

뉴런과 계산 : 시각 운동의 탐지

李 春 吉, 金 楨 勳
서울대학교 社會科學大學 心理學科

I. 서 론

성공적인 시각을 위해서는 영상으로부터 운동을 탐지하는 기능이 필수적이다. 시각 운동의 탐지는 배경으로부터 전경을 분리하여 영상을 체제화하는데 이용되고 물체의 3차원 구조를 복원하는데 사용되기도 하며 신체나 안구 위치의 조절에 사용되기도 한다. 시각의 초기 단계에는 흔히 3차원 시공간을 구성하는 빛의 분포를 2차원의 국소 처리단위로 분할하는 기법이 적용되는데 동물의 망막을 구성하는 광수용세포에서부터 제1차 시각 피질에 이르기까지 시각신경계의 초기 단계를 구성하는 뉴런(신경 세포)들이나 시각인식 기계를 위한 광수용/변환 소자의 배열 등이 그러하다. 쪼개진 국소적 광도 분포 자료에 기초하여 영상의 일관성 있는 운동을 통합하는 과정은 간단한 문제가 아닌데 이에 대한 이해는 크게 세가지 접근으로 진행되고 있다. 인간을 대상으로 한 심리학적 실험과 고양이와 원숭이를 주요 대상으로 하는 시각 신경계의 생리학적 연구, 그리고 운동 지각의 수학적 모델을 수립하는 계산론적 접근이 그것이다. 이 세 접근들은 상호 밀접히 관련되어 있으며 이 관련성의 가장 큰 장점은 한 접근에서의 이론적 예측을 다른 접근을 통해 검증함으로써 운동 탐지의 기제를 밝힐 수 있다는 점이다. 본 특집에서는 운동 탐지를 수행하는 시각 경로에 관한 최근의 연구들을 개괄하고, 아울러 2차원의 국소 광도 분포 자료에 기초하여 시각 운동을 탐지하는 방식에 대해 제안된 계산론적 모델과 이를 검증하는 생물학적 실험의 결과를 소개한다. 이를 위해 먼저 운동 탐지에 관련한 시각신경계의 구조와 기능의 특징을 간단히 정리한다.

II. 시각 운동 탐지의 신경체계

형태, 색채, 공간적 깊이, 시자극의 운동 등, 시각을 구성하는 여러 측면들은 시각 신경계의 각기 독립적인(완벽한 분리는 아니지만) 부위에서 처리된다.^[75,33,54] 그런 이유로, 국소적 뇌손상의 부위에 따라서 색채나 형태 지각은 온전한 반면 운동 지각이 선택적으로 손상되는 경우가 관찰되기도 한다. 대뇌의 후측두엽이 손상된 환자는 차를 부을때, 찻잔이 차 오르는 것을 탐지할 수 없어 붓기를 언제 멈출 지 몰랐으며,^[77] 원숭이의 시각 신경계의 일부를 실험적으로 손상함으로써 형태나 색채를 지각하는 기능은 그대로 두고 운동을 탐지하는 능력을 선택적으로 손상할 수 있었다.^[11,80,50] 이러한 임상적, 실험적 연구에 관련된 뇌 부위에 있는 뉴런들은 시자극의 운동에 반응하며 운동의 방향에 따라 민감하게 반응을 변화시키기도 한다. 시각 운동의 탐지 기제는 이 뉴런들의 반응이 어떻게 생성되는가 하는 문제이다.

망막의 광수용 세포에 의해 쪼개진 시공간의 빛의 분포에 관한 정보는 망막 내에서 일련의 연결을 통해 망막절 세포(retinal ganglion cells)에 도달하게 되고 망막절 세포는 망막의 정보 처리 결과를 시각 중추 신경계에 전달한다. 고등 척추 동물의 망막절 세포들은 해부학적 형태와 전기생리적 반응 양식에 따라 몇 종류로 분류된다.^[11,50] 이들 각각은 시자극의 서로 다른 측면들을 분석하고 각기 다른 중추로 연결되기 때문에 병행적 정보 처리 경로로 간주되고 있다.^[33,50] 이 가운데 가장 잘 연구된 두 경로는 색채 선별적 경로와 색채 무관 경로이다.^[73,11,12]

Enroth-Cugell과 Robson(1966)은, 시자극에 대해서 반응하는 양식의 차이에 따라 고양이 망막의 망막절세포를 X유형과 Y유형으로 분류하였다. 이 차이는 이후 반복해서 확인되었으며 가장 만족스러운 분류의 하나로 정착하고 있다. 수용장 구조에서는 두 형태의 세포가 공통히 '중심-주위(center-surround)'의 상극 구조를 가지나,

X유형 세포는 시자극의 빛의 분포에 민감하여 적절한 빛의 분포가 수용장 내에 유지되는 동안 지속적인 반응을 보이는 반면, Y유형 망막절 세포는 빛의 분포보다는 빛의 변화에 민감하여 수용장 내의 광도 분포의 변화에 대해 일시적인 반응을 보인다. X유형이 빛의 공간적 분포에 민감하다면 Y유형은 시간적 분포에 민감하다. 원숭이 망막절 세포의 명칭은 고양이의 경우와 다소 다르다. 고양이의 X유형에 해당하는 원숭이의 망막절세포는 또한 색채에도 선별적인 반응을 보여서 '색채-대립(color-opponent) 세포'로 불리며 Y유형의 반응을 보이는 원숭이 망막절세포는 가시광선의 광범한 스펙트럼에 반응하여 '색채-무관(broad-band)세포'라 불린다. 두 형태의 망막절 세포들은 외측슬상체(lateral geniculate body)의 각기 다른 부분과 연결되고 있다(그림 1 참조). 원숭이의 외측슬상체는 마치 양파 껍질과 같은 6개의 층 구조로 이루어져 있는데 이 가운데 4개의 층은 세포체의 크기가 상대적으로 작아서 '소세포층(parvocellular layers)'으로 불리고 세포체의 크기가 상대적으로 큰 나머지 두 개의 층은 '대세포층(magnocellular layers)'으로 불린다. 색채-대립 망막절 세포는 축삭(axon)을 소세포층에 연결하고 색채-무관 망막절 세포는 대세포층에 연결하고 있다.

외측슬상체 뉴런의 반응 특성은 연결된 망막절 세포의 종류에 의해 결정되어 X유형(색채-대립), Y유형(색채-무관)의 분류가 유지되고^[3,4,5] 외측슬상체의 X유형과 Y유형의 병행적 경로가 시각 피질의 각기 다른 층에 이른다.^[6] 결국, 망막에서 기원하는 X, Y유형의 경로가 외측슬상체를 거쳐 시각 피질에까지 유지된다. 그림 1은 이를 도식적으로 제시한 것인데, 상단 원뿔의 안구 망막에 위치한 두 형태의 망막절 세포들이 외측슬상체의 각기 다른 부위에 연결되어 있음을 보인다. 하단의 복잡한 회로도에는 Van Essen과 Felleman(1990)에서 개발, 수정한 것으로 원숭이 시각 피질에 있는 여러 영역들의 입/출력 연결상을 보이고 있는데, 외측슬상체의 색채-무관(broad-band), 색채-대립(color-opponent) 층의 뉴런들이 그림 아래에 표시한 방식으로 제1차 시각 피질(V1)의 각기 다른 층에 입력하여 상위 피질 영역으로 정보가 배분되고 있다. 운동 탐지에 밀접히 관련된 경로는 색채-무관 대세포 경로인데, 이의 출발점이 되는 Y유형 망막절 세포는 전체 망막절 세포의 10%에 불과하지만 광도 대비에 민감하고 고빈도로 깜빡이는 빛의 변화를 탐지하여 운동 탐지에 적절한 반응 특성을 보인다.^[50] 이 대세포 경로를 실험적으로 손상시키면 광도 변화의 시간적 정밀도(temporal resolution)에서 그리

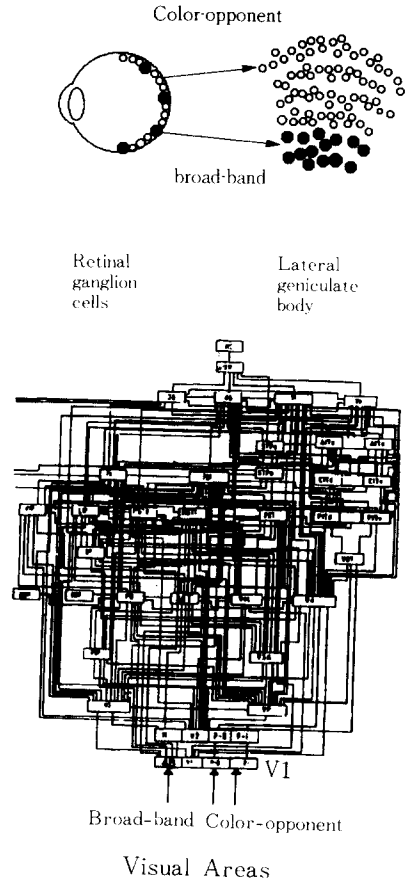


그림 1. 시각신경계의 두 병행적 경로와 연결 도식

고 운동의 탐지에서 장애를 보인다.^[39,51] 대세포 경로는 제1차 시각 피질의 4C층을 거쳐, 그림 1에서 보듯이 제1차 시각 피질의 4B층에 도달하고 4B층의 뉴런들은 문장 MT영역(middle temporal area, 그림 1의 하단 회로도에서 중앙에 위치)으로 정보를 전달한다.^[40] MT 영역은 시각 운동 탐지에 밀접히 관련된 영역이다. MT 뉴런들의 반응 특성은 시자극의 운동 방향과 속도에 선택적이며 그 일부는 전경과 배경의 상대적 운동에 반응하고 자극의 국소 운동 혹은 전체 운동에 대해 반응하기도 한다.^[38,41,42,43]

MT가 손상된 원숭이들은 운동 탐지 과제와 운동방향변별과제에 있어 수행의 결함을 보인다^[44,45] 인간의 경우, 시자극의 속도 변별과 일관성 있는 운동 지각의 장애가 있는 환자의 뇌 손상 부위를 MRI 스캔이나 PET 연구를 통해 확인한 결과 원숭이의 MT에 해당하는 대뇌 부위가 손상되었음을 보고한 연구^[46]가 있다. 시자극의 운

동 방향을 탐지하는 능력의 발달이 환경의 영향을 받는다는 보고^[46]도 있는데, 이에 따르면 밝은 불이 깜빡이는 (디스코 장의 strobe와 같은) 환경에서 성장한 고양이들은 빗살 무늬(grating)의 시자극을 탐지할 수 있는 역 수준은 정상 고양이들과 비슷하지만 시자극의 운동방향을 탐지하는 데는 약 10배의 명도 대비가 더 필요하였다. 이와 관련하여 제1차 시각 피질 내의 뉴런의 활동을 연구한 결과 strobe 환경에서 자란 고양이의 피질세포들이 운동방향에 대한 선택성이 거의 없었다!^[46] 이상의 원숭이와 고양이의 연구들에서 나온 결과는, 시각피질에서 운동방향을 탐지하는 뉴런들이 시각 운동의 시각에 밀접히 관련되어 있음을 나타낸다.

시각 운동 방향에 민감한 세포의 성질은 어떻게 생성되는가? 이것은 곧 어떻게 방향 탐지를 수행하는 계산이 가능한가의 물음이다. 광도 분포에 기초하여 운동을 탐지하는 기제에 대한 모델은 크게 두 가지로 분류될 수 있는데, 토끼 망막에서의 방향-선택적 망막절세포의 모델^[7]로 대표되는 상관 방식(correlation scheme)과 고양이 시각 피질의 단순 세포의 방향 탐지 모델^[46]로 대표되는 구배 방식(gradient scheme)이다.^[32]

III. 운동 방향 탐지 이론과 생물학적 타당성

Barlow와 Levick(1965)은 운동하는 시자극에 대한 토끼의 망막절세포의 반응을 측정하였다. 이 결과에 기초하여 세포의 방향 탐지 방식을 제안하였는데 그림 2는 이들이 제안한 내용을 보이고 있다. 광수용 세포 R1과 R2는 인접한 망막의 광도를 탐지하는데 R2의 출력은 시간적으로 조금 지연되어 R1의 출력을 감소시킨다. 만약 시자극이 R2에서 R1방향으로 움직이면 R2의 출력은 늦게 도달하는 R1의 출력과 상쇄되어 방향 탐지 뉴런은 활동하지 않으며, 그와 반대로 시자극이 만약 R1에서 R2의 방향으로 이동하면 R1의 출력은 나중에 도달하는 R2의 출력에 의해 상쇄되지 않고 방향 탐지 뉴런을 활성화시킨다. 따라서 뉴런의 활동을 통해 시자극의 운동 방향에 대한 정보를 알 수 있다. 이 방식은 망막상의 두 점의 광도 분포에 기초하여 상관을 구하는 과정이며 Reichardt(1961)에 의해 제안된 곤충 눈의 시각 운동 방향 탐지의 모델도 동일한 상관의 개념에 기초하고 있다. Barlow와 Levick 방식의 등가 전기 회로가 그후 제안되었으며,^[46] 시각 피질 세포의 방향 선택성을 설명하기 위해 확장되기도 하였다.^[27] Pennartz & van de Grind

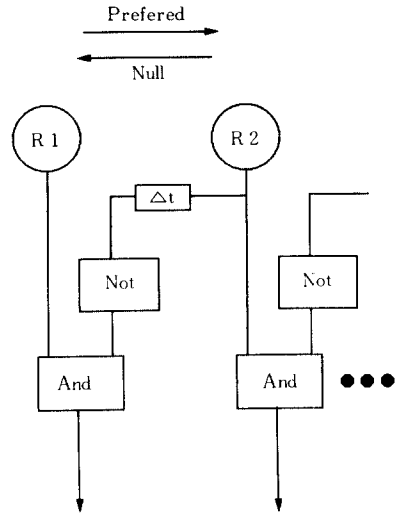


그림 2. Barlow와 Levick이 제안한 토끼 망막절 세포의 방향 탐지 모형

(1990)는 토끼 망막의 방향 탐지 과정에 관한 컴퓨터 모의 실험을 하였다.

구배 방식은 영상의 광도 분포의 공간적, 시간적 도함수의 비율에서 영상의 운동 속도를 구할 수 있음^[33]에 기초하고 있다. Marr와 Ullman(1981)은 이를 적용하여 고양이 시각 피질의 단순 세포의 방향 선택성이 생성되는 기제로 제안하였는데 그림3은 이 제안에 대한 설명이다.

Hubel과 Wiesel(1962)은 시각 피질의 단순 세포(simple cell)의 수용장 구조가 외측슬상체 뉴런들의 단순한 흥분적 수렴에 의해 생성된다고 제안하였다. Marr와 Ullman(1981)은 이에 기초하여 단순 세포에 의한 시각 운동의 방향 탐지가 어떻게 가능한 지를 계산적으로 제시하였다. 이 계산은 우선 기울기를 갖는 영-교차(zero-crossing, 시자극 광도 분포의 공간적 2차 도함수의 부호가 바뀌는 위치)의 부분을 탐지한 다음 운동의 부호(기울기에 직각인 두 방향)를 확립하는 과정이다. 그림 3은 시각 피질의 단순 세포의 수용장 구조가 생성되는 기제에 대한 Hubel과 Wiesel(1962)의 가설을 도식화한 것이다. 위에서 언급한 바와 같이 망막절 세포나 외측슬상체(lateral geniculate body)의 뉴런들은 동심원의 '중심-주위'의 수용장 구조를 가진다. On-중심 세포는 중심의 수용장에 국한되어 시자극의 광도가 증가할 때 맹렬히 반응하는 반면, off-중심 세포는 중심의 광도가 감소할 때 반응한다. 또한 on-중심 세포의 수용장의 '주위' 부분에 광도가 증가하면 세포의 활동은 억압되

며, 따라서 중심-주위 모두에 걸치는 크기의 시자극은 서로 상쇄되어 세포의 반응에 거의 영향을 미치지 않는다. 이러한 중심-주위의 상극 반응은 off-중심 세포도 마찬가지다. 시각 피질의 단순 세포들의 수용장 구조는 특정한 기울기(orientation)를 유지하면서 몇 개의 하부 수용장으로 이루어져 있다. Hubel과 Wiesel은 그림 3에서 보듯이 일정한 방식으로 이웃한 시공간을 보는 on-중심 외측슬상체 뉴런들이 동시에 한 피질 세포에 수렴하였을 때 단순 세포의 on-수용장(on subfield)이 생성되고, 같은 방식으로 off-중심 슬상체 세포들의 흥분적 수렴에 의해서 off-수용장(off-subfield)이 생성된다고 제안하였다. Marr와 Ullman(1981)은 on-중심과 off-중심 외측슬상체 세포 두 개의 출력이 AND 논리를 통해 수렴할 때 두 세포의 수용장 사이의 영-교차의 존재를 탐지할 수 있게 됨을 제안하였으며, 또한, Hubel과 Wiesel에 의해 제안되었던 것처럼 열을 이룬 수용장을 가진 외측슬상체 뉴런들이 피질의 한 단순 세포에 수렴할 때 단순 세포의 선호 기울기와 평행한 영-교차 선분(그림 3의 단순 세포 수용장 중앙을 가로 지르는 굵은 막대기)을 탐지할 수 있게 됨을 제안하였다. 즉 특정한 기울기를 유지하는 적선 선분에 대해 반응하게 된다. 2차 도함수의 시간에 대한 도함수는 영-교차의 운동 방향에 따라 부호가 바뀌게 되어 이 부호를 계산하는 것이 곧 운동 방향에 대한 정보를 얻는 것이다. 따라서 Marr와 Ull-

man에 의하면, 단순 세포가 시자극 운동의 특정 방향에 대해 선호 반응을 보이는 것은 on-중심과 off-중심의 수용장을 구성하는 요소들(X 유형 세포들)의 상호작용과, 광도 신호의 시간 변화를 탐지하는 요소(Y 유형 세포) 때문이다.

On-, off-수용장의 상호작용에 기초한 시각 방향 탐지의 방식이 계산론적으로는 성공적일 수 있으나, 시각 피질 세포의 방향 선호성이 on-, off-수용장의 상호작용에 의존하지 않는다는 생물학적 실험 결과들이 보고되었다. 연구에 화학 물질 APB를 주사하면 on-중심 경로의 활동이 선택적으로 억압되는데, 이 때 원숭이^[53]나 고양이^[54]의 시각 피질 세포들의 반응을 보면 수용장 내에 광도 증가를 가져오면서 움직이는 선분에 대한 반응은 사라지는 반면 광도의 감소를 가져오는 선분이 이동하는 방향에 대해 선택적으로 보이는 반응은 영향받지 않았다. 후자의 결과는 off-중심 경로만으로도 방향 선택성이 창조될 수 있음을 보이는 것이다. 또한 피질 세포의 하부 영역에서 도달하는 입력을 제거하여 원숭이^[55]나 고양이^[56]의 시각 피질 세포의 on-, off-수용장의 상호작용을 없애더라도 세포의 방향 선택성은 영향받지 않았다. Marr와 Ullman의 방식에서 영-교차의 존재를 탐지하는 세포는 X 유형 세포로 구성되어 있고, 영-교차의 탐지는 광도의 시간 변화를 탐지하는 세포와 더불어 운동 방향을 탐지하는데 필수적이다. 그러나, X 유형 세포에 해당하는 원숭이의 색체-대립세포 경로를 실험적으로 마비시켰을 때에도 운동 탐지 기능은 유지되기 때문에^[57], X 유형 세포가 영-교차의 존재를 탐지하는 것이 시각 운동 방향을 탐지하는데 필요한 조건이 아님을 알 수 있다. 그림 4는 Marr와 Ullman(1981)의 제안을 직접 검증한 필자의 실험 결과를 소개한 것이다.^[58]

만약 단순 세포의 운동 방향 선호성이 on-, off-수용장의 상호작용에 의한다면, on-, off-의 두 수용장 가운데 하나에 수렴되는 입력을 실험적으로 제거함으로써 하나의 수용장만을 남겼을 때 운동 방향 선호성은 상실될 것이다. 그림 4는 단일 뉴런의 특성과 각 실험 조건에서의 뉴런 활동을 보인 것이다. 이 뉴런은 그 세포체가 고양이 피질 영역 18의 상부층에 있는 단순 세포이면서 Clare-Bishop 영역에 축색을 내보내는 출력 뉴런으로 확인되었다. 그림 4의 (a)에 뉴런의 수용장의 위치와 크기 그리고 기울기가 표시되어 있다. '+' 표시는 고양이의 눈이 응시하고 있는 지점으로서 이 점을 기준으로 시공간의 좌표를 설정할 수 있다. 오른쪽 위에 회전 각도 1도의 크기가 표시되어 있다. 따라서 이 뉴런은 우측 시야 하단을 보고 있는 세포이다. 수용장은 on-, off-수

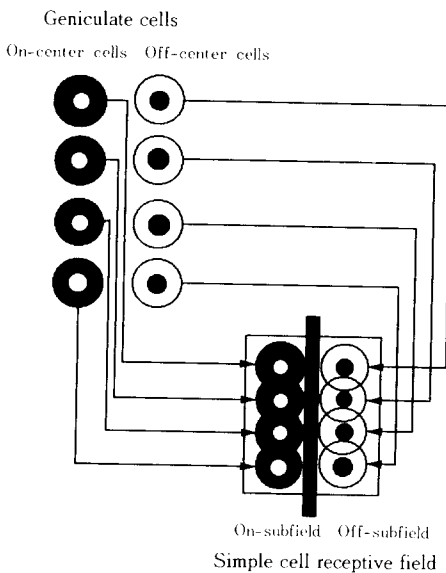


그림 3. 단순 세포의 수용장 구조의 생성

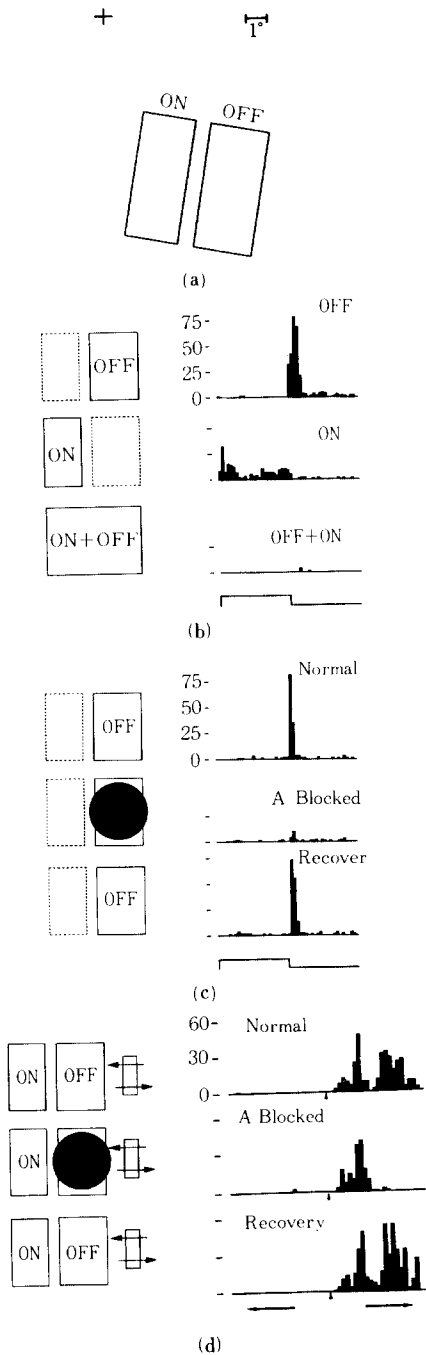


그림 4. 시각 피질의 단순 세포의 수용장 구조와 실험적 처치에 대한 반응

용장의 두 부분으로 구성되어 있다. 그림 4의 (b)는 이들 수용장에서 일어나는 광도의 증가와 감소가 뉴런의 활

동에 미치는 영향을 보이는 것이다. (b)의 왼쪽은 광도의 변화가 일어나는 위치와 크기를 나타내는 세가지 실험 조건이며 오른쪽의 그림들은 이 각 조건에 대한 세포의 반응을 histogram으로 보인 것이다. 오른쪽 하단에 광도의 증가와 감소가 일어나는 정방향과의 한 주기(1.3)를 표시하였다. 각 histogram은 자극 변화의 30 주기에 대한 반응을 합한 것이며 왼쪽의 0에서 75에 이르는 수들은 뉴런의 활동 전위의 수를 표시하고 있다. 두 수용장 가운데 먼저 off-수용장의 크기에 국한시켜 빛을 깜빡이면 (b)의 위의 경우) 빛이 꺼질 때는 반응하지 않고 빛이 꺼질 때 반응하는 것을 볼 수 있으며(이를 off-반응이라 부른다), on-수용장에 빛을 국한시켜 빛을 깜빡였을 때 (b)의 중간)에는, 증가한 빛에 대해 지속적인 반응(on-반응)을 보임을 볼 수 있다. 또한 두 수용장 모두에 걸쳐 광도가 변할 때 (b)의 아래의 경우), on-, off-반응이 서로 상쇄되어 뉴런은 반응하지 않는다. 그림(b)는 이 세포가 전형적인 단순 세포임을 나타낸다.^[25]

그림 4의 (c)는 위의 단순 세포의 두 수용장 가운데 off-수용장에 신호를 전달하는 외측슬상체를 일시적으로 마비시켰을 때 관찰되는 세포의 off 반응을 보인 것이다. 외측슬상체 뉴런들은 망막절 세포와 화학적 시냅스를 통해서 신호를 전달 받는데 외측슬상체에 코발트 이온(Co⁺⁺)을 주사하면 시냅스 전달 과정에서 필수적인 칼슘 이온(Ca⁺⁺)과 경쟁하여 Ca⁺⁺의 세포내 유입이 차단되고 그 결과로 망막절과 외측슬상체 간의 시냅스 전달도 차단된다.^[26] 즉 시각 피질로의 시각 정보 전달이 불가능해진다. 그림 4의 (c)에 보이는 세가지 실험 조건 가운데 위편의 경우는 정상적인 off 반응을 보이고 있다. 중간의 경우는 외측슬상체의 한 층(A층)의 일부분에 코발트를 주사하여 시냅스 전달을 차단한 경우를 보이는데 이 때 차단된 부위를 off-수용장의 위치와 크기에 상대적으로 표시한 것이 검은 원에 해당한다. Off-반응은 사라졌으며, 주사의 효과가 시간이 지남에 따라 소멸되어 외측슬상체가 회복되었을 때의 off-반응이 따라서 회복된 것이 아래에 제시되어 있다. (c)에 예시한 실험적 기법은 단순 세포의 수용장 가운데 하나를 선택적으로 마비시킬 수 있음을 보이는데 이를 이용하여 뉴런의 시각 운동 방향 탐지가 on-, off-수용장의 상호작용을 필요로 하는지 여부를 검증할 수 있다. 이를 검증한 결과가 그림 4의 (d)에 제시되어 있다. 이 실험에 사용된 자극은 수용장의 축과 평행한 기울기를 가진(즉, 영-교차의 기울기와 동일한) 빛 자극이 on-, off 수용장을 가로 질러 일정한 속도로 왕복 운동을 하는 것이다. 자극의 운동 방향(오른편 하단에 표시)에 대한 세포의

반응이 histogram에 제시되어 있다. 각 histogram의 중간에 표시한 화살표 머리는 자극의 운동 방향이 바뀌는 시간/지점을 나타낸다. 자극이 오른쪽으로 운동할 때 세포는 강한 반응을 보이는 반면 왼쪽으로 운동할 때는 전혀 반응을 보이지 않아서 뚜렷한 방향 선택성을 보인다. (c)의 방법에 따라 off 수용장을 마비시켰을 때(중간의 경우) 세포는 off 수용장에서 기원하는 반응을 상실하였지만 on 수용장만으로도 여전히 방향 선택적이다. 세 histogram 가운데 아래편에 표시한 반응은 마비 효과로부터 회복한 후의 반응을 보인다. 이 실험은 단순 세포의 방향 선택성이 on, off 수용장 간의 상호작용에 의존하지 않음을 보인다.

시각 피질 세포의 방향 선택성은 어떠한 실험적 처치에 의해 사라지는가? 시자극의 기울기나 운동 방향에 대해 시각 피질 세포들이 보이는 선택성은 끈질기게 유지되는 성질로서 세포의 입력을 제거하여 세포의 반응 자체를 점점 사라지게 할때, 최후의 한 활동 전위까지도 이러한 반응 특성은 유지되고 있는 듯이 보인다.^[6] 세포의 입력 거의 전부를 제거하더라도 선택성은 사라지지 않는다. 뉴런의 운동 방향 선택성을 수정하는 데 있어서 그 동안의 가장 성공적인 실험적 처치는 억제적 입력을 제거하는 방법이었다. 고양이 시각 피질에서,^{[6],[7]} 토끼 망막에서,^[8] 거북이 망막에서,^[9] 파리의 시신경절에서,^[10] 억제적 전달물질(GABA)의 작용을 차단하는 약물을 처치하면 방향 선택적 뉴런의 특성이 사라졌다. Marr와 Ullman의 방식(1981)에서는 억제적 입력의 역할이 간과되고 있다.

IV. 시각 운동 탐지의 문제

시공간을 분할하여 국소 광도 분포에만 관여하는 요소들의 반응으로부터 시자극의 통합된 운동을 성공적으로 탐지하기 위해서 시각계가 해결해야 할 대표적인 과제로 두가지를 생각할 수 있다. 실제 운동을 상대 운동으로부터 구별하는 과제와 '구멍 문제(aperture problem)'를 해결하는 것이다. 시각 신경계를 구성하는 뉴런들의 반응으로부터 이 문제들이 해결되고 있음을 알 수 있다.

원숭이 시각 피질의 영역 가운데 V3A의 뉴런들은 안구운동에 의한 자극의 운동성과 자극의 실제 운동에 의한 운동성을 구별하여 반응하였으며 V3A에 있는 뉴런들의 40%가 실제 운동에 대해 반응하는 세포들이었다.^[3a] 또한 영역 MT의 뉴런 가운데 일부도 전경과 배

경을 구성하는 시자극의 상대적 운동에 대해 반응하였다.^[11] 조류의 경우에도 시각 자극의 실제 운동과 자기 운동을 구별하여 처리하는 독립적 경로가 있는 듯하다.^[12] 상대 운동을 실제 운동으로부터 구별하는 데는 자기 운동의 정보를 통합함으로써 가능하다. 안구의 고정이나 운동에 관련한 신호는 뇌의 도처에서 발견되는데,^[13] 안구 운동의 정보가 억제적 연결을 통해 운동 탐지 뉴런에 입력되면 바로 실제-운동 세포의 반응을 생성할 수 있기 때문에 안구 운동의 정보를 통합하는 것이 실제-운동을 알아내는 기제로 확립될 가능성이 크다. 안구의 운동과 더불어 머리의 움직임에 관한 신호도 이러한 세포들의 억제적 입력으로 작용할 소지가 크며 이러한 입력들이 자기 운동에 의해 야기되는 운동 지각의 문제를 해결하는 한 방식으로 생각된다. 성공적인 운동 탐지는 망막 영상의 움직임 만큼이나 안구 움직임에 관한 정보에 의존하고 있다. 안구의 운동 여부에 따라, 망막의 정지된 영상을 운동하는 것으로 해석해야 하거나, 혹은 운동하는 영상을 정지한 것으로 해석해야 한다.

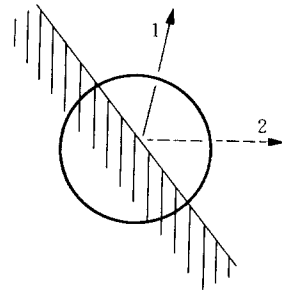


그림 5. 구멍 문제

시각 신경계의 초기 단계를 구성하는 뉴런들의 수용장의 크기는 시공간의 일부에 지나지 않으며, 운동하는 시자극 패턴의 일부분에 대해서만 관여한다. 이는 흡사 조그만 구멍을 통해 움직이는 물체의 일부분을 보는 것과 같다. 이 경우, 뉴런이 탐지하는 국소적 시자극의 운동은 시자극의 통합된 운동과 동일하지 않을 수 있는데 이것을 '구멍 문제(aperture problem)'라 부른다. 그림 5는 이 문제를 보이고 있다. 막대가 이동하는 것을 조그만 구멍을 통해 보면, 막대가 실제로 1의 방향으로 움직이거나 혹은 2의 방향으로 움직여도, 항상 막대의 기울기에 직각인 방향으로 운동하는 것으로 보인다. 시간에 따라 변하는 영상에 대해 부분적인 정보만 제공되



그림 6. 운동하는 두 빗살 무늬가 합성되어 만들어지는 격자 무늬의 새로운 운동 방향

기 때문이다.^[49,67] 조그만 수용장을 가지는 초기 시각 신경계의 뉴런들은 이 구멍 문제에 직면한다. 따라서 전체 영상의 운동을 탐지하기 위해서는 구멍문제를 해결하는 다음 단계의 계산이 요구되며 이는 운동 방향의 탐지가 두 단계에 의해 이루어짐을 시사한다. 이 두 단계 이론은 처음 Adelson과 Movshon(1982)에 의해 제안되고 그 후 정신물리학적 실험을 통해 지지되었다.^[72]

그림 6은 Adelson과 Movshon(1982)이 사용한 자극 패턴이다. 왼편과 중앙의 빗살 무늬는, 표시된 각각의 화살표 방향으로 운동하고 운동의 방향은 빗살 무늬와 직각을 이룬다. 운동하는 이 두 무늬가 포개어져서 만들어지는 격자 무늬의 운동은 곧바로 위로 향하는 것으로 보인다. 왼중이로 하여금 이 패턴을 보게 하고 시각 피질의 뉴런의 활동을 관찰한 보고들은 운동 방향의 탐지에 관한 두 단계 이론과 관련하여 실로 시사적이다. 제1차 시각 영역의 방향 선택적 뉴런은 한 빗살 무늬의 국소 운동에 대해 반응하면서 다른 빗살 무늬의 존재에 영향 받지 않는다.^[60] 빗살의 기울기가 뉴런이 선호하는 기울기와 동일하면서 기울기에 직각으로 이동하는 영상에 대해 반응하기 때문이다. 그러나 MT 영역의 일부 뉴런은 격자 패턴 전체의 운동 방향에 가장 강한 반응을 보였다.^[69,51] 이 뉴런들은 패턴의 실제 운동 방향을 탐지고 있다. MT 영역 뉴런들의 수용장의 평균 크기는 V1 뉴런들의 수용장의 크기에 비해 100배 가량 크며^[21], V1에서 MT에 이르는 직접적 연결이 해부학적으로 존재한다.^[77] 따라서, 개개 빗살의 운동에 관한 정보는 시각 피질에서 운동 정보를 처리하는 첫째 단계(V1)에서 추출되며 이 운동 정보들은 다음 단계(MT)에서 통합되어 운동 속도와 방향에 있어서 개개 빗살과는 다른 격자의 운동이 탐지되는 듯하다.

빗살 무늬의 통합에 관련한 신경생리학적 연구와는 별도로, 정신물리학적 연구들은 이 통합의 과정에 관련된 변수들을 보고하고 있다. 빗살의 통합 과정은 공간 빈도(spatial frequency), 대비(contrast), 깊이(depth), 지각적 투명도(perceptual transparency), 색채^[1,2,63,29,4]

등의 영상 분할 단서에 밀접히 의존하여 두 빗살 무늬가 이러한 단서들에 있어서 차이가 있으면 두 빗살 무늬의 운동은 통합되지 않고 독립적으로 운동하는 것으로 지각된다. 통합 패턴을 탐지하는 최소 조건을 찾는 시도가 있었으며,^[60] 구멍 문제와 관련하여 세포의 반응을 통해 기울기와 방향의 정보를 분리해 내는 계산론적인 기법들이 소개되었다.^[74,76]

V. 결 론

뇌를 정보처리 기관으로 간주하면, 그 구성 요소인 뉴런은 정보의 표상, 처리, 변환 등의 계산을 수행하는 것으로 볼 수 있다. 뉴런들이 수행하는 계산의 방식은 오랜 진화를 통해서 그 성공적인 작동이 증명된 것으로서 계산의 모델을 뇌에서 구하려는 노력은 지극히 당연하다. 이 글에서는, 시각 운동의 방향탐지 기제를 이해하는데 있어서, 그리고 실제 성공적일 수 있는 계산의 방식을 구현하는데 있어서, 계산론적 접근과 심리학적 실험들이 유익함을 보이고자 하였다.

현재 시각 피질에서 운동을 탐지하는 신경 기제는 정확히 확립되어 있지 않으나 계산론적 성공과는 별도로, 생물학적 실험의 결과들을 계산적으로 단순한 상반 방식을 더 지지하고 있다. Marr와 Ullman의 구배 방식에 입각한 시각 운동 탐지 기제는 Hubel과 Wiesel의 위계이론에 기초한 것으로서 전적으로 외측상체의 흥분적 입력에 의존하면서, Hubel과 Wiesel의 위계이론과 마찬가지로 억제적 입력의 중요성을 간과하고 있다. 정확한 기제에 대한 생물학적 연구와 이를 토대로 한 새로운 모델 확립의 시도가 요구된다.

* 사의

이 글을 읽고 오류를 지적해준 정수영, 이대열에 감사한다.

參 考 文 獻

- [1] Adelson, E.H. & Movshon, J.A., "Phenomenal coherence of moving visual patterns", Nature, vol. 300, pp.523-525, 1982.
- [2] Adelson, E. H. & Movshon, J.A., J. Opt. Soc. Am., vol. 1, p.1266, 1984.
- [3] Albright, T.D., "Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque",

- J. Neurophysiology, vol. 52, pp.1106-1130, 1984.
- [4] Albright, T.D., "Color and the integration of motion signals", Trends in Neuroscience, vol. 14, pp.266-269, 1991.
- [5] Ariel, M. & Adolph, A.R., "Neurotransmitter inputs to directionally sensitive turtle retinal ganglion cells", J. Neurophysiology, vol. 54, pp.1123-1143, 1985.
- [6] Ariel, M. & Daw, N.W., "Pharmacological analysis of directionally sensitive rabbit retinal ganglion cells", J. Physiology, vol. 324, pp.161-185, 1982.
- [7] Barlow, H.B. & Levick, R.W., "The mechanism of directional selectivity in the rabbit's retina", J. Physiology, vol. 173, pp.477-504, 1965.
- [8] Bizzi, E., "Discharge of frontal eye field of neurons during saccadic and following eye movements in unanesthetized monkeys", Exp. Brain Res., vol. 6, pp.69-80, 1968.
- [9] Bülthoff, H. & Bülthoff, I., "GABA-antagonist inverts movement and object detection in flies", Brain Res., 1986.
- [10] Caldwell, J.H., Daw, N.W. & Wyatt, H.J., "Effects of picrotoxin and strychnine on rabbit retinal ganglion cells: Lateral interactions for cells with more complex receptive fields", J. Physiology, vol. 276, pp.277-298, 1978.
- [11] DeMonasterio, F.M. & Gouras, P., "Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina", J. Physiology, vol. 251, pp.167-195, 1975.
- [12] DeMonasterio, F.M., Gouras, P. & Tolhurst, D.J., "Trichromatic colour opponency in ganglion cells of the rhesus monkey retina", J. Physiology, vol. 241, pp.197-216, 1975.
- [13] Dreher, B., Fukuda, Y. & Rodieck, R.W., "Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates", J. Physiology, vol. 258, pp.433-452, 1976.
- [14] Enroth-Cugell, C. & Robson, J.G., "The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat", J. Physiology, vol. 187, pp.517-552, 1966.
- [15] Felleman, D.J. & Kaas, J.H., "Receptive-field properties of neurons in middle temporal visual area (MT) of owl monkeys", J. Neurophysiology, vol. 52, pp.488-513, 1984.
- [16] Frost, B.J., "Moving background patterns alter directionally specific responses of pigeon tectal neurons", Brain Research, vol. 151, pp.599-603, 1978.
- [17] Frost, B.J. & Nakayama, K., "Single visual neurons code opposing motion independent of direction", Science, vol. 220, pp.744-745, 1983.
- [18] Frost, B.J., Scilley, P.L. & Wong, S.C.P., "Moving background patterns reveal double opponency of directionally specific pigeon tectal neurons", Exp. Brain Res., vol. 43, pp.173-185, 1981.
- [19] Frost, B.J., Wylie, D.R. & Wang, Y.-C., "The processing of object and self-motion in the tectofugal and accessory optic pathways of birds", Vision Res., vol. 30, pp.1677-1688, 1990.
- [20] Galletti, C., Battaglini, P.P. & Fattori, P., "'Real-motion' cells in area V3A of macaque visual cortex", Exp. Brain Res., vol. 82, pp.67-76, 1990.
- [21] Gattass, R. & Gross, C.G., "Visual topography of striate projection zone(MT) in posterior superior temporal sulcus of the macaque", J. Neurophysiology, vol. 46, pp.621-638, 1981.
- [22] Gizzi, M.S., Katz, E., Schumer, R.A. & Movshon, J.A., "Selectivity for orientation and direction of motion of single neurons in cat striate and extrastriate visual cortex", J. Neurophysiol., vol. 63, pp.1529-1543, 1990.
- [23] Goodwin, A.W., Henry, G.H. & Bishop, P.O., "Direction selectivity of simple striate cells: Properties and mechanism", J. Neurophysiology, vol. 38, pp.1524-1540, 1975.
- [24] Hildreth, E.C. & Koch, C., "The analysis of visual motion: From computational theory to neuronal mechanisms", Annual Review of Neuroscience, vol. 10, pp.477-533, 1987.
- [25] Hubel, D.H. & Wiesel, T.N., "Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex", J. Physiology, vol. 160, pp.106-154, 1962.
- [26] Hubel, D.H. & Wiesel, T.N., "Laminar and columnar distribution of geniculocortical fibers in the macaque monkey", J. Comparative Neurology, vol.

- 146, pp.421-450, 1972.
- [27] Koch, C. & Poggio, T., "The synaptic veto mechanism : Does it underlie direction and orientation selectivity in the visual cortex? In *Models of the Visual Cortex*", Rose, D. & Dobson, V.(Eds.) Sussex : Wiley, 1985.
- [28] Komatsu, H. & Wurtz, R.H., "Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements: I. Localization and visual properties of neurons", *J. Neurophysiol.*, vol. 60, pp.580-603, 1988.
- [29] Krauskopf, J. & Farell, B., "Influence of color on the perception of coherent motion", *Nature*, vol. 300, pp.523-525, 1990.
- [30] Lee, C., "Organization of the Clare-Bishop area of cat visual cortex", Ph.D. Thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign, 1986.
- [31] Limb, J.O. & Murphy, J.A., "Estimating the velocity of moving images in television signals", *Comput. Graph. Image Proc.*, vol. 4, pp.311-327, 1975.
- [32] Lisberger, S.G., Morris, E.J. & Tychsen, L., "Visual motion processing and sensory-motor integration for smooth pursuit eye movements", *Ann. Rev. Neurosci.*, vol. 10, pp.97-129, 1987.
- [33] Livingstone, M. & Hubel, D., "Segregation of form, color, movement, and depth : anatomy, physiology, and perception", *Science*, vol. 240, pp.740-749, 1988.
- [34] Malpeli, J. G., "Activity of cells in area 17 of the cat in absence of input from layer A of the lateral geniculate nucleus", *J. Neurophysiology*, vol. 49, pp.595-610, 1983.
- [35] Malpeli, J.G., Schiller, P.H. & Colby, C.L.J., "Response properties of single cells in monkey striate cortex during reversible inactivation of individual lateral geniculate laminae", *J. Neurophysiology*, vol. 46, pp.1102-1119, 1981.
- [36] Marr, D. & Ullman, S., "Directional selectivity and its use in early visual processing", *Proceedings of the Royal Society of London(Series B)*, vol. 211, pp.151-180, 1981.
- [37] Maunsell, J.H.R. & Newsome, W.T., "Visual processing in monkey extrastriate cortex", *Annual Review of Neuroscience*, vol. 10, pp.363-401, 1987.
- [38] Maunsell, J.H.R. & Van Essen, D.C., "Functional properties of neurons in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey : I. Selectivity for stimulus direction, speed and orientation", *J. Neurophysiology*, vol. 49, pp.1127-1147, 1983.
- [39] Merigan, W.H., Byrne, C.E. & Maunsell, J., "Role of the magnocellular pathway in primate vision", *Society for neuroscience Abstracts*, vol. 15, p.1256, 1989.
- [40] Movshon, J.A., Adelson, E.H., Gizzi, M.S. & Newsome, W.T., "The analysis of moving visual patterns. In *Pattern Recognition Mechanisms*, Chagas, C., Gattas, R. & Gross, C.G.(Eds.), New York, Springer-Verlag, 1986.
- [41] Murray, I., MacCana, F. & Kulikowski, J.J., "Contribution of two movement detecting mechanisms to central and peripheral vision", *Vision Res.*, vol. 23, pp.151-159, 1983.
- [42] Mustari, M.J., Fuchs, A.F., Langer, T.P., Kaneko, C. & Wallman, J., "The role of the primate lateral terminal nucleus in visuomotor behavior", In : Hicks, T.P., Benedeck, G.(Eds), *Vision within extrageniculate-striate system. Progress in Brain Research*, vol. 75, pp.121-128, 1988.
- [43] Nawrot, M. & Blake, R., "Neural integration of information specifying structure from stereopsis & motion", *Science*, vol. 244, pp.716-718, 1989.
- [44] Newsome, W.T. & Pare, E.B., "MT lesions impair discrimination of direction in a stochastic motion display", *Neuroscience Abstr.*, vol. 12, p.1369, 1986.
- [45] Ohmi, M. & Haward, I.P., "Effect of stationary objects on illusory forward self-motion induced by a looming display", *Perception*, vol. 17, pp.5-12, 1988.
- [46] Pasternak, T., Schumer, R.A., Gizzi, M.S. & Movshon, J.A., "Abolition of visual cortical direction selectivity affects visual behavior in cats", *Experimental Brain Research*, vol. 61, pp.214-217, 1985.
- [47] Pennartz, C.M.A. & van de Grind, W.A., "Simulation of movement detection by direction-selective ganglion cells in the rabbit and squirrel retina", *Vision Research*, vol. 30, pp.1223-1234, 1990.
- [48] Reichardt, W., "Autocorrelation, a principle for the

- evaluation of sensory information by the central nervous system", In *Sensory Communication*. Rosenblith, W.(Ed.), Cambridge, MIT Press, 1961.
- [49] Reichardt, W. & Egelhaaf, M., "Movement detectors provide sufficient information for local computation of the 2D-velocity field", *Naturwissenschaften*, vol. 75, pp.313-315, 1988.
- [50] Rodieck, R.W., "Visual pathways", *Annual Review of Neuroscience*, vol. 2, pp.193-225, 1979.
- [51] Rodman, H.R. & Albright, T.D., "Single-unit analysis of pattern motion selective properties in the middle temporal visual area (MT)", *Experimental Brain Research*, vol. 75, pp.53-64, 1989.
- [52] Saito, H., Tanaka, K., Isono, H., Yasuda, M. & Mikami, A., "Directionally selective response of cells in the middle temporal area(MT) of the macaque monkey to the movement of equiluminous opponent color stimuli", *Exp. Brain Res.*, vol. 75, pp.1-14, 1989.
- [53] Schiller, P.H., "Central connections of the retinal ON and OFF pathways", *Nature*, vol. 297, pp.580-583, 1982.
- [54] Schiller, P.H. & Logothetis, N.K., "The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system", *Trends in Neuroscience*, vol. 13, pp.392-398, 1990.
- [55] Schiller, P.H., Logothetis, N.K. & Charles, E.R., *Nature*, vol. 343, pp.68-70, 1989.
- [56] Schwark, H.D., Malpeli, J.G., Weyand, T.G. & Lee, C., "Cat area 17. II. Response properties of infragranular neurons in the absence of supragranular layer activity", *J. Neurophysiology*, vol. 56, pp.1074-1087, 1986.
- [57] Sherk, H. & Horton, J.C., "Receptive-field properties in the cat's area 17 in the absence of on-center geniculate input", *J. Neuroscience*, vol. 4, pp.374-380, 1984.
- [58] Sherman, S.M., Wilson, J.R., Kass, J.H. & Webb, S.V., "X-and Y-cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the owl monkey(*Aotus trivirgatus*)", *Science*, vol. 192, pp.457-477, 1976.
- [59] Siegel, R.M. & Andersen, R.A., "Perception of three-dimensional structure from motion in monkey and man", *Nature*, vol. 331, pp.259-261, 1988.
- [60] Siegel, R.M. & Anderson, R.A., "Motion perceptual deficits following ibotonic acid lesions of the middle temporal area(MT) in the behaving monkey", *Neuroscience Abstr.*, vol. 12, p.1183, 1986.
- [61] Sillito, A.M., "Inhibitory processes underlying the directional specificity of simple, complex and hypercomplex cells in the cat's visual cortex", *J. Physiology*, vol. 271, pp.669-720, 1977.
- [62] Sillito, A.M., Kemp, J.A., Milson, J.A. & Berardi, N., "A re-evaluation of the mechanism underlying simple cell orientation selectivity", *Brain Research*, vol. 194, pp.517-520, 1980.
- [63] Stoner, G.R., Albright, T.D. & Ramachandran, V.S., "Transparency and coherence in human motion perception", *Nature*, vol. 344, pp.153-155, 1990.
- [64] Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H., Yukie, M., Fukada, Y. & Iwai, E., "Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey", *J. Neuroscience*, vol. 6, pp.134-144, 1986.
- [65] Thier, P., Köhler, W. & Büttner, U.W., "Neuronal activity in the dorsolateral pontine nucleus of the alert monkey modulated by visual stimuli and eye movements", *Exp. Brain Res.*, vol. 70, pp.496-512, 1988.
- [66] Torre, V. & Poggio, T., "A synaptic mechanism possibly underlying directional selectivity to motion", *Proceedings of Royal Society of London (Series B)*, vol. 202, pp.409-416, 1978.
- [67] Uras, S., Girosi, F., Verri, A. & Torre, V., "A computational approach to motion perception", *Biological Cybernetics*, vol. 60, pp.79-87, 1989.
- [68] Vaina, L.M., LeMay, M., Choi, A., Kemper, T. & Bienfang, D., "Visual motion analysis with impaired speed perception: psychophysical and anatomical studies in humans", *Society for Neuroscience Abstracts*, vol. 15, p. 1256, 1989.
- [69] Van den Berg, A.V. & van de Grind, W.A., "Conditions for the detection of coherent motion", *Vision Research*, vol. 31, pp.1039-1051, 1991.
- [70] Van Essen, D.C., Felleman, D.J., De Yoe, E.A., Olavarria, J. & Knierim, J. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* vol. 55, 1990.

[71] Wallach, H. & O'Connell, D.N., "The kinetic depth effect", J. Exp. Psychol., vol.45, pp.205-217, 1953.


[72] Welch, L., "The perception of moving plaids reveals two motion-processing stages", Nature, vol. 335, pp.734-736, 1989.

[73] Wiesel, T.N. & Hubel, D.H., "Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey", J. Neurophysiology, vol. 29, pp.1115-1156, 1966.

[74] Wörgötter, F. & Eysel U.Th., "Quantitative determination of orientational and direction components in the response of visual cortical cells to moving stimuli", Biol. Cybern., vol. 57, pp.349-355, 1987.

[75] Zeki, S. & Shipp, S., "The functional logic of cortical connections", Nature, vol. 335, pp.311-317, 1988.

[76] Zhang, J., "How to unconfound the directional and orientational information in visual neuron's response", Biol. Cybern., vol. 63, pp.135-142, 1990.

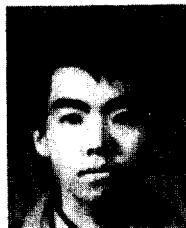
[77] Zihl, J., von Cramon, D. & Mai, N., "Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage", Brain, vol. 106, pp.313-340, 1983. 

筆者紹介



李 春 吉
 1954年 2月 27日生
 1977年 서울대학교 심리학과 (학사)
 1986年 University of Illinois at Urbana-Champaign, 심리학 (박사)
 1987年 University of Alabama 생물리학 및 생리학과 (PostDoc.)

1977年~1981年 해군사관학교 교관
 1988年~현재 서울대학교 사회과학대학 심리학과 조교수



金 楨 勳
 1969年 8月 5日生
 1991年 서울대학교 심리학과 (학사)
 1991年 10月 현재 서울대학교 대학원 심리학과 (석사과정)