

인지와 정서의 신경생물학적 접점: 공포기억과 편도체

김 문 수

전남대학교 심리학과

인지와 정서의 상호작용에 관하여 많은 연구가 있어 왔는데, 본 논문은 그런 상호작용의 신경생물학적 토대를 제공해 줄 수 있는 편도체의 역할에 대한 연구들을 개관한다. 편도체는 외부환경에 대한 정보와 신체 내부환경에 대한 정보를 모두 받아들이는 동시에 뇌의 다른 많은 구조들에 넓게 영향을 미칠 수 있는 뇌구조이다. 외부자극에 대한 정보는 편도체에 이르러서 그 정서적 중요성이 평가되며, 그 평가 결과에 따라 여러 가지 활동(인지적 정보처리에 영향을 미치거나 자율신경반응을 유발시키는 등의)이 편도체로부터 시발된다. 인지와 정서가 상호작용하는 과정으로서의 정서기억, 특히 공포조건형성에 있어서 편도체가 중요한 역할을 함은 많은 연구들이 보여 주었다. 편도체를 전기자극하거나 손상시키거나 편도체 뉴런들의 반응을 기록한 연구결과들은 편도체가 인지와 정서의 접점으로서 기능할 수 있다는 관점을 지지하는 것으로 해석될 수 있다. 마지막으로, 편도체는 공포학습에만 관여하는 게 아니라 정적이든 부적이든 강한 정서가 수반되는 학습과제에는 편도체가 필요함을 시사하는 연구들을 소개하였다.

인지와 정서는 서로 별개의 것이라는 생각이 일반적인 상식으로 받아들여지고 있으며, 심리학 내에서도 서로 별개의 정신능력(mental faculty)으로서의 인지와 정서의 관계에 대하여 많은 연구와 논쟁이 진행되어 왔다(예를 들어, Lazarus, 1984; Zajonc, 1984). 그런데 이러한 생각이나 논쟁은 최근까지 인지나 정서라는 정신능력들이 토대하고 있을 뇌의 활동과 큰 관련 없이 이루어져 온 경향—적어도 심리학 쪽의 입장에서는—이 강하다고 생각된다. 따라서 본 논문에서는 인지와 정서 사이의 관계에 대한 시사점을 줄 수 있는 신경생물학적

발견들을 살펴보고자 한다.

뇌생리학적 관점에서 볼 때 인지와 정서가 별개의 것이라는 생각 아래 깔려 있는 암묵적인 가정은 이 두 정신능력들이 뇌의 서로 다른 부위 또는 체계들에 의해 통제될 것이라는 것이다. 왜냐하면 동일한 뇌의 부위 또는 체계가 인지와 정서를 동시에 관장한다면 이 두 가지가 별개의 것으로 취급되어야 할 이유가 생겨나지 않을 것이기 때문이다. 이런 가정은 뇌의 진화상 최근에 나타난 대뇌피질 영역들이 주로 인지를, 그리고 그에 앞서서 나타난 소위 변연계가 정서를 담당한다는 일반적인 믿음에 반영

되어 있다.

이러한 생각이 대체적으로 옳기는 하지만, 보다 세부적으로 볼 때에는 이런 단순한 관점은 많은 수정을 요한다. 가장 중요한 점으로는, 모든 인지적 활동에 관여하는 "인지 중추"나 모든 종류의 정서에 관여하는 "정서 중추" 같은 것은 존재하지 않는다는 사실을 지적할 수 있다. 인지 활동의 대표적 예인 기억의 경우, 모든 종류의 기억에 관여하는 "기억 중추"—마치 컴퓨터의 하드디스크와 같은—란 없다는 사실에는 거의 모든 연구자들이 동의한다. 어떤 학습/기억 과제가 사용되는가에 따라 그 과제를 성공적으로 수행하기 위해 필요한 뇌 부위가 달라지며, 따라서 기억흔적이 저장되는 뇌 부위도 달라진다. 즉 기억은 뇌의 어느 부위에 집중적으로 저장된다기보다 뇌 전체에 걸쳐 분산되어 저장된다고 보는 것이 더 적절한 것이다(Squire, 1987 참조). 토끼의 순막 반응의 고전적 조건형성의 경우에 그 기억흔적이 소뇌에 저장된다는 사실, 게다가 대뇌피질이 없어도 이런 종류의 학습이 가능하다는 사실(Thompson, 1988 참조)은 대뇌피질 대 변연계라는 이분법이 얼마나 단순화된 관점인가를 잘 보여준다.

정서의 경우에도 위와 유사한 비판이 가해진다. 뇌의 진화라는 관점에서 정서를 이해하고자 했던 MacLean(1970)의 이론을 토대로 하여 LeDoux(1996)는 정서란 개체와 종의 생존에 중요한 기능을 하며 서로 다른 정서는 서로 다른 목적을 위해 진화해 왔다고 지적한다. 예를 들어, 공포나 기아감, 증오, 쾌감, 사랑 등의 여러 가지 정서는 유기체로 하여금 위협으로부터 자신을 방어할 수 있게 하거나, 먹이와 배우자를 찾도록 하거나, 새끼를 잘 돌보아 자신의 유전자를 후대에 퍼뜨리게 하는 등의 여러 가지 다른 활동들과 밀접하게 연관되어 있다. 이러한 활동들은 뇌의 서로 다른 부위들에 의해 통제되는데, 위에서 언급한 기억의 경우와 마찬가지로, 이런 활동들과 연관되어 발생하는 여러 가지 정서들도 서로 다른 뇌 부위에 의해 통제될 가능성이 높다고 하겠다. 최소한 현재

까지의 연구에서 "정서 중추"라고 할 만한 것은 발견되지 않았으며 앞으로도 그럴 가능성은 별로 없다. 따라서 뇌에는 하나의 정서체계가 존재하는 게 아니라 최소한 기본 정서(basic emotions)—어떤 것이 과연 기본 정서인가에 관하여는 아직 의견 일치가 없으나, 어쨌든 기본 정서란 것들이 있다고 할 경우—의 수만큼 많은 정서 체계가 존재할 것이라고 생각할 수 있다. 이런 관점에 의하면 한 종류의 정서에 대한 뇌생리적 기초를 알아냈다고 해서 반드시 다른 종류의 정서에 대해서도 그만큼 알게 되는 것은 아니다. 예를 들어 공포의 뇌생리적 토대는 사랑이나 쾌감의 뇌생리적 토대에 대해서 별로 알려주는 게 없을 수 있는 것이다.

그러면 이런 한계가 있을 가능성을 염두에 두고, 인지와 정서가 만나는 대표적인 예로서 공포기억과 그에 결정적으로 관여하는 뇌 부위인 편도체를 살펴보자.

공포반응과 편도체

정서의 신경생물학적 기초를 연구하기 위해서는 누가 보아도 확실히 어떤 정서라고 판단할 수 있는, 즉 객관적 지표를 통해 관찰할 수 있는 종류의 정서를 다룰 필요가 있다. 특히 인간이 아닌 동물을 대상으로 연구할 경우에는 이런 조건이 필수적으로 충족되어야 한다. 따라서 전통적으로 가장 많이, 아니 동물을 사용한 정서 연구에서는 거의 유일하게, 연구되어 온 것이 공포라는 확실하고도 강렬한 정서이다. (여러 교과서에서는 공포뿐 아니라 동물에 있어서의 공격성이나 성행동도 일반적으로 동기와 정서의 맥락하에서 다루고 있지만, 공격성이나 성행동은 주관적으로 경험되는 어떤 정서상태가 아니라 겉으로 나타난 행동을 지칭하는 용어라고 보는 것이 더 마땅하다. 이런 행동들의 경우 우리의 관심은 공격성이나 성행동에 수반되는 주관적 정서상태가 무엇인가라는 것일 것이다. 이런 면에서 어떤 정서를 객관적인 지표를 통해 애매모호하지 않게 추론해낼 수 있어야 한다는 점이 이런 연구의 필요요

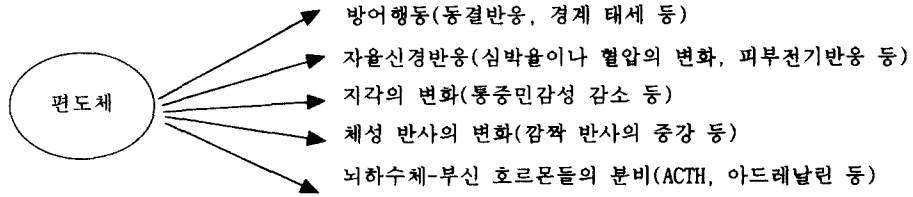


그림 1. 편도체를 전기자극 했을 때 나타나는 여러 가지 공포 관련 반응들

건이라 하겠다.)

공포라는 정서의 행동적 표현에 중요한 것으로 밝혀진 뇌 구조가 편도체(amygdala)이다. 편도체는 측두엽 앞부분의 심층부에 위치하는 "편도(扁桃)" 같이 생긴 구조로서, 여러 개의 하위 핵들로 구성되어 있으며, 전통적으로 정서와 동기를 관장한다고 생각되어온 변연계의 일부로 간주되어 왔다(Isaacson, 1982). 수많은 연구들이 공포 반응의 통제에 편도체가 중요한 역할을 한다는 사실을 밝혔는데, 예를 들어 쥐의 편도체를 직접 전기자극하면 <그림 1>에서 보는 바와 같이 공포와 밀접히 연관된 행동반응과 자율신경계의 반응들이 총체적으로 일어난다(Kaada, 1972, Davis, 1992 참조). 특히 인간을 대상으로 한 연구에서 편도체를 전기적으로나 약물을 사용하여 자극하면 공포에 수반되는 자율신경 반응들뿐 아니라 공포 또는 불안이라는 "느낌" 또는 극도로 불쾌한 정서적 반응이 유발되었다는 보고도 있다(Chapman 등, 1954; Gloor 등, 1981; Heath, 1964).

또한 편도체를 손상시키면 생득적인 공포반응이 상실된다. 예를 들어 편도체가 손상된 쥐들은 싸우거나 방어행동의 현저한 감소를 나타내고(Kemble 등, 1984; Kemble 등, 1990), 진정제 주사를 투여받아 조용히 있는 고양이에게 접근을 하거나 심지어 그 위에 기어올라가 고양이의 귀를 조금씩 물어뜯는 행동까지도 보이며(Blanchard & Blanchard, 1972), 구속 스트레스(restraint stress)로 인한 위궤양의 발생이나 혈장내 코르티코스테론(스트레스 호르몬

의 일종)의 증가가 상당히 약화된다(Beaulier 등, 1986, 1987; Henke, 1980).

인간을 대상으로 한 최근의 한 연구에서는 양측 편도체가 손상된 사람들이 타인의 얼굴표정에 나타난 여러 가지 정서를 지각할 수 있지만 오직 공포와 관련된 얼굴표정은 잘 지각하지도, 잘 회상해내지도 못한다는 결과가 얻어졌다(Adolphs 등, 1995). 이 결과는 공포반응의 표출에 편도체가 중요함을 보여준 동물연구 결과들을 보충해 주는 중요한 것으로서, 인간에게 있어서 공포라는 정서의 지각에 편도체가 중요함을 보여주었다. 더욱이 이 결과는 편도체 없이도 공포 이외의 다른 정서는 정상적으로 지각할 수 있음을 보여줌으로써 위에서 언급된, 하나의 정서체계가 아니라 여러 가지의 정서체계가 신경생물학적으로 존재할 것이라는 관점을 지지하는 결과라 할 수 있다.

본 논문에서는 인지와 정서의 상호작용의 한 모델로서 공포라는 정서가 학습/기억되는 경우를 살펴보고자 하는데, 공포를 학습시키는 전형적인 방법으로는 고전적 조건형성 절차가 제일 많이 사용되어 왔다. 즉 동물에게 소리나 불빛 같은 중성적인 자극(즉 CS)을 전기충격 같은, 공포를 일으키는 무조건자극(US)과 여러 번 짝지어 제시하면 이 동물은 애초에는 중성적이었던 자극에 대해 공포반응을 나타내게 된다. 이 공포반응은 그림 1에 표시되어 있는 여러 가지 행동적, 생리적 지표들을 통하여 측정된다. 여기서 이런 반응들 자체가 조건반응(CR)이라고 할 수도 있지만, 심박율이 높아지

거나 호흡이 가빠지는 것 자체가 곧 하나의 정서라고 말하기는 곤란하다. 그보다는 유기체 내의 어떤 특정한 중추적 상태(central state)에 의해 이런 모든 반응들이 총체적으로 야기된다고 보는 것이 더 타당할 것이고, 이런 입장에서 서면 진정한 CR은 공포라고 이름붙일 수 있는 어떤 중추적 상태를 가리키는 것이 된다(Davis, 1992 참조). 이는 곧 우리가 일반적으로 정서로서의 공포를 이야기할 때 공포라는 용어가 의미하는 바에 더 근접한 것이라고 하겠다.

공포조건형성 절차가 기억의 신경회로를 밝히기 위한 모형으로 특히 많이 사용되어 온 데에는 몇 가지 이유가 있다. 첫째, 공포조건형성은 아주 신속하게 일어나서 학습시키기가 아주 쉽다. 어떤 경우에는 단 한 번의 훈련시행으로도 충분히 강한 CS-US 연합이 형성될 수 있다(Fanselow & Bolles, 1979). 도구적 조건형성과제의 하나인 단시행 억제적(또는 수동적) 회피학습(one-trial inhibitory avoidance learning)도 여러 실험실에서 널리 사용되어 왔다(Gold & Zornetzer, 1983). 둘째, 공포조건형성은 아주 강한 기억을 형성시키기 때문에 오래 지속되며 소거시키기가 힘들고, 한 번 소거된 후에도 자발적 회복이 일어나는 경우가 흔하다(Bouton & Swartzentruber, 1991; Jacobs & Nadel, 1985). 셋째, 토끼의 순막반응의 고전적 조건형성 같은 과제에 비하여 공포조건형성은 유기체의 생존에 직접적으로 관련되는 중요한 학습/기억 과제이다. 넷째, 공포조건형성 기법은 동물뿐만이 아니라 사람에게도 쉽게 적용될 수 있고, 공포증이나 외상후 스트레스 증후군(posttraumatic stress syndrome) 같은 임상병리에도 중요한 시사점을 줄 수 있다.

위에서 본 바와 같이 편도체는 생득적인 공포반응의 표현에 필수적일 뿐만 아니라, 공포조건형성을 통한 새로운 공포반응의 획득에도 중요한데, 이런 사실을 보여주는 많은 연구들을 간략히 살펴보자. 먼저, 공포학습이 진행됨에 따라 CS에 대한 편도체 뉴런들의 반응이 학

습과 밀접히 관련된 방식으로 변화한다는 증거들(Applegate 등, 1982; Ben-Ari & Le Gal La Salle, 1972; Henke, 1983; Pascoe & Kapp, 1985)이 발견되었는데, 이는 편도체가 공포학습을 매개할 가능성을 강력히 시사한다. 또한 편도체의 손상은 공포학습을 차단 또는 약화시킨다는 결과가 조건정서반응, 동결반응, 심박율의 변화, 깜짝반사(또는 경악반사, startle reflex)의 증강 등의 다양한 공포반응의 측정치를 사용한 많은 연구에서 일관성있게 보고되었다(Gentile 등, 1986; Hitchcock & Davis, 1986; Kapp 등, 1979; Kim 등, 1993). 많은 동물 연구에서와는 달리 인간을 대상으로 공포학습에서 편도체의 역할을 살펴본 연구는 드물었는데, 이는 주로 편도체만이 선택적으로 손상당한 사례를 찾기가 극히 힘들뿐만 아니라 편도체가 특히 관여하리라고 생각되는 유형의 기억, 즉 정서적 기억을 정식으로 검사하는 도구가 개발되어 있지 않았기 때문이다. 최근의 한 연구는 편도체를 단측성(unilateral)으로 절개당한 환자들에게 소리를 CS로, 커다란 소음을 US로 사용하여 공포조건형성을 시켰다. 그 결과 한쪽 편도체가 손상당한 이 사람들은 이런 공포학습에 장애를 나타냄이 밝혀졌다(LaBar 등, 1995).

전체적으로 위의 결과들은 편도체가 생득적인 공포만이 아니라 조건공포의 획득과 표현에도 필수적임을 보여준다. 생득적인 공포의 표출에 편도체가 필수적이란 사실은 그만큼 편도체가 공포라는 정서에 관여하고 있음을 뜻한다고 할 수 있다. (그러나 이것이 곧 편도체 내에 공포라는 정서가 존재함을 반드시 의미하지는 않는다. 왜냐하면 공포가 정서로서 주관적으로 경험되기 위해서는 편도체의 활동뿐만 아니라 대뇌피질의 활동도 필요할 가능성이 있으며 편도체는 정서의 그러한 신경회로의 한 요소일 수 있기 때문이다.) 또한 새로운 공포의 획득이란 이전에 중성적이었던 한 자극의 의미를 이제는 공포스러운 것으로 달리 받아들이게 되는 인지적인 활동이라고 할 때 공포학습에 편도체가 필수적이란 사실은 인지에 있어서 편

도체의 역할을 보여주는 것이라 할 수 있다. 따라서 편도체가 정서와 인지의 접점으로 기능한다고 생각할 수 있는데, 이런 관점은 편도체의 해부학적 구조, 즉 어떤 정보를 받아들이고 어떤 명령을 내보내는가를 살펴보면 더욱 확고해진다.

인지와 정서의 접점으로서의 편도체

먼저 편도체로 흘러 들어가는 감각입력들을 보자. 시각, 청각, 촉각, 미각 등의 감각정보는 시상을 거쳐 각각의 일차감각피질과 고차감각피질들로 투사된 후 여러 감각양상의 정보들이 수렴하는 다감각 영역들(polysensory areas)로 전달된다. 편도체는 일차감각피질로부터 입력을 받지 않지만 이런 다감각 영역들로부터 입력을 받으며, 또한 후각정보는 피질 부위를 거치지 않고 직접 코의 후구(olfactory bulb)로부터 전달된다. 따라서 외부세계를 지각하는 데 사용되는 오감(五感) 모두가 편도체에 정보를 전달하는데, 이 정보들은 주로 편도체의 외측핵(lateral nucleus)으로 수렴한다(Ottersen, 1982; Russchen, 1986; Turner, 1981; Van Hoesen, 1981).

단순한 감각정보들이 여러 단계를 거쳐서 다감각 영역들에 수렴된 후 거기서 처리된 정보가 편도체로 입력된다는 사실, 즉 편도체가 감각정보처리의 가장 마지막(또는 가장 상위의) 단계에 위치하고 있다는 사실 때문에 Gloor(1976)는 복잡한 지각적 패턴이 편도체 내에 존재할 가능성이 높다고 추측했다. 원숭이에게서 소위 "grandmother cell"이 발견된 부위가 하측두피질(inferotemporal cortex)인데, 이 부위가 편도체로 투사하는 다감각 영역들 중의 하나라는 사실을 고려하면 위와 같은 추측이 충분히 그럴 듯한 것임을 알 수 있을 것이다.

이런 추측은 편도체 뉴런들의 활동을 기록한 여러 연구 결과들로부터 지지를 받는다. 일반적으로 편도체 뉴런들은 깜박이는 불빛이나 딸각 소리, 냄새 같은 단순한 자극들에는 거의

반응을 하지 않지만, 한 자극을 여러 다른 자극들과 변별해야 할 때나 빈도가 상대적으로 아주 낮은 자극에 대하여는 활발한 활동을 보인다(Halgren 등, 1977, 1980; Luczywek & Mempel, 1980; Wilson 등, 1979). 또한 하측두피질에서처럼 원숭이의 얼굴자극에 반응하는 뉴런들이 원숭이의 편도체 내에서도 발견되었다(Rolls, 1992 참조).

편도체는 피질 영역들뿐 아니라 피질하 구조들로부터도 감각정보를 받아들인다. 즉 시상 내측 슬상핵으로부터는 청각정보가, 중뇌와 뇌교의 여러 신경핵들로부터는 미각, 통각, 심폐와 내장기관들에 대한 정보가 편도체로 입력된다(LeDoux 등, 1985; Russchen, 1986 참조). 또한 명백한 감각정보는 아니지만 시상하부와 대뇌의 여러 기저핵들로부터도 편도체는 다양한 입력을 받아들인다(Ottersen, 1981).

이렇게 편도체는 외부세계에 대한 감각정보뿐 아니라 신체의 내장기관들에 대한 감각정보도 받아들이기 때문에 Goddard(1972)는 편도체에는 외부세계와 신체 내부환경에 대한 표상이 동등한 정도로 존재할 것이라고 시사했다. Amaral과 Price(1984)도 편도체가 한편으로는 내장 기능과 자율신경 기능을 통제하는 시상하부와 뇌간의 구조들, 그리고 다른 편으로는 인지 기능을 담당하는 많은 대뇌피질 영역들이 만나는 곳에서 있다고 제안했다. 편도체의 이러한 신경해부학적 위치는 편도체가 인지와 정서의 접점으로서 기능할 가능성을 강력히 시사한다고 하겠다.

모든 감각양상으로부터 들어오는 정보가 수렴하는 곳이라는 편도체의 신경해부학적 특징은 학습/기억 연구에 있어서 아주 중요한 의미를 갖는다. 왜냐하면 이는 곧 CS 입력이 US 입력과 만날 수 있는 뇌 부위들 중의 하나가 편도체라는 의미이고 따라서 공포조건형성에 따른 변화가 편도체 내에서 일어날 수 있음을 시사하는 것이기 때문이다. 토끼의 순박반응을 이용한 고전적 조건형성 연구에서는 CS 입력과 US 입력이 서로 만나는 곳인 소뇌가 이 종류의 학습에 필수적임이 이미 잘 밝혀져 있다

(Thompson, 1988). 이와 비슷하게 공포조건형성의 경우에는 CS 입력과 US 입력이 만나는 편도체가 필수적인 역할을 한다는 사실은 위에서 이미 언급된 많은 연구결과로 볼 때 의심의 여지가 없다. 이런 결과들과 편도체의 신경해부학적 특징들에 기초하여 여러 연구자들이 자극과 강화의 연합(stimulus-reinforcement association)이 편도체 내에서 일어날 것이라고 제안했다(Jones & Mishkin, 1972; LeDoux 등, 1990; Hitchcock & Davis, 1987). 자극-강화 연합이 편도체 내에서 이루어진다면, 그것이 뇌의 다른 부위로 전이되지 않는 한, 이는 곧 공포기억이 편도체 내에 저장됨을 의미하는 것이다. 이 입장은 위에서 이미 언급한 많은 연구결과들로부터 지지를 받는다.

또한 이와 유사하지만 공포기억보다 더 넓은 맥락에서, 여러 연구자들은 편도체가 피질에서 처리된 자극의 감각적인 측면에 대한 정보를 여러 추동 기체나 정서와 연결시켜주는 기능을 한다거나 피질에서 형성된 지각체(percept)에 정서적 또는 동기적 중요성을 부여하는 기능을 한다고 주장해왔다(Gloor, 1960; Geschwind, 1965; Aggleton 등, 1980; Amaral & Price, 1984; Russchen, 1986). 다시 말하면 편도체는 복잡한 자극의 생물학적 또는 정서적 중요성을 평가(appraisal)하는 기능을 한다는 것이다(Halgren, 1992; LeDoux, 1996). 이러한 입장들과 일치하는 결과는 인간의 편도체 뉴런들이 각성을 일으키는 자극에 대해서나 피험자가 자신에게 정서적으로 중요한 의미를 갖는 "생각"을 할 때에는 활발한 활동을 보인다는 것이다(Halgren 등, 1980; Less 등, 1955).

이러한 편도체의 신경해부학적 특징과 여러 생물심리학적 연구결과들을 토대로 LeDoux (1996)는 우리가 공포를 일으키는 대상(생득적이든 학습된 것이든)을 만났을 때 어떤 일이 뇌 속에서 일어날 것인지를 잘 설명하고 있다. 예를 들어 숲속길을 가다가 나무동치 뒤에 있는 방울뱀을 보면 이 시각자극이 시상에서 일차적으로 처리가 된다. 시상은 그 처리결과를

시각피질뿐만 아니라 편도체로도 전달한다. 시상에서 편도체로 직접 보내지는 정보는 잘 처리되지 않은 대략적인 것으로서, 이 경우에는 가늘고 구부러진 어떤 물체라는 시각정보일 것이다. 이 물체는 뱀일 수도 있고, 나뭇가지일 수도 있고, 또는 무해한 어떤 다른 것일 수도 있다. 한편 편도체로 출력을 내보내는 부위와는 다른 시상의 한 부위에서 더 세밀하게 처리된 시각정보가 시각피질로 전달된다. 시각피질에서는 이 시각자극의 세부특징들을 더 깊이 처리하여 그 시각자극에 대한 자세하고 정확한 표상을 만들어내어 다각각 영역들로 보내고, 이 정보(즉 방울뱀)는 결국 편도체로 전달되게 된다. 결과적으로 편도체는 동일한 대상에 대하여 시상으로부터 직접 대략적인 정보를 빨리 받아들이고(LeDoux는 이를 quick and dirty information이라고 부른다.), 그보다 우회하기 때문에 느리기는 하지만 잘 처리된 정확하고 세밀한 정보를 다각각 피질들로부터 받아들인다. 우리가 지금 예로 들고 있는 방울뱀의 경우, 편도체는 먼저 입력된 대략적인 정보(즉 뱀처럼 보이는 물체) 때문에 즉각적으로 공포 반응과 방어반응을 촉발시킬 것이다. 만약 그것이 정말로 방울뱀이라면 우리는 물리기 전에 펄쩍 뒤로 물러나서 목숨을 건질 수 있을 것이고, 방울뱀이 아니라 다른 무해한 물체였다면 우리는 펄쩍 물러선 다음에 (이때쯤 피질로부터 그 물체에 대한 상세한 정보가 편도체에 도달할 것이다.) "어휴, 놀래라. 나뭇가지가 꼭 뱀처럼 보이네!" 하며 놀란 가슴을 쓸어 내릴 것이다. 하지만 편도체는 이미 공포반응을 시발시켰기 때문에 우리는 아직도 가슴이 두근거리고 등줄기와 손에 식은땀이 나 있고 몸이 흥분으로 떨리고 있을 것이다. 중요한 것은 그럼으로써 어떤 경우든(즉 그 물체가 뱀이었던 아니든) 우리는 살아있을 수 있다는 것이다. 편도체에 정확한 정보가 도달하고 나서 우리가 방어반응을 했다면 우리는 이미 뱀에게 물리고 말았을지도 모른다.

이 예가 보여주고 있는 한 가지 중요한 점은 어떤 대상에 대한 인지적인 분석이 끝나기

도 전에 정서적인 평가가 내려질 수 있다는 가능성이다(Halgren, 1992; LeDoux, 1996). 이런 사실은 인지와 정서 중 어느 것이 앞서는가에 대한 논쟁에 중요한 시사점을 줄 것이다.

정서가 인지에 미치는 영향의 매개자로서의 편도체

편도체는 다양한 감각입력을 받아들일 뿐만 아니라 넓고 다양한 뇌 부위들로 출력을 내보내기 때문에 편도체에서 일어난 정보처리의 결과가 다른 뇌 부위들의 기능에 큰 영향을 미칠 수 있다.

편도체로 들어가는 입력의 경우와 마찬가지로 편도체로부터 나오는 출력도 피질부위로 투사되는 것과 피질하 구조들로 투사되는 것으로 나누어 볼 수 있다. 전자의 경우, 편도체는 대뇌피질의 전측 반쪽, 즉 내측 전두피질, 측두피질, 그리고 대상피질 등으로 가장 많이 투사한다(Krettek & Price, 1977; Sripaidkulchai 등, 1984). 또한 편도체는 피질의 거의 전 영역으로 투사를 하는 마이네르트 기저핵(basal nucleus of Mynert)으로 출력을 내보내며, 전전두피질(prefrontal cortex)로 투사를 하는 시상상 배내측핵(dorsomedial nucleus)으로도 출력을 내보낸다. 따라서 편도체는 간접적으로 이긴 하지만 거의 모든 피질 영역에 영향을 줄 수 있다고 하겠다. 편도체는 또한 피질하 구조들로도 많은 출력을 내보내는데, 장기기억과 관련하여 가장 많이 연구되고 있다고 할 수 있는 해마, 운동통제에 중요한 구조인 선조체, 그리고 자율신경 반응을 통제하는 시상하부와 뇌간의 여러 신경핵들이 편도체로부터 입력을 받는 구조들이다(Price, 1981 참조).

이런 신경해부학적 연결은 편도체 출력의 이중적인 성격을 시사한다. 즉 편도체는 대뇌피질에서 행해지는 인지기능에 영향을 줄 수 있을 뿐만 아니라 시상하부와 뇌간의 구조들에 의해 통제되는 자율신경반응에도 영향을 미칠 수 있다는 것이다(Price, 1981). 위에서 언급

된 대로 편도체가 복잡한 자극의 정서적 중요성을 평가하는 기능을 한다는 입장을 받아들이면, 편도체 출력의 이러한 이중적인 성격은 피질부위에서 일어나는 인지적 정보처리가 자극의 정서적 중요성의 평가 결과에 따라 편도체의 영향에 의해 수정될 수 있다는 가능성을 제기한다. 게다가 편도체의 기저외측핵(basolateral nucleus)이 일차감각피질로도 투사를 한다는 사실(Amaral & Price, 1984; Sripaidkulchai 등, 1984)이 밝혀짐에 따라 편도체가 감각정보처리의 아주 초기단계에 영향을 미칠 가능성도 고려해 볼 수 있다. 예를 들어, 여러 피질 영역들을 거치면서 많은 처리를 받은 감각정보가 다각각 피질영역들에 도달한 후 거기서 완성된 지각표상이 편도체로 입력된다고 할 때, 편도체는 그 지각정보의 정서적 중요성을 평가하고 그 결과에 따라 감각정보처리의 아주 초기 단계를 조절하여 그 특정 맥락에서 중요한 세부특징들이 더 잘 선택되고 처리될 수 있게 만들 수 있을지도 모른다. 또는 위에서 언급된 바와 같이 피질하 구조로부터 입력되는 대략적인 정보가 편도체를 거쳐 감각정보처리에 영향을 줄지도 모른다. 만약 그렇다면 이는 소위 전의식적 처리(preconscious processing)(Dixon, 1981)에 대한 뇌생리학적 기반을 제공하는 것인지도 모른다.

지금까지 살펴본 편도체의 신경해부학적 연결의 특징을 그 기능면(특히 기억에 있어서의)에서 요약하면 다음과 같다. 편도체에 주어지는 입력들은 편도체가 자극-강화 연합이 일어나기 적당한 장소임을 강력히 시사하는 반면에 편도체로부터 나가는 출력은 편도체가 다른 뇌 구조에서 일어나는 정보처리에 영향을 미칠 수 있음을 시사한다. 후자의 특징에 주목하는 이론으로는, 장기기억이 편도체 내에 저장되지 않으며 대신에 다른 뇌 부위들에 기억이 얼마나 강하게, 잘 저장되는가를 편도체가 조절한다는 기억조절론(memory modulation view)이 있다. McGaugh와 그의 동료들(McGaugh, 1990; McGaugh 등, 1992)이 주장해온 이 이론을 지지

하는 증거들은 수동적 회피학습 후 오랜 시간이 지나고 나서 편도체를 손상하면 그 손상효과가 없거나 약화되며(Liang 등, 1982), 학습 직후에 편도체를 전기자극하거나 편도체에 약물을 주입하면 그 처치의 강도에 따라 기억이 손상되거나 오히려 향상될 수도 있고(Gallagher 등, 1981; Gold 등, 1975; Liang 등, 1986; McGaugh 등, 1984), 편도체의 출력 경로 일부를 차단하면 편도체에 가한 처치효과가 상실되며(Liang & McGaugh, 1983), 학습을 얼마나 강하게 시켰는가에 따라 편도체의 처치효과가 달라진다(Parent 등, 1994, 1995)는 등의 연구결과들이다.

무엇보다도 편도체가 정서(특히 공포)가 인지에 미치는 효과를 매개하는 구조일 수 있다는 가능성을 강력히 지지해 주는 것은 에피네프린 등의 스트레스 호르몬을 사용한 연구 결과들이다. 에피네프린은 동물이나 사람이 정서적으로 각성될 때, 예를 들어 전기충격이나 기타 혐오적 자극을 받아서 공포 상태에 있을 때 부신선에서 분비되는 스트레스 호르몬의 일종이다. 따라서 에피네프린을 주사함으로써 각성 상태를 인위적으로 유도할 수 있는데(저 유명한 Schacter와 Singer(1962)의 연구에서 사용된 약물이 에피네프린이었음을 상기하라), 쥐들에게 전기충격을 사용한 수동적 회피학습 직후에 에피네프린을 적당량 주사하면 기억이 향상되고 과량 주사하면 기억이 오히려 손상된다는 연구결과가 있다(Introini-Collison & McGaugh, 1987). 이는 정서적 각성을 일으키는 깜짝 놀랄 만한 사건이 소위 "flashbulb memory"라는 강하고 명료한 기억(Brown & Kulik, 1977)을 형성시키기도 하고, 정서적 각성이 지나치면(예를 들어, 자동차 사고를 당할 때) 오히려 기억이 잘 되지 않을 수도 있다는 사실과 잘 들어맞는 결과이다. 또한 동일한 양의 에피네프린이라도 강한 전기충격을 받은 쥐들에게 투여되면 기억을 손상시키지만, 약한 전기충격을 받은 쥐들에게 투여되면 기억을 향상시킨다는 결과도 있다(Gold 등, 1975; Gold & van Buskirk, 1976). 이런 결과들은

Yerkes-Dodson 법칙을 연상시키는 것으로서, 과량의 에피네프린은 쥐들의 각성을 지나치게 많이 유도함으로써 오히려 수행이 저하되게 하며, 적정 용량의 에피네프린이라도 강한 전기충격의 효과와 합쳐질 때는 지나친 각성을 일으켜 역시 수행을 저하시키게 되는 것으로 보인다(McGaugh, 1990).

그런데 학습 직후에 투여된 이 에피네프린의 효과는 편도체를 손상시키거나 편도체의 두 주요한 입출력 경로들 중의 하나인 *stria terminalis*를 손상시키면 상실된다(Liang & McGaugh, 1983; Liang 등, 1990). 이 결과들은 에피네프린이 기억에 작용하기 위해선 편도체의 정상적인 활동이 필요함을 보여주는 것이다. 다시 말하면, 이런 결과는 정서적 각성을 초래하는 상황에 직면할 때 부신선에서 정상적으로 분비되는 에피네프린이 편도체에 어떤 방식으로든 작용함으로써 학습 직후부터 일어나는 기억의 옹고화 과정에 영향을 미친다는 것을 시사한다. (여기서 에피네프린은 혈뇌장벽을 통과하지 못하기 때문에 직접 편도체에 작용하지는 못하고 다른 경로를 통하여 편도체에 간접적으로 영향을 미치는데, 이 경로도 상당히 밝혀져 있다. McGaugh(1990)를 참조하라.) 이는 마치 William James(1890)의 정서이론이 제안하는 것과 같이 말초적 신체반응이 중추신경계로 퍼드백되어 어떤 효과를 갖게 되는 것이라고 할 수 있으며, 이 때 그런 퍼드백이 작용하는 목표기관은 바로 편도체일 가능성이 높다.

이와는 반대방향의 과정도 일어날 수 있는데, 전기충격 등의 강한 혐오적 자극은 편도체를 활성화시킬 것이며, 이는 곧 자율신경계를 활성화시켜서 부신선에서 에피네프린을 비롯한 여러 가지 스트레스 호르몬들이 분비되게 할 수 있다. 따라서 기억을 향상시키기도, 저하시키기도 하는 에피네프린의 효과는 편도체에서부터 시발하는 것일 수 있다(물론 다른 경로를 통해서 에피네프린의 분비가 야기될 수도 있다). 여기서 편도체가 에피네프린을 분비시키는 시발점이 될 수 있다는 것과 말초적으로 분

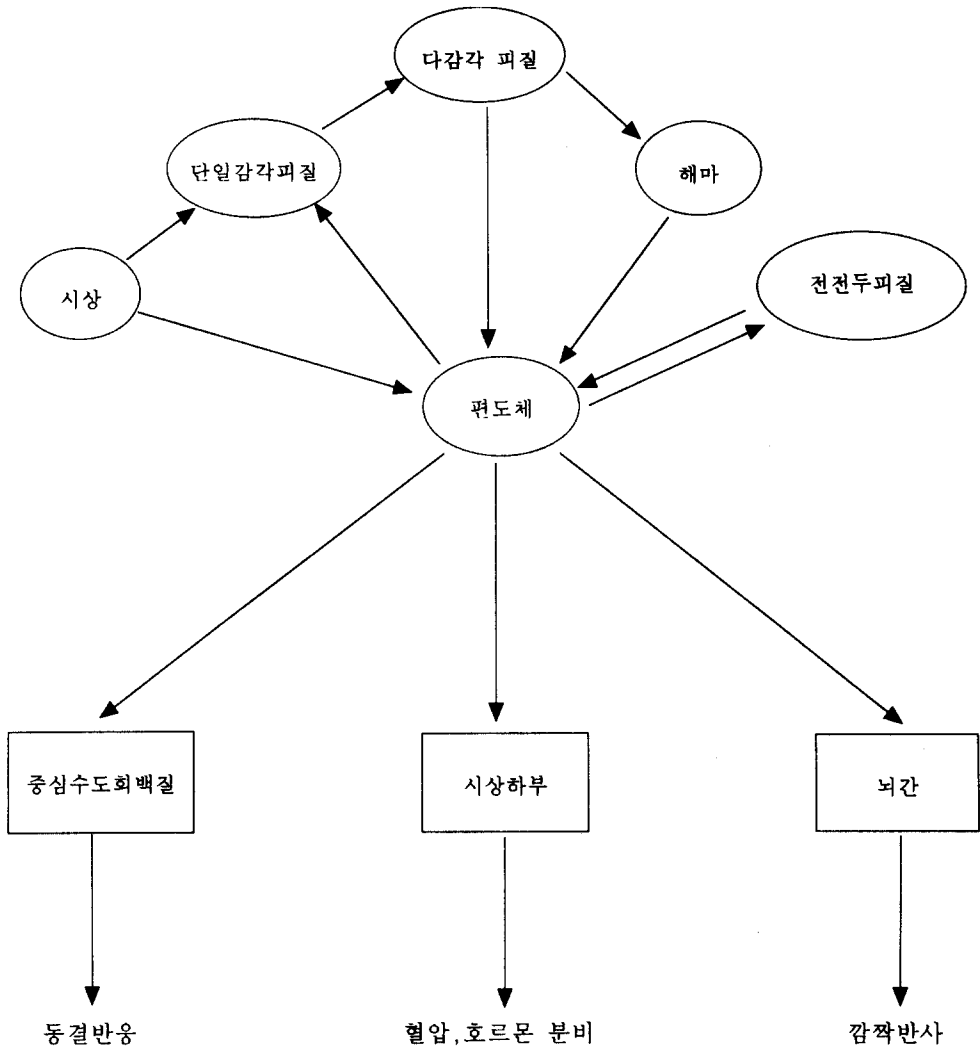


그림 2. 편도체의 신경해부학적 연결. 밝혀진 연결을 모두 나타낸 것이 아님에 유의하기 바람.

비된 에피네프린이 궁극적으로 편도체에 작용한다는 것이 반드시 서로 상충되는 일은 아님을 지적해 두고자 한다. 이 두 가지 작용은 같이 일어날 수도 있는 것이다.

지금까지 우리는 주로 공포기억의 획득과 파지에 있어서 편도체의 역할에 관하여 살펴보았지만, 편도체가 오직 공포기억에만 관여하는

게 아니라 그보다 더욱 일반적인 역할을 한다는 입장도 있다. Kesner(1991)나 Cahill과 McGaugh(1990)는 정적이든 부적이든 강한 정서 반응을 유발하는 학습과제에 편도체가 선택적으로 관여한다고 주장한다. 이에 대한 증거들은 수동적 회피학습 과제에서 편도체의 손상 효과나 전기자극 효과가 강한 전기충격을 US로

사용할 경우에는 나타나지만 약한 전기충격을 US로 사용할 경우에는 별로 없다는 연구결과들 (Baker 등, 1981; Gold 등, 1975; Lidsky 등, 1970)을 들 수 있다. 무엇보다도 중요한 지지 증거는 공포를 일으키는 부적 강화물이 아니라 먹이 같은 정적 강화물이 사용된 실험에서 발견된다. 보상의 크기를 변화시킬 때 그에 대한 동물의 기억과 행동도 변하게 되는데, 이러한 보상의 크기 효과가 편도체를 손상하거나 전기 자극하면 상실된다는 전반적인 결과가 행동대비(behavioral contrast), 좌절효과(frustration effect), 붕괴효과(collapse effect), 패턴 주행(pattern-running), 공간적 지연 표본대응과제(delayed spatial matching-to-sample task) 등을 사용한 연구들에서 얻어졌다(Goomas, 1982; Goomas & Steele, 1980; Henke, 1972, 1973, 1977, 1979; Henke & Maxwell, 1973; Kemble & Beckman, 1970; Kesner & Andrus, 1982; Schwartzbaum, 1960). 큰 보상이 작은 보상보다 더 큰 정서 반응을 유발한다고 가정하면(마치 강한 전기충격이 약한 전기충격보다 더 큰 공포반응을 일으키는 것처럼), 이런 결과들은 편도체의 손상이나 전기자극이 그런 정서 반응의 증강을 차단함으로써 위의 다양한 효과들이 사라지게 되었다고 설명할 수 있다. 이는 곧 편도체가 반드시 공포학습에만 관여하는 게 아님을 강력히 시사하는 것이다.

인지-편도체-정서의 신경회로

지금까지 알려진 편도체의 신경해부학적 구조와 생물심리학적 연구결과들을 종합하여 인지와 정서의 접점으로서의 편도체의 역할을 나타낸 것이 그림 2이다. 고전적 조건형성 절차에 의한 공포기억의 형성에 관여하는 신경회로가 가장 잘 밝혀져 있으므로 그것을 토대로 만들어진 LeDoux(1966)의 그림들(p. 160, 170)에 방금 살펴본 편도체의 출력 특징을 첨가하여 수정한 것이다.

요약하면, 본 논문에서 살펴본 바와 같이,

그리고 그림 2에서 보는 바와 같이 편도체는 외부환경에 대한 정보와 신체내부로부터 들어오는 정보를 통합하여 그 생물학적 중요성(또는 정서적 의미)을 평가하고 그에 따라 여러 가지 정서적인 반응을 시발시키는 사령탑의 역할을 하는 것으로 보인다. 여기서 입력되는 정보의 평가는 편도체 내에 새겨져 있는 생득적인 기제와 그를 토대로 한 학습된 기제에 의해 이루어지는 것임을 많은 연구결과들이 보여주고 있다. 예를 들어 특정 동물에게는 천적의 모습이나 소리, 냄새가 생득적인 공포를 일으킬 수 있는데, 이 말은 그런 자극들에 편도체의 특정 뉴런들이 반응하여 곧 공포반응과 방어반응을 표출시키도록 "선천적으로 배선이 되어"(pre-wired) 있다는 의미이다. 그리고 경험에 의해 새로운 자극이 특정 정서반응을 일으키게 된다는 것은 그런 선천적 배선에 추가적인 연결이 생김을 의미하며, 그런 추가적인 연결은 새로운 자극과 생득적 정서반응을 일으키는 이미 존재하는 자극들이 연합될 때 생겨난다는 것이다.

앞으로도 편도체의 역할에 대하여 많은 것이 밝혀져야 하겠지만, 현재까지의 연구는 기억의 중요한 한 종류, 즉 공포기억에 대하여 토끼의 순막반응의 고전적 조건형성을 사용한 연구결과들에 필적할 만큼 많은 사실들을 밝혀냈다고 하겠다.

참고문헌

- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., and Damasio, A. R. (1995). Fear and human amygdala. *Journal of Neuroscience*, 15, 5879-5891.
- Aggleton, J. P., Burton, M. J., and Passingham, R. E. (1980) Cortical and subcortical afferents to the amygdala of the rhesus monkey (*Macaca Mulatta*). *Brain Research*, 190, 347-368.

- Amaral, D. G. and Price, J. L. (1984). Amygdalo-cortical projections in the monkey (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Neurology*, 230, 465-496.
- Applegate, C. D., Frysinger, R. C., Kapp, B. S., and Gallagher, M. (1982). Multiple unit activity recorded from amygdala central nucleus during Pavlovian heart rate conditioning in rabbit. *Brain Research*, 237, 457-462.
- Baker, L. J., Kesner, R. P., and Michal, R. E. (1981) Differential effects of a reminder cue on amnesia induced by stimulation of amygdala and hippocampus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 95: 312-321.
- Beaulieu, S., DiPaolo, T., Cote, T., and Barden, N. (1987). Participation of the central amygdaloid nucleus in the response of adrenocorticotropin secretion to immobilization stress: Opposing roles of the noradrenergic and dopaminergic systems. *Neuroendocrinology*, 45, 37-46.
- Beaulieu, S., DiPaolo, T., and Barden, N. (1986). Control of ACTH secretion by central nucleus of the amygdala: Implication of the serotonergic system and its relevance to the glucocorticoid delayed negative feed-back mechanism. *Neuroendocrinology*, 44, 247-254.
- Ben-Ari, Y. and Le Gal La Salle, G. (1972). Plasticity at unitary level. II. Modifications during sensory-sensory association procedures. *EEG and Clinical Neurophysiology*, 32, 667-679.
- Blanchard, D. C. and Blanchard, R. J. (1972). Innate and conditioned reactions to threat in rats with amygdaloid lesions. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 281-290.
- Brown, R. and Kulik, J. (1977). Flashbulb memories. *Cognition*, 5, 73-99.
- Cahill, L., and McGaugh, J. L. (1990) Amygdaloid complex lesions differentially affect retention of tasks using appetitive and aversive reinforcement. *Behavioral Neuroscience* 104: 532-543.
- Chapman, L. F., Walter, R. D., Markham, R. W., and Crandall, P. H. (1967). Memory changes induced by stimulation of hippocampus or amygdala in epilepsy patients with implanted electrodes. *Transactions of the American Neurological Association*, 92, 50-56.
- Davis, M. (1992). The role of the amygdala in conditioned fear. In J. P. Aggleton (ed.), *The amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss.
- Dixon, N. F. (1981). *Preconscious processing*. New York: John Wiley & Sons.
- Gallagher, M., Kapp, B. S., Pascoe, J. P., and Rapp, P. R. (1981). A neuropharmacology of amygdaloid systems which contribute to learning and memory. In Y. Ben-Ari (ed.), *The amygdaloid complex*. Amsterdam: Elsevier.
- Gallagher, M., Kapp, B. S., Pascoe, J. P., and Rapp, P. R. (1981). A neuropharmacology of amygdaloid systems which contribute to learning and memory. In Y. Ben-Ari (ed.), *The amygdaloid complex*. Amsterdam: Elsevier.
- Gentile, C. G., Jarrel, T. W., Teich, A., McCabe, P. M., and Schneiderman, N. (1986). The role of amygdaloid central

- nucleus in the retention of differential Pavlovian conditioning of bradycardia in rabbits. *Behavioral Brain Research*, 20, 263-273.
- Geschwind, N. (1965) Disconnexion syndromes in animals and man. *Brain* 88: 237-294.
- Gloor, P. (1960) Amygdala. In J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall (eds.): *Handbook of Physiology*. Washington: vol.2, pp. 1395-1420.
- Gloor, P. (1976). Inputs and outputs of the amygdala: What the amygdala is trying to tell the rest of the brain. In K. E. Livingston and O. Hornykiewicz (eds.), *Limbic mechanisms: The continuing evolution of the limbic system concept*. New York: Plenum.
- Gloor, P., Olivier, A., and Quesney, L. F. (1981). The role of the amygdala in the expression of psychic phenomena in temporal lobe seizures. In Y. Ben-Ari (ed.), *The amygdaloid complex*, New York: Elsevier.
- Goddard, G. V. (1972). Prologue. In B. E. Eleftheriou (ed.), *The neurobiology of the amygdala*. New York: Plenum.
- Gold, P. E., Hankins, L., Edwards, R. M., Chester, J., and McGaugh, J. L. (1975) Memory interference and facilitation with posttrial amygdala stimulation: effect on memory varies with footshock level. *Brain Research*, 86, 509-513.
- Gold, P. E., and Van Buskirk, R. B. (1976) Effects of posttrial hormone injections on memory processes. *Hormones and Behavior*, 7, 509-517.
- Gold, P. E., and Zornetzer, S. F. (1983) The mnemon and its juices: Neuromodulation of memory processes. *Behavioral and Neural Biology*, 38, 151-189.
- Goomas, D. T. (1982) Single-alternation pattern running in amygdalectomized rats. *Physiological Psychology*, 10, 368-370.
- Goomas, D. T., and Steele, M. K. (1980) The collapse effect and delay of reinforcement with amygdalectomized rats. *Physiological Psychology*, 8, 463-466.
- Halgren, E. (1992). Neurophysiology of the amygdala within the context of human cognition. In J. P. Aggleton (ed.), *The amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss.
- Halgren, E., Babb, T. L., Rausch, R., and Crandall, P. H. (1977). Neurons in the human basolateral amygdala and hippocampal formation do not respond to odors. *Neuroscience Letters*, 4, 331-335.
- Halgren, E., Squires, N. K., Wilson, C. L., Rohrbaugh, J. W., and Babb, T. L. (1980). Endogenous potentials generated in the human hippocampal formation and amygdala by infrequent events. *Science*, 210, 803-805.
- Heath, R. G. (1964). Activity of the human brain during emotional thought. In Heath, R. G. (ed.), *The role of pleasure in behavior*. New York: Hoebe, Harper and Row.
- Henke, P. G. (1972) Amygdalectomy and mixed reinforcement schedule contrast effects. *Psychonomic Science*, 28, 301-302.
- Henke, P. G. (1973) Effects of reinforcement omission on rats with lesions in the amygdala. *J Comparative and Physiological Psychology*, 84,

- Henke, P. G. (1977) Dissociation of the frustration effect and the partial reinforcement extinction effect after limbic lesions in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91, 1032-1038.
- Henke, P. G. (1979) Limbic lesions and the energizing, aversive, and inhibitory effects of non-reward in rats. *Canadian Journal of Psychology*, 33, 133-140.
- Henke, P. G. (1980). The amygdala and restraint ulcers in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 94, 313-323.
- Henke, P. G. (1983). Unit-activity in the central amygdalar nucleus of rats in response to immobilization-stress. *Brain Research Reviews*, 10, 833-837.
- Henke, P. G., and Maxwell, D. (1973) Lesions in the amygdala and the frustration effect. *Physiology and Behavior*, 10, 647-750.
- Hitchcock, J. M. and Davis, M. (1987). Fear-potentiated startle using an auditory conditioned stimulus: Effect of lesions of the amygdala. *Physiology and Behavior*, 39, 403-408.
- Introvini-Collison, I. and McGaugh, J. L. (1987). Naloxone and beta-endorphin alter the effects of posttraining epinephrine on retention of an inhibitory avoidance response. *Psychopharmacology*, 92, 229-235.
- Isaacson, R. L. (1982). *The limbic system*. New York: Plenum.
- James, W. (1890). *Principles of psychology*. New York: Holt.
- Jones, B. and Mishkin, M. (1972). Limbic lesions and the problem of stimulus-reinforcement associations. *Experimental Neurology*, 36, 362-377.
- Kaada, B.R. (1972) Stimulation and regional ablation of the amygdaloid complex with reference to functional representations. In B.E. Eleftheriou (ed): *The Neurobiology of the Amygdala*. New York: Plenum Press.
- Kapp, B. S., Frysinger, R. C., Gallagher, M., and Haselton, J. R. (1979). Amygdala central nucleus lesions: Effects on heart rate conditioning in the rabbit. *Physiology and Behavior*, 23, 1109-1117.
- Kemble, E. D., Blanchard, D. C., Blanchard, R. J., and Takushi, R. (1984). Taming in wild rats following medial amygdaloid lesions. *Physiology and Behavior*, 32, 131-134.
- Kemble, E. D., Blanchard, D. C., and Blanchard, R. J. (1990). Effects of regional amygdaloid lesions on flight and defensive behaviors of wild black rats (*Rattus rattus*). *Physiology and Behavior*, 48, 1-5.
- Kemble, E. D., and Beckman, G. J. (1970) Runway performance of rats following amygdaloid lesions. *Physiology and Behavior*, 5, 45-47.
- Kesner, R. P. (1991) Neurobiological views of memory. In J. L. Martinez, Jr. and R. P. Kesner (eds.), *Learning and Memory: A Biological View*. New York: Academic Press.
- Kesner, R. P., and Andrus, R. G. (1982) Amygdala stimulation disrupts the magnitude of reinforcement contribution to long-term memory. *Physiological Psychology*, 10, 55-59.
- Kim, J. J., Rison, R. A., and Fanselow, M. S. (1993). Effects of amygdala, hippocampus, and periaqueductal gray

- lesions on short- and long-term contextual fear. *Behavioral Neuroscience*, 107, 1093-1098.
- Krettek, J. E. and Price, J. L. (1977). Projections from the amygdaloid complex and adjacent olfactory structures to the entorhinal cortex and to the subiculum in the rat and cat. *Journal of Comparative Neurology*, 172, 723-752.
- Labar, K S., LeDoux, J. E., Spencer, D. D., and Phelps, E. A. (1995). Impaired fear conditioning following unilateral temporal lobectomy in humans. *Journal of Neuroscience*, 15, 6846-6855.
- Lazarus, R. S. (1984). On the primacy of cognition. *American Psychologist*, 39, 124-129.
- LeDoux, J. (1996). *The emotional brain*. New York: Simon & Schuster.
- LeDoux, J. E., Cicchetti, P., Xagoraris, A., and Romanski, L. M. (1990). The lateral amygdaloid nucleus: Sensory interface of the amygdala in fear conditioning. *Journal of Neuroscience*, 10, 1062-1069.
- Lesse, H., Heath, R. G., Mickle, W. A., Monroe, R. R., and Miller, W. H. (1955) Rhinencephalic activity during thought. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 112, 433-440.
- Liang, K. C., Juler, R., and McGaugh, J. L. (1986). Modulating effects of posttraining epinephrine on memory: Involvement of the amygdala noradrenergic system. *Brain Research*, 368, 125-133.
- Liang, K. C., McGaugh, J. L., Martinez, J. L., Jensen, R. A., Vasquez, B. J., and Messing, R. B. (1982). Post-training amygdaloid lesions impair retention of an inhibitory avoidance response. *Behavioral Brain Research*, 4, 237-249.
- Liang, K. C., McGaugh, J. L., and Yao, H.-Y. (1990). Involvement of amygdala pathways in the influence of posttraining amygdala norepinephrine and peripheral epinephrine on memory storage. *Brain Research*, 508, 225-233.
- Liang, K. C., and McGaugh, J. L. (1983) Lesions of the stria terminalis attenuates the amnesic effect of amygdaloid stimulation on avoidance responses. *Brain Research*, 274, 309-318.
- Liang, K. C., and McGaugh, J. L. (1983) Lesions of the stria terminalis attenuates the amnesic effect of amygdaloid stimulation on avoidance responses. *Brain Research*, 274, 309-318.
- Lidsky, T. I., Levine, M. S., Kreinick, C. J., and Schwartzbaum, J. S. (1970) Retrograde effects of amygdaloid stimulation on conditioned suppression (CER) in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 73, 135-149.
- Luczywek, E. and Mempel, E. (1980). Memory and learning in epileptic patients treated by amygdalotomy and anterior hippocampotomy. *Acta Neurochirurgica Supplement*, 30, 169-175.
- MacLean, P. D. (1970). *The triune brain in evolution: Role in paleocerebral functions*. New York: Plenum.
- McGaugh, J. L. (1990). Significance and remembrance: The role of neuromodulatory systems. *Psychological Science*, 1, 15-25.
- McGaugh, J. L., Introini-Collison, I. B., Cahill, L., Kim, M., and Liang, K. C. (1992). Involvement of the amygdala in

- neuromodulatory influences on memory storage. In J. P. Aggleton (ed.), *The amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss.
- McGaugh, J. L., Liang, K. C. Bennett, C. and Sternberg, D. B. (1984) Adrenergic influences on memory storage: Interaction of peripheral and central systems. In G. Lynch, J. L. McGaugh, and N. M. Weinberger (eds): *Neurobiology of Learning and Memory*. New York: Guilford Press, pp. 313-333.
- Ottersen, O. P. (1981). Afferent connections to the amygdaloid complex of the rat with some observations in the cat. III. Afferents from the lower brain stem. *Journal of Comparative Neurology*, 202, 335-356.
- Ottersen, O. P. (1982). Connections of the amygdala of the rat. IV. Corticoamygdaloid and intraamygdaloid connections as studied with axonal transport of horseradish peroxidase. *Journal of Comparative Neurology*, 205, 30-48.
- Parent, M. B., Quirarte, G. L., Cahill, L., and McGaugh, J. L. (1995). Spared retention of inhibitory avoidance learning after posttraining amygdala lesions. *Behavioral Neuroscience*, 109, 803-807.
- Parent, M. B., West, M., and McGaugh, J. L. (1994). Memory of rats with amygdala lesions induced 30 days after footshock-motivated escape training reflects degree of original training. *Behavioral Neuroscience*, 108, 1080-1087.
- Pascoe, J. P. and Kapp, B. S. (1985). Electrophysiological characteristics of amygdaloid central nucleus neurons during Pavlovian fear conditioning in the rabbit. *Behavioral Brain Research*, 16, 117-133.
- Price, J. L. (1981) The efferent projections of the amygdaloid complex in the rat, cat and monkey. In Y. Ben-Ari (ed): *The Amygdaloid Complex*. : Elsevier, pp. 121-132.
- Rolls, E. T. (1992). Neurophysiology and functions of the primate amygdala. In J. P. Aggleton (ed.), *The amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss.
- Russchen, F. T. (1986). Cortical and subcortical afferents of the amygdaloid complex. *Advances in Experimental and Medical Biology*, 203, 35-52.
- Schacter, S. and Singer, J. E. (1962). Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review*, 69, 379-399.
- Schwartzbaum, J. S. (1960) Changes in reinforcing properties of stimuli following ablation of the amygdaloid complex in monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 388-395.
- Squire, L. R. (1987). *Memory and brain*. New York: Oxford.
- Sripanickulchai, K., Sripanidkulchai, B., and Wyss, J. M. (1984) The cortical projection of the basolateral amygdaloid nucleus in the rat: A retrograde fluorescent dye study. *Journal of Comparative Neurology*, 229, 419-431.
- Thompson, R. F. (1988). The neural basis of basic associative learning of discrete behavioral responses. *Trends in*

Neurosciences, 11, 152-155.

- Turner, B. H. (1981). The cortical sequence and terminal distribution of sensory related afferents to the amygdaloid complex of the rat and monkey. In Y. Ben-Ari (ed.), *The amygdaloid complex*. Amsterdam: Elsevier.
- Van Hoesen, G. W. (1981). The differential distribution, diversity and sprouting of cortical projections to the amygdala in the rhesus monkey. In Y. Ben-Ari (ed.), *The amygdaloid complex*. New York: Elsevier.
- Zajonc, R. B. (1984). On the primacy of affect. *American Psychologist*, 39, 117-123.

A neurobiological interface between cognition and emotion: Fear memory and the amygdala

MunSoo Kim

Department of Psychology, Chonnam National University

There have been a number of studies on the interaction between cognition and emotion. This article reviews those studies on the role of the amygdala in providing a possible neurobiological basis for such interaction. The amygdala receives information about the external as well as the internal (i.e., bodily) environment, and influences widespread brain areas. Thus, the emotional significance of external stimuli is evaluated in the amygdala, the results of which initiates various actions of the amygdala such as influencing cognitive information processing or eliciting autonomic responses. It is well established that the amygdala plays an important role in emotional memory tasks, especially fear conditioning, and these tasks can be thought of as ones that cognition and emotion interacts. This view of the amygdala as an interface between cognition and emotion receives support from many studies that electrically stimulated or lesioned the amygdala. Also, some studies suggest that the amygdala is necessary for not only fear conditioning, but also whatever tasks that involve strong emotions, whether positive or negative.