면 기억의 본질을 해명하기 위해서는 기억의 생물학적 기전을 밝혀야 하며, 그러기 위해서는 먼저 그런 기억이 어디에서 형성되는지 그 장소를 발견하여야 하며, 또 그럴려면 우선 그 장소가 내포되어 있을 기억흔적회로(memory trace circuit)를 발견해야 한다는 것이다.

이같은 맥락에서 Thompson은 순막조건반응을 모델로 설정하고 그 신경회로를 찾는 과정에서 처음에는 해마(hippocampus)에 주목했다. 이것은 해마가 그동안 많은 연구자들에 의해서 기억이나 학습과 연관되어 있는 뇌구조물로 지목되어 연구(Douglus, 1967; Hirsch, 1974; Isaacson, 1974; Kimble, 1968; Milner, 1966; O'Keef & Nadel, 1974)되어 왔으나, 순막조건화와 연관된 연구는 없었기 때문이다. 연구의 결과로, 해마 뉴런의 활동은 순막조건반응을 완전히 대표하며 또 시간적으로 선행한다는 사실이 처음으로 발견되었다(Berger, Alger, & Thompson, 1976). 이같은 발견은 해마가 엔그램이 처음 형성되는 자리일 가능성을 시사하는 것이라 하겠으나, 그것은 다른 연구들에 의해서 부정된다. 대표적으로, 해마를 파괴해도 순막조건화가 가능하다는 연구들(Schmaltz &

Theios, 1972; Solomon & Moor, 1975)은 해마가 학습의 신경회로에서 필수불가결의 구조물이라기 보다 이차선 내지 병렬선의 상의 구조물임을 시사한다. 또 해마이외에, 대뇌신피질을 제거(Oakley & Russel, 1977)하거나 심지어 시상보다 상위의 뇌조직을 모두 제거(Enser, 1976)해도 순막조건반응이 가능한 것으로 판명됨으로써, 고전조건화의 엔그램은 일단 시상보다 하위의 뇌부분에 형성됨을 짐작하게 했다.

한편 Thompson 연구실에서는 순막조건반응의 엔그램을 찾기 위하여 순막조건화의 신경회로를 체계적으로 추구하는 연구도 병행했었는데, 구체적으로는 무조건반사의 신경회로, 조건자극의 신경회로, alpha 반응의 신경회로를 체계적으로 탐구해 나갔다. 그런데 이에 대한 그의 결론은 모두 부정적이다. 우선 Mauk, Warren 및 Thompson(1981)의 연구는 무조건반사의 신경회로상에는 순막조건화를 습득한 토끼에 모르핀을 주사하면 무조건반응은 그대로 존속하는데 비해서 조건반응은 없어진다는 사실을 발견했다. 이것은 조건반응과 무조건반응은 상호 무관하다는 것을 입증하는 것이며, 따라서 UR의 신경회로상에는 CR의 기억흔적이 존재할 가능성이 없다는 것을 의미한다.

조건자극의 신경회로에 엔그램이 내포되어 있을 가능성도 Kettner, Shannon, Nguyen 및 Thompson(1980)에 의해서 부정되었다. NMR의 경우 조건자극은 보통 1000Hz의 청자극임으로 조건화에 있어서 청각신경로의 뉴런의 활동변화가 연구의 초점이 된다. 그래서 Kettner 등은 청각신경로상의 와우핵과 하소구에 기록전극을 삽입하여, 조건화가 진행되는 동안 그곳의 신경세포의 단위활동을 기록하였는데 어떤 변화도 발견하지 못했다. 또다른 연구(Kettner & Thompson, 1982)에서는 신호탐지법을 사용했는데, 이것은 과잉으로 조건화시키면서 청각신호의 크기를 서서히 감소시켜 종국에는 토끼가 50%만 탐지할 수 있는 소리의 수준에 이르게 한 다음, 그때부터는 계속 그 크기의 소리자극을 CS로 제시하는 것이다. 이 절대역치의 청자극을 토끼가 탐지하면 순막조건반응이 일어나고 탐지 못하면 안 일어나는 것임으로, 이 때 청각신경로상의 뉴런의 단위활동변화를 관찰하게 된다. 이렇게 해서 Kettner 등은 와우핵, 하소구, 내측

슬상체의 신경세포의 단위활동을 관찰하였는데, 탐지시행때와 무탐지시행때간에 아무런 차이를 발견하지 못함으로써 다시 한번 CS신경로상에는 학습가소성을 대표하는 뉴런이 없음을 확인하였다. 마지막으로 alpha반응의 신경로를 검토해 보아도 그 결과는 부정적이다. alpha반응이란 조건 자극에 대한 원래 반응을 지칭하는 것으로 이 경우 청자극에 대한 경악반응 등을 지칭한다. 그런데 이것의 잠재기는 매우 짧아서 20msec에 불과한데 비해서 순막조건화에서 청자극과 순막반응간의 잠재기는 비교적 길어서 적어도 80msec 이상이 소요됨이 밝혀져 있다(McCormick, Guyer, & Thompson, 1982; Woody and Brozek, 1969). 또 순막조건화를 가능케하는 자극간 간격 즉 CS-US간격도 최소한 100msec을 요하는 것을 감안해 보면 alpha반응의 신경로에 조건화를 담은 뉴런이 존재할 가능성은 없다고 하겠다.

Thompson 등은 계속해서 신호탐지법을 사용하여 여러 뇌부위를 탐색해나가던중, 와우핵의 바로 배측에 위치한 소뇌피질부위에 10개의 미세전극을 삽입하여 조건화동안 그 기록을 수집한 결과, 그 곳의 뉴런들의 단위활동이 명백히 조건반응과 관련이 있다는 증거를 포착하였다(Kettner & Thompson, 1982). 즉, 소뇌피질 뉴런의 단위활동은 토끼가 CS를 탐지한 탐지시행에서는 명백히 증가한데 비해서, 탐지 못한 무탐지시행에서는 그렇지 못했으며, 또 그 활동증가도 실제 순막반응보다 50msec나 앞서 일어났었다. 그런데 전통적으로 소뇌는 운동통제에 관여하는 기관으로 간주되어 왔기 때문에, 소뇌가 학습과 기억을 담당하는 신경계임을 시사하는 이같은 발견은 처음에는 상당히 예상밖의 일로 생각되었다. 그러나 곧 이어서 보고된 McCormick 등의 손상법에 의한 연구결과는 신호탐지법에 의한 발견을 확인하여 주었다(McCormick, Lavond, Clark, Kettner, Rising, & Thompson, 1981). 즉 이들은 좌측이든 우측이든 외측소뇌의 파피는 동측의 순막조건반응을 영구히 상실시키나 무조건반응은 아무 하자없이 그대로 존속 유지된다는 사실을 입증했다. 여기서 외측 소뇌란 방중엽과 고리엽을 포함하며, 또 중부추체, 정중엽, 전엽의 각기 최외측 및 치상핵과 중간핵을 포함한다. 소뇌가 엔그램의 유력한 후보자로 밝혀진 이후, 여러 연구의 주

안점은 소뇌에 CS와 US정보를 입력시키는 구심로에 대한 연구와 소뇌에서 이룩된 학습정보가 출력되어 순막반응에 이르기까지의 원심로에 대한 연구, 또 소뇌 자체내에서는 정확히 어떤 부위에서 학습을 매개하는지에 대한 연구로 초점이 맞추어져 진행되어 왔다. 일반적으로 말해서 소뇌에 대한 입출력은 상·중·하 소뇌각을 통해서 이루어지는 바, 그 중 상소뇌각은 주로 소뇌로부터의 정보출력을 담당하며, 중소뇌각과 하소뇌각은 소뇌로의 입력을 담당하고 있다. NMR신경로에 관한 연구도 이같은 일반적 신경배치도식에 부합되는 것으로, 요약하면 CS정보는 중소뇌각, US정보는 하소뇌각을 통해서 각기 소뇌로 입력되며 그것들을 수렴한 CR정보는 상소뇌각을 통해서 출력된다(김현택·이두현·최준식·김기석, 1990; Thompson & Donegan., 1986).

이렇게 소뇌로의 입출력은 상·중·하소뇌각을 경유한다고 치고, 그외의 원천적 입력과 최종적 출력은 어떤 것인가? 이것에 관해 먼저 출력에 관한 연구결과를 정리하면 이렇다. 즉 CR정보는 상소뇌각을 통해 대측의 중뇌 적핵에 도달한 다음 다시 한번 교차하면서 대측의 외전신경부핵으로 하강하여 순막반응을 야기하게 한다는 것이다(Haley, Lavond, & Thompson, 1983; Lavond, McCormick, Clark, Homes, & Thompson, 1981; McCormick et al., 1982). 이것을 입증하는 것으로, 이 신경로상의 어떤 부위를 손상해도 조건반응은 불가능한 반면 무조건반응은 건재하다는 것이 밝혀졌다(Desmond & Moor, 1982; Lincoln, McCormick, & Thompson, 1982). 다음으로 입력중 US정보의 경우는 안면에 가해지는 체감각 입력은 삼차신경 척수로핵을 거쳐 대측의 하올리브핵으로 입력되며, 거기서 하소뇌각을 통해 소뇌로 들어가는 것으로 알려졌다(Brodal & Kawamura, 1980). 이것을 입증하는 실험으로, 학습을 마친 토끼의 하올리브를 손상한 다음 CS와 US를 되풀이 제시해도 마치 CS만 제시하는 것처럼 순막반응이 점차 감소하는 소거현상이 나타났으며, 학습을 처음 시키는 토끼의 경우는 하올리브를 손상하면 애당초 조건반응이 불가능하였다(윤영화·김현택·한정수, 1989; 윤영화·김기석, 1989; Mintz, Yun, Lavond, & Thompson, 1988). 또 정상적인 US인 공기분사 대신

에 하울리브에 미세전극을 삽입하여 그 곳의 전기자극을 US로 하고 이것과 청각 CS를 짝지워 제시하여도 조건화가 가능하였으며(이강준·김기석, 1989; Mauk, Steinmetz, & Thompson, 1986). 이같은 결과는 모두 하울리브가 소년로 US정보를 입력시키는 각각 중계핵임을 입증하는 것이다.

다음으로 청각 CS정보의 입력을 보면, 청각 CS정보는 와우핵 특히 복측 와우핵으로 들어 온다. 이어 교핵이나 외측망상핵을 거쳐 중소년각을 타고 소년로 들어 오는 것으로 알려졌다. 이것을 입증하는 실험으로 Solomon, Lewis, LoTurro, Steinmetz 및 Thompson(1986)의 연구에서 중소년각을 크게 손상시켰을 때 순막조건화가 습득되지 않고 이미 습득된 순막조건반응은 상실되었다. 또 그 선행구조물인 교핵영역을 손상시킨 실험에서도 청각 CS에 대한 순막조건반응이 상실되었다(Steinmetz, Logan, Rosen, Lavond, & Thompson, 1986). 이러한 손상법을 사용하여 나타난 연구결과는 자극법을 사용한 연구에서도 지지되었다. 중소년각의 전기자극을 CS로 하여 이것을 각각 공기분사 US와 짝지워 조건화시켰을 때 학습이 빨리 일어났을 뿐만 아니라 외부자극인 청각CS를 사용했을 때 보다 더 빨리 조건화되었다. 또 교핵자극을 CS로 사용했을 때에도 조건화가 잘 일어났다(Steinmetz, Rosen, Chapman, Lavond, & Thompson, 1986).

그 후 소년로 들어가는 CS정보의 경로에 관한 연구가 활발히 진행되어 교핵중에서도 배외측교핵, 외측교핵 및 외측망상체가 소년로 들어가는 CS입력에 중요한 신경구조물이라는 연구결과가 축적되었다. Steinmetz, Logan, Lavond 및 Thompson(1987)은 외측교핵과 배외측교핵을 손상시킨 결과, 사전에 습득된 조건반응이 사라졌다. 또한 자극법을 사용한 연구에서도 지지하는 결과가 보고되었다. 즉 소리 CS대신에 배외측교핵, 외측교핵, 내측교핵이나 외측망상체를 미세하게 전기자극하는 것을 CS로 사용한 결과, CS로 소리나 불빛을 사용했을 때와 마찬가지로 순막조건반응이 형성되었다(류계옥·김기석, 1989; Lavond, Knowlton, Steinmetz, & Thompson, 1987; Steinmetz, Lavond, & Thompson, 1987). 이러한 연구결과들은 교핵의 여러영역이나 외측망상체에서 소

년로 들어오는 입력이 순막조건화에서 CS정보의 주요 입력임을 강력히 지지하는 것으로 간주된다.

소년 피질 대 소년 심부핵

순막조건화의 엔그램을 찾는 연구를 하면서 Thompson 등이 처음으로 소년을 손상시켜 순막조건화에 미치는 영향을 본 실험에서는 소년피질과 그 아래에 있는 소년심부핵을 함께 크게 손상시켰다(McCormick, Lavond, Clark, Kettner, Rising, & Thompson, 1981). 그런데 이어서 손상부위를 더욱 국제화시켜 소년의 심부핵인 치상-중간핵만을 전해질손상시킨 결과, 순막조건화의 파지 및 학습이 불가능함이 나타났다(Clark, McCormick, Lavond, Baxtery, Gray, & Thompson, 1982). 이어 여러 연구에서 소년의 치상-중간핵이 순막조건화회로에서 결정적으로 중요한 구조물 중 하나임을 지지하는 결과가 계속 보고되었다(김기석·윤영화, 1987; Lincoln et al., 1982; Yeo, Hardman, & Glickstein, 1985a).

그런데 소년의 여러 부위에서 전기기록한 결과에서는 소년의 심부핵뿐만 아니라 소년피질부위에서도 순막조건반응에 선행해서 조건반응과 같은 형태로 신경다단위활동이 기록되었다. 치상-중간핵과 같은 소년심부핵은 소년로 입력된 모든 정보가 소년밖으로 나가는 최후의 공통로에 해당되기 때문에 치상-중간핵의 선행구조물인 소년피질에서 순막조건화의 엔그램이 형성될 가능성이 있다. 그런데 순막조건화에서 소년피질이 어떤 역할을 담당하는지에 대해서는 아직까지 실험결과가 일치하고 있지 않다. 그러한 실험으로 McCormick과 Thompson(1983)은 소년피질에 있는 어떠한 소엽을 손상시키더라도 순막조건화는 여전히 존속된다는 실험결과를 발표하였다. 반면 Yeo실험실에서 행한 연구(Yeo, Hardman, & Glickstein, 1985b)나 본연구자의 실험실에서 행한 연구(김기석·윤영화, 1987; 문양호·김기석, 1989)에서는 소년피질중 단소엽을 손상시켰을 때에는 순막조건반응을 파지하지 못하고 재학습도 하지 못하였다. 또 다시 Thompson실험실에서는 소년피질단소엽만 제거하여 조건반응이 일시적으로 사라질 뿐 결국에 가서는 재학습할 수 있다고 보고하였다(Lavond, Steinmetz, Yokaitis, &

Thompson, 1987; Clark, Brown, Thompson, & Lavond, 1990). 그리하여 순막조건화동안 엔그램이 형성되는 뇌구조물이 소뇌일 것이라는 데 대해서는 여러 연구자들간에 의견일치를 보이고 있으나 더 세부적으로 소뇌피질이냐 소뇌심부핵이냐에 대해서는 아직 미해결로 남아 있다.

소뇌피질이 순막조건화와 같은 단순한 형태의 연합 학습에서 결정적으로 중요한 구조물이라는 결과는 이전에 제안된 몇몇 엔그램이론과 일치하는 것이다. 일찌기 Hebb(1949)는 조건반사의 신경모델로 Hebb시냅스라는 뉴런배열을 가정했었다. 그는 고전적 조건화의 신경기전을 설명하기 위하여, 조건자극과 무조건자극을 각각 전도하는 두 감각뉴런의 두 축색이 운동정보를 전도하는 하나의 운동뉴런에 연결하고 있다고 가정하였다. 여기에 조건자극과 무조건자극이 쌍으로 입력되면 조건자극을 전도하는 감각뉴런의 축색과 운동뉴런간의 시냅스가 공고히 되어, 그 후에는 조건자극만 제시해도 반응이 일어난다고 제안 했다. 그 후 Marr(1969), Albus(1971), Eccles(1977) 등은 이와 같은 시냅스가 소뇌피질에 있는 여러 뉴런의 배열과 매우 흡사하다는 점에 착안하여 운동학습의 기억흔적이 형성되는 곳은 소뇌피질일 것이라는 가설을 제각기 제창하였다. 이 이론에 의하면 소뇌피질에 들어오는 입력은 대상섭유와 등상섭유를 통해서 들어오는데 이 두 입력은 연합학습에 필요한 조건자극과 무조건자극을 대표한다는 것이다. 그들의 용어를 빌리자면, 등상섭유를 통해서 “교수(teaching)”입력, “강화”입력이 들어오고 대상섭유를 통해서 “학습”입력이 들어온다는 것이다. 대상섭유계를 통해서 소뇌피질에 도달한 정보는 다음에 과립세포와 그 축색인 평행섭유를 통해서 퍼킨지세포를 활성화시킨다. 이 때 평행섭유와 퍼킨지세포의 수상돌기간 시냅스는 하울리브에서 들어오는 등상섭유의 통제하에서 수정될 수 있다고 제안된다.

Thompson 등은 이와 같은 과정이 소뇌심부핵에서도 일어날 가능성이 높다고 지적하고 있다. 위의 소뇌운동 학습모델에서는 엔그램이 형성될 수 있는 위치로 구체적으로 소뇌피질을 가정하고 있지만, 등상섭유와 대상섭유/평행섭유가 수렴되어 일어나는 강화작용과 비슷한 작용이 소뇌심부핵에서도 일어날 수

있다고 제안한다(Steinmetz, Lavond, & Thompson, 1987). 그들이 그렇게 주장하는 이유는 소뇌심부핵 역시 등상섭유와 대상섭유로부터 직접적인 투사를 받기 때문이다.

조건화의 세수준

단순한 순막조건화동안 순막조건반응만 형성되는 것이 아니라 동시에 정서적 조건화도 부수해서 일어난다. 일찌기 Konorski(1967)는 조건화를 욕구조건화와 혐오조건화로 양분하고 이는 또 각기 정서적 국면과 적응적 국면으로 나눌 수 있다고 제안하였다. 예컨대 토끼의 순막조건화에서는 무조건자극으로 혐오스러운 전기쇼크나 공기분사를 사용하기 때문에 혐오조건화의 범주에 속하는데 이때 정서적 국면이란 공포반응을, 적응적 국면이란 순막반응을 가리킨다. 근년 와서 Mackintosh(1983)도 이 구분을 지지하였다. 그는 정서적 국면의 학습을 준비조건화, 적응적 국면의 학습을 완료조건화라 호칭할 수 있겠다고 하고, 또 전자의 조건화가 후자의 조건화에 앞서 일어난다고 하였다.

심박조건화와 같은 준비조건화와 순막조건화와 같은 완료조건화에 관련된 실험상수가 각각 다른데, 이것은 혐오조건화에도 적어도 두 종류의 하위조건화가 내포되어 있다는 증거라 간주할 수 있다. 이 방면에서 이루어진 과거 연구들은 그같은 구분을 뒤받침해주고 있다(김현택·김기석, 1986).

순막 완료조건화의 신경실체는 이제까지 살펴본바와 같이 소뇌일 가능성이 짙다. 다음으로 심박준비조건화의 신경실체에 관한 연구를 보면, 토끼의 편도체 중심핵을 손상시키면 심박감소로 나타나는 조건반응이 나타나지 않았다(Kapp, Frysinger, Gallagher, & Haselton, 1979). 또한 편도체 중심핵에 아편제를 미세주입하면 이미 형성된 심박조건반응이 사라졌다(Gallagher, Kapp, McNall, & Pascoe, 1981). 심박조건화동안 편도체 중심핵의 뉴런활동을 기록하였더니 뉴런 단위활동이 증가하였다(Richardson & Thompson, 1983). 이러한 실험결과로 완료적 순막조건화와 준비적 심박조건화에 관련된 신경실체는 다르다고 볼 수 있겠다.

두가지 하위조건화의 신경실체를 밝히려는 연구는 많았으나 두 조건화를 담당하는 신경실체간의 상호작용을 밝히려는 연구는 적었다. 앞서 소개한 Mauk 등의 연구(1981)에서 조건화가 어느 정도 진행되었을 때 토끼의 귀정맥에 모르핀을 주입하면 순막조건반응이 사라지고 모르핀의 길항제인 날록손을 주입하면 원래의 수준으로 회복되었다. 본 연구자의 실험실에서 행한 한 연구에서는 토끼의 편도체손상으로 심박조건화가 형성되지 않았으며 순막조건화 역시 지체되었다(윤영화·한정수·김기석, 1988). 이러한 연구 등으로 완료조건화가 형성되는데 준비조건화가 필요하다고 볼 수 있다. 그러나 완료조건화가 일단 확립된 후에는 준비조건화에 상관없이 자율적으로 작용하게 되는 것 같다. Mauk의 또 다른 연구(Mauk, Madden, Barchas, & Thompson, 1982)에서 순막반응이 과잉으로 습득된 후에는 편도체 중심핵에 아편을 주입하더라도 순막반응에 영향을 미치지 못했다.

정서적 조건화와 적응적 운동반응의 조건화의 관련성에 초점을 맞추어서 Thompson 등은 이중기억흔적 가설을 제안하였다. 그들의 견해에 의하면 조건정서반응은 적응적 운동반응의 학습에 필수적이지만 적응적인 운동반응의 학습이 정서반응의 학습에는 필수적이지 않다고 제안하였다(Mauk et al., 1982). Lavond, Lincoln, McCormick 및 Thompson의 연구(1984)에서 소뇌를 손상시켰을 때 토끼의 순막조건반응은 사라졌지만 심박조건반응은 영향받지 않았다는 실험결과는 이러한 견해와 일치되는 결과라 하겠다.

Thompson과 그의 동료들은 최근에 이중기억흔적가설을 더욱 확장시켜 다중기억흔적가설을 제안하였다(Thompson, Clark, Donegan, Lavond, Lincoln, Madden, Mamounas, Mauk, McCormick, & Thompson, 1984). 이 가설에 의하면 뇌에는 몇가지 기억흔적계가 계층적으로 조직화된다는 것이다. 첫번째 기초가 되는 체계는 심박반응과 같은 비특정적 정서조건화체계이며, 두번째는 순막반응이나 다리굴곡반응과 같은 특정한 운동반응체계이며, 세번째체계는 이런 두체계보다 좀더 복잡한 체계로 지지(blocking)와 같은 학습현상이 여기에 속한다고 보았다. 그리고 이런 학습에는 해마(hippocampus)와 같은 뇌구조물이 담당할 것이라고 제안하였다. 사실 해마를 손상시키

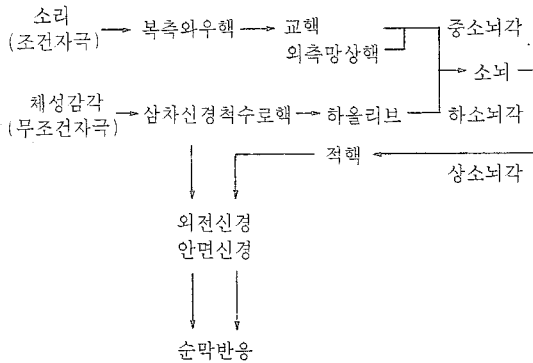
면 단순한 고전적 조건화인 지연조건화는 정상적으로 이루어졌으며(Schmaltz & Theios, 1972), 조작조건화의 일종인 쥐의 지렛대 누르기 조건화에서도 결함이 야기되지 않았다(Kimble, 1968). 그러나 과제가 복잡해지면 해마손상후 학습 및 파지가 정상적으로 이루어지지 않았다. 그 예로 해마가 손상되면 조건조작 과제에서(윤영화·김기석, 1985a; 윤영화·김기석, 1985b; Hirsh, 1980), 잠재적 억제과제에서(김기석, 1986; 이두현·김기석, 1986), 저지과제에서(윤영화·김기석, 1987; Solomon, 1977), 변별역전과제에서(Berger & Orr, 1985), 감각사전조건화(Port & Patterson, 1984), 계열복합조건화(노혜란·김기석, 1986), 고차조건화(심인섭·김기석, 1987) 등에서 결함이 나타났다. 또한 특히 쥐를 피험동물로 해서 해마가 공간기억(조소현·김기석, 1985; O'Keefe & Conway, 1980)과 작업기억(Olton, 1983)에서도 중요하다는 실험결과가 축적되었다.

위와 같은 결과는 Thompson 등이 제안한 기억의 다중체계가설과 일치된다고 생각된다. 이 가설은 기록법을 사용한 연구에서도 지지된다. 즉 단순한 고전적 조건화 예를 들면, 순막반응의 지연조건화가 진행되는 동안 소뇌피질의 단소엽이나 고리소엽 등에 있는 뉴런들이 학습된 행동반응에 선행해서 행동적 반응과 관련된 뉴런활동을 나타내었을 뿐만 아니라 이러한 뉴런활동은 또한 소뇌에서 기록한 것보다는 조금 늦게 해마에서도 비슷하게 나타났다(이두현·김현택·류제욱·김기석, 1990; Clark, McCormick, Lavond, Baxtery, Gray, & Thompson, 1982). 이러한 여러 실험결과로, 뇌에는 여러 기억흔적계가 존재한다고 생각할 수 있겠다.

결론과 전망

최근까지 진행되어온 여러 연구의 결과로 고전적 혐오조건화의 대표적 형태인 순막조건화를 실험모델로 그 기억흔적회로가 밝혀지고 있다. 이제까지 밝혀진 순막조건화에 관련된 회로를 도식적으로 기술하면 다음과 같다.

혐오적 자극을 사용한 단순한 고전적 조건화동안 그 기억흔적이 형성되는 뇌구조물을 찾는 연구의 대



서조건화, 순막완료조건화, 고차적인 조건화에 필수적인 뇌구조물을 밝히려는 연구가 주를 이루었는데 앞으로의 연구에서는 각기의 기억흔적계가 어떻게 상호작용하고 소기의 반응을 야기하는지 그 전체적 신경망의 구성과 기능이 밝혀질 필요가 있다. 또 이와 병행해서 미시적 분석, 즉 소녀의 피질이나 심부핵에 국소화되어 있을 것으로 추정되는 Hebb 시냅스의 실체를 규명하고 그 구조와 기능을 고전적 조건화와 구체적으로 연관시켜 해명하여야 할 것이다.

참고문헌

다수가 앞에서 지적한 바와 같이 순막조건화를 이용하였다. 그런데 Donegan, Lowery 및 Thompson (1983)은 토끼에게 다리굴곡반응을 고전적으로 조건화시킬 때에도 소녀가 결정적으로 중요한 신경구조물이라는 사실을 발견하였다. 그리하여 그들은 소녀는 고전적 순막조건화 뿐만 아니라 개별적인 반응으로 된 완료적 조건반응에 일반적으로 관련된 뇌구조물이라고 제안하였다(Thompson & Donegan, 1986).

다음으로 우리는 소녀가 혐오적 완료고전적조건화 뿐만 아니라 단순한 도구적 조건화에 대해서도 결정적으로 중요한 신경구조물이라는 물음을 제기할 수 있다. 이제까지 살펴본 바와 같이 기본적인 연합학습의 신경실체 및 신경회로를 찾는 연구는 혐오적인 자극을 이용한 고전적 조건화를 중심으로 이루어졌다. 그렇기 때문에 단순한 도구적 조건화가 이루어질 때 관련되는 신경회로 및 그 기억흔적이 저장되는 신경실체에 관한 연구는 거의 없었다. 최근에 Patterson 실험실과 Thompson 실험실에서 공동으로 연구하여 토끼의 순막조건화를 모델로 사용한 도구적 조건화에서도 소녀가 결정적으로 중요하다고 보고하였다(Polenchar, Patterson, Lavond, & Thompson, 1986). 그런데 그들이 사용한 실험절차에는 고전적 조건화의 요소가 많이 들어 있어서 그들의 연구결과만으로는 소녀가 단순한 도구적 조건화동안 기억흔적이 형성되는 신경구조물이라는 결론을 내리기 힘들기 때문에 이 문제에 관해서 앞으로 연구가 이루어져야 한다고 생각된다.

학습의 엔그램을 찾으려는 대다수의 연구에서는 정

김기석(1986). 고전적 조건화에서의 배경자극의 특성. *한국심리학회지*, 5(2), 75-86.

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

김현택·김기석(1986). 토끼 순막반응의 고전적 조건화에서의 초기시행의 역할. *한국심리학회지*, 6(1), 87-97.

김현택·이두현·최준식·김기석(1990). 순막반응의 조건형성에 관여하는 신경회로에서의 부외전핵의 역할. *한국심리학회지: 생물 및 생리, 제출*.

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

류재욱·김기석(1989). 외측망상핵의 전기자극을 조건자극으로 사용한 조건반응의 고전적 조건화. *한국심리학회지*, 8(1), 44-45.

문양호·김기석(1989). KA를 사용한 소녀피질 단소엽의 손상이 고전적 조건화에 미치는 효과. *한국심리학회지: 생물 및 생리*, 1, 1-9.

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

윤영화·김기석(1985a). 해마손상이 조건변화에 따른 학습에 미치는 영향. *한국심리학회지*, 7, 9-16.

윤영화·김기석(1985b). 중추성 아세틸콜린 길항제 조건변화에 따른 학습에 미치는 영향. *행동과학연구*, 7, 9-16.

윤영화·김기석(1987). 해마 CA3영역의 선택적 손상

- 이 저지 및 잠재적 억제에 미치는 영향. *한국심리학회지*, 6(1), 51-64.
- 윤영화 · 한정수 · 김기석(1988). 심박조건화와 순막조건화에 미치는 편도체 손상효과. *한국심리학회지*, 7(2), 118-126.
- 윤영화 · 김기석(1989). 하올리브손상에 의한 순막조건반응의 소거효과. *한국심리학회지:생물 및 생리*, 1, 40-49.
- 윤영화 · 김현택 · 한정수(1989). 하올리브 손상이 순막조건반응의 파지 및 전이훈련에 미치는 효과. *한국심리학회지:생물 및 생리*, 1, 34-39.
- 이강준 · 김기석(1989). 고전적 조건반응에서의 하올리브의 기능. *한국심리학회지*, 8(1), 56-66.
- 이두현 · 김기석(1986). 순막조건반응에서 배경변화가 잠재적 억제에 미치는 효과. *행동과학연구*, 8, 33-44.
- 이두현 · 김현택 · 류재욱 · 김기석(1990). 고전적 순막조건화에서의 해마 뇌전도와 다단위 활동. *한국심리학회지:생물 및 생리*, 제출.
- 이두현 · 한정수 · 심인섭 · 김기석(1986). 역행적 자극제시에 따른 순막반응의 고전적 조건화. *행동과학연구*, 8, 19-26.
- 조소현 · 김기석(1985). 해마손상후 공간기억 및 준거기억을 요하는 과제에서 나타나는 행동변화. *행동과학연구*, 7, 25-32.
- 조원호 · 현성용 · 김기석(1986). 자극간 간격에 따른 순막조건반응의 고전적 조건화. *행동과학연구*, 8, 1-9.
- 현성용 · 조원호 · 김기석(1986). 자극제시순서에 따른 순막반응의 고전적 조건화. *행동과학연구*, 8, 11-17.
- Albus, J. S. (1971). A theory of cerebellar function. *Mathematical Bioscience*, 10, 25-61.
- Berger, J. W., Alger, B. E., & Thompson, R. F. (1976). Neural substrate of classical conditioning in the hippocampus. *Science*, 192, 483-485.
- 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.
- Berthier, N. E., & Moore, J. W. (1983). The nictitating membrane response: An electrophysiological study of the abducens nerve and nucleus and the accessory abducens nucleus in rabbit. *Brain Research*, 258, 201-210.
- Brodal, A., & Kawamura, K. (1980). Olivocerebellar projection: a review. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, 64, 1-35.
- Brown, P. L., & Jenkins, H. M. (1963). Auto-shaping of the pigeon's key peck. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 11, 1-8.
- Cegavske, C. F., & Thompson, R. F. (1976). Mechanisms of efferent neuronal control of the reflex nictitating membrane response in the rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 411-423.
- 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 behavioral and hippocampal neuronal response. *Society for Neuroscience Abstracts*, 8, 22.
- Clark, R. E., Brown, D. J., Thompson, R. F., & Lavond, D. G. (1980). Reacquisition of classical conditioning after removal of cerebellar cortex in Dutch belted rabbits. 16, 271.
- Deaux, E. G., & Gormezano, I. (1963). Eyeball retraction: Classical conditioning and extinction in the albino rabbit. *Science*, 141, 630-631.
- Desmond, J. E., & Moore, J. W. (1982). A brainstem region essential for the classically conditioned but not unconditioned nictitating membrane response. *Physiology & Behavior*, 28, 1029-1033.
- Donegan, N. M., Lowery, R. W., & Thompson, R. F. (1983). Effects of lesioning cerebellar nuclei on conditioned leg-flexion response. *Society for Neuroscience Abstract*, 9, 331.
- Douglas, R. J. (1967). The hippocampus and behavior. *Physiological Bulletin*, 67, 416-442.
- 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, hemicorticate, and thalamic rabbits, Ph. D. thesis, University of Iowa.
- Gallagher, M., Kapp, B. S., McNall, C., & Pascoe, J. (1981). Opiate effects in the amygdala central nucleus on heart rate conditioning in rabbits. *Pharmacology, Biochemical Behavior*, 14, 497-505.
- Gormezano, I. (1966). Classical conditioning. In J. B. Sidowski(ed.), *Experimental Methods and Instrumentation in Psychology*, New York: McGraw-Hill.
- Gormezano, I., Kohoe, E. J., & Marshall, B. S. (1983). Twenty years of classical conditioning research with the rabbit. In *Progress in psychology and physiology*, vol. 10, New York: Academic Press.
- Gormezano, I., Schneiderman, N., Deaux, E. G., & Fuentes, I. (1962). Nictitating membrane: Classical conditioning and extinction in the albino rabbit. *Science*, 138, 33-34.
- Haley, D. A., Lavond, D. G., & Thompson, R. F. (1983). Effects of contralateral red nuclear lesions on retention of the classically conditioned nictitating/eyelid response. *Society for Neuroscience Abstracts*, 8, 643.
- Hearsts, E., Jenkins, H. M. (1974). Sign tracking: the stimulus-reinforcer relation and directed action. *Monograph of the Psychonomic Society*, Austin, Texas.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization for behavior*. New York: Wiley.
- Hilgard, E. R. & Marquis, D. G. (1940). *Conditioning and learning*. New York: Appleton.
- Hirsh, R. (1974). The hippocampus and contextual retrieval of information from memory. *Behavioral Biology*, 12, 421-444.
- Hull, C. L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century-Crafts.
- Isaacson, R. L. (1974). *The limbic system*. New York: Plenum.
- Kapp, S. S., Frysinger, R. S., Gallagher, M., & Haselton, J. R. (1979). Amygdala central nucleus lesions: Effect on heart rate conditioning in the rabbit. *Physiology and Behavior*, 23, 1109-1117.
- Kettner, R. N., Shannon, R. N., Nyuyen, T. M., & Thompson, R. F. (1980). Simultaneous behavioral and neuronal(cochlear nucleus) measurement during signal detection in the rabbit. *Perception and Psychophysiology*, 28(6), 504-523.
- Kettner, R. N., & Thompson, R. F. (1982). Auditory signal detection and decision processes in the nervous system. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 96, 328-331.
- Kimble, D. P. (1968). Hippocampus and latent inhibition. *Psychological Bulletin*, 70, 285-295.
- Konorski, J. (1967). *Integrative activity of the brain*. Chicago: University of Chicago Press.
- Lashley, K. S. (1929). *Brain mechanism and intelligence*. Chicago: University of Chicago Press.
- Lashley, K. S. (1950). In search of the engram. In *Symposia of the society for Experimental Biology*. No. 4. New York: Cambridge University Press.
- Lavond, D. G., Knowlton, B. J., Steinmetz, J. E., & Thompson, R. F. (1987). Classical conditioning of the rabbit eyelid response with a mossy-fiber stimulation CS: II. Lateral reticular nucleus stimulation. *Behavioral Neuroscience*, 101(5), 676-682.
- Lavond, D. G., Lincoln, J. S., McCormick, D. A., & Thompson, R. F. (1984). Effects of the bilateral lesions of the lateral cerebellar nuclei on conditioned heart-rate and nictitating membrane/eyelid response in the rabbit. *Brain Research*, 305, 323-330, 569-593.
- Lavond, D. G., McCormick, D. A., Clark, G. A., Holmes, D. T., & Thompson, R. F. (1981). Effects of ipsilateral rostral pontine and reticular lesions on retention of classically conditioning

- membrane and eyelid response. *Physiological Psychology*, 9(4), 335-338.
- Lavond, D. G., Steinmetz, J. E., Yokaitis, M. M., & Thompson R. F. (1987). Reacquisition of classical conditioning after removal of cerebellar cortex. *Experimental Brain Research*, 67, 569-593.
- Levintal, C. F., & Papsdorf, J. D. (1970). The classically conditioned nictitating membrane response: The CS-US interval function with one trial per day. *Psychonomic Science*, 21, 296-297.
- 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.
- Mackintosh, N. J. (1983). *Conditioning and associative learning*. Clarendon Press, Oxford University Press.
- Marr, D. (1969). A theory of cerebellar cortex. *Journal of Physiology(London)*, 202, 437-470.
- Mauk, M. D., Madden, J., IV, Barchas, J. D., & Thompson, R. F. (1982). Opiates and classical conditioning: Selective abolition of conditioned responses by activation of opiate receptors within the central nervous system. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 70, 7598-7602.
- Mauk, M. D., Steinmetz J. E., & Thompson, R. F. (1986). Classically conditioning using stimulation of the inferior olive as the unconditioned stimulus. *Proceedings of the National Academy of Science(USA)*, 83, 5349-5353.
- Mauk, M. D., Warren, J. T., & Thompson, R. F. (1981). Selective naloxone-reversible morphine depression of learned behavioral and hippocampal responses. *Science*, 216, 434-436.
- McCormick, D. A., Guyer, P. E., & Thompson, R. F. (1982). Superior cerebellar peduncle lesions abolish the ipsilateral classically conditioned nictitating membrane/eyelid response of the rabbit. *Brain Research*, 245, 347-350.
- McCormick, D. A., Lavond, D. G., Clark, G. A., Ketter, R. E., Rising, C. E., & Thompson, R. F. (1981). The engram found? Role at the cerebellar in classical conditioning of nictitating membrane and eyelid response. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 18, 103-105.
- McCormick, D. A., & Thompson, R. F. (1983). Possible neuronal substrates of classical conditioning within the mammalian CNS: Dentate and interpositus nuclei. *Neuroscience Abstracts*, 9, 643.
- Milner, B. (1966). Amnesia following operation on the temporal lobes. In C. W. M. Whitby & O. L. Zangwill(Eds.), *Amnesia*, London: Butterworths.
- 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.
- Morgan, C. T., & Stellar, E. (1950). *Physiological Psychology*. New York: McGraw-Hill.
- Oakley, D. A., Russer, I. S. (1977). Subcortical storage of Pavlovian conditioning in the rabbit. *Physiology & Behavior*, 8, 931-937.
- O'keefe, J., & Conway, D. H. (1980). On the trial of the hippocampal engram. *Physiological Psychology*, 8(2), 229-238.
- O'keefe, J., & Nadel, L. (1974). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Olton, D. S. (1983). Memory functions and hippocampus. In W. Seifert (Ed.), *Neurobiology of the hippocampus* (pp. 335-373). New York: Academic Press.
- Pavlov, I. (1927). *Conditioned Reflexes*. New York: Oxford University Press.
- Polenchar, B. E., Patterson, M. M., Lavond, D. G., & Thompson, R. F. (1986). Cerebellar lesions abolish the avoidance response in rabbit. *Behavior*

- and neural Biology, 44, 221–227.
- Powell, G. M., Berthier, N. E., & Moore, J. W. (1979). Efferent neuronal control of nictitating membrane response in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): A reexamination. *Physiology and Behavior*, 23, 299–308.
- Prot, R. L., & Patterson, M. M. (1984). Fimbrial Lesions and sensory conditioning. *Behavioral Neuroscience*, 98(4), 584–589.
- Richardson, R. J., & Thompson, R. F. (1983). Amygdaloid unit activity during classical conditioning of the nictitating membrane response in rabbit. *Physiology and Behavior*, 32, 527–539.
- Schmaltz, L. W., & Theios, J. (1972). Acquisition and extinction of a classically conditioned response in hippocampectomized rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 78(21), 328–333.
- Schneiderman, N., Fuentes, I., & Gormezano, I. (1962). Acquisition and extinction of the classically conditioned eyelid response in the albino rabbit. *Science*, 136, 650–652.
- Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organism*. New York: Appleton-Century Crafts.
- Smith, M. C. (1968). CS-US interval and US intensity in classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 66, 679–687.
- Smith, M. C., Coleman, S. R., & Gormezano, I. (1969). Classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response of the backward, simultaneous and forward CS-US intervals. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 69, 220–231.
- Smith, M. C., DiLollo, V., & Gormezano, I. (1966). Conditioned jaw movement in the rabbit. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 62, 479–483.
- Solomon, P. R. (1977). Role of the hippocampus in blocking and conditioned inhibition of rabbit's nictitating membrane response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91, 407–417.
- Solomon, P. R., Lewis, J. L., LoTurco, J. J., Steinmetz, J. E., & Thompson, R. F. (1986). The role of the middle cerebellar peduncle in acquisition and retention of the rabbit's classically conditioned nictitating membrane response. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 24(1), 75–78.
- 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.
- Steinmetz, J. E., Lavond, D. G., & Thompson, R. F. (1987). Effects of varying the interstimulus interval on classical eyelid conditioning with pontine nucleus stimulation as a conditioned stimulus. *Society for Neuroscience Abstracts*, 13, 181.
- Steinmetz, J. E., Logan, C. B., Lavond, D. G., & Thompson, R. F. (1987). Initial localization of the acoustic conditioned stimulus projection system to the cerebellum essential for classical eyelid conditioning. *Proceeding of the National Academy of Science (USA)*, 84, 3531–3535.
- Steinmetz, J. E., Logan, C. B., Rosen, D. J., Lavond, D. G., & Thompson, R. F. (1986). Lesions in the pontine nuclear region selectively abolish classically conditioned eyelid response in the rabbits. *Neuroscience Abstracts*, 12, 753.
- Steinmetz, J. E., Rosen, D. J., Chapman, P. F., Logan, D. G., & Thompson, R. F. (1986). Rapid transfer of training occurs when mossy fiber stimulation CS: I. Pontine nuclei and middle cerebellar peduncle stimulation. *Behavioral Neuroscience*, 100, 871–880.
- Stewart, M. A., Stern, I. A., Winokur, G., & Fredman, S. (1961). An analysis of GSR conditioning. *Physiological Review*, 68, 60–67.
- Thompson, R. F. (1976). The search for the engram.

American Psychologist, 3, 209-227.

Thompson, R. F., Clark, G. A., Donegan, N. M., Lavond, D. G., Lincoln, J. S., Madden, J. IV., Mamounas, L. A., Mauk, M. D., McCormick, D. A., & Thompson, J. K. (1984). Neural substrate of learning and memory: A "multi-trace" view. In G. Lynch, J. L. McGough & N. H. 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.

Thompson, R. F., McCormick, D. A., & Lavond, D. G. (1986). Localization of the essential memory-trace system for a basic form of associative learning in the mammalian brain. In S. H. Hulse and B. F. Green, Jr. (Eds.), *One hundred years*

of psychological research ion America. Baltimore : The Johns Hopkins University Press.

Thompson, R. F., McCormick, D. A., Lavond, D. G., Clark, G. A., Kettner, R. E., & Mauk, M. D. (1983). The engram found? Initial localization of the memory trace for a basic form of associative learning. *In Progress in psychology and psychological psychology, vol 10, New York: Academic Press.*

Yeo, C. M., 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. M., 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.

원고 초 본 접수 : 1990. 8. 17

원고 수정본 접수 : 1990. 10. 5

**Neural Circuits of the Classical Conditioning of Nictitating Membrane Response
in the Rabbit.**

Ki-Suk Kim

Korea University

The search for engram has been one of the major concerns in biopsychological researches. In a systematic effort for the search, Thompson and his colleagues adopted as a model system conditioning of the nictitating membrane response(NMR) of rabbits which was originally developed by Gormezano. They have used a variety of techniques such as lesion, stimulation and recording of rabbit's brain while the animal is at various phases of conditioning like before, during, or after the conditioning. Their efforts led to the discovery that the possible site for NMR learning is the cerebellar cortex and/or deep nuclei. Ensuing studies revealed that auditory CS signals are relayed from the cochlear nucleus to the cerebellum via the pontine nucleus or the lateral reticular nucleus, that somatosensory US signals reach the cerebellum through the trigeminal spinal nucleus and the inferior olive, and that the CR signals are relayed from the cerebellum to the red nucleus and the accessory abducens which elicit the conditioned NMR in the end. Also, the affective and high-order components which accompany the basic component of NMR conditioning are found to involve amygdala and hippocampus respectively where the neuronal plasticity of learning and memory is indicated. Some twenty one articles which represent efforts by Korean psychologists in the search for the circuit of NMR conditioning are included in this review.