

## 고양이 시각 피질 영역 18 세포에서 관찰되는 안구운동과 관련한 활동의 종류와 시기

박정현 · 이춘길

서울대학교 심리학과

고양이 시각 피질 영역 18의 세포들이 안구 운동과 관련하여 보이는 활동을 분석하였다. 연구된 세포군(n=58)의 92%에서 안구 운동과 관련된 활동이 관찰되었으며 이 활동들은 활동 전위 발생 빈도의 증가(86%), 억제(3%), 안구 위치에 비례한 변화(3%), 등의 유형으로 분류될 수 있었다. 영역 17에서 안구운동과 관련하여 활동 증가를 보이는 세포의 비율이 68%이고 활동 감소의 비율이 28%임을 보고한 선행 연구와 비교할 때 영역 18의 경우, 안구 운동과 관련하여 활동이 증가되는 세포의 비율은 상대적으로 높았고 활동 감소의 비율은 미미하였다. 안구 운동에 따른 활동 증가는 흔히 두 성분으로 구성되었는데, 첫째 성분은 빛 조건에서만 나타나고 암흑 조건에서는 사라져 안구 운동에 의해 유발된 시각적 재입력을 반영하는 성분이었다. 활동 증가의 두 번째 성분의 반응 시기는 암흑 조건에서 관찰된 안구 운동과 관련한 활동의 반응 시기와 차이가 없었으므로 이 성분은 안구 운동 명령 자체와 관련되어 있을 가능성이 있다. 이 결과는 시각 피질 영역 18의 세포들이 시각 입력 외에도 안구의 운동 혹은 위치에 관한 정보를 광범하게 수렴하고 있음을 나타내며 이 정보를 영역 17과 다른 방식으로 사용하고 있음을 시사한다.

고양이의 시각 신경계를 구성하는 신경세포들의 일부는 안구 운동과 관련한 활동을 보인다는 결과들이 보고되었다. 고양이가 암흑 속에서 자발적으로 도약 안구 운동(saccade)을 하는 것과 관련하여 외측 슬상체와(Corazza와 Lombroso, 1971), 시각 피질에서(Noda, Freeman 및 Creutzfeldt, 1972; Orban 과 Callens, 1974; Toyama 등, 1984) 신경세포들

의 활동 수준이 변화하는 것이 보고되었으며 안구의 위치에 따라서 외측 슬상체와(Lal과 Friedlander, 1990; Lee와 Malpeli, 1994), 시각 피질에서(Weyand와 Malpeli, 1993) 활동이 변하는 것이 보고되었다. 이 연구들은 안구 운동에 관한 정보가 시각 신경계에 입력되고 있음을 나타내며 시각계에 입력된 안구 운동의 정보의 한 용도는 시자극의 공간적 관계

를 정립하는데 사용되는 것으로 알려져 왔다. Andersen, Essick 및 Siegel(1985)은 원숭이의 후두정피질(posterior parietal cortex)의 세포들의 활동은 안구의 위치에 따라 변하여, 자극의 공간적 위치 (머리를 기준하여)를 복원하기 위하여 영상의 망막에서의 위치에 관한 정보에 머리를 기준으로 한 안구의 위치에 관한 정보가 통합되고 있음을 밝혔다. 또한 Duhamel, Colby 및 Goldberg(1992)는 후두정피질의 세포들의 수용장 위치가 안구 운동의 직전에 일시적으로 변하여 안구 운동에 따른 망막좌표가 이동하는 효과를 감안함으로써 자극과 지각자의 공간적 관계를 지속적으로 유지시키는데 사용되고 있음을 시사하였다.

고양이 시각 피질에서 안구 운동 정보가 통합되는 방식에 대한 중요한 결과는 Toyama, Komatsu 및 Shibuki(1984)의 실험에서 얻어졌다. 이들은 영역 17에서 시각 자극이 존재할 때 자발적인 안구 운동에 따라 활동이 증가하는 세포(68%)와 활동이 감소하는 세포(28%)를 관찰하고, 이 세포들의 활동을, 안구가 고정된 상태에서 시자극을 움직여 안구가 움직일 때 발생하는 망막상의 변화와 똑같은 시각적 결과를 유발시켜 이에 대한 반응과 비교하였다. 그 결과 안구 운동 후 활동이 감소되는 세포의 경우, 시자극의 움직임에 대해 반응했을 경우와 실제로 안구 운동을 하였을 경우간에 반응 시간과 활동의 크기에서 차이가 없었다. 안구 운동 후 활동이 증가되는 세포는 흔히 두 부분으로 구성된 활동을 보이는데, 안구를 고정시킨 상태에서 시자극의 움직임에 대한 반응은 안구 운동후 증가되는 활동의 첫 번째 성분과 유사한 반응 시간을 보였다. 또한 시각 패턴이 존재할 때 안구 운동 후 활동이 증가되는 세포의 활동은 그 안구 운동의

여러 측정치들과 밀접하게 상관되는데, 암흑 속에서는 그 상관이 완전히 사라졌다. 따라서 안구 운동 후의 활동 감소와 증가된 활동의 빠른 활동 부분이 안구 운동결과 발생된 시각 자극의 재입력(visual reafference)에 의한 것이라 시사되었다.

시각 피질의 각 영역은 세포의 활동 특성, 해부학적 입출력 패턴에 있어서 차이를 보임이 알려져 왔다 (Zeki, 1980; Maunsell과 Van Essen, 1983). 시각정보를 시각 피질 영역에 전달하는 망막-외측슬상체-피질 체계는 몇 개의 하부 체계로 이루어져서 각 하부체계는 전달 속도, 수용장 특성 등에서 차이를 보인다 (Lennie, 1980). 따라서 안구 운동과 관련한 시각 재입력 신호는 영역에 따라 도달하는 시간이 다를 것으로 예상된다. 영역 18은 영역 17에 비해 전달 속도가 빠른 Y 세포 입력을 더 많이 통합하는 바, 안구 운동과 관련한 시각적 재입력이 관찰되는 반응 시간이 일차시각 영역 보다 빠를 것으로 예상된다. 본 연구는 마취, 마비되지 않은 완전한 각성 상태 고양이의 시각 피질의 영역 18에서 동물이 자발적 안구 운동을 할 때 시각 피질 세포의 활동과 안구 운동을 관찰한 것이다. 안구 운동 정보가 어떤 방식으로 통합되는지를 이해하기 위해서 관련 활동의 유형을 살피고, 안구 운동 관련활동의 구성성분을 분석하여 그 반응 시간을 선행 연구(Toyama 등, 1984)에서 보고된 영역 17의 결과와 비교하였다.

## 방 법

### 피험동물

성장한 두 마리의 고양이를 피험동물로 사

용하였다. 한 마리(MB)는 수컷으로 체중은 2.5kg 이었고, 다른 하나(YG)는 암컷이며 체중은 3kg이었다.

### 안구 위치의 측정

안구의 위치는 공막 탐지 코일(scleral search coil) 기법으로 측정하였다. Robinson (1963)에 의해 처음 고안된 이 기법은 자장 내에 위치한 코일에 유도된 전류의 양은 자장의 축과 코일이 이루는 각도의 cosine 값에 비례한다는 원리를 이용한 것이다. 이를 위하여 동물의 안구에 탐지 코일을 부착하고 고정판을 머리에 부착하는 수술을 하였다. 마취 하에서 (sodium thiopental, 2.5mg/kg/h), 테플론으로 절연된 40G 스텐레스 강선(Cooper Wire Co., California, #AS632)을 직경 22mm의 원형으로 세 바퀴 감아 만든 탐지 코일(저항은 MB, YG 각각 34, 56 $\Omega$ )을 Judge, Richmond 및 Chu(1980)의 방법에 따라 안구 주위의 공막(sclera)과 안구막(conjunctiva) 사이에 부착시켰다. 이 수술과 동시에 스텐레스강으로 제작된 고정판을 두개골의 중앙에 나사와 치과용 시멘트를 사용하여 부착시켰다. 이 고정판은 실험 중 통증을 유발하지 않고 고양이 머리 고정하기 위한 것이었다.

### 세포 활동의 기록

첫 번째 수술에서 동물이 회복하고 난 후 장기간에 걸쳐 세포 활동을 측정하기 위해 두 번째 수술이 이루어 졌다. 전신 마취 하에서 (Ketamine hydrochloride), 동물의 두개골에, 구멍의 중심이 호슬리-클락 좌표체계의 전후 영점에 위치하도록 직경 1.5cm의 구멍을 뚫고 이에 맞추어 스텐레스강의 실린더를 나사와 치과

용 시멘트로 부착하였다. 실린더의 구멍은 테플론으로 제작된 마개에 의하여 닫혀져 동물의 뇌는 이 마개를 열지 않는 한 외부와 차단되었다. 실린더 내부는 소독된 식염수와 항생제(chloramphenicol sodium succinate, chlormycetin, Parke-Davis, New Jersey)로 유지되었다. 동물이 수술에서 회복한 후 세포 활동을 측정할 때는 뇌를 노출시키기 위해 실린더 마개를 열고 이를 통하여 미세 전극을 뇌 속의 목적 부위에 위치시켰다.

세포 활동은 유리로 절연한 텅스텐 전극(20-30 $\mu$ m 노출)을 사용하여 측정하였다. 전극에 의해 탐지된 세포 외부 전압(extracellular potential)은 만 배 증폭되어 전위 변별기(window discriminator)를 통과하였다. 전위 변별기의 출력은 오실로스코프와 스피커를 통하여 실험자에게 제시되었고 동시에 병렬 접속(parallel interface)을 통해 컴퓨터에 입력됨으로써 활동 전위가 일어난 시기와 회수가 기록되었다(이 춘길과 박 정현, 1992). 전극은 step motor로 구동되는 미세 이동 장치를 이용하여 1.25 $\mu$ m의 정밀도로 미세 이동하였다(정수영과 이 춘길, 1992).

영역 18의 세포 활동을 측정하기 위해서 두 방향으로 전극을 진행 시켰는데 첫 방향에서는 전극을 호슬리-클락 좌표 전후 -1mm에서 +1mm, 외측으로 2mm의 위치에서 뇌의 바깥쪽 45도 각도로 진행시켰다. 이 각도에서 전극은 영역 18, 19를 통과하여 후내측 실비아 영역 (posteromedial lateral suprasylvian area, PMLS)에 이르는데 백질을 통과하기 전의 첫 수mm에서 측정된 활동을 영역 18로 정의하였다. 안구 운동에 관련한 활동의 시기를 비교하기 위해서 영역 17의 세포활동도 측정되었다. 이를 위해 전극을 측내 (latero-medial) 10-15도 방향으로 진행시켰

으며, 영역 17의 분류 기준은 전극이 백질을 통과한 후 강한 시각 활동을 보이기 시작하는 지점부터 시각 반응이 사라지기 전까지의 영역을 포함시키는 것이었다. 뇌도포에 의거한 피질 영역의 구분은 뇌 크기나 형태에 있어 동물간에 얼마간의 개별적인 차이가 있기 때문에 실험 종료 후 한 마리의 고양이(YG)의 뇌조직 처리를 하였다. 많은 수의 전극 통과가 수주간에 걸쳐 행해져 조직검사를 통한 영역 배정은 불가능하였고, 영역 17, 18, 19, PMLS 등에 경미한 손상 흔적을 발견하였다. 따라서 본 결과의 영역 구분은 거의 전적으로 위에서 설명한 기준에 의한 것이다.

## 질 차

두번의 수술에서 동물이 완전히 회복되면 물을 박탈하고 이후 물은 실험 상황에서만 제공하였다. 이는 실험 상황에 대한 동물의 거부감을 줄이기 위한 것이었다. 실험상황에서 동물의 머리는 두 쌍의 Helmholtz 코일에 의해 형성되는 자장의 중심부에 고정장치에 의해 고정되고 동물의 몸은 두꺼운 천으로 만들어진 주머니에 싸여져 고무줄에 의해 매달리게 되었다. 이는 머리가 고정된 채 동물이 몸을 움직일 때 그 힘이 머리 고정 장치에 되도록 적게 전달되도록 하여 이에 의해 발생하는 안구 위치 신호와 세포 활동 신호상의 잡음을 줄이고 특히 전극과 세포간의 기계적 안정성을 유지하기 위함이었다. 동물의 머리와 몸을 고정시킨 후 실린더 마개를 열어 뇌를 노출시키고 전후 0 +/- 1mm, 측 2-3mm 수준의 측회(lateral gyrus) 정상에서 전극을 출발시켰다. 전극의 진행 각도는 전술한 바와 같이 내측(medio-lateral) 45도 또는 측내(latero-medial) 10도였다. 스피커와 오실로스코프를 통하여 전극에 탐지되는 신호를 관

찰하여 중다 세포 활동 또는 단일 세포 활동이 탐지되면 전극의 진행을 멈추고 시행을 시작하였다. 단일 세포의 판별은 전위 비교기의 TTL 출력에 의해 시작되는 저장 오실로스코프의 파형을 증첩 비교하여 결정하였다. 본 실험의 목적이 세포의 수용장 특성을 기술하는 것이 아니고 안구 운동과 관련한 세포 활동상의 변화를 관찰하는 것이었으므로 활동 전위의 수가 많은 중다 세포 활동을 주로 표집하였다. 한 시행은 9초간 지속되었으며 특정한 시 자극을 제시하지 않는 가운데 동물에게 요구되는 것은 각성상태를 유지한 채 자발적으로 안구를 움직이는 것이었다. 실험 조건은 두 가지로서 동물이 들어가 있는 실험실 내의 불을 켜 동물이 전면의 실험실 공간을 볼 수 있게 한 "빛 조건"과 아무것도 볼 수 없도록 실험실 내의 불을 끈 "암흑 조건"으로 구성되었으며, 각 시행은 이 두 조건 중 하나로 진행되었다. 암흑 조건을 위해서 측정실의 내부는 무광택 흑색 도료로 마감되었으며 문 틈에는 차광을 위해서 스폰지 테이프를 붙였다. 전극의 진행 중 특정한 위치에서 두 실험 조건하의 세포 활동을 모두 얻으면 100 $\mu$ m 이상 전극을 전진시켜 새로운 세포를 찾았다.

## 자료의 수집과 분석

실험을 통하여 시각 피질 세포의 활동과 안구의 위치, 실험 상황(실험 조건, 동물의 안구 개폐 여부)의 자료들을 수집하였다. 안구의 위치는 매 4msec 마다 A/D변환하였고, 세포의 활동 전위가 발생한 시간은 0.5msec의 정확도로 수집하였다. 수집된 자료는 C 언어로 쓰여진 분석 프로그램에 의해 시행별로 인출하여 분석하였다. 분석 프로그램은 각 시

행에서 안구의 수평, 수직 위치, 그리고 이와 시간적으로 일치된 세포 활동 빈도를 시간에 따라 표시하였다. 이에 기초하여 안구의 운동 전후에 세포의 활동상의 변화가 있는지, 안구가 특정한 지점에 위치함에 따른 활동상의 변화가 있는지를 판단하였다. 활동의 변화에 대한 판단은 실험자가 세포의 자발적 활동 수준을 고려하여 결정하였다. 안구 운동에 뒤따르는 활동을 보이는 경우, 안구 운동이 시작된 시점으로부터 세포 활동이 시작된 시점까지의 시간, "반응 시간"을 측정하였다. 반응 시간의 측정을 위하여, 9초의 시간축 상의 특정한 두 시점을 실험자가 화면의 커서로 지정하면 그 구간의 시간축을 1msec의 단위로 확대하여 제시하도록 프로그램을 작성하였다.

표 1. 안구운동과 관련한 활동의 종류와 비율

활동 증가	50 (86%)
활동 억제	2 (3%)
위치 의존	2 (3%)
관련 없음	4 (7%)
총	58 (100%)

안구 운동의 시발 시점은 수평과 수직 위치 중 10도/초의 속도에 먼저 이르는 점으로 정하였다.

FILE: a:yg0519c TRIAL 200 dstart 5300 TYPE 9

10

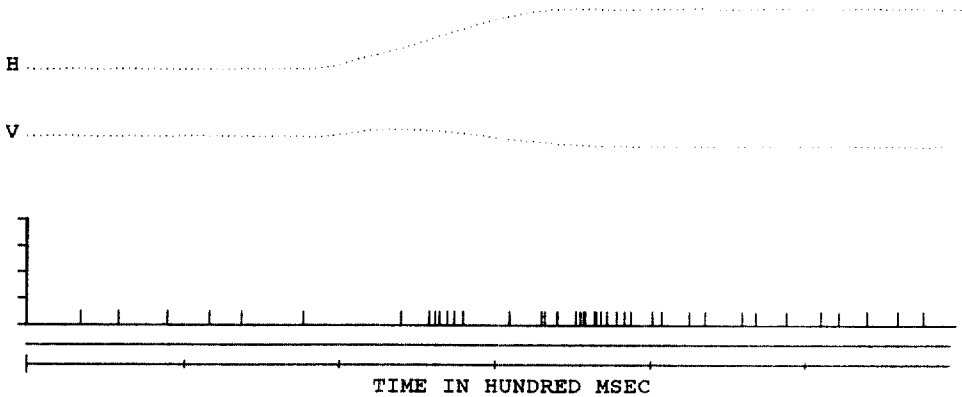


그림 1. 빛 조건에서 안구 운동과 관련한 활동 증가를 보이는 영역 18의 단세포 활동. "H", "V"는 매 4msec 마다 측정된 안구의 수평, 수직 위치를 나타낸다. "H" 신호의 위쪽은 안구 위치가 오른쪽으로 변함을 나타내며, "V" 신호의 위쪽은 안구 위치가 위로 변함을 나타낸다. 오른쪽의 수직 막대는 10도의 안구 위치 변화의 크기에 해당한다. 세포 활동의 기록은 활동 전위의 발생 히스토그램으로 표시하였는데 측정된 활동 전위의 회수를 짧은 수직 막대로 표시하였다. 시간축의 작은 한 칸은 100msec에 해당한다. 이후 제시하는 그림의 설명은 그림 1과 동일하다. yg0519c. 200.5300

## 결 과

### 안구 운동과 관련된 활동의 유형

두 마리의 고양이(MB, YG)의 시각 피질 영역의 세포 활동이 측정되었다. 이 가운데 영역 18에 속하는 58위치의 세포 활동이 "빛 조건"과 "암흑 조건" 모두에서 측정되었으며 분석에 사용된 주요 표집이었다. 이 세포들을 안구 운동과 관련된 활동 양식에 따라서 분류할 수 있었다. (표 1)

위의 58 위치 가운데 모두 54 위치(92%)에서 안구 운동과 관련된 활동을 보였다. 영역 18 세포의 활동이 안구 운동과 관련되는 방식은 다양하였으며 이를 다음과 같이 분류하였다.

#### 1. 안구 운동시 활동이 증가되는 세포

측정된 영역 18 세포 가운데 86%에 해당하는 50 위치(단세포 10 위치, 복수세포 40 위치)에서 안구 운동의 개시 후에 활동 수준이

일시적으로 증가하였다. 그림 1은 안구 운동과 관련한 활동의 증가를 보이는 단세포 활동의 예를 보인다.

이러한 유형의 세포들은 실험 조건(빛 조건, 암흑 조건)에 따라 안구 운동 시발 후의 활동 증가 여부가 달라졌으며 이에 의해 다시 세분될 수 있었다. 즉 빛이 있는 상황에서만 안구 운동에 따른 활동 증가를 보이는 세포는 33%(19 위치)를 차지하였으며, 모든 빛(시자극)이 차단된 상황에서도 안구 운동에 따라 활동이 증가되는 세포가 53% (31 위치)를 차지하였다.

#### 2. 안구 운동시 활동이 억제되는 세포

소수의 세포들에서 안구 운동 개시 후 일시적으로 자발적 활동이 억제되었다(그림 2). 이러한 활동 억제는 빛이 존재하는 조건에서 뿐만 아니라 빛이 존재하지 않은 상황에서도 관찰되었다.

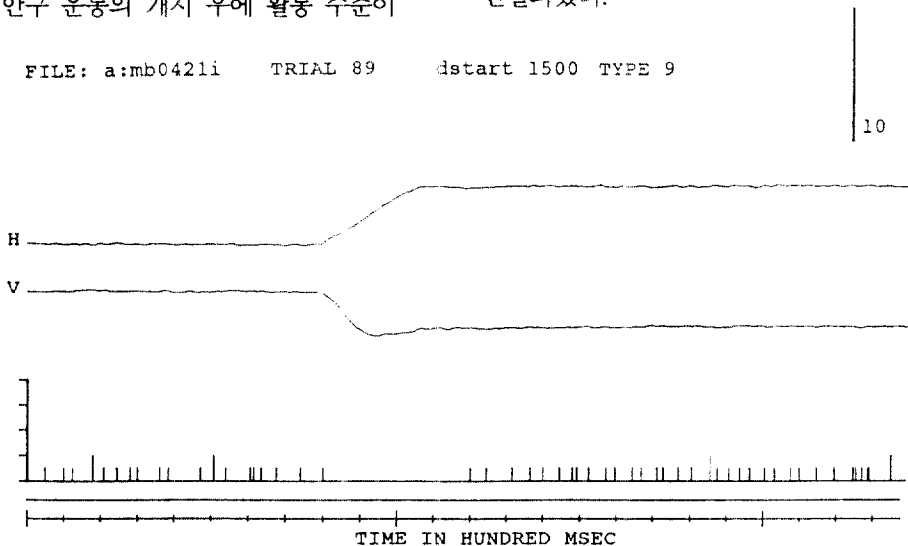


그림 2. 빛 조건에서 안구 운동 시기에 자발적 활동이 억제되는 영역 18의 단세포 활동. 안구가 우측 위로 이동하는 동안의 기간과 그 직후에 세포의 자발적 활동이 일시적으로 억제되었다. mb0421i.89.1500

### 3. 안구 위치에 따라 활동 수준이 변화하는 세포

이 유형의 세포는 안구 운동의 전후 시기에 일시적인 활동상의 변화를 보이는 것이 아니라 안구가 특정한 지점에 위치할 때 자발적 활동 수준이 지속적으로 증가되거나 감소되는 것이었다(그림 3). 이러한 활동 패턴은 대부분 빛 조건에서 관찰되었으나 암흑 조건에서 안구 위치에 따른 활동 변화를 보이는 세포도 있었다.

이상과 같은 유형의 안구 운동과 관련된 활동을 보이는 세포 외에 빛이 존재하는 상황과 존재하지 않은 상황 모두에서 안구의 움직임이나 위치에 관련된 활동을 전혀 보이지 않는 세포들도 발견되었다(4/58, 7%). 또한 안구 운동이 일어나기 직전에 활동 수준이 변하는 세포는 발견되지 않았고 이는 영역 18의 세포들이 안구 운동의 명령 자체에는 관련되지 않

음을 나타낸다.

### 활동의 두 성분

빛 조건에서 안구 운동 개시 후에 증가하는 활동은 흔히 시간적으로 구별되는 두 성분으로 이루어졌다. 첫째 성분은 안구 운동의 개시 직후에 관찰되었으며 둘째 성분은 흔히 안구 운동의 종료 직후에 관찰되었으며 암흑 조건에서는 첫째 성분에 해당하는 시기에는 활동의 변화가 관찰되지 않았다(그림 4A,B). 빛 조건에서 안구 운동 개시 후에 활동이 증가하는 50 위치의 세포군 가운데 31 위치의 세포들은 암흑조건에서도 활동의 증가를 보였으며 활동이 증가하는 시기는 빛 조건에서 둘째 성분의 활동 시기와 다르지 않았다(그림 4B). 따라서 이 세포들의 경우, 빛 조건의 첫째 성분이 암흑 조건에서는 사라지는 바 첫째 성분은 안구의 운동에 따른 시각 재입력을

FILE: a:mb0416j TRIAL 256 dstart 5000 TYPE 9

10

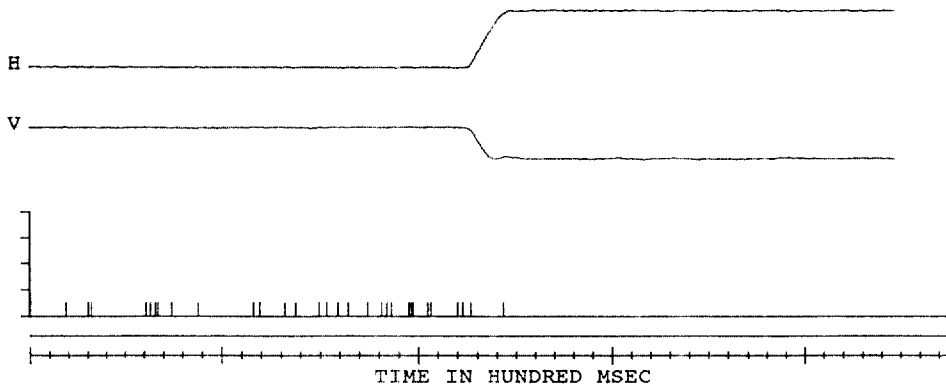
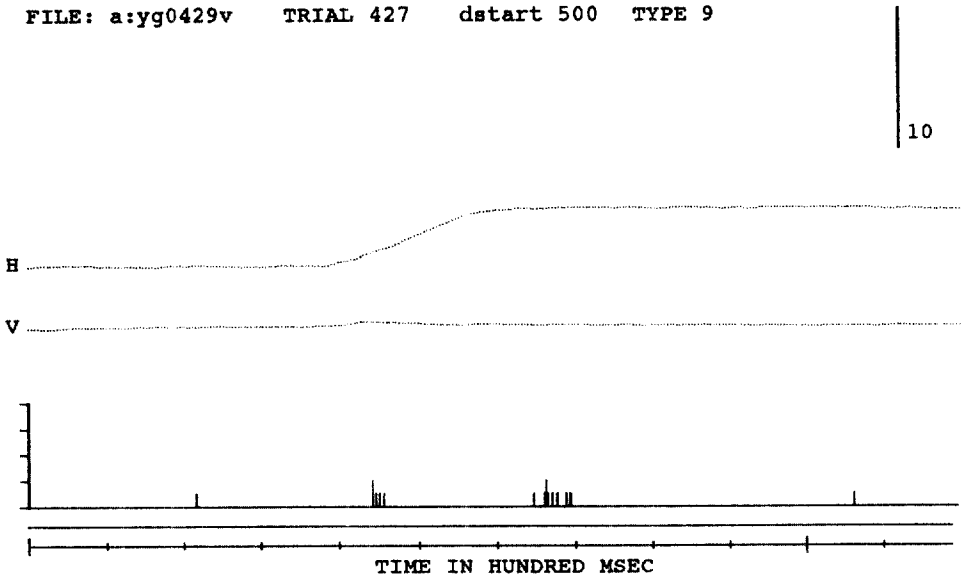


그림 3. 안구의 위치에 따라 자발적 활동 수준이 변하는 단세포의 활동. 안구가 우측 아래로 이동하고 난 후에 자발적 활동이 전혀 발생하지 않았다. mb0416j,256.5000

# A

FILE: a:yg0429v TRIAL 427 dstart 500 TYPE 9



# B

FILE: a:yg0429v TRIAL 422 dstart 4300 TYPE 9

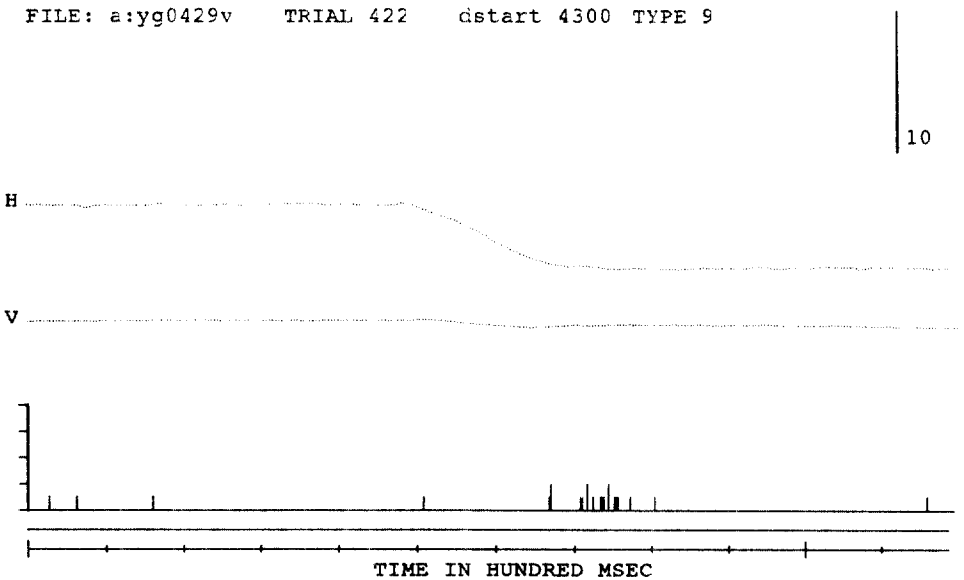


그림 4. 안구 운동과 관련한 세포 활동 증가의 두 성분. 빛 조건(A, 위의 그림)과 암흑조건 (B, 아래 그림)에서 안구 운동의 개시 후에 관찰되는 영역 18의 복수 세포 활동의 증가. 활동이 증가하는 시기는 두 부분으로서 첫째 시기는 안구 운동의 개시 직후이며 둘째 시기는 안구 운동의 종료 직후이다. 그림의 예는 두 성분의 분리가 뚜렷한 경우이며 대부분의 경우는 그림 1과 같이 두 성분의 시작 시기가 상대적으로 덜 명백하였다. B의 암흑 조건에서는 안구 운동의 개시 직후에 관찰되는 첫째 성분은 사라졌으며 둘째 성분은 여전히 관찰되었다.



반영하는 세포활동으로 생각된다. 또한 둘째 성분은 시각이 차단된 암흑조건에서도 안구 운동과 관련하여 활동이 증가하기 때문에 이

성분은 시각 입력을 반영하기 보다는 운동에 관련한 신호로 생각된다.

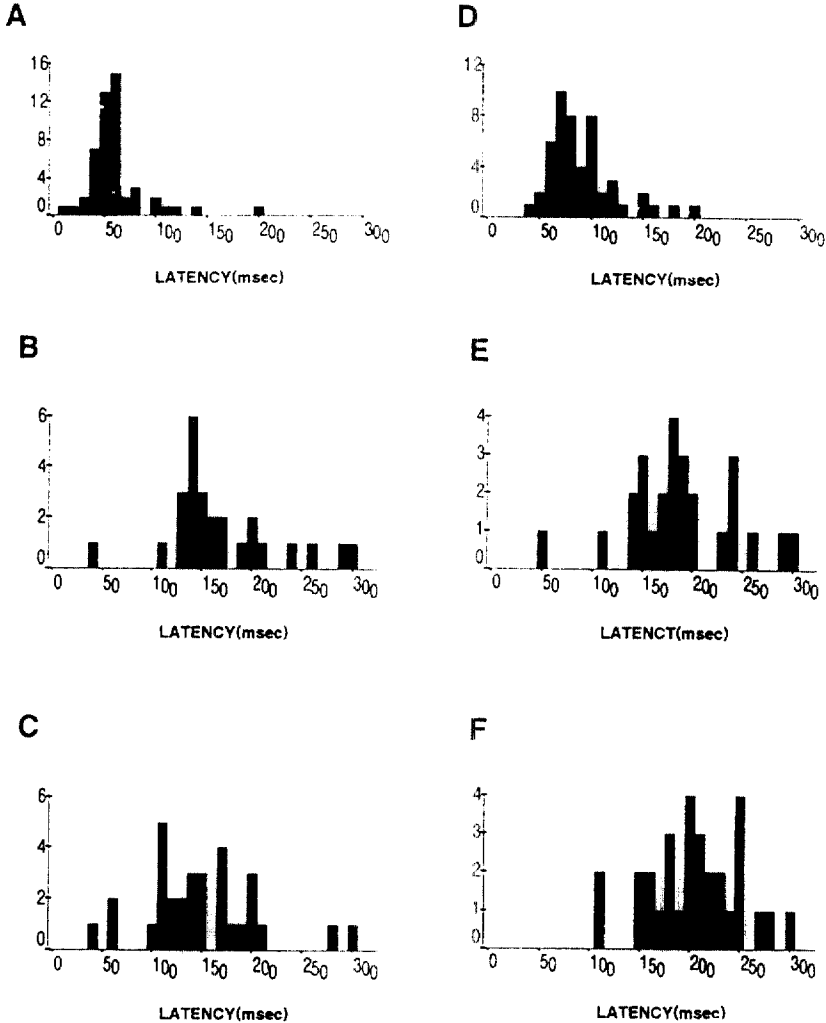


그림 5. 안구 운동 개시후 관찰되는 활동 증가의 반응 시간 분포. X축은 안구 운동의 개시 시점으로부터 활동이 증가하기 시작하는 시점까지의 기간. A. 빛 조건에서 활동 증가의 첫째 성분의 반응 시간의 최소값 분포. 분포의 평균은 60.3msec(표준편차, ±30.73). B. 빛 조건에서 활동 증가의 둘째 성분의 반응 시간의 최소값 분포. 활동 증가를 보이는 50 세포들 가운데 둘째 성분이 구별되는 26 세포들의 자료만을 제시한 것임. 분포의 평균은 167.0msec(±56.59). C. 암흑 조건에서 활동 증가의 반응 시간의 최소값 분포. 분포의 평균은 148.0msec(±56.81). D. 빛 조건에서 활동 증가의 첫째 성분의 반응 시간의 평균값 분포. 분포의 평균은 90.0msec(±32.89). E. 빛 조건에서 활동 증가의 둘째 성분의 반응 시간의 평균값 분포. 분포의 평균은 186.0msec(±54.35). F. 암흑 조건에서 반응 시간의 평균값 분포. 분포의 평균은 205.0msec(±45.98).

## 반응 시간 분석

표 1에서 보는 바와 같이 연구된 세포들 가운데 50 위치의 세포 (86%)들의 경우, 빛 조건에서 안구가 빠른 속도로 이동할 때 그 활동이 증가하였다. 안구 운동 개시 시점으로부터 세포 활동이 증가하는 시점까지의 기간을 측정하여 활동 증가의 첫 성분의 반응 시간으로 삼았다. 둘째 성분의 발생 시기는 안구 운동의 개시 혹은 종료 시점을 기준으로 하여 측정할 수 있으나 여기서는 첫째 성분과의 시간적 차이를 파악하기 위하여 안구운동의 개시 시점으로부터 둘째 성분에 해당하는 세포활동의 증가 시점까지의 기간을 둘째 성분의 반응 시간으로 삼았다. 암흑조건의 경우에는 안구 운동의 개시 시점부터 자발적 활동의 증가 시점까지를 반응시간으로 삼았다. 안구 운동의 개시 후에 반응이 증가하는 50 위치의 세포들의 활동의 반응 시간의 분포를 그림 5에 제시하였다. 각 위치에서 다수의 안구 운동에 대한 반응 시간을 측정하여 각 세포(위치)별로 반응 시간의 최소값(A,B,C)과 평균값(D,E,F)을 표시하였다. 빛 조건에서 활동 증가의 첫째 성분의 반응 시간 분포(A,D)의 평균은 둘째 성분의 반응 시간 분포(B,E)의 평균보다 약 100msec 앞섰다. 암흑 조건에서의 반응 시간은 빛 조건에서의 첫째 반응 시간보다 유의미하게 느렸으며( $p < .001$ ), 빛 조건에서 둘째 성분의 반응 시간의 분포는 암흑조건에서의 반응 시간의 분포(C,F)와 통계적으로 유의미한 차이가 없었다. 이 결과는 빛 조건의 둘째 성분은 암흑 조건에서 관찰된 성분을 반영하고 있음을 시사한다.

본 실험에서 예비적으로 측정된 영역 17의 경우(N=17), 빛 조건에서의 첫째 성분의 최소 반응 기간은 81.18msec으로서 영역 18의

60.3msec에 비해 길었다( $F=5.84, p=0.01$ ).

## 논 의

### 안구 운동 관련 활동의 유형

안구 운동을 전후하여 영역 18의 세포 활동의 변화는 몇 가지 유형으로 분류할 수 있었다. 측정된 영역 18 세포 가운데 86%의 세포들은 안구 운동의 개시 후에 활동 수준의 일시적 증가를 보였다. 소수의 세포들(6%)의 경우, 안구 운동 개시 후 일시적으로 자발적 활동이 억제되거나 혹은 안구가 특정한 지점에 위치할 때 자발적 활동 수준이 지속적으로 증가되거나 감소되는 특징을 보여 활동이 증가되는 대부분의 세포가 속하는 유형과 구별되었다. 안구의 위치에 따라 자발적 활동 수준이 변하는 고양이 시각 피질 세포의 활동은 Weyand와 Malpeli(1993)에 의해 기술된 바 있다. 이들은 영역 17에서 안구의 위치에 따라 세포의 시각 반응의 강도가 변하는 결과를 기술한 바 있다. 이러한 세포의 활동은 Andersen 등(1985)에 의해 제안된 바와 같이 머리를 기준으로한 시각 자극의 공간적 위치에 관한 신호를 생성하는데 관여하는 것으로 생각된다.

### 안구 운동 관련 활동 증가의 두 성분

안구 운동 개시 후에 증가하는 활동은 흔히 시간적으로 구별되는 두 성분으로 이루어졌다. 첫째 성분은 암흑 조건에서는 사라지는 바 첫째 성분은 안구의 운동에 따른 시각 재임력을 반영하는 성분으로 생각되었다. 둘째 성분은 시각이 차단된 암흑조건에서도 안구 운동과 관련하여 활동이 증가하며, 또한 반응 시간의 분포가 암흑조건에서 관찰되는

반응 시간의 분포와 통계적으로 유의미한 차이가 없었으므로 둘째 성분은 암흑 조건에서 관찰된 성분을 동일한 것으로서 안구 운동에 관련한 신호로 생각되었다.

안구 운동의 개시 후에 관찰되는 두 활동 성분의 반응 시간은 최소값을 지표로 채택한 경우에도 그 평균은 각각 60.3msec과 167.0msec으로서 Toyama, Komatsu 및 Shibuki(1984)가 영역 17에서 보고한 20ms, 80ms의 반응 시간 보다 느리다. Toyama 등이 보고한 반응 시간보다 본 실험에서의 반응 시간이 느린 이유는 영역의 차이라기 보다는 반응 시간의 측정 방법이 달랐기 때문이다. 그들은 비슷한 방향으로의 안구 운동을 10여개씩 그 개시 시점에 맞추어 정렬하고 각각의 안구 운동에서의 세포 활동을 모두 더한 자료에서 세포 활동이 가장 먼저 발생한 시간을 반응 시간으로 정하였기 때문에 결국 더해진 여러번의 안구 운동에 따른 반응 중에서 가장 빠른 활동이 반응 시간이 됨으로써 본 연구에서 구한 세포별 최소 반응 기간의 평균보다 작은(빠른) 반응 시간을 얻었다. 동일한 추정 방식을 사용하여 본 실험에서 예비적으로 측정된 영역 17의 경우, 첫째 활동 성분의 최소 반응 기간은 81.2msec으로서 영역 18의 60.3msec에 비해 길었다. 망막으로부터 시각 피질로의 연결은 각기 다른 전달속도를 갖는 X, Y, W 망막절 세포와 해당하는 외측슬상핵의 X, Y, W 세포에 의해 이루어지는데 다른 형태의 외측 슬상핵 세포들은 시각 피질의 각 영역들과 다른 양상의 연결을 보인다(Sherman과 Spear, 1982). 시각 재입력을 반영하는 첫째 성분의 반응 시간이 피질 영역간에 차이를 보이는 것은 망막으로부터의 시각정보 전달속도가 각 영역에 따라 다르다는 사실과 일

치한다. 특히 본 연구결과 영역 18이 영역 17과 비교하여 상대적으로 빠른 반응 시간이 나타난 결과는 전도속도가 빠른 Y 세포 입력이 강하게 유입된다는 사실로 설명될 수 있다.

안구 운동 개시 후에 관찰되는 활동 증가의 둘째 성분의 발생 시기는 안구 운동의 종료 직후에 관찰되는 바, 안구 운동의 종료 시점을 기준으로 하여 측정할 수도 있었으나 본 연구에서는 첫째 성분과의 시간적 차이를 파악하기 위하여 안구운동의 개시 시점으로부터 둘째 성분에 해당하는 세포활동의 증가 시점까지의 기간을 둘째 성분의 반응 시간으로 삼았다. 활동의 시기를 결정하기 위해서 기준 시점을 운동의 개시 혹은 종료로 하는 것에 따라 활동의 기능적 의미에 대한 해석이 달라질 수 있다. 예를 들어, 활동 개시 시점을 기준으로 간주하면 안구 운동 명령을 반영하는 성분으로 해석하는 입장일 수 있으며 활동 종료 시점을 기준으로 간주하면 둘째 성분의 지각적 기능을 강조하는 해석일 수 있다. 만약 종료 시점을 기준으로 삼은 반응 시간의 분포가 보다 작은 변산도를 보이고, 즉 안구 운동의 크기에 따라 영향받지 않는다면 둘째 성분은 안구 운동의 직후에 요구되는 지각적 과정에 관련된 활동임을 나타낸다. 이 결정을 위해서는 단세포 활동의 자료에 기초한 추후 연구가 요구된다.

## 참고문헌

이 춘길, 박 정현(1992). 신경 활동의 컴퓨터 분석을 위한 '윈도우 변별기'의 설계와 제작. **한국심리학회지: 생물 및 생리**, 3, 150-155.

- 정 수영, 이 춘길(1992). 스텝모터를 이용한 미세전극 이동기. *한국심리학회지: 생물 및 생리*, 4, 7-13.
- Anderson, R. A., Essick, G. K., and Siegel, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, 230, 1176-1196.
- Corazza, R., and Lombroso, C. T. (1971). The neuronal dark discharge during eye movements in the cat. *Brain Research*, 34, 345-360.
- Duhamel, J.-R., Colby, C.L., and Goldberg, M.E. (1992) The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255, 90-92.
- Fuchs, A. F., Kaneko, C. R. S., and Scudder, C. A. (1985). Brainstem control of saccadic eye movements. *Annual Review of Neuroscience*, 8, 307-337.
- Judge, S. J., Richmond, B. J., and Chu, F. C. (1980). Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: an improved method. *Vision Research*, 20, 535-538.
- Komatsu, Y., Shibuki, K., and Toyama, K. (1983). Eye movement-related activities in cells of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *Neuroscience Letters*, 41, 271-276.
- Lal, R., and Friedlander, M. J. (1990). Effect of passive eye position changes on retinogeniculate transmission in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 63, 502-522.
- Lee, D. and Malpelli, J.G.(1994). Effects of oculomotor behavior on visually-evoked activity in the cat LGN. *Society for Neuroscience Abstracts*, 20, 134.
- Lennie, P. (1980). Parallel visual pathways: a review. *Vision Research*, 20, 561-594.
- Maunsell, J. H. R., and Van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 3, 2563-2586.
- Noda, H., Freeman, R. B., and Creutzfeldt, O. D. (1972). Neuronal correlates of eye movement in the visual cortex of the cat. *Science*, 175, 661-664.
- Orban, G. A., and Callens, M. (1974). Influence of movement parameters on area 18 neurons in the cat. *Archives of International Physiology and Biochemistry*, 82, 364-366.
- Rommel, R. S. (1984). An inexpensive eye movement monitor using the scleral search coil technique. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, BME-31, 388-390.
- Sherman, S. M., and Spear, P. D. (1982). Organization of visual pathways in normal and visually deprived cats. *Physiological Review*, 62, 738-85.
- Toyama, K., Komatsu, Y., and Shibuki, K. (1984). Integration of retinal and motor signals of eye movements in striate cortex cells of the alert cat. *Journal of Neurophysiology*, 51, 649-665.

- Weyand, T. G., and Malpeli, J. G. (1993). Responses of neurons in primary visual cortex are modulated by eye position. *Journal of Neurophysiology*, 69, 2258-2260.
- Zeki, S. (1980). The representation of colours in the cerebral cortex. *Nature*, 284, 412-418.

#### 사 의

본 연구에서 사용된 자료 분석과 출력을 위한 프로그램의 작성에 정수영과 김정훈의 도움이 있었다. 본 연구는 한국과학재단 과제 번호 901-0408-007-2의 지원으로 이루어졌다.

## Pattern and Latency of Eye Movement-Related Activities in Area 18 of the Cat Visual Cortex

Junghyun Park and Choongkil Lee

Department of Psychology  
Seoul National University

The purpose of the study was to examine the pattern and latency of the eye movement-related signals integrated into the cat visual cortical area 18. Animals' eye movements were recorded with magnetic search coil method and single or multiple unit activities of these areas were recorded with conventional electrophysiological method in fully-awake cats. At eighty six percent of studied sites spontaneous neural discharges increased after the onset of saccadic eye movements in light condition, and at least 62% of these sites, the activity increased in the dark condition allowing no visual input. The pattern of eye movement-related activities also included inhibition around the onset of eye movements, and change in the level of activity depending on the eye position, although these classes constituted only 6%. When compared with previous results in the area 17, the proportion of cells showing increase in spontaneous activity was much higher in the area 18. The increase in the activity typically consisted of two temporally-distinguished components in the light condition. The first component modulation, reflecting visual reafference signal, occurred with shorter latency in the area 18 than in the area 17 by 20msec. These results indicate that the most area 18 cells increase excitability on the onset of eye movement and suggest that eye movement-related signals are differentially used across visual areas.