

안구운동과 관련한 고양이 시각피질 17, 18영역 세포의 활동: 안구운동의 개시 및 종료시기와의 시간적 관계 분석

박정현, 이춘길

서울대학교 심리학과

안구 운동과 관련하여 암흑 상태에서도 관찰되는 시각 피질 세포의 활동이 안구 운동의 출력 모사 신호를 반영하는지를 결정하였다. 시각이 차단된 암흑 속에서 고양이가 자발적으로 눈을 움직일 때 시각피질 제 17, 18 영역의 신경 세포의 활동과 안구 운동을 측정하여 세포의 활동과 안구운동의 개시 및 종료 시기와의 시간적 관계를 분석하였다. 암흑 상태에서 관찰되는 안구 운동과 관련한 시각 피질 세포의 활동은 안구 운동의 개시보다 종료 시점에 더욱 밀접히 관련되어 있어 안구운동 명령을 반영하기 보다 지각적 역할이 있음을 시사하였다.

동물이 안구를 움직임에 따라 발생하는 시각 피질 세포의 활동은 두 가지 성분을 가진다. 하나는 안구 운동에 수반되는 망막 상의 영상 이동에 의한 시각적 재입력(visual reafference)이고 다른 하나는 시각 입력이 차단된 암흑 상태에서도 관찰되는 성분인데, 시자극이 존재하는 상황에서는 안구의 움직임에 즈음하여 이 두 가지 신호 모두가 시각 피질 세포의 활동에 반영되어 관찰된다(Toyama, Komatsu 및 Shibuki, 1984; 박정현과 이춘길, 1995). 암흑 상태에서는 두 활동 성분중 반응시간이 빠른 첫번째 성분, 즉 시각적 재입력에 의한 활동 성분이 사라진다(그림1). 암흑 상태에서도 관찰되는 두 번째 성분의 신경 활동은 흔히, 운동 신경계가 전달하는 안구 운동의 명령이 복사되어 시각 피질에 입력된 안구 운동 명령의 출력 모사(efference copy) 신호로 간주되어 왔다(Toyama 등,

1984).

본 연구는 안구 운동과 관련하여 암흑 상태에서도 관찰되는 시각 피질 세포의 활동이 일반적으로 생각되어 왔듯이 운동 명령을 반영하는지를 결정하기 위해서 이루어졌다. 시각 피질로 입력되는 안구 운동 관련 신호가 안구 운동 명령의 모사 신호라면 이 신호는 안구 운동의 개시(onset) 시점에 관련되어 있을 것이다. 즉, 안구 운동에 즈음하여 나타나는 시각 피질 세포의 활동개시 시기는 안구 운동의 지속 기간(duration, 그림2 참조)과 상관없이 운동 개시 시점으로부터 일정한 시간 간격을 두고 고정되어 나타날 것이다(그림3의 가설1). 반면, 입력되는 운동 정보가 안구 운동의 종료 시점에 일정한 시간 간격으로 고정되어 안구 운동의 지속 기간의 변화에 비례하여 관찰되면(그림3의 가설 2), 이것은 암흑 상태에서 관찰되는 안구 운동에 즈음

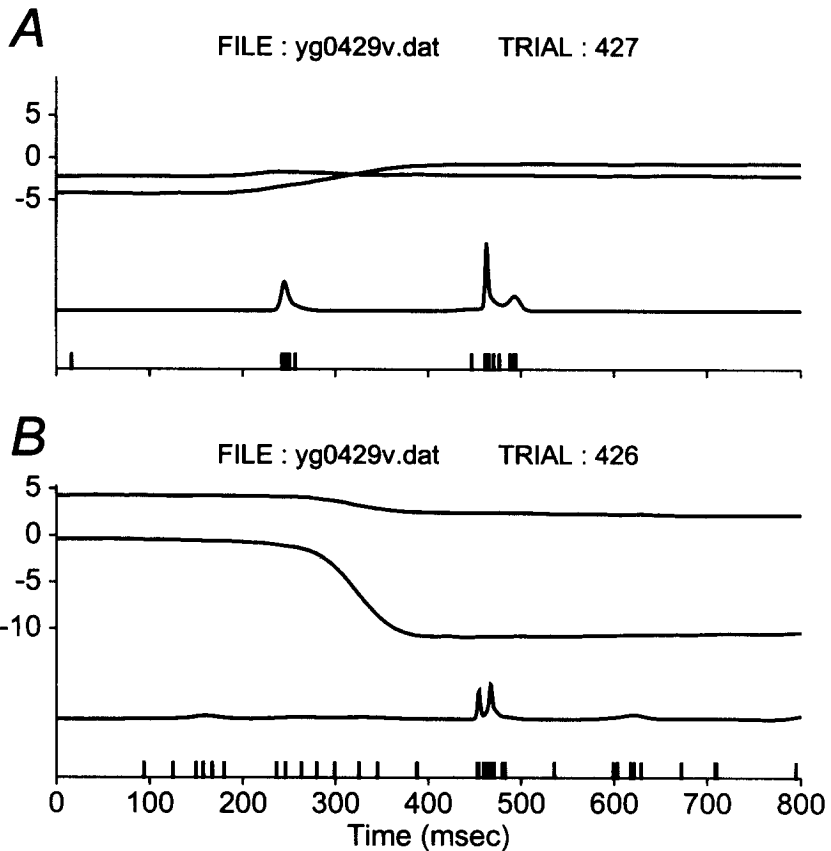


그림 1. 시각 피질 영역 18에서 측정된 신경 세포들이 시자극이 존재하는 상황(A)과 시자극이 없는 암흑상태(B)에서 안구 운동과 관련하여 보이는 활동의 예. 각 그림의 위쪽 두 실선은 안구의 수평, 수직위치를 나타낸다. 이 선이 위로 움직이는 것은 수평 위치의 경우 안구가 오른쪽으로 움직임을 의미하며, 수직 위치의 경우 안구가 위로 움직임을 의미한다. 종축의 위 부분에 표시된 수자는 안구 운동의 회전 각도($^{\circ}$)를 표시한다. 그림 아래쪽의 작은 수직선들은 각각 하나의 활동전위가 발생한 시점을 나타낸다. 수직선 바로 위의 그래프는 활동 전위가 발생한 시점을 발생 빈도에 따라 그 폭이 변화하는 가우스 곡선으로 대체하고 이를 정상화한 것으로서 세포 활동의 강도를 나타낸다(보다 자세한 설명은 방법을 참조). 시자극이 존재하는 상황에서 안구 운동에 따른 세포활동은 흔히 두 성분으로 구성되며(A), 암흑상태에서는 첫번째 활동 성분이 사라진다(B). 박정현과 이춘길(1994)에서 수정하여 옮김.

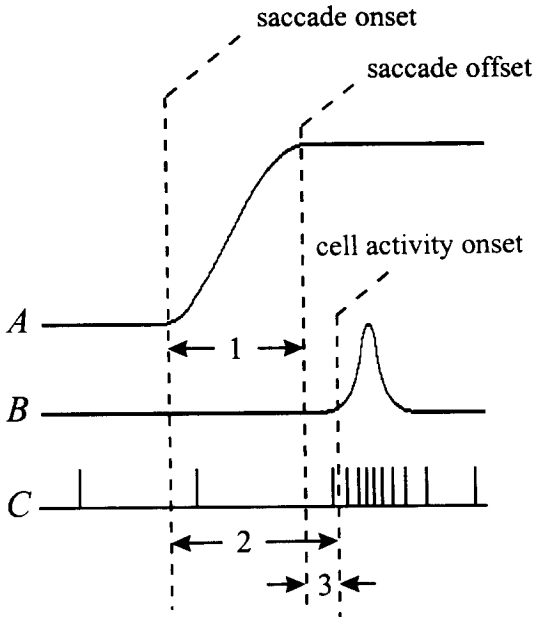


그림 2. 안구운동의 개시 및 종료시기와 세포활동의 개시 시기의 시간적 관계. A, B, C는 각각 안구의 위치, 세포활동의 강도, 활동전위의 발생 시점을 표시하며 횡축은 시간의 경과를 나타낸다. 그림의 세 점선은 왼쪽부터 안구운동의 개시, 종료, 신경세포의 활동개시 시기를 나타낸다. 그림에서 표시한 기간 1은 안구운동의 개시시기에서 종료시기까지의 시간 간격을 나타내며 이를 도약운동의 지속기간(saccade duration)으로 정의한다. 2와 3은 각각 안구운동 개시와 종료시점으로부터 세포활동 개시시기까지의 시간간격(lag)을 나타낸다.

한 시각 피질 세포의 활동이 안구 운동 명령의 모사 신호가 아님을 나타낸다. 시자극이 존재하는 상황에서는 시각적 재입력에 의한 활동이 먼저 나타날 것이고 안구 운동에 따른 망막상의 이동은 안구 운동 개시와 동시에 시작되므로, 세포활동의 개시 시기는 안구 운동의 개시 시기에 일정하게 고정될 것이다. 따라서 시자극이 존재하는 상황에서는 그림3의 가설 1과 같은 관계를 예

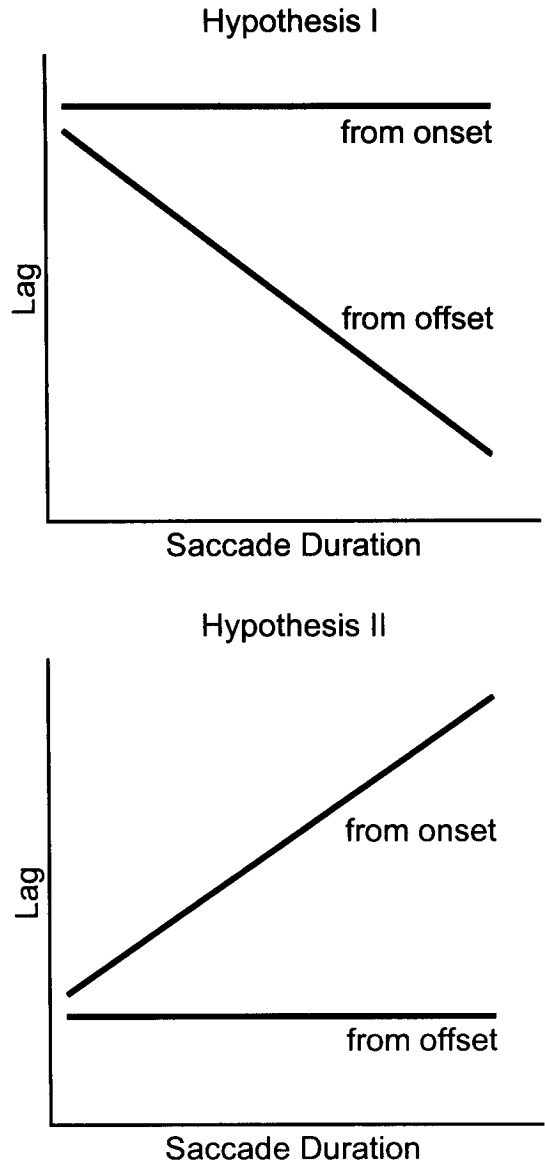


그림 3. 안구운동 지속시간과 세포 활동 간의 가설적 관계. 횡축은 그림 2에서 표시한 도약운동의 지속시간이고 종축은 안구운동의 개시와 종료 시기로부터 신경 세포활동이 일어난 시간까지의 간격(그림2에서의 시간 간격 2와 3)을 나타낸다.

측할 수 있다.

시자극이 존재하는 상황과 시각이 차단된 암흑 속에서 고양이와 자발적으로 눈을 움직일 때 시각피질 제 17, 18 영역의 신경 세포의 활동과 안구 운동을 측정하여 세포의 활동과 안구운동의 개시 및 종료 시기와의 시간적 관계를 분석하였다. 본 보고서는 이 분석의 결과에 관한 것으로서 시자극이 존재하는 상황에서 안구 운동과 관련한 시각 피질 세포의 활동은 안구 운동의 개시 시점에 밀접히 관련되어 있었으며, 암흑 상태에서 관찰되는 안구 운동과 관련한 시각 피질 세포의 활동은 안구 운동의 개시보다 종료 시점에 더욱 밀접히 관련되어 있었다.

방 법

본 실험의 자료 수집을 위해서 사용된 방법은 박정현과 이춘길(1994)과 크게 다르지 않다. 이를 아래에 간략히 기술하였다.

안구 운동과 세포 활동의 측정을 위한 수술

안구의 위치는 공막 탐지코일(scleral search coil) 기법(Robinson, 1963)으로 측정하였다. 이를 위하여 동물의 안구에 탐지코일을 부착하고 실험 중 머리를 고정할 수 있게 하는 고정판을 머리에 부착하는 수술을 하였다. 우선 동물을 안정시키고 (ketamine hydrochloride, 유한양행의 케타라 2cc와 atropine sulfate, 광명약품의 아트로핀 0.2cc를 근육 주사), 한 쪽 대퇴 혈관에 폴리에틸렌 관을 삽입하여 마취시킨 후 (sodium thiopental, 중외제약의 펜토달 소듐 2-10 mg/kg/h), teflon으로 절연된 40G 스텐레스 강선(Cooper Wire Co., California, #AS632)을 직경 20-22 mm의 원형으로 세 바퀴 감아 만든 탐지 코일을 Judge, Richmond 및 Chu(1980)의 방법에 따라 안구 주위의 공막(sclera)과 안구막(conjunctiva) 사이에 위치시키고 봉합(Braun사의 흡수용 CATGUT 6/0)하였다. 동시에 스텐레스강으로 제작된 고정판을 두 개골의 중앙에 나사와 치과용 시멘트를 사용

하여 부착시켰다. 이는 실험 중 통증을 유발하지 않고 고양이의 머리를 고정하기 위한 것이었다. 위의 수술에서 동물이 회복하고난 후 장기간에 걸쳐 세포 활동을 측정하기 위해 두번째 수술이 이루어 졌다. Ketamine 하에서, 동물의 두 개골에, 구멍의 중심이 Horsley-Clarke 좌표체계의 AP 0 지점에 위치하도록 직경 1.5 cm의 구멍을 뚫어 뇌를 노출시키고 이에 맞추어 스텐레스강의 실린더를 나사와 치과용 시멘트로 부착하였다. 실린더 내부는 소독된 식염수와 항생제(chloramphenicol sodium succinate, 종근당 제약의 헤로세친)로 유지되었다.

자료의 수집과 분석

각 고양이에 대해 실험을 통하여 수집되는 기본적인 자료는 시각피질세포의 활동 전위의 수와 발생시간, 안구의 위치, 실험 상황(실험조건, 동물의 안구 개폐 여부)의 자료들이었다.

수술로부터 회복한 동물은 매주 2-4일 정도 실험에 참여하였다. 동물이 완전한 각성상태를 유지하도록 실험 전 또는 실험 중에 어떠한 약물도 투여하지 않았다. 우선, 동물의 머리에 부착된 고정판을 두 쌍의 Helmholtz 코일에 의해 형성되는 자장의 중심부에 고정하고 두꺼운 천으로 몸을 고정시켰다. 훈련된 고양이는 이러한 절차에 익숙하여 저항하지 않았다. 실린더 마개를 열어 뇌를 노출하고 소독 식염수로 세척한 후, Horsley-Clarke 좌표 AP 0 +/- 1 mm, Lateral 2-3mm 수준의 lateral gyrus 정상에서 전극을 출발시켰다. 전극의 진행 각도는 수직에서 10°로 기울였다. 이 각도에서 전극은 제 18 영역을 지나 제 17 영역에 도달하였다. 실험에 사용한 전극은 유리로 절연한 텅스텐 전극(10-25 μ m 노출)으로 본 실험실에서 제작한 것이었다. 탐지된 세포외부전압은 증폭되고 전위 변별되어 컴퓨터에 입력됨으로써 활동 전위가 일어난 시간과 수가 기록되었다(이춘길과 박정현, 1992). 전극은 미세이동장치(정수영과 이춘길, 1992)를 이용하여 미세 이동하였다. 안구의 수평, 수직 위치는 매 4 msec 마다 A/D변환하여

저장되었고, 세포의 활동 전위가 발생한 시간은 0.5 msec의 정확도로 수집하였다.

실험조건은 동물이 들어가 있는 실험실 내의 불을 켜 동물이 전면의 자극판을 볼 수 있게 한 빛 조건과 아무것도 볼 수 없도록 실험실 내의 불을 끈 암흑 조건의 두 조건이었으며 각 시행은 이 두 조건 중 하나로 진행되었다.

안구 운동의 개시 및 종료와 관련하여 발생하는 세포의 활동을 객관적으로 결정하기 위해서 다음의 분석이 이루어졌는데 기본적으로 세포 활동의 시기 및 활동 정도를 평가하기 위하여 가우스 곡선(gaussian curve)을 사용한 확률 밀도 추정(probability density estimation)을 사용하였다. 이 방법은 각 활동 전위가 일어난 시점을 일정한 폭의 가우스 곡선(kernel)으로 대치하여 모든 시점에 대하여 합산한 뒤, 발생한 모든 활동 전위의 갯수를 고려하여 정상화함으로써 확률밀도를 추정하는 기법이다(Silverman, 1986). 이에 관한 자세한 모의 실험 결과가 강인철과 이춘길(1995)에 기술되어 있다. 활동 전위 밀도 추정(spike density estimation)은 각 시점에서 활동 전위가 발생할 확률의 밀도함수를 구하는 과정이다. 본 연구에서 사용한 방법은 가변 커널 추정법(adaptive kernel estimation)이다. 이것은 발생한 각 활동 전위를 커널 함수로서 가우스 함수를 이용하여 대체하는데, 가우스 함수의 범위를 순간 활동 전위의 발생 빈도를 고려하여 조정한다. 즉, 인접한 활동 전위의 발생 빈도가 높을 경우에는 좁은 폭의 가우스 곡선으로 대치하고, 반대로 낮은 발생 빈도를 보이는 구간에 위치한 활동전위는 넓은 폭의 가우스 곡선으로 대치하게 된다. 각 활동 전위를 대치하는 가우스 곡선의 폭을 이와 같이 가변적으로 조정하여 좁으므로, 행동과 상관된 신경 세포의 시간에 따른 활동 양상을 유지하면서 동시에 자발적인 세포 활동으로부터의 구별을 더욱 명확히 할 수 있다(강인철과 이춘길, 1995). 안구 운동과 관련한 세포 활동의 개시 시기는 다음과 같이 결정하였다. 우선 안구 운동의 개시와 종료 시점은 순간 운동 속도가 각각 초당 30

도와 15도를 통과하는 시점으로 하였다. 위에 기술한 방법으로 얻어진 세포 활동의 발생확률밀도함수를 토대로, 안구 운동 개시전 200ms 동안의 자발적 활동의 최고 밀도 수준의 300%를 초과하기 시작하는 시점을 안구 운동과 관련한 세포 활동 개시의 역으로 정하였다. 안구 운동의 개시, 종료, 세포 활동 개시 시기 등 측정된 모든 변수 값들은 C-언어로 쓰여진 분석 프로그램과 MATLAB(The MathWorks Inc) 환경에서 자동으로 측정되어 저장되었다. 세포 활동의 개시 시기를 결정하는 역치값을 자발적 활동 수준의 300%로 결정한 이유는 중다 세포 활동의 경우 자발적 활동 수준의 변동이 심해 이보다 작게 역을 설정할 경우 세포 활동 개시 시기를 과도하게 이르게 결정하는 경향이 있기 때문이었다.

결 과

세포 표집

세 마리의 고양이(YG, JA, MB)로부터 모두 308 위치에서 세포 활동을 측정하였다. 그 중 암흑 속에서 안구 운동과 관련한 활동 증가를 보인 59 위치의 세포 활동을 분석하였다. 이 가운데 한 위치에서 측정된 활동은 단일 신경 세포였고 나머지는 모두 중다 세포 활동이었다. 표집된 자료의 동물별, 시각피질 영역별 분포를 표1에 제시하였다. 세포활동의 측정은 세 마리 고양이에서 제 17, 18영역을 모두 포함하였으며 피질 영역의 구분은 Horsley-Clarke 좌표 체계에 따른 해부학적 위치와 Suarez 뇌도표, 시각극에 대한 반응성에 기초하여 이루어졌다. 제 17영역의 자료수가 충분치 않았기 때문에 제 18영역과의 비교는 본 연구에서 이루어지지 않았다.

표 1. 분석에 포함된 신경 세포의 피험동물별, 피질영역별 분포

	Area17	Area18	전체
YG	2	31	33
MB	4	2	6
JA	2	18	20
전체	8	51	59

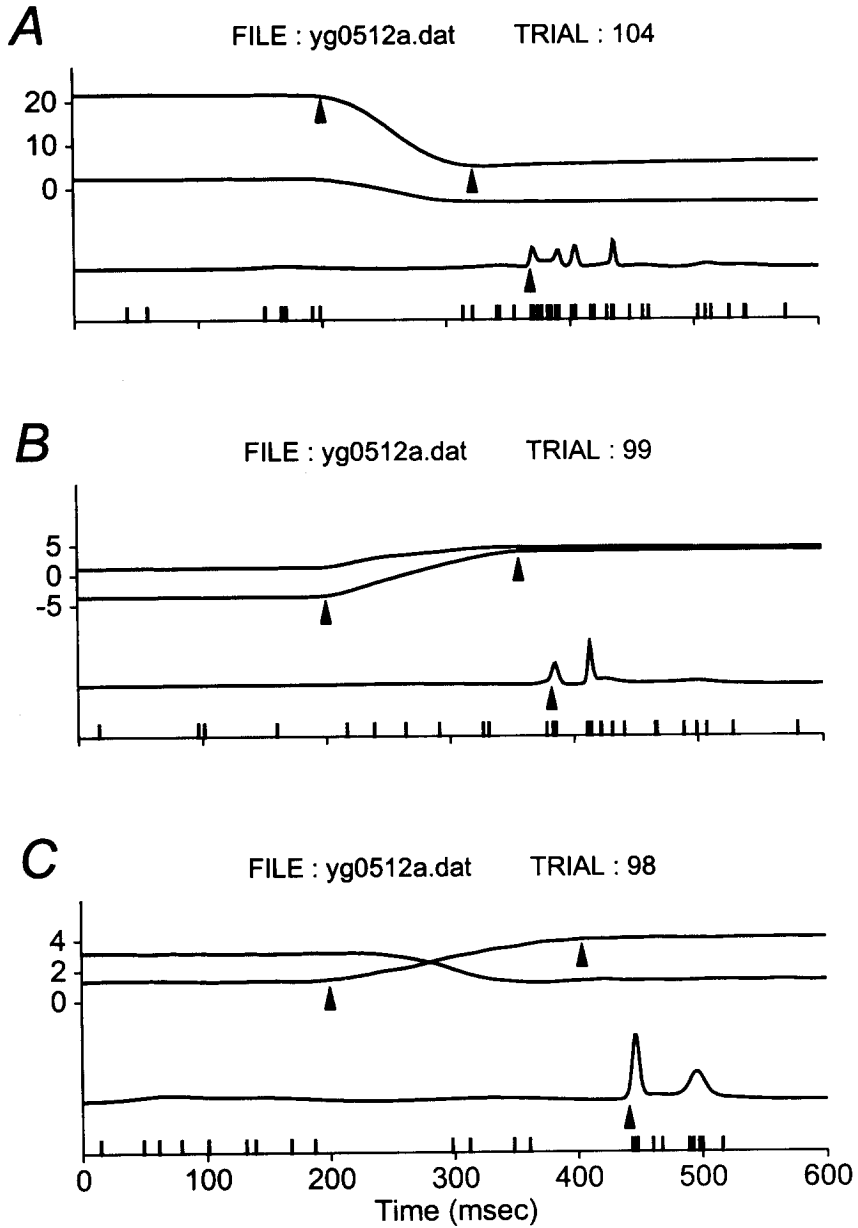


그림 4. 각기 다른 지속 기간의 안구 운동과 이에 따른 시각 피질 세포의 활동: 암흑 상태에서의 활동 예. 세 그림 모두 영역 18에서 측정된 동일한 중다 세포 활동으로서 각각 600ms 동안의 활동을 보여준다. 안구 운동의 지속 기간은 A, B, C에서 각각 128ms, 152ms, 204ms이다. 그림 속의 ▲는 안구 운동의 개시, 종료, 신경세포의 활동 개시 시점을 표시한다.

Dark Condition

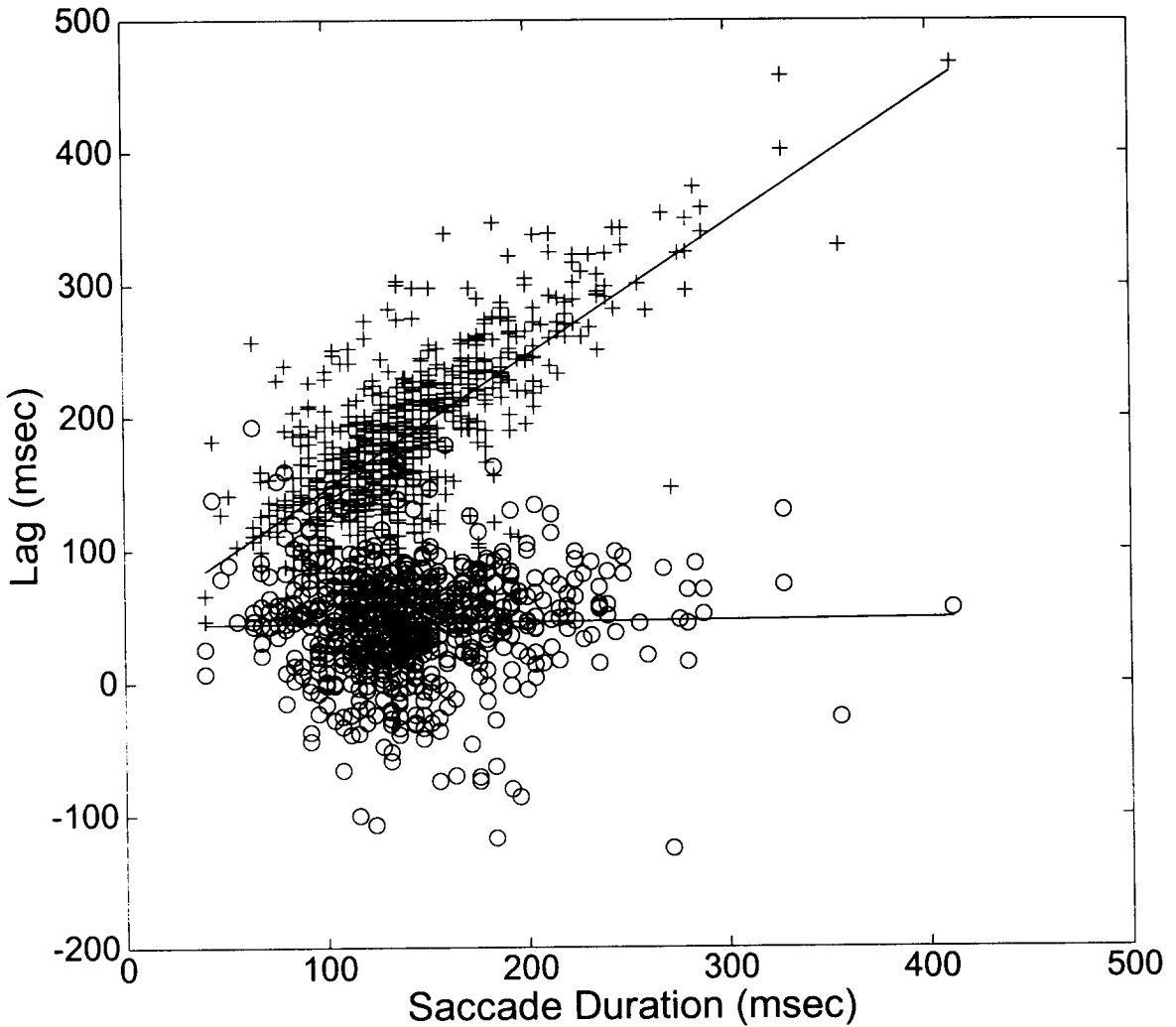


그림 5. 안구 운동의 개시(+) 및 종료(o) 시점을 기준으로 한 시각피질 세포 활동의 개시 시점. 분석된 59개의 세포 위치에서 암흑 상태에서 측정된 666개의 안구 운동과 관련된 세포활동의 자료를 모두 합하여 안구 운동의 지속 기간에 대하여 제시한 것이다. 그림내의 두 실선은 각각 +와 o에 대한 선형 회귀선을 나타낸다. 안구 운동 지속 기간과 안구 운동 개시로부터 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간의 선형 상관은 .73($n=666$)이었고 안구 운동 지속 기간과 안구 운동 종료에서 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간의 상관은 .01($n=666$)이었다.

암흑 상태에서의 안구운동 관련 활동의 개시 시기

그림4는 시자극이 차단된 암흑 속에서 동물이

안구 운동을 할 때 한 위치에서 측정된 시각 피질 세포가 보이는 활동을 나타내는 대표적인 예이다. 안구 운동의 지속 기간은 그림4의 A, B,

C에서 각각 128ms, 152ms, 204ms이며, 세포 활동 개시 시점은 안구 운동 개시로부터 각각 165ms, 176ms, 241ms 후이다. 안구 운동의 지속 기간이 길어짐에 따라 세포의 활동 개시 시기도 길어짐을 알 수 있다. 만일 세포 활동이 안구 운동 개시와 관련되어 있다면 안구 운동의 지속 기간의 변화와 상관없이 안구 운동 개시 시

기로부터 일정한 시점에서 세포 활동이 발생하였을 것이다. 안구 운동의 종료 시점으로부터 세포 활동의 개시 시기까지의 간격은 A, B, C에서 각각 37ms, 24ms, 37ms로서 상대적으로 일정하여 세포 활동의 개시 시기는 안구 운동의 개시 시기 보다 종료 시기에 더욱 관련되어 있음을 볼 수 있다.

Light Condition

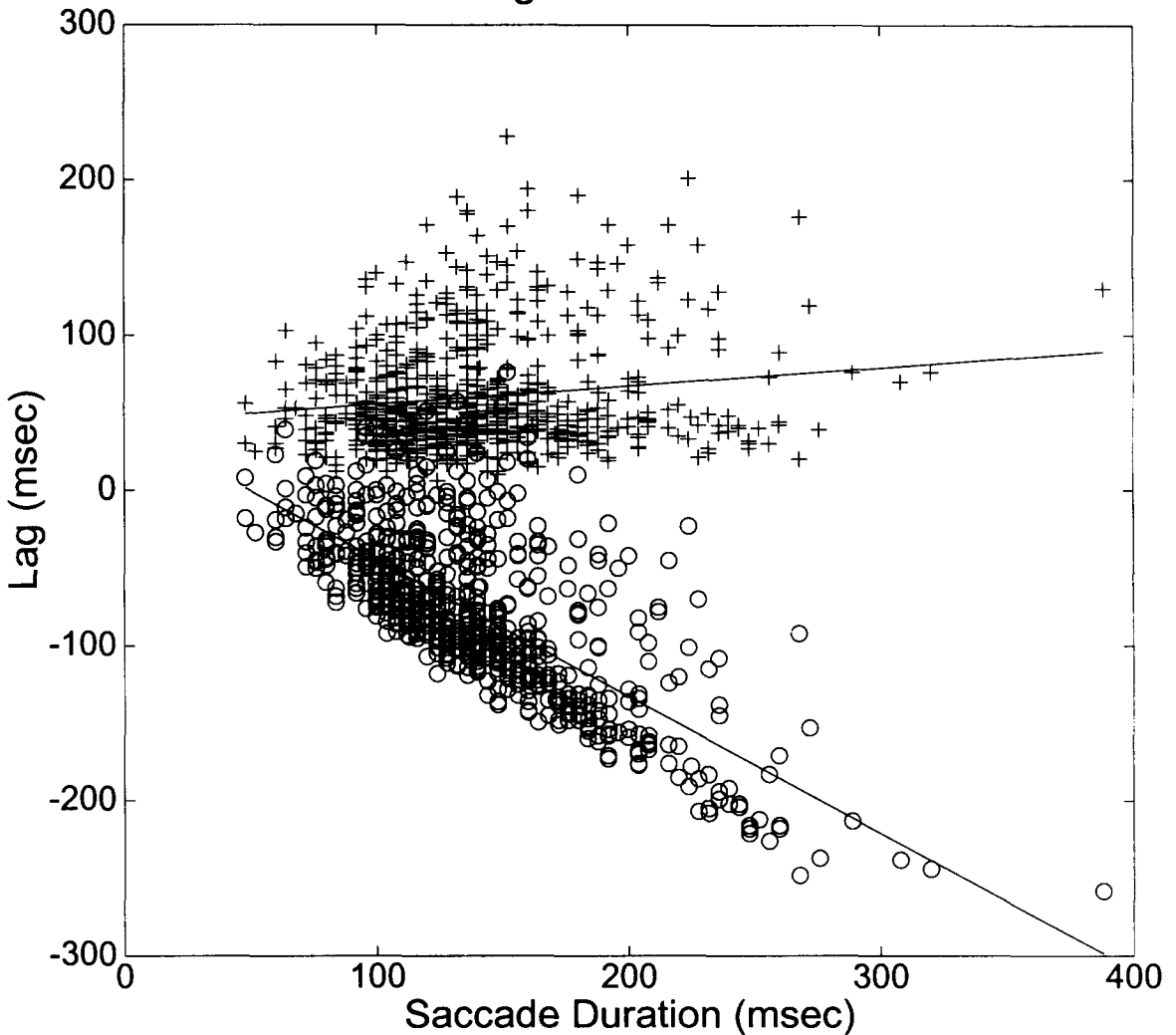


그림 6. 시자극이 존재하는 상태에서의 안구 운동의 지속 기간과 시각피질세포 활동 시기와의 관계. 분석된 59개의 세포 위치에서 688개의 안구 운동과 관련된 세포활동을 측정 한 자료를 모두 합하여 제시한 것이다. '+'와 'o'는 각각 안구운동 개시와 종료로부터 세포 활동이 발생한 시점까지의 시간간격을 나타낸다.

그림5는 그림3에 제시한 두 가설을 검증하기 위해서, 분석된 모든 59 위치의 세포들이 암흑 상태에서 보인 활동의 개시 시점을 안구 운동의 개시와 종료로부터의 시간 간격으로 표시한 결과이다. 안구운동의 지속 기간이 증가함에 따라 안구 운동 개시로부터의 시간 간격이 일정하게 증가하였다(선형 회귀선의 기울기=1.01). 반면 안구 운동의 종료로부터 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간격은 안구 운동의 지속 기간의 변화와 상관없이 안구 운동 종료로부터 평균 46ms의 시점에서 일정하게 유지되었다(선형 회귀선의 기울기=0.01). 이 결과는 암흑 상황에서의 안구 운동과 관련된 시각 피질 세포의 활동이 안구 운동의 개시가 아닌 종료에 관련되어 있음을 나타내는 것으로서 그림3의 가설 2와 일치한다.

시자극이 존재하는 상태에서의 안구운동 관련 활동의 개시 시기

그림6은 분석된 모든 59 위치의 세포들에서 시자극이 존재하는 상태에서의 각각의 안구 운동에 대해 안구 운동 개시와 종료로부터 신경세포 활동이 발생한 시점까지의 간격을 안구 운동의 지속 기간의 측 상에 분포시킨 것이다. 그림1에서 보였듯이 시자극이 존재하는 경우, 세포 활동의 발생은 시각적 재입력의 과정에 의해서 일어난다.

안구운동의 지속 기간이 증가함에 관계없이 안구 운동 개시로부터의 시간 간격은 일정하였다(선형 회귀선의 기울기= 0.12). 반면 안구 운동의 종료로부터 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간격은 안구 운동의 지속 기간이 증가함에 따라 -0.88의 기울기로 일정하게 감소하였다. 안구 운동 지속 기간과 안구 운동 개시로부터 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간의 상관은 .14($n=688$)이었고 안구 운동 지속 기간과 안구 운동 종료에서 세포 활동이 발생할 때까지의 시간 간의 상관은 -.72($n=688$)이었다. 이 결과는 그림3의 가설 1이 시각적 재입력에 의한 활동에 관해 예측하는 내용과 일치하는 것으로 시각적 재입력에 의한 시각 피질 세포의 활동이

안구 운동의 개시에 관련되어 있음을 나타내며 그림5에서 제시한 결과를 위한 분석 절차의 타당성을 지지하기도 한다.

논 의

고양이의 시각 신경계에서 안구 운동과 관련한 활동이 시각 체계의 각 수준에서 관찰되어 왔다. 시자극이 차단된 암흑 속에서 고양이와 자발적으로 도약 안구 운동을 하는 것과 관련하여 외측 슬상체(Corazza와 Lombroso, 1971)와, 시각 피질(Noda, Freeman 및 Creutzfeldt, 1972; Orban 과 Callens, 1974; Toyama, Komatsu 및 Shibuki, 1984; 박정현과 이춘길, 1995)에서 신경세포들의 활동 수준이 변화하는 것이 보고되었으며, 안구의 위치에 따라서 외측 슬상체(Lal과 Friedlander, 1990)와, 일차 시각 피질(Weyand와 Malpeli, 1993) 세포 활동이 변하는 것이 보고되었다. 이러한 활동 성분이 가지는 기능적인 의미는 동물의 과제 수행에 관한 변수와의 상관을 구함으로써 파악된다.

시각 체계에서 안구 운동과 관련한 활동을 보고한 지금까지의 모든 연구들은 신경 세포 활동과 안구 운동 간의 관련성을 안구 운동의 개시 시기로부터 신경 활동이 시발된 시기까지의 반응 시간에 기초하여 판단하였다. 이러한 전통은 시자극이 차단된 상황에서의 안구 운동 관련 활동이 안구 운동 명령의 출력 모사 신호라는 가정에 기인한다. 그러나, 본 연구의 결과는 시각 피질 세포에 입력되는 안구 운동 신호는 안구 운동 명령을 반영하기 보다 안구 운동 종료를 알리는 신호일 수 있으며, 따라서 운동의 명령에 관한 신호이기 보다는 시각에 관련한 역할을 수행하는 가능성을 시사한다. 안구 운동의 종료 후 46ms 시점부터 일관성 있게 관찰되는 세포 활동이 안구 운동의 종료 직후에 있음직한 시각 기능과 관련된 방식을 규명하기 위한 정신물리학적 실험이 본 실험실에서 진행 중이다.

참 고 문 헌

- 강 인철, 이 춘길 (1995). 고양이 상구의 신경생리학적 연구: 시각 반응의 개시 시기와 최고 시기의 추정. *한국심리학회지: 생물 및 생리*, 7, 58-77.
- 박 정현, 이 춘길 (1994). 고양이 시각 피질 영역 18 세포에서 관찰되는 안구운동과 관련한 활동의 종류와 시기. *한국심리학회지: 생물 및 생리*, 6, 1-14.
- 이 춘길, 박 정현 (1991). 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.
- Corazza, R. & Lombroso, C. T. (1971). The neuronal dark discharge during eye movements in the cat. *Brain Research*, 34, 345-360.
- Judge, S. J., Richmond, B. J., & Chu, F. C. (1980). Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: an improved method. *Vision Research*, 20, 535-538.
- Lal, R. & Friedlander, M. J. (1990). Effect of passive eye position changes on retinogeniculate transmission in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 63, 502-522.
- Noda, H., Freeman, R. B., & Creutzfeldt, O. D. (1972). Neuronal correlates of eye movement in the visual cortex of the cat. *Science*, 175, 661-664.
- Obran, G. A. & Callens, M. (1974). Influence of movement parameters on area 18 neurons in the cat. *Archives of Interantional Physiology and Biochemistry*, 82, 364-366.
- Robinson, D. A. (1963). A method of measuring eye movement using a scleral search coil in a magnetic field. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, BME-10, 137-145.
- Silverman, B. W. (1986). *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. London: Chapman & Hall.
- Toyama, K., Komatsu, Y., & 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. & Malpeli, J. G. (1993). Responses of neurons in primary visual cortex are modulated by eye position. *Journal of Neurophysiology*, 69, 2258-2260.

사 의

본 연구에서 사용된 자료분석 프로그램의 작성에 많은 도움을 준 강인철에게 감사한다.

Saccade Offset-Related Activities in Area 17 and 18 of the Cat Visual Cortex

Junghyun Park and Choongkil Lee

Department of Psychology
Seoul National University

In this study we examined the temporal relationships of the eye movement-related activities of the visual cortical areas 17 and 18 with the saccade onset and offset times in three awake cats. Eye positions were monitored with the scleral search-coil technique, and single or multiple unit activities were recorded with conventional electrophysiological methods while cats were spontaneously making saccades in the dark. Saccade onset and offset times were determined according to velocity criteria. Based on the sequence of action potentials, the spike probability density was estimated by a variable kernel method and the onset of neural activity was determined with a spike density threshold. When all 666 saccade-related activities of 59 recording sites were combined, the lag between the onset of neural activity and the saccade onset time was linearly correlated with saccade duration (slope of linear regression line was 1.01). On the other hand, the lag between the onset of neural activity and the saccade offset was independent of saccade duration (slope of linear regression line was 0.01), with the saccade offset leading the onset of neural activity by 46ms on average. Thus, eye movement-related cortical activity was more tightly related to saccade offset than onset time. These results suggested that the eye movement-related signals integrated in the visual cortex might play a perceptual role rather than corollary discharge of eye movement commands as previously assumed.