

안구 운동에 즈음한 시각 운동 지각의 역동적 조절

이정아, 이춘길 서울대학교 심리학과 happyday@eye.snu.ac.kr cklee@snu.ac.kr

Active Modulation of Visual Motion Perception around the time of Saccadic Eye Movements

Jungah Lee, Choongkil Lee, Dept. of Psychology, Seoul National Univ.

요약

시각 자극의 운동 방향을 파악하는 것은 시각의 주요 기능 가운데 하나이다. 동일한 망막상의 영상 운동은 다양한 조합의 시각 자극의 운동 벡터와 눈 운동의 벡터의 합으로 발생할 수 있는데, 이렇게 망막 정보가 애매한 경우에도 불구하고 시각 자극의 움직임을 정확하게 파악하며, 이것은 시지각의 안정성을 돕는 망막 이외의 정보가 통합된 결과이다. 본 발표는 이러한 정보 중에 하나인 도약 안구 운동에 즈음하여 제시되는 시지각 운동의 지각 과정에서 안구 운동 정보의 역할을 결정한 실험의 결과에 관한 것이다. 도약 안구 운동의 발생 전후에 제시된 자극의 속성에 대한 판단은, 자극의 속성과 도약 안구 운동 방향에 따라 일정한 방식으로 조절되는 것을 관찰하였다. 이러한 시각 운동의 지각 왜곡을 일으키는 신경 기전은 일차 시각 피질에서 일어날 가능성이 있는 것으로 생각된다.

서론: 인간은 매초 서너 번씩 시선을 빠르게 이동하여 환경공간을 탐색하는데, 이러한 안구운동을 도약안구운동(saccadic eye movement)이라 부른다. 이것은 최고 속도가 900도/초에 이르는 고속의 회전운동으로, 매번 도약안구운동이 발생하는 동안 망막의 영상은 그에 따라 빠르게 이동하게 된다. 또한 도약안구운동이 종료된 후에는 환경의 자극들이 망막에서 차지하는 위치 관계가 변하게 되어서 망막의 영상 정보는 시각 환경에 대한 안정적인 정보를 제공하지 못한다. 가령, 동일한 위치에 있는 자극을 정지된 눈으로 보게 되면 망막의 중심에 자극이 맺히게 되지만, 눈이 왼쪽으로 이동하면 상대적으로 오른쪽에 상이 맺힌다. 마찬가지로 망막에서 동일하게 맺히는 물체의 움직임도 눈의 위치, 눈 움직임 벡터 그리고 물체의 움직임 벡터의 다양한 조합에 의해 만들어질 수 있다.

그러나 인간은 이러한 망막 정보의 모호성에도 불구하고 자극이 환경에서 일정한 위치를 계속 차지하고 있는 것으로 지각하며, 이것은 안구운동이 일으키는 문제들을 시각계가 망막이외의 신호를 입력받아 성공적으로 해결하고 있음을 의미한다. 따라서 시각은 망막 정보뿐만 아니라 주의 과정, 행동과 관련된 맥락 정보 그리고 눈 움직임 신호등의 망막 외 정보

를 더하여, 최종적으로 안정적인 지각을 구현하는 능동적인 처리에 의해 이루어진다고 할 수 있다. 눈 움직임 정보가 통합되는 과정을 이해하기 위해서 눈 움직임 즈음에 발생하는 시지각의 왜곡 패턴을 결정하는 것이 효율적인데, 이 왜곡의 양상과 기전을 파악하는 것이 시각 정보 처리의 본질을 밝히는데 중요하다.

망막 외 신호의 하나로 매우 중요한 역할을 담당하고 있는 안구 운동신호가 시지각을 조절하는 증거로써, 도약 안구 운동 시점에서 공간의 왜곡을 들 수 있다. 즉 공간에서 도약 안구 운동 이전에 제시된 두 점 또는 2차원 상의 공간은 축소되고, 이후에 제시된 거리와 공간은 목표점으로부터 멀어지는 방향으로 확장된다(Honda,1991; Morrone, Ross & Burr,1997; Cho & Lee,2003). 우리는 공간 지각에서의 이 같은 결과들을 토대로, 운동 지각 역시 도약 안구 운동에 의해 조절될 가능성에 주목하였다. 이 논문의 목적은 도약 안구 운동 전후에, 시운동 지각의 방향 판단에서 왜곡이 어떤 방식으로 일어나는 지 그리고 그것은 공간 지각의 왜곡 방식과 어떻게 다른지를 고찰하여 봄으로써 궁극적으로 시지각에서 도약 안구 운동 신호의 역할을 알아보고자 하는 것이다.

방법: 피험자는 정상 시력의 대학생 참가자들이었다.

시운동 자극은, 피험자의 눈으로부터 115cm 떨어진 2m X 2m 스크린에 적색 레이저빔을 빔의 경로에 있는 직교하는 두 축의 거울을 구동함으로써 만들어졌으며, 완전히 암흑 상태에서 머리를 고정된 상태로 제시되었다. 안구의 수평 위치 신호는 적외선 안구 추적 장치(IRIS model 6500, SKALAR medical, Nertherland)를 사용하여 500Hz로 수집되었다. 실험 조건은 시선을 고정된 상황에서 시자극이 제시되는 '시선 고정 조건' 과 중심에서 시야 외곽(좌우 10도)으로 도약 안구 운동을 일으키기 직전에 시자극이 제시되고 이 자극의 운동 방향을 보고하는 '도약 안구 운동 직전 조건', 도약 안구 운동 직후 시자극이 제시되는 '직후 조건' 으로 구성되었다.

'도약 안구 운동 직전 조건' 에서는, 부저 소리와 함께 실험 시행이 시작되면서 레이저 점이 화면의 중앙에 나타나고, 피험자가 그 점에 시선을 고정하면, 일정시간 이상 지난 다음 좌우 외곽 10도 가운데 한 쪽 위치에 시선 이동의 표적이 나타난다. 피험자는 계속 눈을 고정하고 있다가 눈을 움직이라는 부저 소리가 나면, 안구 운동 표적이 나타났던 위치로 눈을 이동시킨다. 청각 자극에 따라 시선을 이동하는 과제에서 자극 제시 이후 일정 기간 후에 시선이 이동하기 시작하는 점을 이용하여, 실험에서는 부저 소리 이후 실제로 눈 움직임이 시작되기 직전에 중앙에서부터 외곽으로 길이 10도, 속도 125deg/s의 시운동 자극을 제시하였다. 이 자극은 45~135도까지 5도 간격으로(3시 방향을 0도, 12시 방향을 90도) 무선적으로 제시되었으며, 자극의 운동 속도는 피험자가 자극을 레이저 점의 가현운동이 아니라 실제 시운동으로 지각할 수 있는 속도 범위에서 선택되었다(Park & Lee, 2001). 이후에 피험자는 반응 다이얼을 조작하여 검사 자극의 기울기가 시운동 자극의 방향과 일치하도록 검사 자극의 기울기를 조절하였다. 검사 자극은 60~120도까지 10도 간격으로 무선적으로 제시되었다.

'안구 운동 직후 조건' 은 좌측 또는 우측 외곽 10도에 눈을 고정하고 있다가 중심에 안구 운동 표적이 나타나고 부저 소리 이후 눈을 이동한다. 중심으로 눈이 이동한 후 약 23.5ms 이후에 직전 조건과 같은 시운동 자극이 나타났다가 사라지고, 피험자는 검사 자극의 기울기를 조절하여 반응하였다. '직후 조건' 에서 검사 자극은 제시된 시운동 자극의 각도로부터 좌우 30도내에서 무선적으로 제시되었다. 모든 조건에서 판단

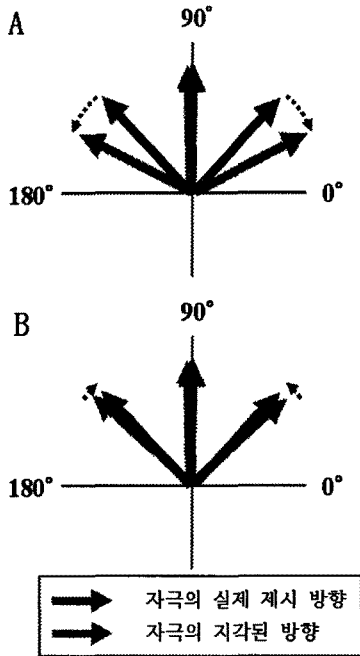
오류는 실제 제시된 시운동 자극의 각도와 피험자가 보고한 검사 자극의 각도 차이로 정의한다.

결과: 1. 시선 고정 조건에서 나타난 사선 효과(oblique effect)와 주 방향으로부터의 반발(repulsion) 경향

시선이 응시점을 향해 고정하고 있는 동안에 제시되는 시운동 자극의 방향을 보고하는 정확도는 자극의 운동 방향에 따라 달랐다. 수직 방향은 대체로 정확하게 보고되는 반면 사선 방향은 상대적으로 큰 오류가 관찰되었다. 이것은 이전 정신 물리 실험들에서 발견되었던 사선 효과로 이해된다. 사선효과란, 주 방향(0, 90, 180, 270도)에서의 민감성이 사선 방향(45, 135, 235, 315도)보다 훨씬 크고 변별, 탐지가 잘 되는 현상들을 일반적으로 지칭하는 개념이다. 오류의 방향은 수직 방향을 기준으로 더 작은 각도에서는 음의 값을 가지고 수직보다 큰 각도에서는 양의 값을 가진다. 이것은 피험자가 수직보다 작은 시운동 자극의 각도는 그보다 더 작게, 수직보다 큰 시운동 자극의 각도는 더 크게 지각하는 것으로, 수직 방향으로부터의 반발 경향이라고 할 수 있다. 이 경향은 수직 방향에서 멀어질수록 점차 커져서 사선 방향에서 가장 크게 된다[그림 1A].

2. 도약 안구 운동 직전 조건에서 반-사선 효과(anti-oblique effect)

시운동 자극이 도약 안구 운동 이전에 제시된 경우에는 시선 고정조건에서 관찰된 반발 경향이 사라지고, 사선 방향에서의 판단 오류가 수직 방향에서와 같이 줄어들었다. 이 현상은 시선 고정 조건에서 수직 방향으로부터 멀어지려는 경향과는 반대의 힘이 수직 방향 쪽으로 작용하여 반발 경향을 보정하는 것으로 해석된다. 사선 방향에서 판단이 수직 방향만큼 정확해지기 때문에, 본 논문에서는 이 효과를 반-사선 효과라고 명명하였다 [그림 1B]. 그러나 도약 안구 운동 직후에는 시선 고정 조건에서와 같이, 사선 효과와 반발 경향이 관찰되었다 [그림 1A]. 따라서 운동 지각에서 반-사선 효과는 도약 안구 운동 직전에만 특징적으로 나타나는 현상이라고 할 수 있다(Lee & Lee, 2005).



[그림 1] 도약 안구 운동 시점에서 시운동 지각 왜곡 패턴

- A. 시선 고정 조건과 도약 안구 운동 직후 조건: 수직 방향에서는 오류가 거의 없지만, 사선 방향으로 갈수록 오류가 커지며 수직으로부터 멀리는 경향을 보인다.
- B. 도약 안구 운동 직전 조건: 수직 방향으로 상쇄하는 힘이 작용하여 사선 방향의 오류가 감소한다.

3. 도약 안구 운동의 시간 경과에 따른 판단 오류

공간 지각에서의 왜곡이 도약 안구 운동 100ms 시점부터 시작하여 도약 안구 운동 시점에서 최대가 되고 그 후 약 100ms 동안 지속된다는 연구들(Honda, 1991; Ross, Morrone and Burr, 1997; Ross, Morrone, Goldberg & Burr, 2001)을 토대로, 도약 안구 운동 주위에서 제시되는 시점에 따라 운동 지각에서의 왜곡 양상을 알아보았다. 도약 안구 운동이 운동의 지각에 미치는 영향은 안구운동 전 약 150ms에서부터 시작하여 도약 안구 운동의 개시 시점에서 가장 커지고 이후 100ms동안에 걸쳐 감소하였다. 즉, 시운동 자극이 도약 안구 운동 이전 150ms에서부터 이후 100ms 사이에 제시되면, 시자극의 운동 방향과 안구 운동 방향에 따

라 특징적인 왜곡이 일어나고, 그 왜곡은 도약 안구 운동 시점에서 가장 크게 된다.

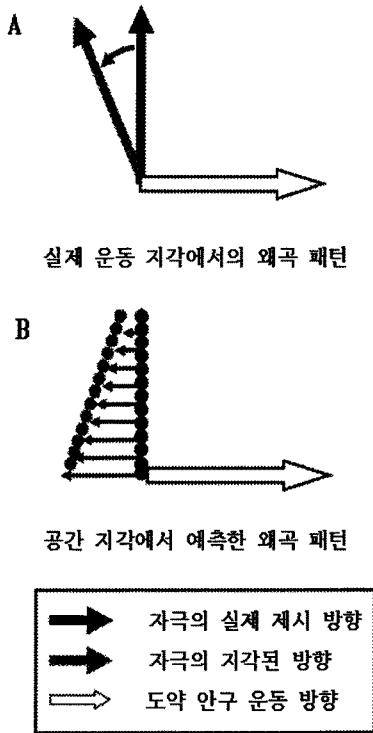
4. 공간 지각과 운동 지각 기제의 독립성

마지막으로, 이전 실험에서 보고 된 도약 안구 운동에 의한 공간의 왜곡과 본 연구의 운동 지각에서의 왜곡이 서로 같은 기제인지 살펴보았다. 만약 시운동 지각을 운동 자극의 궤도를 구성하는 위치들의 합으로 이루어지는 것이라면, 도약 안구 운동에 따른 공간 위치의 왜곡의 합으로 운동 지각의 왜곡 패턴을 예측할 수 있어야 한다. 예를 들어 실제 시운동 자극을 사용한 본 실험에서 오른쪽 도약 안구 운동 직전 시운동 자극은 도약 안구 운동 방향과 반대인 왼쪽으로 왜곡되는 패턴을 보인다[그림 2A]. 따라서 같은 기제를 상정한다면, 오른쪽 도약 안구 운동 직전에 시운동 자극의 시작점에서 가까이 제시된 점은 안구 운동 신호에 영향을 크게 받아 왼쪽으로 왜곡될 것이다. 그러나 시작점에서 멀어질수록 적게 왜곡되어 각 점의 합을 구하면 오른쪽으로 향하는 시운동 지각이 만들어지게 되는데[그림 2B], 왜곡된 각 점들로 구성되는 운동의 방향은 실제 얻어진 결과와 달랐다. 따라서 공간에서 일어나는 점 자극 개개의 왜곡을 조합한 것으로 운동 지각에서의 왜곡을 설명하지 못하고, 공간 지각과 운동 지각은 다른 처리 기제를 가진 독립된 두 과정이라는 것을 알 수 있다.

논의: 지금까지 눈 움직임이 일어나지 않았을 때 시운동 자극의 방향 지각에서 사선 효과가 나타남을 확인하고, 이 효과가 도약 안구 운동 시점과 관련하여 변화되는 현상을 알아보았다. 일반적으로 사선 효과는 주 방향을 처리하는 일차 시각 피질의 세포들이 사선 방향에 비해 훨씬 많고, 활동이 활발하기 때문에 나타난다고 알려져 있다

(Furmanski & Engel, 2000). 따라서 본 논문에서 밝혀진 반-사선 효과는 도약 안구 운동 신호가 일차 시각 피질에 입력되어, 세포의 활동이 조절된 결과일 가능성이 높다. 다음과 같은 여러 연구들이 이 가설을 뒷받침하고 있다.

첫째, 암흑 상태에서 고양이에게 시각 자극 없이 눈 움직임만을 할 때, 일차 시각 피질의 활동이 도약 안구 운동 종료 시점에 맞추어 증가하는 것을 볼 수 있다 (Park & Lee, 2000). 이것은 망막신호가 없이도, 눈 움직임 신호가 일차 시각피질에 입력되어 세포 활동을



[그림 2] 오른쪽 도약 안구 운동 직전, 실제 운동 지각에서의 왜곡(A)과 공간 지각에서의 왜곡 패턴을 바탕으로 운동 지각의 왜곡을 예측한 것(B)은 명백히 다른 패턴을 보인다.

변화시킨다는 증거이다. 둘째, 도약 안구 운동 방향에 따라 고양이의 1차 시각 피질 세포의 기울기 선호(orientation selectivity)가 달라진다(Hwang & Lee, 2004). 이 연구에서는 도약 안구 운동 직후 또는 눈을 고정시키고 있는 동안 일차 시각 피질 세포들이 자극의 기울기에 대해 보이는 활동을 기록하여 기울기 선호성이 어떻게 변하는지 알아보았다. 결과적으로 시선 고정 조건에서 보이는 세포의 선호 방향이 도약 안구운동 직후, 안구 운동 방향에 따라 체계적으로 변하였다. 따라서 이 결과는 일차 시각 피질에서 도약 안구 운동 신호가 세포의 방향 선택성을 변화시켜 반-사선 효과와 같은 지각적 오류가 나타날 수 있다는 가능성을 지지한다. 셋째, 일차 시각 피질에서 도약 안구 운동에 의해 억제되거나 활성화되는 두 종류의 세포 집단이 발견된다(Toyama, Kimura & Komatsu, 1984). 한 집단은

도약 안구 운동 중에 세포 활동이 억제되고 도약 안구 운동 휴지기에 발화한다. 이 집단의 세포들은 한 방향에 대해서만 뚜렷한 선호성을 보이는 단순 세포와 활동 패턴이 유사했다. 또한 다른 집단은 도약 안구 운동 중에 활동이 증가되고 휴지기에 억제되었으며, 이들은 특정한 방향 선호성이 없는 복합 세포와 그 양상이 유사했다. 사선 효과가 일차 시각 피질의 단순 세포에서만 나타나고 복합 세포에서는 나타나지 않는다는 연구(Li, Peterson & Freeman, 2003)와 종합해 보면, 도약 안구 운동 직전에 사선 효과를 보이는 단순 세포의 활동이 억압되고, 따라서 이러한 억제가 반-사선 효과와 같은 시지각 오류를 일으킬 또 다른 가능성이 있다.

결론적으로, 도약 안구 운동은 전후 일정시간 범위에서 운동 지각의 역동적인 왜곡을 일으키며 이러한 왜곡 형태는 공간 지각의 왜곡으로 설명되어 질 수 없다. 또한 일차 시각 피질 세포들이 도약 안구 운동 신호에 따라 조절된다는 연구들에 근거하여 이 왜곡의 기전이 일차 시각 피질에서 세포 활동과 안구 움직임 신호와의 상호작용일 가능성이 있다.

참고문헌:

Cho, S., & Lee, C. (2003). Expansion of visual space after saccadic eye movements. *Journal of Vision*, 3, 906-918.

Furmanski, C. S., & Engel, S. A. (2000). An oblique effect in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 3, 535-536.

Honda, H. (1991). The time courses of visual mislocalization and of extraretinal eye position signals at the time of vertical saccades. *Vision Research*, 31, 1915-1921.

Hwang, J., & Lee, C. (2004). Post-saccadic orientation selectivity of neurons in the cat visual cortex. Presented at the 34th Annual meeting of the Society for Neuroscience Annual Meeting. San Diego, CA, October 27, Program No. 986.5.

Kaiser, M., & Lappe, M. (2004). Perisaccadic mislocalization orthogonal to saccade direction.

Neuron, 41, 293-300.

Lee, J., & Lee, C. (2005). Changes in visual motion perception before saccadic eye movements. *Vision Research*, 45, 1447-1457.

Li, B., Perterson, M. R., & Freeman, R. D. (2003). Oblique effect: A neural basis in the visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 90, 204-217.

Park, J., & Lee, C. (2000). Neural discharge coupled to saccade offset in the cat visual cortex. *Neuroreport*, 11, 1661-1664.

Park, J., Lee, J., & Lee, C. (2001). Non-veridical visual motion perception immediately after saccades. *Vision Research* 41, 3751-3761.

Ross, J., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1997). Compression of visual space before saccades. *Nature*, 386(6625), 598-601.

Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neuroscience*, 24, 113-121.

Toyama, K., Kimura, M., & Komatsu, Y. (1984). Activity of the striate cortex cells during saccadic eye movements of the Alert Cat. *Neuroscience Research*, 1, 207-222.

사의: 본 발표는 학술진흥재단
KRF-2003-041-H00027에 의해 지원되었다.