

학습과 기억의 생물학적 기초(I): 신경심리학적 개관

The Biological Base of Learning and Memory(I): A Neuropsychological Review

김문수†
Munsoo Kim

요약

본 논문에서는 인간을 대상으로 한 신경심리학적 연구결과들을 중심으로 기억의 뇌생리적 기초에 관하여 지금까지 알려진 바를 개관하고자 하였다. 현재 인지심리학자들은 기억이 하나의 단일한 체계가 아니라 여러 가지 독자적인 하위체계들로 구분된다고 생각한다. 이러한 다중기억체계의 관점을 따라 본 논문에서도 뇌의 어느 부위가 손상될 때 어떤 종류의 기억에 장애가 생기는가, 그리고 뇌영상 기법을 사용하여 특정 기억과제를 수행하는 도중에 뇌의 어느 부위가 활성화되는가를 관찰한 연구들을 살펴보았다. 그 결과들을 요약하면, 단기기억에는, 사용되는 학습재료의 종류와 그 제시방식에 따라 약간씩 다르지만 대개 후두엽, 두정엽, 그리고 측두엽의 경계선을 중심으로 한 비교적 넓은 부위가 중요한 것으로 보인다. 장기기억의 경우, 그 한 하위체계인 암묵기억은 하나의 단일한 기억체계가 아니어서 어떤 학습과제가 사용되는가에 따라 관련되는 부위가 많이 달라진다. 반면에 외현기억의 형성(즉, 응고화)에는 내측

† 전남대학교 심리학과 조교수
Department of Psychology
Chonnam National University
Yongbong-dong 300,

Buk-gu, Kwangju 500-757
e-mail: mkim@chonnam.chonnam.ac.kr

측두엽이 결정적인 역할을 한다는 사실은 잘 알려져 있다. 일화기억과 의미기억의 저장 그리고/또는 인출에는 측두 피질과 전두전피질이 중요한 역할을 하는 것으로 보인다. 끝으로, 장기기억의 저장장소에 관한 최근의 견해가 소개되었다.

주제어: 신경심리학, 단기기억, 외현기억, 암묵기억, 일화기억, 의미기억, 내측 측두엽, 뇌영상기법

Abstract

Recent neuropsychological studies on neurobiological bases of learning and memory in humans are reviewed. At present, cognitive psychologists believe that memory is not a unitary system, but composed of several independent subsystems. Adopting this perspective, this paper summarized findings regarding what kinds of memory disorders result from lesions of which brain areas and which brain areas are activated by what kind of learning/memory tasks. Short-term memory seems to involve widespread areas around the boundaries among the parietal, occipital, and temporal lobes, depending on the type of the tasks and the way of presentation of the stimuli. Implicit memory, a subsystem of long-term memory, is not a unitary system itself. Thus, brain areas involved in implicit memory vary according to the type of the learning/memory tasks used. It is well-known that medial temporal lobe is necessary for formation (i.e., consolidation) of explicit memory, another subsystem of long-term memory. Storage and/or retrieval of episodic and semantic memory involve temporal neocortex. Prefrontal cortex seems to be involved in several aspects of memory such as short-term memory and retrieval of episodic and semantic memory. Finally, a popular view on the locus of long-term memory storage is described.

Keywords: neuropsychology, short-term memory, explicit memory, implicit memory, episodic memory, semantic memory, medial temporal lobe, brain imaging techniques

1. 서언

우리가 무엇을 학습하고 기억을 할 때 우리의 뇌에서는 무슨 일이 일어날까? 우리가 무언

가를 배웠다는 말은 그 이전에는 몰랐던 어떤 것을 알게 되었다거나 할 수 없었던 어떤 행동을 할 수 있게 되었다는 뜻이라고 이해할 수 있겠다. 이는 곧 학습을 함으로써 우리의 내부에,

물리적으로는 뇌에, 어떤 식으로든 지속적인 변화가 생겼다는 말이 될 것이고, 그 변화를 우리는 기억이라고 부른다. 학습과 기억이 일어나는 과정과 법칙 등을 기능주의적인 입장에서 밝히고자 하는 것이 인지심리학의 한 분야라고 한다면, 직접 뇌를 관찰하여 학습과 기억의 물리적인 기반을 밝히고자 하는 것은 생물심리학의 한 분야라고 할 수 있다. 따라서 학습과 기억의 생물심리학에선 뇌의 신경세포들의 반응이 학습에 의해 어떤 식으로 변화하는가, 뇌의 특정 부위들이 학습과 기억의 여러 단계에서 어떤 역할을 하는가, 기억은 세포 수준에서 또는 분자 수준에서 어떤 형태로 저장되는가 등의 주제를 중심으로 연구한다. 이러한 연구들은 여러 수준에서 아주 다양한 방법들을 사용하여 이루어지는데, 본 논문에서는 특히 뇌손상으로 인한 기억장애를 보이는 환자들을 대상으로 한 연구, 즉 신경심리학(neuropsychology)적 연구결과들을 중점적으로 개관하고자 한다.

2. 뇌손상 환자들의 연구에 대하여

쥐나 원숭이 등의 동물을 사용하여 얻어진 학습과 기억의 생물학적 기초에 대한 자료(본 특집호의 문양호 논문 참조)는 물론 방대한 양이며, 연구자들은 그런 연구결과들을 인간의 학습/기억에까지 일반화하고자 한다. 인간과

동물의 뇌구조 사이에 진화적인 상동성(homology)이 있음은 사실이지만 동시에 차이점도 많기 때문에, 그러한 종(種)간의 일반화는 조심스럽게 되어야 하며, 따라서 인간을 대상으로 한 연구결과들이 중요성을 갖게 된다[1]. 그런데 짐작하다시피 동물의 뇌를 연구할 때와는 달리 사람의 뇌를 연구할 때는 사용할 수 있는 방법이 극히 제한되어 있다. 즉, 동물실험에서처럼 뇌에 직접 약물을 주입한다든지 특정 신경세포들의 전기생리적 반응을 기록하거나 신경세포들을 전기적으로 자극할 수 있는 경우는 불가능하지는 않으나 매우 드물고, 연구자의 호기심으로 멀쩡한 사람의 뇌의 특정 부위를 선택적으로 손상시키기는 윤리적으로 아예 불가능하다. 따라서 인간의 뇌를 직접 연구하기 위해서는 "자연적으로" 일어나는 뇌손상을 "기다리게" 된다. 즉, 사고나 병으로 인한 뇌손상이 생겨 기억장애를 보이게 된 환자들에게 다양한 기억검사를 실시하여 얻어진 자료를 가지고 뇌의 어느 구조 또는 영역이 학습과 기억의 어느 단계에서 어떤 역할을 하는가라는 뇌체계 수준(brain systems level)에서의 연구를 주로 하게 된다.

실제 연구결과들을 살펴 보기 전에, 뇌손상 환자들에게서 얻어진 자료를 해석할 때에 주의할 점들을 지적해 둘 필요가 있다[2]. 첫째, 뇌의 한 부위가 손상되면 뇌 기능의 재조직화가 일어나기 때문에 손상된 뇌를 연구한 결과

가 반드시 정상뇌의 기능을 보여 준다고는 할 수 없다. 뇌의 다른 부위들이 손상된 뇌부위의 기능을 보충할 수 있을 때에는 겉으로 보기에 는 수행의 장애가 경미하거나 아예 드러나지 않을 수도 있는 것이다. 이런 경우에 그 손상 부위가 특정 과제의 수행과 별로 관련이 없다고 결론내리는 것은 오류이다. 이와 관련된 둘째 문제는 사고나 병으로 직접 손상을 당한 부위뿐 아니라 그와 연결된 다른 부위들도 간접적으로 영향을 받아서 그 기능에 변화가 올 수 있다는 것이다. 따라서 뇌손상으로 인해 현재 관찰되는 장애가 그 부위의 손상으로 인한 직접적인 효과인지 다른 부위들의 손상으로 인한 간접적인 효과인지 알기 힘들다. 세째, 뇌의 어느 한 부위에 의해서 통제되는 게 아니라 여러 부위들이 잘 협응해서 작동해야 가능해지는 언어나 기억 같은 복잡한 행동은 그 여러 부위들 중 어느 하나만 손상되어도 장애를 나타낸다. 이러한 경우엔 그 손상된 뇌부위의 기능에 대한 해석이 단순하지 않다. 이런 문제점들을 한 마디로 요약하면, 뇌의 특정 부위의 손상으로 인해 특정 행동 또는 기능에 장애가 온다고 하더라도 그 뇌부위가 곧 그 특정 기능을 담당한다고 반드시 결론내릴 수는 없다는 것이다.

또한 실제적인 문제점으로는, 사고나 병으로 인한 뇌손상이 대개 어느 한 부위에 한정되지 않고 넓은 부위에 걸쳐 불규칙적으로 일어나

는 경우가 많아서 어느 한 특정 부위의 손상효과만을 선택적으로 관찰하기가 힘들다는 것이다.

그러나, 이러한 문제점들에도 불구하고 뇌손상에 따른 기억장애의 증세가 일정한 패턴을 보일 경우에는 그런 환자들을 대상으로 한 연구들이 유용한 정보를 제공할 수 있다. 예를 들어, 한 뇌구조의 손상이 두 가지 기억과제 중 첫번째 과제의 수행에만 영향을 미치고 다른 뇌구조의 손상은 두번째 과제의 수행에만 영향을 미치는 이중해리(double dissociation)가 발견될 경우에는 어느 구조가 어떤 기능과 관련되는지를 좀더 확실하게 추론할 수 있다. 이상적으로(즉, 동물실험에서 가능한 것처럼) 이야기하면, 특정 뇌구조의 손상이 여러 가지 다른 종류의 행동에 미치는 효과를 비교하고 또 여러 다른 뇌구조의 손상이 하나의 특정 행동에 미치는 효과를 비교함으로써 각 뇌구조의 기능에 대한 구체적인 결론을 내릴 수 있다 [3]. 현재 기억 연구를 지배하고 있는 추세는 기억이 단일한 체계가 아니라 여러 가지 독자적인 체계들, 예를 들어 외현기억(explicit memory)과 암묵기억(implicit memory) 등으로 나누어질 수 있다는 생각인데, 이런 생각을 지지하는 가장 강력한 증거들이 신경심리학적인 연구들에서 발견된 여러 가지 이중해리현상이라고 할 수 있다[4]. 본 논문에서는 그런 독자적인 기억체계들에 대한 신경심리학

적인 증거들을 살펴볼 것이다.

최근 들어 급속히 자료가 축적되고 있는 분야가 양전자방출 단층촬영술(Positron Emission Tomography, PET), 기능적 자기공명법(functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI) 등의 뇌영상(brain imaging) 기법을 사용한 연구들이다. 이런 기법들은 손상된 뇌뿐 아니라 정상적으로 기능하고 있는 뇌의 활동을 측정할 수 있기 때문에 학습/기억 과제를 수행하는 동안에 뇌의 어느 부위가 활발히 활동하는가, 또는 비정상적으로 활동하는가를 보여줄 수 있다. 따라서 이러한 연구들은 손상된 뇌를 대상으로 한 연구들을 보충 또는 확인해 주는 중요한 결과들을 산출할 수 있으므로 본 논문에서도 언급될 것이다.

3. 기억과 다른 인지기능의 해리

먼저 기억이라는 인지기능의 신경생물학적 기반을 규명하려는 연구가 지각, 언어, 사고 등의 다른 기능에 대한 연구와 따로 떨어져서 이루어질 수 있는지에 대해 생각해 보자. 물론 지각, 기억, 언어, 사고 등이 모두 상호연관된 것들이긴 하지만 적어도 인지심리학적으로는 각 분야의 연구가 독자적으로 이루어질 수 있다. 그러나 그렇다고 해서 뇌에서도 이 여러 인지기능이 각각 서로 다른 뇌부위에서 이루어지리라고 가정할 수는 없다. 1980년대부터

주목 받아 온 병행분산처리(parallel distributed processing)[5] 패러다임을 받아들인다면 뇌의 서로 다른 부위들이 각각 지각, 기억, 언어, 사고를 담당한다고 가정하는 것은 너무 단순하고 소박한 사고로 비칠 것이다. 더욱이 감각자극 또는 다른 신경세포로부터의 출력을 받아들여서 처리하는 뉴런들이 곧 그 자극 또는 출력에 대한 기억을 저장하는 장소라는 최근의 견해(본 논문의 제 7절 참조)에 따르면 기억의 신경생물학은 예를 들어 감각/지각의 신경생물학과 따로 떼어서 연구할 수가 없을 것같이 보인다.

기억의 신경심리학에서 가장 유명한 사례가 아마도 간질병의 치료를 위해 양쪽 뇌의 내측 측두엽 절제수술을 받은 H.M.일 것이다. 이 환자는 수술 후에 간질발작도 거의 사라지고 성격이나 지능(I.Q.가 130 이상임), 언어, 사고능력 등이 모두 수술 전과 다름이 없었다. 그러나, 단 한 가지 문제는 그가 수술 후에 심각한 기억장애를 나타내게 되었다는 것이다 [6]. 기억이 다른 인지기능과 밀접하게 상호연관되어 있다는 점을 상기하면, 뇌의 특정부위의 손상으로 인해 오로지 기억장애만이 초래된 H.M.의 사례는 기억이 다른 인지기능과 분리될 수 있는 독자적인 대뇌의 기능이라는 사실을 보여주는 중요한 증거라고 할 수 있다 [7]. 사실상 H.M.의 경우처럼 뇌손상으로 인하여 성격이나 일반지능, 지각, 언어 등의 다

른 능력에는 변화가 거의 없으면서 기억만이 선택적으로 결손을 보이는 경우가 많이 보고되어 있으며, 이를 가리켜 기억상실 증후군(amnesic syndrome)이라고 부른다(8).

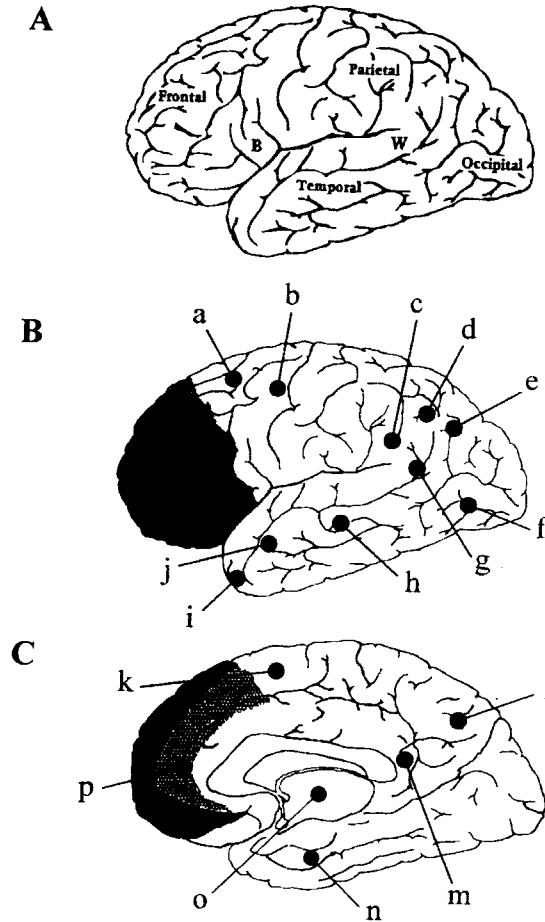
4. 단기기억(또는 작업기억)과 장기기억

기억이 하나의 단일한 체계가 아니라 분리 가능한 하위체계들로 구성되어 있다는 관점에서 본격적으로 연구되기 시작한 것은 Hebb(9)이 장기기억과 단기기억의 구분을 제안하고 나서 부터이다(4). 신경심리학적인 증거들은 이 두 종류의 기억이 각각 독립적으로 손상받을 수 있음을 보여준다.

앞에서 언급한 기억상실 증후군의 주요 특징은 대개 심각한 전향성 기억상실증(anterograde amnesia: 새로운 기억을 형성하지 못하는 증세)과 어느 정도의 후향성 기억상실증(retrograde amnesia: 뇌손상이 일어나기 이전의 기억을 잘하지 못하는 증세)이다. 이는 모두 장기기억의 문제로서, 기억상실 증후군을 나타내는 환자들은 그런 장기기억의 결손에도 불구하고 정상적인 단기 기억을 갖고 있다. 단기기억이 정상이라는 이 사실이 기억상실 증후군의 중요 특징들 중 하나로 포함되는데, 이것은 장기기억의 획득, 저장, 또는 인출에 필요한 뇌부위가 단기기억에 반드시

필요하지는 않다는 것을 보여준다. 장기기억에 관련된 뇌구조들이 무엇인가에 관하여는, 장기기억을 구성하는 두 독자적인 기억체제로 상정되는 외현기억과 암묵기억을 다루는 다음 절에서 살펴볼 것이다.

그러면, 뇌손상에 의해 기억상실 증후군과 반대되는 패턴의 장애, 즉 장기기억은 정상이면서 단기기억의 결손만이 초래되는 경우가 있는가? 대표적인 예로서 단기기억의 지표 중의 하나인 즉시 기억폭(immediate memory span: 숫자폭과 유사함)이 하나 정도밖에 안 되는 K.F.라는 환자의 사례를 들 수 있다(10, 11). K.F.는 하나의 단어, 숫자, 또는 글자가 제시되면 별 문제 없이 기억할 수 있었으나, 두 개의 항목이 제시되면 하나만 기억하고 두 번째 것은 잊어버리거나 다른 것을 회상하는 오류를 범했고, 자유회상에 있어서도 단기기억의 작용이라고 간주되는 최근효과(recency effect)를 아주 적게 보였다. 그러나 그의 장기기억은 정상적이었으며 자극이 청각을 통해서가 아니라 시각적으로 제시될 경우에는 즉시 기억폭이 현저히 향상되었다. 따라서 K.F.의 기억장애는 청각적-언어적(auditory-verbal) 단기기억에 국한된 것으로서, 이와 유사한 사례들이 여럿 보고되었다(12). 또한 뇌손상에 의해 시각적-언어적(visual-verbal) 단기기억(13, 14)이나 시각적-공간적(visual-spatial) 단기기억(15, 16)의 결손이 초래된 경우도 상



〈그림 1〉

(그림 1) 인간 뇌의 그림. A와 B는 좌반구의 외측(lateral)면을, C는 좌반구의 내측(medial)면을 나타내는 그림으로서, 각 그림의 왼쪽 방향이 전측(anterior)을, 오른쪽 방향이 후측(posterior)을 가리킨다. 그림 A에는 전두엽(frontal lobe), 측두엽(temporal lobe), 두정엽(parietal lobe), 그리고 후두엽(occipital lobe)이 각각 영어로 표시되어 있다. 그림 A 속에 표시된 글자 B는 언어발화에 관련된 기능을 하는 브로카 영역을, 글자 W는 언어이해에 관련된 기능을 하는 베르니케 영역을 나타낸다. 그림 B와 C에서 검게 칠해진 부분은 안와피질(orbital cortex)을, 짙은 음영이 있는 부분은 배외측피질(dorsolateral cortex)을, 그리고 옅은 음영이 있는 부분은 내측피질(medial cortex)을 나타낸다. 이 세 부분 모두 전두전피질(prefrontal cortex)을 구성한다. 본 논문에서 기억과 관련하여 언급된 대부분의 부위들의 대략적인 위치를 a부터 k까지 표시했다. a: Brodmann 제 6 영역 b: 일차운동피질 c: 하측 두정엽 d: 후측 두정엽 e: 두정후두엽 f: 하측전측 후두엽 g: 측두두정엽 h: 외측 측두피질 i: 측두극 j: 전측 측두피질 k: 보조운동피질 l: 실전부 m: 후뇌량팽대 영역 n: 해마방회(해마는 이 회와 인접하여 뇌 안쪽에 있어서 겉에서는 보이지 않는다. 해마와 해마방회 등을 포함하는 이 근처 부위가 내측 측두엽이다.) o: 시상(간뇌의 일부) p: 전측 대상구. 각각의 글자가 가리키는 부위는 대부분 상당히 넓은 지역임에 주의하라. 예를 들면 c, d, e, 그리고 g 등이 가리키는 부위는 서로 많이 겹친다. (McCarthy와 Warrington(17)에서 따와서 일부 수정)

당수 보고되었다. 이 모든 사례들에 있어서 관찰된 단기기억의 결손은 환자들의 일차적인 감각/지각 능력의 장애, 주의집중의 장애, 또는 언어 이해나 발화능력의 손상 등의 요인으로 설명되기 힘든 것들이었다[17].

단기기억을 담당하는 뇌부위는 어디일까? 기억재료의 유형과 그 제시 방식에 따라 단기기억에 관여하는 뇌부위가 다르다는 사실이 밝혀졌는데, 청각적-언어적 단기기억이 가장 많이 연구되어 온 만큼 그에 관여하는 뇌부위가 제일 잘 알려져 있다. 다른 인지기능의 결손이 없으면서 심각한 청각적-언어적 단기기억의 장애를 보이는 세 환자들의 사례를 분석한 결과, 그리고 650명이 넘는 유사한 장애를 보인 환자들의 보고된 사례를 종합한 결과 Warrington과 그 동료들은 이런 환자들에게 있어서 공통적으로 손상된 부위가 좌반구의 하측 두정엽(inferior parietal lobe)이라고 결론내렸다[18, 19]. 정상인을 대상으로 PET 기법을 사용하여 청각적-언어적 단기기억 과제의 수행 도중의 뇌의 활동을 관찰한 최근의 연구도 이 결론을 지지하는 결과를 보고했다[20].

시각적-언어적 단기기억에 관련된 뇌구조들도 상당히 알려져 있다. Kinsbourne와 Warrington[21]은 시각적-언어적 기억폭이 단지 한 항목에 불과한 환자의 뇌에서 좌반구의 측두엽에 가까운 후두엽 부위(즉, 하측전측

후두엽)가 손상되어 있음을 발견했다. 이는 뇌에 단측성(unilateral) 손상을 입은 환자들을 대상으로 한 연구에서 우반구보다는 좌반구가 손상당한 경우에, 좌반구에서도 전측보다는 후측(즉, 두정엽 그리고/또는 후두엽) 부위가 손상당한 경우에 시각적-언어적 단기기억의 결손이 더 심하다는 발견[22]과 일관적인 결과이다. Sternberg[23]의 기억검색과제와 비슷한 과제를 사용한 한 연구[24]는 시각적-언어적 작업기억의 두 구성요소가 각각 뇌의 서로 다른 부위를 활성화시킨다는 결과를 얻었다. 즉, PET 기법을 통하여 작업기억 속에 들어있는 항목들의 음성적 저장(phonological store)과 관련된 뇌부위가 후측 두정엽, 특히 좌반구의 하측 두정엽이며, 되뇌기(rehearsal)와 관련된 부위는 전두엽임이 발견되었다. 위에서 본 바와 같이 청각적-언어적 단기기억의 경우에도 좌반구의 하측 두정엽이 중요한 부위로 밝혀졌음을 상기하면, 그리고 언어이해와 관련된 Wernicke 영역이 이 부위의 근처임을 고려하면, 이 부위가 감각양식에 상관없이 언어적 단기기억에 필수적인 부분임은 명백한 것 같다.

시각적-공간적 단기기억의 경우에는 서로 상충되는 결과들이 있다. De Renzi와 그 동료들[16, 25]은 Corsi block 검사에서 뇌의 양반구가 모두 시각적-공간적 단기기억에 관련되지만 특히 우반구의 두정-후두엽(parieto-

occipital lobe) 부위가 중요함을 보고했다. Corsi block 검사에선 검사자가 피검자의 앞에 무작위적으로 놓여 있는 열 개 가량의 동일한 모양의 블록들 중 몇 개를 손으로 가리키면 피검자는 검사자가 가리킨 순서대로 블록들을 가리켜야 한다. 따라서 이 검사는 피검자가 몇 개의 블록까지 따라 할 수 있는가를 관찰함으로써 시각적-공간적인 단기기억을 측정하는 검사이다. PET 기법을 사용한 연구들(26, 27)은 우반구의 후두엽과 두정엽뿐 아니라 전두엽에서도 시각적-공간적 단기기억과 관련된 뇌활동의 증가를 관찰했다. 이는 전두엽 절제 수술을 받은 환자들이 공간적 작업기억과제에서 장애를 보인다는 보고(28)와 일치하는 것이다. 반면에 Warrington과 Rabin(22)은 직선 또는 곡선 자극을 사용한 과제에서 우반구보다는 좌반구의 두정-후두엽 부위가 중요하다는 결과를 보고했다. 또한 Mayes(29)는 위에서 언급한 사례인 H.M.의 경우 후두엽이나 두정엽은 손상되지 않았음에도 불구하고 시각적-공간적 단기기억의 장애가 나타난다는 점을 지적했다.

연구결과들 사이의 이러한 불일치는 더욱 많은 자료가 수집되면서 해결될 것이지만, 지금 현재 알려진 자료들만 가지고도 중요한 사실을 알 수가 있다. 즉, 단기기억과 관련하여 위에서 언급된 모든 부위가 일차적인 감각영역들이 아니라 그로부터 여러 시냅스를 건너서

정보를 받아들이는 피질영역들이라는 것이다. 이는 감각입력들이 상당히 여러 단계의 처리를 거친 후에야 단기기억으로 저장될 가능성을 시사하는 것으로서, 단기기억의 저장소가 정보처리의 초기 단계에 위치하고 있을 것이라는 옛날의 생각과는 들어맞지 않는 것이라고 할 수 있다(29).

5. 외현기억과 암묵기억

기억상실 증후군의 특징들로 인하여 위에서 본 바와 같이 기억은 단기기억과 장기기억으로 나뉘었을 뿐만 아니라 장기기억 또한 적어도 두 가지의 하위체계로 나뉘게 되었다(30). 왜냐 하면 기억상실 증후군 환자들이 새로운 기억을 전혀 형성하지 못하는 게 아니라 어떤 종류의 학습은 할 수 있다는 사실이 밝혀졌고, 또한 뇌손상 이전의 모든 기억을 잃어버린 게 아니라 특정 유형의 기억은 유지하고 있다는 사실 등이 밝혀졌기 때문이다. 이러한 사실들에 근거하여 제안된 장기기억의 분류체계들 중 특히 많은 연구가 이루어져 온 것이 장기기억을 의미기억(semantic memory)과 일화기억(episodic memory)으로 나누는 견해(31)와 외현기억과 암묵기억(또는 선언적 기억과 비선언적 기억)으로 나누는 견해(32, 33)이다. 이 두 분류체계들 사이의 관계에 대해서는 혼란스러운 점들이 있는데, 본 절에서는 외현기

역과 암묵기억을 먼저 다루고 다음 절에서 의미기억과 일화기억을 다룰 것이다(외현기억과 암묵기억의 심리학적 특징에 대해서는 본 특집호의 다른 논문들을 참조). 외현기억과 관련된 뇌구조들은 상당히 잘 알려져 있다. 전형적으로 외현기억의 결손을 초래하는 병들이 몇 가지 있는데, 장기간의 심한 알코올 중독으로 인한 Korsakoff 증후군과 단순포진성 뇌염(herpes simplex encephalitis)이 그것이다. 또한 알츠하이머 병(Alzheimer disease)의 초기에는 암묵기억은 정상이면서 외현기억의 결손만 나타난다. 그리고 물론 H.M.의 경우처럼 뇌의 일부를 절제하는 수술을 받은 경우에도 외현기억의 결손이 생기게 되는데, 이 모든 경우에 있어서 공통적으로 손상된 뇌부위는 내측 측두엽(medial temporal lobe: 해마, 내비피질(entorhinal cortex), 비주위 피질(perirhinal cortex), 그리고 해마방회(parahippocampal gyrus)를 포함)이거나 유두체와 시상의 일부를 포함하는 간뇌(diencephalon)이다. 이 두 부위는 서로 긴밀하게 연결되어 있으며, 그 중 어느 하나만 손상되어도 너무나 신뢰롭게 기억상실 증후군이 초래되기 때문에 전자가 손상된 경우를 내측 측두엽성 기억장애, 후자가 손상된 경우를 간뇌성 기억장애라고까지 부른다(33).

MRI를 사용하여 단순포진성 뇌염으로 인한 뇌의 손상 정도를 관찰한 최근의 연구들(34,

35)은 환자들의 외현기억장애의 정도가 해마 같은 내측 변연계 구조들(medial limbic structures: 즉, 내측 측두엽을 중심으로 한)의 손상 정도와 유의미하게 상관되었음을 발견했다. 특히 외현기억과 관련된 해마의 중요성에는 더 이상 논쟁의 여지가 없는 듯하다. 왜냐 하면, 해마 뿐 아니라 해마가 포함된 측두엽의 상당 부분을 절제당한 H.M.의 경우와 달리, 해마 내에서도 CA1이라는 세포층의 신경세포들만 선택적으로 손상당한 R.B.라는 환자가 H.M.만큼 심하지는 않지만 고전적인 기억상실 증후군을 나타내었기 때문이다(36). 최근에 R.B.의 경우보다는 심하지만 여전히 해마에만 국한된 손상을 가진 다른 환자들도 역시 기억상실 증후군을 나타낸다는 사실이 보고되었다(37). 또한 PET 기법을 사용한 여러 연구결과들도 외현기억과제와 관련되어 있는 뇌구조들 중에는 항상 해마가 포함되어 있음을 보여준다(38, 39, 40).

위에 언급된 뇌부위들, 특히 내측 측두엽이 외현기억에 있어서 구체적으로 무슨 역할을 하는가에 대해서는 논쟁이 있지만, 한 가지 확실한 결론은 이 부위들이 외현기억의 저장소는 아니라는 것이다. 왜냐 하면 기억상실 증후군 환자들에 있어서 이 부위들이 손상되기 이전의 외현기억은 (어느 정도의 후향성 기억상실증을 제외하면) 정상적으로 남아 있기 때문이다. 이로부터 내릴 수 있는 또다른 결론은

이 부위들이 어떤 식으로든 외현기억의 형성에만 중요한 역할을 하고 그 기억이 잘 저장된 후에는 필요하지 않게 된다는 것이다. 이런 이유로 Squire와 그의 동료들(41, 42)은 이 부위들, 특히 내측 측두엽이 외현기억의 응고화(consolidation)에 결정적인 역할을 한다고 주장한다.

그러면 외현기억의 저장소는 어디인가? 이 문제는 외현/암묵기억과 일화/의미기억 사이의 관계와 연관되어 있는데, 여기서는 잠정적으로 Squire 등(42)의 견해에 따라 일화/의미기억을 외현기억의 하위체계로 보고 일화/의미기억을 다루는 다음 절에서 외현기억의 저장장소에 관하여 살펴볼 것이다.

외현기억이 특정한 뇌부위의 작용에 의존하는 하나의 구체적인 기억체계인 점과는 대조적으로, 암묵기억은 하나의 기억체계라기 보다는 여러 다른 뇌부위와 관련된 여러 가지 종류의 기억을 모두 포괄한다(43). 따라서 암묵기억에는 운동기술과 습관, 점화효과, 단순한 고전적 조건형성, 비연합적 학습 등이 포함된다. 외현기억과 암묵기억을 독립적인 기억체계로 나누는 이유들 중의 하나는 위에서 언급했듯이 기억상실 증후군 환자들이 외현기억의 결손을 보이면서도 암묵기억은 정상적이기 때문이다. 그 대표적인 예를 하나만 들면, 심각한 전향성 기억상실증을 보이는 H.M.이 거울상(像)추적(mirror-tracing)과제를 정상인과

같은 속도로 학습할 수 있고 그렇게 학습된 기술을 학습 후 일 년 이상이나 지나도록 유지할 수 있다(44). 물론 H.M.은 그런 학습경험에 대한 의식적인 기억, 즉 외현기억이 없다.

그러면 H.M.과 반대의 경우, 즉 암묵기억은 결손을 보이면서도 외현기억은 정상인 경우가 있는가? 신체운동과 관련된 뇌구조인 기저핵(basal ganglia), 특히 미상핵(caudate nucleus)의 손상을 전형적으로 보이는 Huntington병 환자들은 Korsakoff 증후군 환자들에 비해 과거의 유명인사들의 얼굴을 재인하는 데(외현기억과제)에선 더 나은 수행을 보였으나 거울에 비친 글자들을 읽는 과제(mirror reading; 암묵기억과제)에선 더 열등한 수행을 보였다(45). 또한 Huntington병 환자들은 암묵기억과제들 중에서도 중추적 운동프로그램의 작용을 필요로 하는 과제들의 학습에서만 장애를 보이고 어휘, 의미, 그림 등의 자극을 사용한 점화과제에선 장애를 보이지 않았다(46). 간질 치료를 위해 우반구의 후두엽(즉, 시각피질이 있는)을 절제당한 환자 M.S.는 단어를 사용한 지각적 확인(perceptual identification), 재인, 단어완성 점화(stem completion priming), 의미판단 과제 등에서 정상적인 외현기억을 보인 동시에 암묵기억의 장애를 나타냈다(47). M.S.의 암묵기억 결손은 후두엽의 손상으로부터 짐작할 수 있듯이 시각적 점화효과에 국한된 것이

있고 청각적 점화효과는 정상이었다. 따라서 이 몇몇 연구들은 외현기억과 암묵기억, 그리고 그와 관련된 뇌구조들 사이의 이중 해리를 보여주는 것이라 할 수 있겠다.

M.S.를 대상으로 한 Gabrieli 등(47)의 연구결과는, 정상인들을 대상으로 PET 기법을 사용하여 시각적인 점화효과에는 우반구의 후두엽이 관여함을 보여준 Squire 등(48)의 연구결과와 잘 일치하는 것이다. 재미있는 것은, Squire 등(48)의 연구에서 단어완성과제의 수행시에 점화효과가 나타날 때에는 우반구의 후두엽의 활동이 증가하는 게 아니라 감소하는 방향으로 변화했다는 것인데, 저자들은 이 결과가 한 번 제시되었던 자극을 다시 처리하는 데에는 신경활동이 덜 필요함을 시사하는 것으로 해석했다. 정상인들이 회전판 추적(pursuit rotor)과제를 학습하는 동안 대뇌의 혈류량을 측정된 PET 연구에서는 일차운동피질, 보조운동피질, 그리고 시상침(pulvinar thalamus)의 활동증가가 발견되었다(49). 이러한 연구들은 특정 종류의 암묵기억과제에 따라 관여되는 뇌부위가 각각 다름을 보여주는 것으로, 암묵기억이 하나의 기억체계라기 보다 여러 종류의 이질적인 기억을 포괄하는 범주라는 주장을 뒷받침하고 있다.

6. 의미기억과 일화기억

의미기억과 일화기억의 뇌생리적 기초를 살펴보기 전에 의미/일화기억의 구분과 외현/암묵기억의 구분 사이의 관계에 대해서 먼저 고려해야 할 문제가 있다. Tulving(31)은 일화기억이 특정한 시공간적 맥락에서 자신 또는 특정인의 주변에 일어났던 사건들에 관한 기억인 반면 의미기억은 시공간적 맥락에 구애되지 않는, 세상에 대한 일반적인 지식과 언어적인 지식 등으로서 두 가지가 서로 상호작용하지만 독자적인 기억체계라고 제안했다.

기억상실 증후군은 의미기억은 정상이면서 일화기억만이 선택적으로 결손된 증세라고 생각되었다(50, 51, 52, 53). 애초에 Tulving(31)은 일화기억, 의미기억 모두를 명제적 기억(propositional memory)의 하위체계로 분류했었다. 명제적 기억은 절차적 기억(procedural memory)과 근본적으로 다른 기억으로서, 전자의 경우 정보가 명제의 형태로 저장되는 반면 후자의 경우 정보가 명제가 아닌 어떤 형태로 저장된다고 가정된다(54, 55). 명제적 기억과 절차적 기억의 구분은 위에서 살펴본 외현기억과 암묵기억의 구분과 거의 일치하는 것으로 볼 수 있는데, 그렇다면 Tulving(31)은 일화기억과 의미기억을 둘다 외현기억으로 분류했던 셈이 된다. 그런데 최근 들어서 Tulving(1, 56)은 적어도 정보의 인출의 면에서는 의미기억을 암묵기억의 일종으로 간주하고 있는 듯하다. 그 이유들 중의

하나는 기억상실 증후군 환자들이 비록 아주 느리기는 하지만, 그리고 언제 어디서 획득했는지 의식적으로 회상하지는 못하지만 새로운 의미기억을 획득할 수 있다는 연구결과들(56, 57, 58, 59) 때문이다. 이러한 입장에 따르면 일화기억은 외현기억과 유사하게 되고, 의미기억은 암묵기억의 일종이 된다.

그런데 일화/의미기억의 구분을 다른 시각에서 보는 견해도 많다. Baddeley(4)는 많은 일화기억이 축적되어 구성된 것이 의미기억이라고 보고 있으며, Cermak(60) 역시 시간이 지남에 따라 일화기억의 시공간적 맥락이 망각되어 가면서 의미기억으로 변하게 된다고 보았다. 이런 견해들에 따르면 의미기억과 일화기억을 서로 분리된 독자적인 기억체계라고 하기 힘들 것이다. Squire(43)도 또한 의미기억과 일화기억을 모두 외현기억의 일종으로 분류하며, 의미기억과 일화기억을 기억강도라는 한 연속선상에 있는 것으로 간주한다. 즉, 의미기억은 한 개인이 동일한 정보에 여러 번 반복노출됨으로써 획득되는 반면, 일화기억(또는 자서전적 기억)은 특정 시공간 상에서 일어난, 따라서 반복될 수가 없는 일들에 관한 것이어서 의미기억이 일화기억보다 더 강한 기억강도를 갖게 된다는 것이다. 의미기억이 외현기억의 일종인지 암묵기억의 일종인지는 의미/일화기억이 두 가지 다른 기억체계인지의 여부에 좌우되기 때문에 이 문제부터 먼저

살펴보자.

의미기억과 일화기억을 기억강도라는 한 연속선상에 있는 것으로 보는 입장에 서면, 이 구분을 뒷받침하는 것으로 간주되는 두 사실들을 재해석할 수 있다. 첫째로, 후향성 기억상실증(retrograde amnesia)의 면에서, 기억상실 증후군이 일화기억만 선택적으로 손상시킨다는 사실은 오직 한 번 일어난 사건에 대한 약한 강도의 일화기억이 오랜 시간에 걸쳐 축적되어 온 강한 강도의 의미기억보다 더 파괴되기 쉽기 때문에 그렇게 보이는 것뿐이라고 설명할 수 있다.

Squire(41)는 이런 설명을 지지하는 한 현상으로 기억상실 증후군을 초래하는 뇌손상이 일어난 때와 근접한 시기에 획득된 기억은 의미기억이든 일화기억이든 상관없이 모두 상실된다는 사실을 지적한다.

둘째로, 전향성 기억상실증(anterograde amnesia)의 면에서, 기억상실 증후군 환자들이 새로운 의미기억을 획득할 수 있는 반면 그런 학습경험에 대한 일화기억은 갖고 있지 않다는 사실(56, 57, 58, 59)은 다음과 같이 설명할 수 있다. 즉, 대부분의 기억상실 증후군 환자들에게 있어서 외현기억능력은 완전히 상실된 게 아니라 약간이라도 남아 있는데, 이 잔여 외현기억능력이 새로운 의미기억의 획득을 가능하게 한다는 것이다. 이를 뒷받침하는 증거로 Hamann과 Squire(61)는 기억상실

증후군 환자들의 새로운 의미기억의 획득은 매우 느리게 진행되며, 그들이 새로운 의미기억을 획득할 수 있는 능력은 학습기간 중 일어난 사건들을 회상할 수 있는 정도, 즉 학습경험에 대한 외현기억의 정도에 비례함을 보였다. 구체적으로 말하면, 기억상실 증후군 환자 집단과 정상인 집단이 의미기억 회상검사에서 동등한 수준의 수행을 보이도록 조작했을 때 이 두 집단의 일화기억 수행 수준도 역시 동등하게 되었다는 것이다. 만약 기억상실 증후군 환자들이 일화기억만 선택적으로 손상당했다면, 이 환자와 정상인 집단의 의미기억이 동등한 수준의 수행을 보일 때 환자 집단의 일화기억은 정상인 집단의 일화기억보다 더 열등해야 할 것이다[41]. 이와 유사하게, 일화기억을 회상하는 데에 가장 큰 장애를 보이는 환자들이 역시 의미기억검사에서도 가장 심한 후향성 기억상실증을 보였던 그 사람들이라는 결과도 있다[62]. (Hamann과 Squire[61]는 일화기억을 사건기억(event memory), 의미기억을 사실기억(fact memory)이라고 불렀으나 본 논문에서는 용어의 혼란을 피하기 위해 일화/의미기억의 용어를 그대로 사용했다.) 이러한 결과들은 기억상실 증후군 환자들이 있어서 일화기억이나 의미기억 중 어느 하나가 특별히 선택적으로 손상되지는 않았다는 것을 강력히 시사하는 것으로서 일화/의미기억의 구분의 근거를 약화시키는 것이라 하겠다. 또

한 Hamann과 Squire[61]는 전이검사를 통해 기억상실 증후군 환자들이 새로이 획득한 의미기억을 유사한 다른 과제에 융통성 있게 사용할 수 있음을 발견했다. 암묵기억은 원래 그 기억을 획득할 당시에 사용되었던 반응체계를 통해서만 잘 표현되는 반면에 외현기억은 여러 가지 다른 반응체계에 의해 융통성 있게 사용될 수 있다[42]는 기준에 의하면 이 발견은 의미기억이 암묵기억이 아니라 외현기억으로 분류되어야 함을 의미한다. 여기서 Squire의 주장을 요약하면, 의미기억은 외현기억의 일종으로서 일화기억과 연속선상에 있으며, 기억상실증 환자들이 새로운 의미기억을 매우 느리지만 획득할 수 있는 것은 손상받지 않고 남아 있는 외현기억능력을 통해서라는 것이다.

이에 따르면 의미/일화기억이 서로 다른 기억체계를 주장할 근거가 많이 약화된 듯하지만, 이 구분을 지지하는 또다른 증거들이 있다. 이 구분에 따르면 일화기억의 결손만을 선택적으로 나타내는 사람들이 기억상실 증후군 환자들이라고 "정의"되는 셈인데, 그러면 그 반대의 경우, 즉 의미기억만이 선택적으로 손상된 경우가 존재하리라고 예측할 수 있다. 그러한 경우의 대표적인 예로서 McKenna와 Warrington[63]은 Grossi 등[64]이 보고한 환자를 든다. 차사고로 인해 좌반구의 두정엽을 손상당한 이 18세의 고등학교 여학생은 나

폴리의 대지진이 났을 때의 자신의 경험은 잘 기억하고 있으면서도 그 당시 뉴스에 났던 여러 사실들(지진의 발생일, 진원지, 사상자의 수 등)은 전혀 기억하지 못했으며, 학교에서 배운 많은 지식들, 예를 들어 곱셈을 하는 법, 지리적 사실과 역사적 사실들, 그리고 어휘의 일부까지도 잃어버렸다.

또다른 예로는 단순포진성 뇌염으로 인해 좌반구의 측두엽 전측과 하측이 손상당한 44세 여인(L.P.)의 경우(65)를 들 수 있다. L.P.는 단어나 그 의미를 인출해야 하는 과제(예를 들어, 사물을 보고 이름 대기)와 여러 동물들의 이름을 범주별로 분류하는 과제를 잘하지 못했고, 제 이차 세계대전이나 그와 관련된 인물들에 관하여 모든 사람들이 갖고 있는 공공적인 지식을 제대로 회상해 내지도 못했으며, 발병 이전에 취미로 하던 요리도 잘할 수 없게 되었다. 반면에 그는 발병 이전뿐 아니라 이후에 자신에게 일어났던 개인적인 일들을 잘 기억할 수 있었으며, 자신의 가족들에게 일어나는 일들도 잘 알고 있었다.

최근에 들어서야 병명이 붙여진 의미성 치매(semantic dementia)는 알츠하이머 병과는 다른 병변(pathology)을 보이면서 뇌의 국소 부위가 점차 위축되어 가는 병이다. 이 병의 주요 특징은 언어 산출(특히 통사와 음성)이나 지각능력, 문제해결능력, 그리고 일화기억에 선 장애가 거의 없으면서 명명불능증

(anomia), 단어이해의 장애, 범주 유창성 과제(category fluency task)에서의 장애, 그리고 일반지식의 감소 등의 의미기억 결손을 보인다는 것이다(66). 이런 병과 위의 예들은 전반적인 의미기억의 결손이 일화기억의 장애와는 독립적으로 생겨날 수 있음을 보여주는 것이라 하겠다.

따라서 이러한 의미/일화기억장애의 이중해리는 이 두 기억이 기억강도라는 한 연속선상에 있다는 Squire의 견해를 반박하는 것으로 의미기억과 일화기억이 서로 독립적인 체계일 가능성을 강력히 시사한다(63). 그러나 Patterson과 Hodges(67)는 두 인지체계가 분리가능하다는 사실이 반드시 그 두 체계가 기능적으로 독립적임을 의미하지는 않으며, 의미기억과 일화기억 사이에 상당한 기능적 상호의존성이 있을 가능성이 높다고 지적한다.

이러한 논쟁은 여러 가지 원인으로 인해 생겨난 것으로 보이는데, 그 한 가지는 의미기억이란 개념이 하나의 단일한 기억체계를 가리키는 것같이 들리지만 실제로는 여러 가지 많은 종류의 기억이 거기에 포함될 가능성이 있다는 사실이다. 예를 들어, 어휘나 문법적인 지식도 의미기억이며, 학교에서 배운 역사와 지리 등에 관한 지식도 의미기억이다. Squire(43)가 사용하는 검사에 따르면 과거에 방영되었던 TV 프로그램이나 유명인사에 관한 지식도 의미기억이다. 더욱이 개인 자신에

관한 지식들 중에도 자기의 이름이나 집주소, 가족관계, 친구이름 등 시공간적 맥락에 얽매이지 않는 것들은 의미기억에 포함될 것이다. 이런 다양한 종류의 기억들이 모두 의미기억이라는 한 범주 속에 포함되어 있기 때문에 의미기억을 하나의 동질적인 기억체계로 간주하기에는 무리가 있는 것 같다. 예를 들어 사람들이 문법적인 지식을 의식적으로 회상하여 서술하지는 못하면서도 실제로 문법에 어긋나지 않는 말을 할 수 있다는 면에서는 문법적인 지식이라는 의미기억은 외현기억이라기보다 암묵기억으로 간주하는 것이 타당할지도 모른다. 반면에 역사나 지리 등에 관한 지식은 암묵기억이라고 하기 힘들 것이다. 따라서 Patterson과 Hodges(67)는 의미기억처럼 복잡하고 다양한 면들을 가진 인지기능을 평가하기 위해서는 한 가지 형태의 검사만으로는 절대로 부족하다고 지적한다.

이러한 문제점들에도 불구하고 지금까지 많은 연구자들이 의미/일화기억이라는 개념을 중심으로 연구해 왔기 때문에 그런 연구들이 밝혀 낸 의미/일화기억과 관련된 뇌부위들을 살펴보자.

Patterson과 Hodges(67)는 의미기억의 장애를 가장 잘 일으키는 병인(病因)들로 다음의 네 가지를 꼽는다. 첫째로 위에서 언급한 의미성 치매인데, 이 병에 걸린 몇몇 환자들의 뇌를 MRI나 PET 기법으로 분석한 결과 모두 주

로 측두엽(좌반구 또는 양반구 모두)에 손상이 있는 것으로 판명되었으며, 특히 외측 측두피질(lateral temporal neocortex)이 가장 많이 손상된 것으로 밝혀졌다(66, 68, 69).

둘째는 알츠하이머 병으로서, 이로 인한 뇌의 손상은 대개 내측 측두엽에서부터 시작된다. 위에서 이미 보았듯이 내측 측두엽의 손상은 기억상실 증후군을 일으켜 외현기억의 형성을 불가능하게 만드는데, Tulving(31)의 견해에 따르면 외현기억이라기 보다 일화기억이 손상되게 된다. 그런데 이 병이 진행함에 따라 외측 측두피질을 포함한 연합피질영역이 넓게 손상되면서 의미기억의 장애가 뒤따르게 된다(70, 71, 72).

세째로, 역시 이미 언급된 단순포진성 뇌염은 대개 내측 측두엽과 전두엽의 구조들을 손상시켜 일화기억의 장애만을 초래하지만, 어떤 경우에는 측두엽과 전두엽의 신경피질까지도 손상시킬 수가 있다. 이 때에도 역시 의미기억의 장애가 뒤따른다(73, 74, 75).

마지막으로 사고로 인해 측두엽이 손상될 경우 의미기억의 결손이 초래될 수 있다. 위에서 본 L.P.를 포함한 여러 사례가 보고된 바 있다(예를 들어 65, 76, 77).

물론 더 많은 자료의 축적이 요구되기는 하지만, 기존의 이러한 연구들을 종합하여 보면 아마도 외측 측두피질(특히 좌반구의)이 의미기억의 표상과 깊은 관계가 있을 것이라고 결

론내릴 수 있다(67).

위의 결론을 강화해 주는 것은 의미기억의 장애 중에서도 아주 독특한 경우인 범주선택적 기억장애(category-specific memory impairments)에 관한 연구이다. 아마도 의미기억의 전형적인 예를 들자면 특정 물체 또는 대상에 대한 개념 또는 지식을 들 수 있을 것인데, 그런 특정 범주의 지식만이 선택적으로 손상된 사례들이 상당수 존재한다. Warrington과 Shallice(78)는 단순포진성 뇌염으로 인해 양반구의 측두엽을 비롯한 넓은 부위에 손상을 입은 환자들의 사례를 보고했는데, 이 환자들은 언어장애는 거의 보이지 않으면서도 무생물(inanimate objects)에 비해 생물이나 음식을 나타내는 그림을 보고 무엇인지 이름하거나 설명하는 데에 심한 장애를 보였다. 더욱 심층적인 검사를 받을 수 있었던 환자는 추상적인 단어들보다 구체적인 물체를 가리키는 단어(위의 무생물이나 생물, 음식 등이 모두 구체적인 단어들임에 주목하라)의 이해에 장애를 나타내었다. 이런 효과들은 자극을 시각적으로 제시하거나 언어적으로 제시하더라도 상관없이 나타났으며, 검사에 사용된 자극들의 단어빈도나 시각적 친숙성(visual familiarity)의 차이로 설명되지 않는 것들이었다. 이 연구에서는 또 이해의 장애가 나타나는 범주들이 얼마나 많은가를 알아보기 위해 한 환자를 대상으로 각 범주당 12개씩,

26개 범주의 단어들을 제시하여 그 의미를 정의하게 했는데, 그 결과 15개 범주(예를 들어, 곤충, 옷감, 질병, 과일, 채소 등)의 단어들을 정의하는 데에 있어서 장애가 발견되었다.

Warrington과 McCarthy(79)는 뇌졸중으로 인해 좌반구의 측두두정엽 부위(temporoparietal region)에 손상을 입은 환자의 사례를 보고했는데, 그는 Warrington과 Shallice(78)에서 보고된 환자들과는 반대로 음식이나 생물에 비하여 무생물의 이해에 장애를 나타냈다. 특히 그는 무생물 중에서도 인간이 만든 큰 물체들(예를 들어, 비행기, 버스, 항구 등)보다 작고 조작가능한 물체들(small manipulable objects: 예를 들어 연필, 시계, 램프 등)의 이해에 더 심한 장애를 보였다. 이러한 연구 결과들은 Warrington과 McCarthy(79)가 주장하듯이 인간의 지식체계, 즉 의미기억이 범주별로 조직화되어 있고, 뇌손상에 따라 특정 범주의 의미기억만이 선택적으로 파괴될 수 있음을 시사하는 것이다. 이 두 연구에서 발견된 이중해리(생물과 음식 vs. 무생물의 이해)는 이러한 두 범주의 의미기억이 하나의 연속선상(예를 들어, 서로 다른 범주에 속하는 단어들의 기억강도의 차이)에 있다고 가정해서는 설명하기 힘든 결과이며, 이는 곧 서로 다른 범주의 의미기억들이 뇌에서도 서로 다른 대응물을 가질 가능성을 보여 준다.

최근에 단측성(unilateral) 측두엽 절제수술을 받은 환자들을 대상으로 한 한 연구[80]에서는 생물 또는 무생물의 사진을 보고 이름을 대는 과제가 사용되었다. 사용된 자극들은 단어(즉, 그 대상의 이름)빈도, 친숙성, 그리고 시각적 복잡성의 면에서 동등하도록 통제된 것들이었다. 우반구의 측두엽이 절제된 환자들은 이 과제에서 정상인들과 비슷한 수행을 보인 반면 좌반구의 측두엽이 절제된 환자들은 무생물들을 이름하는 데에 장애를 보였다. 피크병(Pick's disease)으로 인해 좌반구의 전측 측두피질에 손상을 입은 환자의 경우 구체적인 물체나 행위를 나타내는 이름들을 인출하거나 학습하는 데에 장애를 보였다는 보고도 있다[81]. 범주선택적 기억장애에 관한 이러한 연구들을 종합해 보면 좌반구의 측두엽(특히 신피질)이 의미기억과 밀접한 관계를 갖고 있다는 것을 알 수 있다.

일화기억이 외현기억의 하위체계라는 점에 관하여는 이론의 여지가 없으므로, 위의 외현기억에 관한 절에서 언급된 뇌부위들이 역시 일화기억과 관련되어 있다고 할 수 있다. 즉, 내측 측두엽이 일화기억의 형성에 중요하다는 사실은 잘 알려져 있는데, 이 사실을 제외하면 일화기억의 뇌생리적 기반에 대해 알려진 바는 비교적 적다[1].

Squire, Knowlton과 Musen[42]은 일화기억이 내측 측두엽뿐 아니라 전두엽의 작용도

필요로 할 가능성을 제시한다. 전두엽 손상 환자들은 무언가를 회상해 내더라도 그 정보를 언제 어디서 획득했는가에 대한 기억을 잃어버린 원천 기억상실증(source amnesia)의 증세를 나타내는데, 이는 곧 일화기억의 상실과 마찬가지로 볼 수 있다. 이런 논리에 따르면 일화기억과 전두엽이 밀접한 관련을 갖게 되는데, Schacter와 Tulving[1] 역시 전두전 피질영역(prefrontal cortical areas)이 일화기억과 관련있을 것이라고 추측한다.

일화기억과 전두엽이 관련있을 것이라는 이러한 견해를 지지하는 발견들이 뇌영상 기법을 사용한 연구들에서 얻어졌다. 정상인을 대상으로 PET 기법을 사용한 한 연구는 언어적 일화기억의 획득이 좌반구의 전두전 피질(prefrontal cortex)과 후뇌량팽대영역(retrosplenial area)의 활동과 연관되고, 그 인출은 우반구의 전두전 피질과 설전부(precuneus)의 활동과 연관되어 있음을 발견했다[82]. 역시 PET 기법을 사용한 또다른 연구는 24시간 전에 학습했던 문장 또는 새로운 문장을 청취하는 과제를 통해 일화기억의 인출에 관련된 뇌부위들의 활동을 찾아내었는데, 우반구의 배외측 전두전 피질(dorsolateral prefrontal cortex)과 Brodmann의 제 6영역, 좌반구의 전측 대상구(cingulate sulcus), 양반구의 두정엽 일부 등에서 혈류량의 증가(즉, 뇌활동의 증가)가

관찰되었다[83]. 또한 일화기억의 인출과 관련하여 양반구의 측두엽 부위에선 혈류량의 감소가 관찰되었는데, 이는 청각적 점화효과 때문인 것으로 저자들은 해석했다. 뇌영상 기법을 사용한 많은 연구들을 종합하여 Buckner[84]는 의미기억과제이든 일화기억과제이든 언어적 정보, 즉 단어의 인출시에는 좌반구의 하측 전두전피질(inferior prefrontal cortex)이 공통적으로 활성화됨을 발견했다. 더욱이 단어의 의미를 인출할 때에는 좌반구의 하측 전두전피질과 함께 그보다 전측의 피질부위가, 일화기억을 인출할 때에는 좌반구의 하측 전두전피질과 함께 우반구의 전측 전두전피질(anterior prefrontal cortex)이 독특하게 활성화된다고 주장했다.

의미기억뿐 아니라 일화기억에서도 역시 측두피질이 중요함을 시사하는 소수의 연구들이 존재한다. 말에서 떨어지는 사고를 당해 양반구의 측두극 부위(temporopolar region)와 전두엽에 손상을 입은 환자들이 의미기억은 정상적이면서 사고 전에 자신에게 일어났던 개인적인 사건들에 대한 기억만 선택적으로 잃어버렸다는 보고가 있다[85, 86]. 이와 함께 다른 관련 자료들로부터 Markowitsch[87]는 외측 측두극 피질(lateral temporopolar cortex)이 일화기억의 인출에 결정적인 역할을 한다고 결론내렸다.

요약하면, 의미기억과 일화기억이 모두 측두

피질, 그리고 전두전피질과 긴밀한 관련을 맺고 있는 것은 확실한 듯하다.

7. 기억은 뇌의 어디에 저장되는가?

Karl Lashley가 학습과 기억의 뇌생리적 기제에 대한 연구를 시작한 이후로 이 분야의 최대 관심사라고 할 만한 문제, 곧 기억이 저장되는 곳은 뇌의 어디인가에 대한 최근의 생각들을 마지막으로 간단히 소개하자. 장기기억의 저장장소에 대한 과거의 단순한 생각은 마치 컴퓨터의 하드디스크처럼 장기기억을 몽땅 모아서 저장하고 있는 기억센터(memory center)가 뇌의 어디엔가 있을 것이라는 것이었다. 그러나 위에서 일부 살펴보았듯이 최근까지 축적된 자료들은 한 가지의 기억을 획득, 저장, 또는 인출하는 데에도 여러 많은 뇌부위들이 참여하며, 더욱이 어떤 종류의 학습이 이루어지는가에 따라 활성화되는 뇌부위들이 달라짐을 보여준다. 따라서 현재 연구자들은 기억센터라는 낡은 개념을 버리고, 주어지는 감각정보를 처리하는 뇌부위들이 곧 그 정보를 저장하는 장소라는 견해에 동의한다[33, 88, 89, 90]. 즉, 기억이란 것이 정보처리와 구별되는 어떤 것이라기 보다는 정보처리과정과 긴밀하게 얽혀 있는, 따라서 정보처리와 기억 저장이 동일한 신경회로에서 일어나는 것이라는 입장이 대부분 연구자들의 공감을 얻고 있

다. 이러한 입장의 대표적인 주창자의 한 사람인 Damasio(88)는 기억저장체계라는 것 자체가 명백하게 존재하지 않아 보이는 모형을 제안했다.

그의 모형은 나중에 기억을 구성할 특징 조각들(feature fragments)의 표상이 애초의 지각-운동 상호작용시의 활동패턴들로서 일차감각피질과 일차연합피질, 그리고 운동피질에 있는 뉴런군들(neuron ensembles)에 보관되어 있다고 가정한다. 그리고 국소 수렴지역(local convergence zones)이라고 불리는 고차 감각피질들에는 물체나 사건을 경험하는 동안 어떤 특징 조각들이 동시에 조합적으로 활성화되는가에 대한 기록을 보관하고 있는 뉴런군이 있고, 그 다음 단계로 비국소 수렴지역(non-local convergence zones)이라고 불리는 고차 연합피질들에는 물체나 사건을 경험하는 동안 어떤 국소 수렴지역들이 동시에 활성화되는가에 대한 기록을 보관하고 있는 뉴런군이 있다고 가정된다. 물론 전자의 두 뉴런군들, 즉 특징 조각에 대한 기록을 보관하고 있는 뉴런군들과 국소 수렴지역의 뉴런군들은 서로 양방향으로 연결되어 있다. 이 모형에서 물체나 사건에 대한 회상이란 국소 그리고 비국소 수렴지역에 있는 뉴런군들에 의해 일차감각피질, 일차연합피질, 그리고 운동피질의 뉴런군들이 시간적으로 맞물려(time-locked) 재활성화될 때 일어나는 것이다. 즉,

기억은 후자의 뉴런군들의 과거의 활동패턴이 재구성 또는 재창조된 것으로서, 이 과정은 넓은 피질영역에 걸쳐서 일어나는 것이다. 따라서 이러한 모형에서는 부호화, 저장, 그리고 인출이라는 기억의 세 단계가 뇌의 서로 다른 영역들에 걸쳐 순차적으로 일어나는 게 아니어서 그 경계가 모호해지게 된다.

뇌의 어디엔가에 의미정보를 보관하고 있는, 분리가능하고 정적인 저장체계가 있음을 전혀 가정하지 않는 이러한 모형으로는 위에서 소개된 범주선택적 기억장애같은 현상들을 설명하기가 힘들 것으로 보일 수도 있다. Damasio(88)의 언급대로 의미란 피질부위에 넓게 퍼져 있는 특징 조각의 기록들이 시간적으로 맞물려 재활성화될 때 의식되는 것이라면, 뇌의 특정 피질부위가 손상된다고 해서 특정 범주의 의미기억만이 상실되기는 힘들 것이기 때문이다. 이 모형과 유사한 1980년대의 병행분산처리(5) 패러다임에 따르면, 그러한 뇌손상의 경우 특정 범주의 의미기억이 선택적으로 상실되기보다 의미기억이 전체적으로 "희미"해지는 graceful degradation이 일어날 것으로 예상할 수 있다. 그러나 이러한 논리는 뇌의 여러 부위가 동등한 기능을 갖고 있다(즉, equipotentiality)는 가정에 기초한 것이다. Damasio 역시 특징 조각들과 그 조합에 대한 기록들이 뇌의 여러 부위에 다른 기록들과 중첩, 중복되어 보관될 것임을 가정한다. 그렇

지만, 그는 또한 물체나 사건들이 경험되는 조건들이 다르기 때문에 그런 특징조각들과 그 조합에 대한 기록들도 경험되는 조건에 따라 달리 집단화되어 뇌의 서로 다른 영역들에 보관될 것이라고 가정한다. 예를 들면, 여러 가지 음식이 경험되는 상황은 일정한 조건 아래에서일 경우가 많을 것이며(인지심리학에서의 스크립트의 개념을 떠올려 보라), 따라서 음식들은 하나의 범주로 집단화될 가능성이 음식이 아닌 다른 대상들과 집단화될 가능성보다 훨씬 높을 것이다. 그는 이를 도메인 형성(domain formation)이라고 부르는데, 이에 따르면 범주선택적 기억장애 같은 현상들이 큰 어려움 없이 설명될 수 있다. 음식이라는 범주와 관련된 특징조각들이나 그 조합들에 대한 기록들을 보관하고 있는 뉴런들이 서로 가까운 위치에 모여 있다고 가정하면, 이런 뇌 영역들이 손상될 경우 그런 장애가 일어나리라고 예측할 수 있기 때문이다.

이러한 설명이 과연 옳은가, 그리고 실제로 그런 식의 도메인 형성이 일어나는가는 지금까지 살펴본 뇌손상 환자들의 연구 방식으로는 알기 힘들 것이다. 아마도 좀더 실험적인 연구, 예를 들어 피험자에게 여러 범주의 대상들을 제시하여 개념형성을 하도록 하는 과제를 시키면서 뇌의 특정 부위들이 특정 범주의 대상들이 제시될 때만 선택적으로 활성화되는가를 뇌영상 기법(해상력이 아주 높은)으로 밝

혀 내는 등의 연구가 필요할 것이다.

8. 결어

지금까지 우리는 기억을 여러 가지의 하위체계들로 구분하고 그 각각의 하위기억체계들이 뇌의 어느 부위와 연관되는가를 중점적으로 살펴보았다. 그런데, 이러한 다중기억구조의 면에서뿐 아니라 처리과정의 면에서도 기억의 뇌생리적 기제를 연구할 수 있을 것이다. 후자의 입장에서 보면 기억과정은 크게 학습재료의 등록(또는 부호화), 저장(또는 응고화), 그리고 인출의 세 단계로 나눌 수 있을 터이고, 그 각각의 과정에 관여하는 뇌구조들을 상정할 수 있을 것이다. 그러나 현재까지의 연구결과들을 가지고 각각의 기억처리단계에 관여하는 뇌구조들을 세부적으로 대응시키기에는 아직 자료가 충분하지 않다고 할 수 있는데, 그 큰 이유들 중 하나는 위에서 본 바와 같이 어떤 종류의 학습과제가 사용되는가에 따라 관련되는 뇌부위들이 달라진다는 사실이다. 게다가 특정 과제의 등록, 저장, 인출에 독특하게 관련된 뇌부위들이 세부적으로 밝혀져 있는 경우도 드물다. 따라서 본 논문에서는 부족한 자료들을 가지고 여러 종류의 기억처리과정에 대응되는 뇌구조들을 찾아내려고 하기보다 여러 종류의 기억과 어떤 식으로든 관련이 있는 뇌구조들이 무엇인가를 주로 살펴보고자

하였다. 본 논문에서 기억을 처리과정의 면에서 다루지 않은 제일 큰 이유는, 위에서 살펴 보았듯이 실제로 뇌에서는 학습재료의 등록, 저장, 인출이 모두 동일한 뉴런군들에서 일어날 가능성이 높은 까닭에 기억과정의 세 단계에 대응되는 뇌부위를 찾는다는 것이 무의미한 일일 것이기 때문이다.

기억에 대한 신경심리학적 연구들은 현재 인지심리학에서 구분하고 있는 여러 가지 기억 체계 각각에 대응될 수 있는 뇌부위들을 대략적으로 밝혀 내고 있다고 할 수 있다. 이것이 중요한 진전임에는 분명하지만, 어떤 종류의 기억에 뇌의 어느 부위가 관여하는가를 밝혀 내기만 하는 식의 연구는 더이상 흥미롭지 못할 수가 있다. 학습과 기억의 뇌생리적 기초에 대한 연구의 초기단계에서는 어떤 종류의 학습/기억 과제인가에 따라 서로 다른 뇌부위가 관련된다는 사실 자체가 새롭고 놀라운 일일 수 있었지만, 이미 많은 연구가 진행된 현단계에서는 그렇지 못하다. 기억과 뇌부위 간에 어떤 식으로든 대응관계가 존재하리라는 것은 자명한 일이므로 그런 관계를 찾아내었다는 것이 놀랄 만한 일은 아니기 때문이다. 그보다는 Nadel(91)의 주장처럼 그 다음 단계의 연구, 즉 뇌의 여러 부위가 각각 다른 종류의 기억과 연관된다면 왜 그러한가를 밝히는 것이 더욱 흥미로운 것일 수 있다. 예를 들어 내측 측두엽에서 일어나는 정보처리방식이 전두엽

이나 다른 피질부위에서 일어나는 정보처리방식과 어떻게 다르기에 이들이 기억에 있어서 서로 다른 역할을 하는가를 밝혀 내는 것이 중요할 것이다. 이러한 연구는 물론 인간을 대상으로 하기는 어려울 것이어서, 동물 연구와 컴퓨터 모사(computer simulation)를 통한 연구가 필요하리라고 생각된다. 그러한 연구결과들로부터 기억을 여러 독자적인 체계들로 나눌 수 있는 좀더 명확한 기준이 제공될 수 있을 것이다.

참고문헌

- [1] D. L. Schacter & E. Tulving. "What are the memory systems of 1994?" In D. L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems 1994*. Cambridge, MA: The MIT Press. 1994.
- [2] L. Nyberg, R. Cabeza, & E. Tulving. "PET studies of encoding and retrieval: the HERA model." *Psychonomic Bulletin & Review*, 3, 135-148, 1996.
- [3] D. S. Olton. "Experimental strategies to identify the neurobiological bases of memory: lesions." In J. L. Martinez, Jr. & R. P. Kesner (Eds.), *Learning and Memory. A Biological View*. San Diego, CA: Academic Press. 1991.

- [4] A. D. Baddeley. "The psychology of memory." In A. D. Baddeley, B. A. Wilson, & F. N. Watts (Eds.), *Handbook of Memory Disorders*. New York, NY: John Wiley & Sons Ltd. 1995.
- [5] D. E. Rumelhart & J. L. McClelland. *Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition*. Cambridge: MIT Press. 1986.
- [6] W. B. Scoville & B. Milner. "Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions." *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 20, 11-21, 1957.
- [7] S. Zola-Morgan & L. R. Squire. "Neuroanatomy of memory." *Annual Review of Neuroscience*, 16, 547-563, 1993.
- [8] A. J. Parkin. *Memory and Amnesia. An Introduction*. New York, NY: Basil Blackwell. 1987.
- [9] D. O. Hebb. *Organization of Behavior*. New York, NY: Wiley. 1949.
- [10] E. K. Warrington & T. Shallice. "The selective impairment of auditory verbal short-term memory." *Brain*, 92, 885-896, 1969.
- [11] T. Shallice & E. K. Warrington. "Independent functioning of the verbal memory stores: a neuropsychological study." *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22, 261-273, 1970.
- [12] D. Caplan & G. S. Waters. "Short-term memory and language comprehension: a critical review of the neuropsychological literature." In G. Vallar & T. Shallice (Eds.), *Neuropsychological Impairments of Short Term Memory*. Cambridge: Cambridge University Press. 1990.
- [13] M. Kinsbourne & E. K. Warrington. "A disorder of simultaneous form perception." *Brain*, 85, 461-486, 1962.
- [14] T. Shallice & E. M. Saffran. "Lexical processing in the absence of explicit word identification. Evidence from a letter-by-letter reader." *Cognitive Neuropsychology*, 3, 429-458, 1986.
- [15] E. K. Warrington & M. James. "Tachistoscopic number estimation in patients with unilateral cerebral lesions." *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 30, 468-474, 1967.
- [16] E. De Renzi & P. Nichelli. "Verbal

- and nonverbal short term memory impairment following hemispheric damage." *Cortex*, 11, 341-353, 1975.
- [17] R. A. McCarthy & E. K. Warrington. *Cognitive Neuropsychology. A Clinical Introduction*. San Diego, CA: Academic Press. 1990.
- [18] E. K. Warrington, V. Logue, & R. T. C. Pratt. "The anatomical localisation of selective impairment of auditory verbal short-term memory." *Neuropsychologia*, 9, 377-387, 1971.
- [19] E. K. Warrington, M. Galton, & C. Maciejewski. "The WAIS as a lateralising and localising diagnostic instrument: a study of 656 patients with unilateral cerebral lesions." *Neuropsychologia*, 24, 223-240, 1985.
- [20] E. Paulesu, C. D. Frith, & R. S. J. Frackowiak. "The neural correlates of the verbal component of working memory." *Nature*, 362, 342-345, 1993.
- [21] M. Kinsbourne & E. K. Warrington. "The localising significance of limited simultaneous form perception." *Brain*, 85, 697-702, 1963.
- [22] E. K. Warrington & P. Rabin. "Visual span of apprehension in patients with unilateral cerebral lesions." *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 23, 423-431, 1971.
- [23] S. Sternberg. "High speed scanning in human memory." *Science*, 153, 652-654, 1966.
- [24] E. Awh, J. Jonides, E. E. Smith, E. H. Schumacher, R. A. Koeppel, & S. Katz. "Dissociation of storage and rehearsal in verbal working memory: Evidence from positron emission tomography." *Psychological Science*, 7, 25-31, 1996.
- [25] E. De Renzi, P. Faglioni, & P. Previdi. "Spatial memory and hemispheric locus of lesion." *Cortex*, 13, 424-433, 1977.
- [26] D. Perani, S. Bressi, S. F. Cappa, G. Vallar, M. Alberoni, F. Grassi, C. Caltagirone, L. Cipolotti, M. Franceschi, G. Lenzi, & F. Fazio. "Evidence of multiple memory systems in the human brain: a [¹⁸F] FDG PET metabolic study." *Brain*, 116, 903-919, 1993.
- [27] J. Jonides, E. E. Smith, R. A. Koeppel, E. Awh, S. Minoshima, & M. A. Mintun. "Spatial working memory in humans as revealed by PET." *Nature*,

- 363, 623-625, 1993.
- [28] A. M. Owen, B. J. Sahakian, J. Semple, C. E. Polkey, & T. W. Robbins. "Visuo-spatial short-term recognition memory and learning after temporal lobe excisions, frontal lobe excisions or amygdalo-hippocampectomy in man." *Neuropsychologia*, 33, 1-24, 1995.
- [29] A. R. Mayes. *Human Organic Memory Disorders*. Cambridge: Cambridge University Press. 1988.
- [30] A. Baddeley. *Human Memory. Theory and Practice*. Boston, MA: Allyn and Bacon. 1990.
- [31] E. Tulving. *Elements of Episodic Memory*. Oxford: Clarendon Press. 1983.
- [32] D. L. Schacter. "Priming of old and new knowledge in amnesic patients and normal subjects." *Annals of the New York Academy of Science*, 444, 41-53, 1985.
- [33] L. R. Squire. *Memory and Brain*. New York: Oxford University Press. 1987.
- [34] N. Kapur, S. Barker, E. H. Burrows, D. Ellison, J. Brice, L. S. Illis, K. Scholey, C. Colbourn, B. Wilson, & M. Loates. "Heres simplex encephalitis: Long term magnetic resonance imaging and neuropsychological profile." *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 57, 1334-1342, 1994.
- [35] Y. Yoneda, M. Etsuro, H. Yamashita & A. Yamadori. "MRI volumetry of medial temporal lobe structures in amnesia following herpes simplex encephalitis." *European Neurology*, 34, 243-252, 1994.
- [36] S. Zola-Morgan, L. R. Squire, & D. G. Amaral. "Human amnesia and the medial temporal region: Enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus." *Journal of Neuroscience*, 6, 2950-2967, 1986.
- [37] N. L. Rempel-Clower, S. M. Zola-Morgan, L. R. Squire & D. G. Amaral. "Three cases of enduring memory impairment after bilateral damage limited to the hippocampal formation." *Journal of Neuroscience*, 16, 5233-5255, 1996.
- [38] F. Eustache, P. Rioux, B. H. Desgranges, G. Marchal, M.-C. Petit-Taboue, M. Dary, B. Lechevalier, & L.-

- C. Baron. "Healthy aging, memory subsystems and regional cerebral oxygen consumption." *Neuropsychologia*, 33, 867-887, 1995.
- [39] F. Fazio, D. Perani, M. C. Gilardi, F. Colombo, S. F. Cappa, G. Vallar, V. Bettinardi, E. Paulesu, M. Alberoni, S. Bressi, M. Franceschi, & G. L. Lenzi. "Metabolic impairment in human amnesia: A PET study of memory networks." *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 12, 353-358, 1992.
- [40] L. R. Squire, J. G. Ojemann, F. M. Miezín, S. E. Petersen, T. O. Videen, & M. E. Raichle. "Activation of the hippocampus in normal humans: A functional anatomical study of memory." *Proceedings of the National Academy of Science*, 89, 1837, 1841, 1992.
- [41] L. R. Squire. "Memory and forgetting: Long-term and gradual changes in memory storage." *International Review of Neurobiology*, 37, 243-269, 1994.
- [42] L. R. Squire, B. Knowlton & G. Musen. "The structure and organization of memory." *Annual Review of Psychology*, 44, 453-495, 1993.
- [43] L. R. Squire. "Declarative and nondeclarative memory: Multiple brain systems supporting learning and memory." In D. L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems 1994*. Cambridge, MA: The MIT Press. 1994.
- [44] J. D. E. Gabrieli, S. Corkin, S. F. Mickel, J. H. Growdon. "Intact acquisition and long-term retention of mirror-tracing skill in Alzheimer's disease and in global amnesia." *Behavioral Neuroscience*, 107, 899-910, 1993.
- [45] N. Butters. "The clinical aspects of memory disorders: Contributions from experimental studies of amnesia and dementia." *Journal of Clinical Neuropsychology*, 6, 17-36, 1984.
- [46] N. Butters, D. Salmon, & W. C. Heindel. "Specificity of the memory deficits associated with basal ganglia dysfunction." *Revue Neurologique*, 150, 8-9, 1994.
- [47] J. D. E. Gabrieli, D. A. Fleischman, M. M. Keane, S. L. Reminger, & F. Morrell. "Double dissociation between memory systems underlying explicit and

- implicit memory in the human brain." *Psychological Science*, 6, 76-82, 1995.
- [48] L. R. Squire, J. G. Ojemann, F. M. Miezin, S. E. Petersen, T. O. Videen & M. E. Raichle. "Activation of the hippocampus in normal humans: a functional anatomical study of memory." *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 89, 1837-1841, 1992.
- [49] S. T. Grafton, J. C. Mazziotta, S. Presty, K. J. Friston, R. S. J. Frackowiak, & M. E. Phelps. "Functional anatomy of human procedural learning determined with regional cerebral blood flow and PET." *Journal of Neuroscience*, 12, 2542-2548, 1992.
- [50] M. Kinsbourne. "Brain mechanisms and memory." *Human Neurobiology*, 6, 81-92, 1988.
- [51] A. J. Parkin. "Residual learning capability in organic amnesia." *Cortex*, 18, 417-440, 1982.
- [52] E. Tulving. "Concepts in human memory." In L. R. Squire, N. M. Weinberger, G. Lynch, & J. L. McGaugh (Eds.), *Memory: Organization and Locus of Change*. New York: Oxford University Press. 1991.
- [53] F. Wood, V. Ebert & M. Kinsbourne. "The episodic-semantic memory distinction in memory and amnesia: Clinical and experimental observations." In L. S. Cermak (Ed.), *Human Memory and Amnesia*. Hillsdale: Erlbaum. 1982.
- [54] J. R. Anderson & G. H. Bower. *Human Associative Memory*. Washington, D.C.: V. H. Winston. 1973.
- [55] D. E. Rumelhart, P. H. Lindsay & D. A. Norman. "A process model of long-term memory." In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory*. New York: Academic Press. 1972.
- [56] C. A. G. Hayman, C. A. Macdonald & E. Tulving. "The role of repetition and associative interference in new semantic learning in amnesia: A case experiment." *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 375-389, 1993.
- [57] E. L. Glisky & D. L. Schacter. "Long-term retention of computer learning by patients with memory disorders." *Neuropsychologia*, 26, 173-178, 1988.
- [58] R. Kover, S. Mattis & E. Goldmeier.

- "A technique for promoting robust free recall in chronic organic amnesia." *Journal of Clinical Neuropsychology*, 5, 65-71, 1983.
- [59] A. P. Shimamura & L. R. Squire. "A neuropsychological study of fact memory and source amnesia." *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 13, 464-473, 1987.
- [60] L. S. Cermak. "The episodic-semantic distinction in amnesia." In S. R. Squire & N. Butters (Eds.), *Neuropsychology of Memory*. New York: Guilford Press. 1984.
- [61] S. B. Hamann & L. R. Squire. "On the acquisition of new declarative knowledge in amnesia." *Behavioral Neuroscience*, 109, 1027-1044, 1995.
- [62] D. F. MacKinnon & L. R. Squire. "Autobiographical memory and amnesia." *Psychobiology*, 17, 247-256, 1989.
- [63] P. McKenna & E. K. Warrington. "The neuropsychology of semantic memory." In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, Vol. 8, 193-213. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 1993.
- [64] D. Grossi, L. Trojano, A. Grasso & A. Orsini. "Selective "semantic amnesia" after closed-head injury. A case report." *Cortex*, 24, 457-464, 1988.
- [65] E. De Renzi, M. Liotti & P. Nichelli. "Semantic amnesia with preservation of autobiographic memory. A case report." *Cortex*, 23, 575-597, 1987.
- [66] J. R. Hodges, K. Patterson, S. Oxbury & E. Funnell. "Semantic dementia: Progressive fluent aphasia with temporal lobe atrophy." *Brain*, 115, 1783-1806, 1992.
- [67] K. Patterson & J. R. Hodges. "Disorders of semantic memory." In A. D. Baddeley, B. A. Wilson & F. N. Watts (Eds.), *Handbook of Memory Disorders*. New York: John Wiley & Sons Ltd. 1995.
- [68] D. Neary, J. S. Snowden & D. M. A. Mann. "The clinical pathological correlates of lobar atrophy." *Dementia*, 4, 154-159, 1993.
- [69] J. S. Snowden, D. Neary, D. M. A. Mann, P. J. Goulding & H. J. Tsta. "Progressive language disorder due to lobar atrophy." *Annals of Neurology*, 31,

- 174-183, 1992.
- [70] H. Chertkow & D. Bub. "Semantic memory loss in dementia of Alzheimer's type." *Brain*, 113, 397-417, 1990.
- [71] J. R. Hodges, D. P. Salmon & N. Butters. "Semantic memory impairment in Alzheimer's disease: failure of access or degraded knowledge?" *Neuropsychologia*, 30, 301-314, 1992.
- [72] R. B. Nebes. "Semantic memory in Alzheimer's disease." *Psychological Bulletin*, 106, 377-394, 1989.
- [73] A. R. Damasio, P. G. Enlinger, H. Damasio, G. W. Van Hoesen & S. Cornell. "Multimodal amnesic syndrome following bilateral temporal and basal forebrain damage." *Archives of Neurology*, 42, 252-259, 1985.
- [74] V. Pietrini, P. Nertempi, A. Vaglia, M. G. Revello, V. Pinna & F. Ferro-Milone. "Recovery from herpes simplex encephalitis: selective impairment of specific semantic categories with neuroradiological correlation." *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 51, 1284-1293, 1988.
- [75] E. K. Warrington & T. Shallice. "Category specific semantic impairments." *Brain*, 107, 829-854, 1984.
- [76] D. Bub, S. Black, E. Hampson & A. Kertesz. "Semantic encoding of pictures and words: some neuropsychological observations." *Cognitive Neuropsychology*, 5, 27-66, 1988.
- [77] E. K. Warrington & R. McCarthy. "The fractionation of retrograde amnesia." *Brain and Cognition*, 7, 184-200, 1988.
- [78] E. K. Warrington & T. Shallice. "Category specific semantic impairments." *Brain*, 107, 829-854, 1984.
- [79] E. K. Warrington & R. McCarthy. "Categories of knowledge. Further fractionations and an attempted integration." *Brain*, 110, 1273-1296, 1987.
- [80] L. J. Tippett, G. Glosser & M. J. Farah. "A category-specific naming impairment after temporal lobectomy." *Neuropsychologia*, 34, 139-146, 1996.
- [81] N. R. Graff-Radford, A. R. Damasio, B. T. Hyman, M. N. Hart, D. Tranel, H. Damasio, G. W. Van Hoesen & K. Reza. "Progressive aphasia in a patient with Pick's disease: A neuropsychological,

- radiologic, and anatomic study." *Neurology*, 40, 620-626, 1990.
- [82] T. Shallice, P. Fletcher, C. D. Frith, P. Grasby, R. S. J. Frackowiak, R. J. Dolan. "Brain regions associated with acquisition and retrieval of verbal episodic memory." *Nature*, 368, 633-635, 1994.
- [83] E. Tulving, S. Kapur, H. J. Markowitsch, F. I. M. Craik, R. Habib & S. Houle. "Neuroanatomical correlates of retrieval in episodic memory - auditory sentence recognition." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 91, 2012-2015, 1994.
- [84] R. L. Buckner. "Beyond HERA: Contributions of specific prefrontal brain areas to long-term memory retrieval." *Psychonomic Bulletin & Review*, 3, 149-158, 1996.
- [85] N. Kapur, D. Ellison, M. P. Smith, D. L. McLellan & E. H. Burrows. "Focal retrograde amnesia following bilateral temporal lobe pathology." *Brain*, 115, 73-85, 1992.
- [86] H. J. Markowitsch, P. Calabrese, J. Liess, M. Haupts, H. F. Durwen & W. Gehlen. "Retrograde amnesia after traumatic injury of the temporo-frontal cortex." *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 56, 988-992, 1993.
- [87] H. J. Markowitsch. "Anatomical basis of memory disorders." In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: The MIT Press. 1995.
- [88] A. R. Damasio. "Time-locked multiregional retroactivation: A systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition." *Cognition*, 33, 25-62, 1989.
- [89] M. Mishkin. "A memory system in the monkey." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 298, 85-92, 1982.
- [90] L. G. Ungerleider. "Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory." *Science*, 270, 769-775, 1995.
- [91] L. Nadel. "Multiple memory systems: What and why, an update." In D. L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems 1994*. Cambridge, MA: The MIT Press. 1994.