韓國心理學會誌: 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1998. Vol.10, No.1, 75-94

도약 안구운동을 생성하는 뇌간 신경회로와 모델

엄송이, 이춘길
서울대학교 심리학과

도약안구운동(saccadic eye movement)은 고속으로 시선을 이동시키는 안구운동의 형태이다. 상구(superior colliculus)는 도약안구운동을 제어하는 핵심적인 신경 구조로 알려져 있다. 도약안구운동의 표적이 되는 시각 자극의 위치는 망막, 시각피질 등의 공간좌표계에 표시되는 반면, 도약안구운동을 생성하는 운동명령의 신호는 세포 활동의 시간적 패턴으로 표시된다. 따라서, 이 과정에서 신경활동의 공간-시간 변환이 필요한데, 상구는 이 변환 과정에 핵심적인 역할을 하는 구조로 생각되고 있다. 이 변환 과정을 이해하고자 하는 연구들은 세포 활동을 연구하는 신경생리적 연구와 이에 기초한 모델 연구들로 이루어지는데 그 동안의 집중적인 연구에도 불구하고 이 변환 과정에서 상구의 세포들이 차지하는 역할에 대한 명백한 이해가 이루어지지 않고 있으며, 뇌간 신경회로의 기능적 구성에 관한 합의도 이루어지지 않고 있다. 그 결과, 생물학적 자료를 부분적으로 활용하거나 새로운 세포를 가정하는 여러 모델들이 계속 등장하고 있다. 이 모델들은 새로운 신경생리적 실험의 방향을 지시하는 순기능을 가진다. 이 글은 도약운동을 생성하는 뇌간 신경회로를 구성하는 세포들의 활동 특성과, 이들에 입력을 제공하는 것으로 생각되어지고 있는 상구의 기능적 특성, 그리고 이에 기초한 모델들을 개괄하고 도약운동의 신경제어를 명백히 이해하기 위해서 요구되는 고리들이 무엇인지를 정리한 것이다.

1. 도약 안구운동을 생성하는 뉴런

도약안구운동(saccadic eye movement)은 여러 형태의 안구운동 가운데 고속으로 시선을 이동시키는 운동이다. 안구운동은 정밀한 측정이 가능하고 안구운동의 경우 부하(즉 안구의 무게)가 일정하기 때문에 도약안구운동의 신경제어는 생물학적 운동제어의 좋은 모델이 되고 있다. 상구(superior colliculus)는 도약안구운동을 생성하는 신경 구조들 가운데 핵심적인 구조이다. 상구를 구성하는 세포들과 이 세포들로부터 신호를 전달받아 도약운동을 일으키는 뇌간(brain stem) 신경세포들의 활동은 생물학적, 계산학적, 공학적 연구의 초점이 되고 있으며 이를 모방한 로봇이 개발되고 있다.

도약안구운동의 신경제어 기전을 이해하는데 있어서 중요한 한 가지 개념은 정보를 나타내는 공간-시간좌표의 변환에 관한 것이다. 도약안구운동의 표적인 시자극의 위치는 망막, 시각피질 등의 공간좌표계(활성화하는 뉴런의 공간적 위치에 따라 정보 내용이 달라지는)에 표시되는 반면, 도약안구운동을 생성하는 운동명령의 신호는 세포의 활동의 시간적 패턴(활동 수준, 기간 등)으로 표시된다. 따라서, 공간의 한 위치에 나타난 표적을 향해 시선을 이동하는 과정에서 시각신경계에 의해서 표시되는 표적의 위치에 관한 정보(말하자면 공간좌표계로 표시되는)를, 그 위치를 향해서 시선을 이동하기 위해서 근육을 제어하는 운동 신호(시간좌표로 표시되는)로의 공간-시간 변환이 필요하다. 상구 세포들은 망막과 시각피질로부터 입력을 받아서 시각 자극에 대해 반응을 보이고, 또 도약 안구운동과 관련하여 보이는 운동 성분의

활동을 보이기도 하기 때문에, 상구는 공간-시간 변환에 핵심적인 역할을 하는 구조로 생각되고 있다. 이 변환 과정을 이해하고자 하는 연구들은 원숭이나 고양이의 상구에 전극을 직접 삽입하여 세포 활동을 공부하는 신경생리적 연구와 이러한 연구들에 의해서 얻어지는 생물학적 자료를 일정한 틀을 사용하여 해석하고, 안구운동이 생성되는 원리에 접근하고자 하는 모델 연구들로 이루어진다. 그 동안의 집중적인 연구에도 불구하고 이 공간-시간 변환 과정에서 상구의 세포들이 차지하는 역할에 대한 명백한 이해가 이루어지지 않고 있으며, 상구로부터 신호를 전달받아 외안근육(extraocular muscle, 실제 안구를 움직이는)을 수축하는 신호를 발생시키는 뇌간 신경회로의 기능적 구성에 관한 합의도 이루어지지 않고 있다. 그 결과, 생물학적 자료를 부분적으로 활용하거나 새로운 세포를 가정하는 여러 모델들이 계속 등장하고 있다.

이 글은 도약운동을 생성하는 뇌간 신경회로를 구성하는 세포들의 활동 특성과, 이들에 입력을 제공하는 것으로 생각되어지고 있는 상구의 기능적 특성을 개괄하고 도약운동의 신경제어를 명백히 이해하기 위해서 요구되는 고리들이 무엇인지를 정리한 것이다. 많은 해부학적 구조들의 명칭이 합의되어 있지 않은 상태에서 이들 구조를 번역하여 사용하는 것은 혼동을 일으키는 것으로 생각되어 어떤 경우에는 번역을 포기하고 라틴어를 그대로 사용하였다.

(1) 상구

1) 상구의 구조

상구는 시각, 청각, 체성감각이 수렴하는 곳으로 눈, 머리, 귀바퀴 등의 정향운동(orienting movement)을 담당하는 뉴런들을 포함하고 있다. 특히 해부학, 전기 생리학, 손상 연구 등의 결과들은 상구가 도약안구운동을 통제하는 데 결정적인 역할을 한다는 것을 밝혔다. 상구는 7개의 층으로 구성되는데 이 층들은 다시 표층(superficial layer, SZ, SZS, SO), 중간층(intermediate layer, SGI, SAI), 심층(deep layer, SGP, SAP)의 3층으로 구분하기도 하고, 중간층과 심층을 합쳐 심층(deep layers)이라 부르면서 표층, 심층의 두 층으로 구분하기도 한다. (표 1) 표층과 심층은 기능적으로 아주 달라서 표층은 시감각에만 관련있고(쥐나 고양이의 경우 망막으로부터 심층으로의 약한 연결이 관찰되기도 하지만), 심층은 여러 가지 감각 및 운동 체계와 관련이 있다. 일반적으로 해부학적, 생리학적인 증거들은 이 두 층 사이에 직접적인 연결이 있음을 지지하며 표층의 전기자극은 중간층의 운동관련 세포를 활성화시켜(Lee 등, 1997), 격발활동을 일으키기도 한다(Ozen 등, 1998).

상구의 표층은 망막과 시각피질(visual cortex)로부터 시각과 관계된 입력을 받고 부쌍자핵(parabigeminal nucleus), 전개(pretectum), 하방시상침(inferior pulvinar nucleus), 대세포성 배내측 시상핵(magnocellular dorsomedial nucleus), 배측, 복측 외슬핵(dorsal, ventral lateral geniculate nuclei)으로 출력을 보낸다.

상구의 심층은 전두동안역(frontal eye fields), 전전두피질(prefrontal cortex), 두정엽(parietal cortex), 측두엽(temporal lobe), 후두엽(occipital lobe) 등에서 피질 입력을 받는다. 그러나 이런 입력 관계는 종마다 차이가 있어서 심지어 고양이나 쥐의 심층은 망막의 약한 입력을 받는 것이 관찰되기도 했다. 그리고 피질하부 구조로는 중뇌망상체(mesencephalic reticular formation), 흑질(substantia nigra), 망상체부(pars reticulata), 소뇌(celebellum)의 심층핵(deep nuclei), 설하주위기관(perihypoglossal complex), 시상망상핵(reticular nucleus of thalamus)등이 상구로 신호를 전달한다(afferents). 상구의 상행(ascending) 출력은 상슬핵(suprageniculate nucleus), 시상(thalamus)의 중슬핵(medial geniculate), 후방측핵(lateral posterior nuclei), 중종형신경다발의 문측개재성핵(rostral interstitial nucleus of medial longitudinal fasciculus, riMLF), 후교련핵(necleus of posterior commissure), Cajal

의 개재성핵(interstitial nucleus of Cajal) 등으로 전달되고, 하행(descending) 경로를 통해 뇌간(brainstem)과 척수(spinal cord)의 운동, 전운동 영역으로 전해진다. 원숭이의 자료를 중심으로 Sparks과 Hartwich-Young(1989)이 개관한 상구의 표층, 심층의 입,출력 관계가 「그림1」에 정리되어 있다.

zonal layer	stratum zonale(SZ)	표층	표층
superficial grey layer	stratumgriseum superficiale(SGS)		
optic layer	stratum opticum(SO)		
intermediate grey layer	stratum griseum intermediale(SGI)	중간층	심층
intermediate white layer	stratum album intermediale(SAI)		
deep grey layer	stratum griseum profundum(SGP)	심층	
deep white layer	stratum album profundum(SAP)		

표 1. 상구의 층 구조

2) 상구 세포의 활동 특징

원숭이 연구를 토대로 상구의 표층의 세포들은 시각과 관련된 활동을 보인다는 것이 알려져 있다. 이 세포들은 반대측의 시각역(visual field)에 제시된 자극에 반응을 보인다. 그리고 시각역은 이 층에 망막상응적으로 표상(retinotopically mapping)되어 있는데 시각역 중심 10 °가 표면의 1/3 이상을 차지한다. 위쪽 시각역에 반응하는 세포들은 표면의 내측(medial)에, 아래쪽 시각역에 반응하는 세포들은 외측(lateral) 영역에서 발견된다. 또한 시각역의 중심에 반응하는 세포들은 이 층의 전측(anterior)에 자리하고 시각역의 말초 영역에 반응하는 세포들은 미측(posterior)에 자리한다. 한편 표층의 표면에 수직한 방향으로 깊이가 깊어질수록 반응역(receptive field)의 지름이 증가한다. 이 층의 세포들은 자극의 모양, 명암, 방향에 민감하지 않고, 고정된 자극과 움직이는 자극 모두에 반응을 보인다. 그러나 움직이는 자극에 대해 더 활발한 반응을 보인다(Sparks (1986)에서 개관).

Wurtz와 Goldberg(1971)는 중간층과 심층에 분포하는 상구의 뉴런이 도약안구운동 전에 발화한다는 것을 최초로 발표했다. 이들은 상구의 세포를 그 특징에 따라 도약 안구운동-관련세포(saccade-related burst neuron, SRBN), 시각-운동뉴런(visuomotor neuron), 시각적으로 촉발되는 운동세포(visually-triggered movement cell)로 구분했다. 이 중 SRBN은 도약 안구운동 시작 20ms이전에만 특징적으로 높은 빈도의 발화를 시작하는데 일부는 20ms보다 더 이전에 낮은 빈도의 발화를 보이기도 한다. 시각-운동뉴런은 시자극과 도약 안구운동의 발생에 모두 반응하는 세포이며 시각적으로 촉발되는 운동세포는 시자극에 대한 도약 안구운동에 반응하는 세포이다. Mays와 Sparks(1980)는 시자극에 반응하면서 망막 오류(retinal error, 중심와로부터 목표 이미지까지의 거리와 방향)가 아닌 운동 오류(motor error), 즉 현재의 안구 위치로부터 목표 지점에 도달하기 위하여 요구되는 운동의 양, 에 반응하는 세포를 발견하고 준시각 세포(quasi-visual cell, QV)이라 명명했다.

이와 같이 도약 안구운동과 관련해 발화하는 상구 세포들은 특정한 방향과 크기의 도약 안구운동에 가장 맹렬히 발화하며 최적의 도약 안구운동으로부터 방향이나 크기가 벗어난 정도에 따라 덜 맹렬히 발화한다. 세포의 활동을 유발하는 도약 운동의 범위를 운동역(movement field)이라 한다.

Robinson(1975)은 상구의 심층의 특정 위치를 전기 자극했을 때 발생하는 도약 안구운동을 공막탐지(search-coil)기법으로 측정해서 도약 안구운동의 크기와 방향을 표상하는 운동지도를 완성했다. (그림 2) 이에 따르면 상구의 미측일수록 큰 크기의 도약 안구운동을, 동물의 중심선에 가까운 쪽일수록 아래 방향으로의 도약 안구운동을 일으킨다. 이는 자극하는 시점의 안구의 위치나, 자극

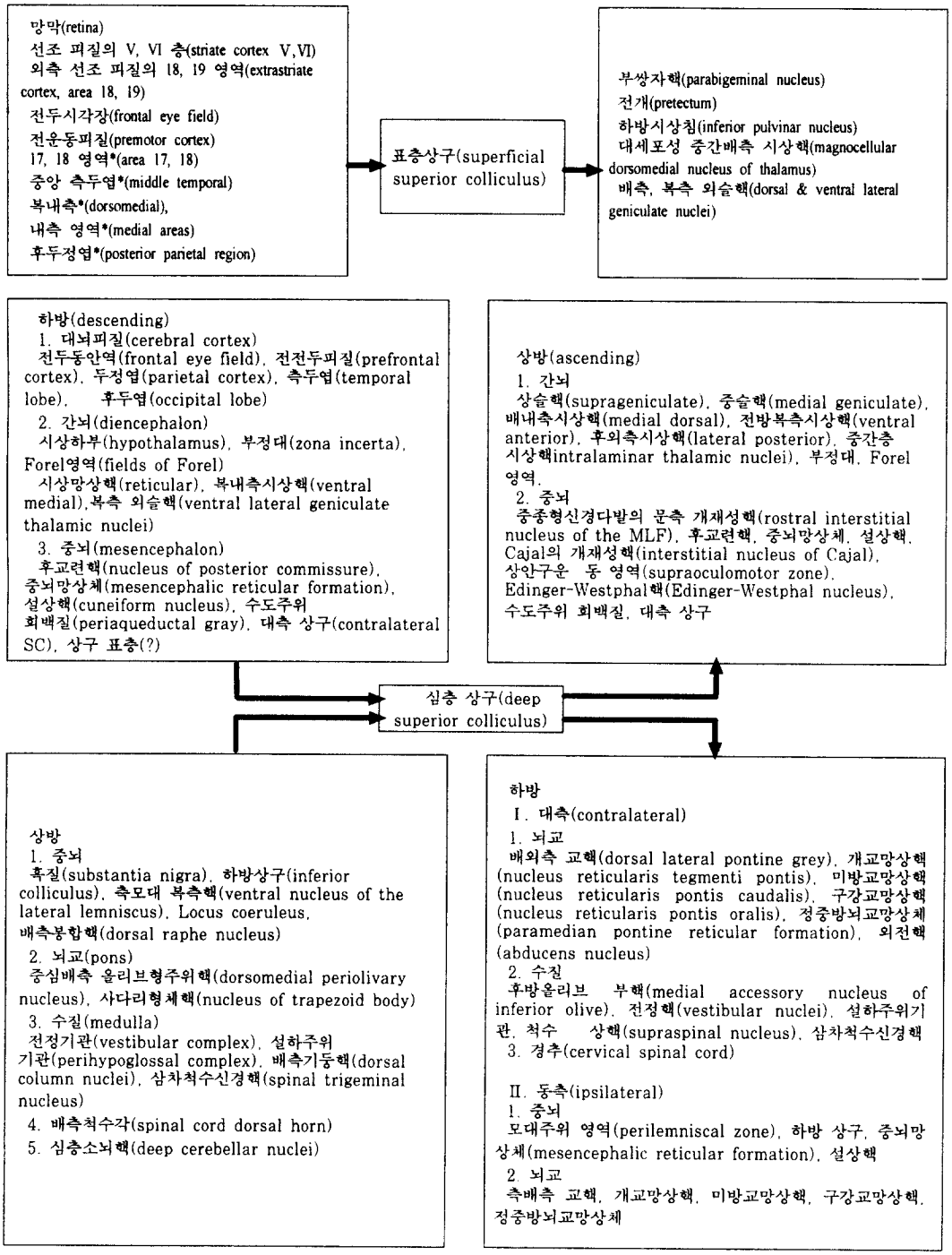

그림 1. 표층, 심층 상구의 입력 영역과 출력 영역. 심층 상구 입력은 올빼미 원숭이(owl monkey)의 자료(*)와 벵골 원숭이(rhesus monkey)의 자료가 구별됨. Sparks & HartwichYoung(1989)에서.

의 강도, 기간등 자극의 속성과는 무관한 것으로 보였으므로 Robinson은 활성화된 세포의 위치만이 도약 안구운동의 방향과 크기를 표상 하는 것으로 생각했다.

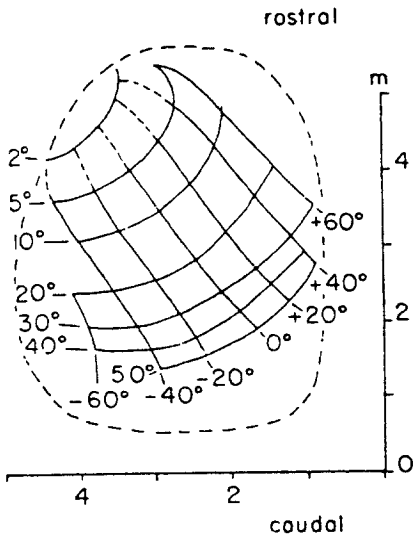

그림 2. Robinson의 원숭이 상구운동 지도. 수평으로 가로지르는 실선은 미세전기 자극시 유발되는 도약 안구 운동의 크기(2°~50°)를 나타내며(isoamplitude line) 수직으로 가로지르는 실선은 도약 안구 운동의 방향을 나타낸다. +는 위로의, -는 아래로의, 0은 수평방향으로의 운동을 의미한다. Robinson(1975)에서 발췌.

(2) 뇌간뉴런

상구에 의해서 표시되는 안구운동의 크기와 방향에 관한 신호는 뇌간의 구조를 거쳐서 (그림 2 참조) 안구의 회전을 일으키는 세 쌍의 외안 근육(extraocular muscle)에 이른다. 외직근(lateral rectus)과, 내직근(medial rectus)은 안구의 좌우 운동을, 상직근(superior rectus)과 하직근(inferior rectus)은 상하운동을 그리고 상사근(superior oblique)과 하사근(inferior oblique)은 비틀림 운동(torsion)을 일으킨다. 동안신경세포(oculomotor neuron)는 외안 근육을 수축시켜 안구운동을 조절하는데, 동안신경세포들은 뇌간에 위치한 몇 개의 신경핵에 분포한다. 이 중 외직근을 조절하는 것이 외전신경핵(abducens nucleus)이다. 고양이의 경우 외전신경핵은 약 800개의 내재신경세포(internuclear neuron)와 약 1500개의 운동 뉴런을 포함하는데 내재신경세포는 반대편 내직근을 구동하는 운동신경세포를 활성화시키고, 운동뉴런은 동측의 외직근을 수축시켜 수평방향의 안구운동을 만든다 (Delgado-Garcia 등, 1988). 외전신경핵에 전달되는 신호를 처리하는 세포들과 그 활동의 특징을 아래에 정리하였다.

1) 격발뉴런(burst neuron)

동안신경세포의 흥분은 안구의 질량과 안구주위의 점성(viscosity)과 탄성(elasticity)을 극복하고 빠른 속도로 안구를 이동시키기 위해 pulse신호와 step신호로 구성된다. 고속의 안구운동을 위한 힘을 제공하는 뉴런이 단선행 격발뉴런(medium lead burst neuron, short lead burst neuron이라고도 함)이다. 외전뉴런의 전측 영역에서 발견되는 격발뉴런은 흥분성 격발뉴런(exitatory burst neuron, EBN)(Kaneko 등, 1981)이고, 외전뉴런의 미측 영역에서 발견되는 뉴런은 억제성 격발뉴런(inhibitory burst neuron, IBN)(Scudder 등, 1988)이다. 이들은 외전뉴런과 내재신경세포와 연결되어 있어서 도약 안구운동의 수평 방향 성분을 제어한다(그림 3).

한편 도약 안구운동의 수직 방향 성분을 제어하는 단선행 격발뉴런들이 riMLF에서 발견되었다 (Moschovakis 등, 1991). 여기에는 위, 아래쪽으로의 도약 안구운동에 반응하는 뉴런들이 혼재한다. 그리고 오른쪽 riMLF를 전기 자극하면 시계방향의 안구 운동이 발생하고 왼쪽 riMLF를 전기 자극하면 반시계방향으로의 움직임이 발생한다 (Crawford & Vilis, 1992). 또한 격발뉴런의 발화 개시 시간과 도약 안구운동 개시 시간 사이의 차이(latency)를 기준으로 장선행 격발뉴런(long lead burst neuron, LLBN)과 단선행 격발뉴런이 구별된다. 「그림 4」는 Crawford & Vilis (1992)가 정리한 격발뉴런의 작용 방향이다. 검정 바탕의 블록은 발화 상태를, 흰 바탕의 블록은 비발화 상태를 나타내는데, 예를 들어 한쌍의 PPRF 격발 뉴런이 활성화되고 두 쌍의 riMLF 격발 뉴런 중 절반이 발화하고 나머지가 억제되면 시계 방

향으로의 비틀림 운동이 일어난다(A). 이런 식으로 수직 운동(B), 수평 운동(C)도 설명될 수 있다.

흥분성 격발뉴런은 평균적으로 도약 안구운동시작 10ms전부터 발화를 시작한다(그림 3). 수평 방향의 흥분성 격발뉴런은 동측의 (on-direction) 도약 안구운동에 대해 가장 활발히 반응하며, 활동 전위의 수는 도약 안구운동의 수평 성분의 크기에 비례한다. 그리고 발화 지속기간(burst duration)과 도약 안구운동 지속기간 사이에도 선형적인 상관이 밝혀졌는데, 원숭이의 경우 5 ° 이상의 도약 안구운동에서 두 요인의 회귀 계수는 1에 가깝다. 그리고 격발뉴런의 최고 발화율과 도약 안구운동의 최고 속도간에도 선형적인 관계가 있음이 알려져 있다. 하지만 도약 안구운동의 크기가 커질수록 발화율이 포화하므로 10 ° 이상의 도약 안구운동에서는 완만한 선형 관계가 된다(Kaneko 등, 1981; van Gisbergen 등, 1981). 수평 방향의 흥분성 격발뉴런은 반대 방향으로의 도약 안구운동에 대해서는 거의 활동을 하지 않거나 도약 안구운동이 끝날 때에 약한 발화를 보인다(van Gisbergen 등, 1981). 또한 도약 안구운동의 수직 성분에 대해서도 발화하는데 이로써 폐넓은 방향 선호성(broadly tuning curve)이 있음을 알 수 있다.

수평 방향의 흥분성 격발뉴런은 동측의 외전뉴런에 흥분성 단일연접 전위(monosynaptic EPSP)를 유발한다(Igusa 등, 1980). 그러나 수평 방향의 억제성 격발뉴런은 반대측의 외전뉴런과 억제적 연결을 한다(Scudder 등, 1988). 따라서 흥분성 격발뉴런이 동측의 도약 안구운동을 발생시킬 때, 억제성 격발뉴런은 반대측의 외전뉴런을 억압해서 양안이 같은 방향으로 이동하도록 하는 것으로 보인다. 흥분성 격발뉴런과 마찬가지로 억제성 격발뉴런의 활동전위의 수는 도약 안구운동의 크기와, 발화 지속 기간은 도약 안구운동의 지속기간과, 최고 발화 비율은 도약 안구운동의 최고 속도와 상관을 보인다. 일부 연구자들은 억제성 격발뉴런의 이러한 속성이 흥분성 격발뉴런으로부터 직접 입력을 받는 결과라고 주장한다(Yoshida 등, 1981). 한편 Kaneko 등(1981)은 억제성 격발뉴런의 지연기간(latency)은 약 15ms로, 흥분성 격발뉴런보다 먼저 발화를 시작하고, 고양이의 연구에서 흥분성 격발뉴런보다 억제성 격발뉴런의 지속기간이 도약 안구운동 지속기간과 더 잘 일치하며, 억제성 격발뉴런이 휴지뉴런(omnipause neuron, OPN)으로 입력한다는 점등을 들어 억제성 격발뉴런은 도약 안구운동의 개시와 종결을 제어하는데 더 큰 역할을 한다고 제안한다(Scudder 등, 1988; Kaneko 등, 1981).

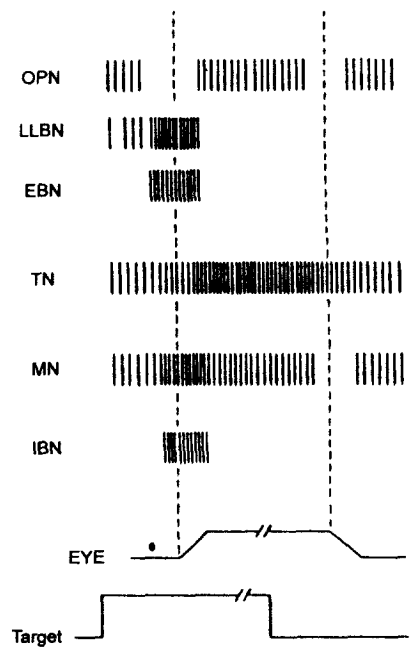

그림 3. 크기가 θ 인 수평 방향의 도약 안구 운동에 대한 뇌간 뉴런들의 발화 패턴. OPN: 휴지 뉴런, LLBN: 장선행 격발 뉴런, EBN: 흥분성 격발 뉴런, TN: 지속성 뉴런, MN: 운동 뉴런, IBN: 억제성 격발 뉴런. 첫 번째 수직 점선은 on direction, 두 번째 수직 점선은 off-direction. Fuchs et al. (1985)의 개관 논문에서.

장선행 격발뉴런은 도약 안구운동개시 약 100ms이전부터 발화하기 시작하여 도약 안구운동 직전에 최고 발화율에 이르고 도약 안구운동종료와 함께 발화를 중단한다. 주로 지연기간을 기준으로 단선행 격발뉴런과 장선행 격발뉴런을 구분짓지만 연속적인 지연기간의 차원을 임의로 이분한 것이다. 장선행 격발뉴런은 단선행 격발뉴런에

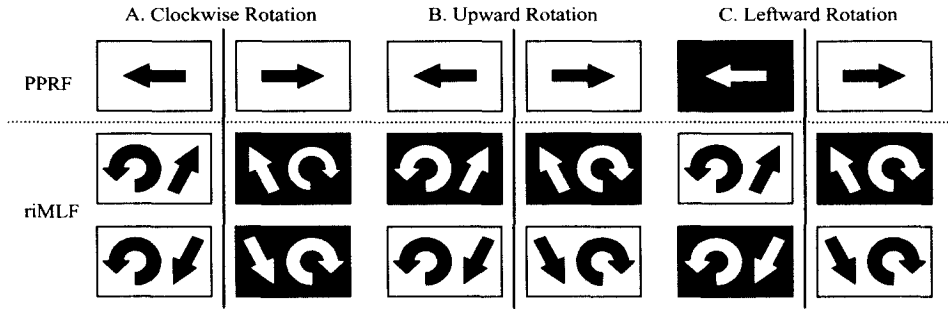

그림 4. Crawford와 Vilis(1992)가 정리한 격발 뉴런의 작용 방향. PPRF의 한 쌍의 격발 뉴런과 riMLF에 있는 두 쌍의 격발 뉴런의 발화, 비발화 상태의 조합으로 안구의 A. 비틀림 운동, B. 상향 수직 운동, C. 좌향 수평 운동을 설명한다. 검정 바탕의 블록은 발화 상태, 흰 바탕의 블록은 비발화 상태.

비해 도약 안구운동의 변수(parameter)와 상관이 낮다. 장선행 격발뉴런은 지연기간, 운동역(movement field)의 성격(Hepp & Henn, 1983), 도약 안구운동 변수와의 상관 등에서 상구와 단선행 격발뉴런의 중간 정도의 성질을 띄는데, 이러한 사실들은 장선행 격발뉴런이 동안신경세포를 구동하는 것이 아니라, 상구와 단선행 격발뉴런의 매개역할을 한다는 가설을 이끌어냈다(van Gisbergen, 1981; Scudder, 1988). 그러나 Cullen & Guitton(1997)은 억제성 격발뉴런의 스파이크를 시스템 확인 기법(system identification technique)을 이용해 분석한 결과 단선행 격발뉴런과 장선행 격발뉴런 사이에 유의미한 차이를 발견하지 못했다.

2) 휴지뉴런(Omnipause neuron)

휴지뉴런은 on-direction의 도약 안구운동의 개시 15~35ms전부터 도약 안구운동이 진행되는 동안 발화를 멈추고 그렇지 않을 때에는 안구의 위치와 무관하게 초당 50~150 spike의 일정한 비율로 발화한다(Strassman 등, 1987). 휴지뉴런의 전기 자극은 도약 안구운동의 개시를 억제하거나 진행중인 도약 안구운동을 중단시킨다(Keller & Edelman, 1994; Fuchs 등, 1985). 휴지뉴런은 PPRF와 riMLF의 흥분성 격발뉴런, 억제성 격발뉴런과 억제적 연결을 하는 것으로 알려졌다(Strassman 등, 1987). 이런 사실들로부터 휴지뉴런이 단선행 격발뉴런을 억제하고 있고 단선행 격발뉴런이 발화하기 위해서는 휴지뉴런의 활동중단이 선행되어야 한다는 가설이 도출되었다(Robinson, 1975; Scudder, 1988).

또한 휴지뉴런은 상구와 흥분적, 억제적 연결을 한다(Keller & Edelman, 1994). 상구의 전측 영역에는 휴지뉴런과 마찬가지로 눈이 고정되어 있을 때 발화하고 도약 안구운동 동안에는 휴지하는 뉴런, 응시뉴런(fixation neuron)들이 존재하는데, 이 뉴런은 휴지뉴런과 흥분적인 연결을 한다고 한다(Munoz & Wurtz, 1993). 최근에 Gandhi와 Keller(1997)는 휴지뉴런영역을 전기 자극하는 동시에 이 자극에서 비롯된 상구세포의 활동전위를 측정해 상구의 미측 영역에서 전측 영역으로 갈수록 상구와 휴지뉴런의 연결 밀도가 크다고 보고했다.

3) 격발-지속성 뉴런(Burst tonic neuron)

신경 적산기(neural integrator)는 속도 신호를 위치 신호로 적분하는 세포로서 안구 운동으로 얻어지는 새로운 위치에 안구를 고정시키는 지속성(tonic) 신호를 동안 운동 세포로 전달한다. 신경 적산기는 또한 도약안구 운동 생생 모델에서 현재 눈의 위치를 나타내는 되먹임 신호를 발생시키는 구조로서 생각되기도 한다(2장 참고). 이러한 신경 적산기가 존재한다고 추측되는 구조로서 수평 방향 운동의 격발활동을 적산하는 nucleus

prepositus hypoglossi(NPH)와 수직방향 격발활동을 적산하는 interstitial nucleus of Cajal(NIC)이 있다(아래에 정리).

NPH의 전측 영역에서는 반대측으로의 수평도약 안구운동에 대해 발화하고 도약 안구운동이후 안구가 새로운 위치에 고정해 있는 동안 지속성(tonic)활동을 보이며 역-방향(off-direction)의 움직임에 대해서는 활동을 중지하는 격발-지속성 뉴런이 있다고 알려졌다. 지속성 활동은 도약 안구운동의 크기에 비례한다(Escudero 등, 1996). Kaneko(1997)는 원숭이의 NPH영역에 ibotenic acid를 주입, 손상시킨 것이 시자극 추적 과제의 수행에 미치는 영향을 관찰했다. 그 결과 원숭이는 손상된 NPH와 같은 쪽 말초 위치에 안구를 고정시키는 능력이 심각하게 손상되었다. 이것은 구심성 방향으로 안구가 이동하는(drift back) 현상의 시간 상수가 정상의 경우에 비해 약 1/10 수준으로 감소하는 것으로 확인된다. 반면 도약 안구 운동 자체는 거의 영향을 받지 않았다. 이러한 결과는, Cannon과 Robinson(1987)의 연구와 함께, NPH에 신경적산 기능이 있음을 보이며 이 구조가 손상되면 수평방향의 안구 고정이 정상적으로 이루어지지 않음을 보인다. NPH의 지속성, 격발-지속성 뉴런은 상구를 비롯한 뇌간 영역으로 신호를 보낸다(Delago-Garcia 등, 1989).

NPH의 격발-지속성 뉴런과 같이 응시기간 동안에 안구의 위치에 비례해 발화하는 뉴런이 NIC에서 발견되었다. 특히 이 영역의 격발, 격발-지속성 뉴런의 발화 비율과 spike의 총 수는 수직 방향의 도약 안구운동의 크기와 정적인 상관을 보인다. 이 뉴런들은 역-방향에 대해서 발화 비율이 감소하지만 일정하게 활동이 중지되는 것은 아니다(Fukushima 등, 1990). NIC를 손상시킨 고양이와 원숭이는 더 이상 시야 외곽에 눈을 고정하지 못했다(Fuchs 등, 1985). Moskovakis 등(1991)은 riMLF의 단선행 격발뉴런이 NIC로 투입된다고 했는데 이러한 연구 결과들은 NIC가 신경 적산기(neural integrator)에 해당한다는 추측을 가능하게 했다.

2. 고전적인 도약 안구운동 생성 모델들

(1) Robinson 모델

1975년에 Robinson은 생리학적인 실험 자료들에 기초하여 도약 안구운동 생성 모델을 발표했다(Robinson, 1975). 이 모델에서는 공간상에서 표적의 위치(target position in space)와 개시 신호 (trigger signal)가 입력으로 사용된다(그림 5). 표적의 위치 신호는 첫 번째 합산점에서 망막 오류에 안구 위치 신호가 더해져 계산된다. 이 신호는 두 번째 합산점, 흥분성 격발뉴런으로 전달되며 여기에서 망막 좌표축을 따른 운동 오류가 구해진다. 표적 위치 신호가 흥분성 격발뉴런에 전달되고 개시 신호가 휴지뉴런에 전달되어 흥분성 격발뉴런의 억제가 해제되면(disinhibit) 발화가 시작되는데, 억제성 격발뉴런과 휴지뉴런 사이의 억제적 연결은 휴지뉴런의 바이어스 수준 이상으로 억제성 격발뉴런의 활동이 지속되는 동안 휴지뉴런의 활동을 억압하는 역할을 한다. 흥분성 격발뉴런의 신호는 운동뉴런으로 직접 전달되고(pulse 신호), 동시에 지속성 뉴런으로 전달된다. 지속성 뉴런은 입력된 신호를 적분해서 현재 눈의 위치 신호를 만들고 이것은 운동뉴런에 step 신호로써 제공되고, 흥분성 격발뉴런에 전달되어 표적의 위치와 비교되어 운동 오류를 구할 수 있게 한다. 도약 안구운동이 진행됨에 따라 안구의 위치가 표적의 위치에 접근하면 운동 오류가 0이 되고 흥분성 격발뉴런은 더 이상 발화하지 않는다. 그 결과 억제성 격발뉴런의 활동이 멈추면 휴지뉴런은 다시 활동하기 시작한다.

Sparks 등(Sparks, Mays & Porter, 1987)은 시자극이 사라지고 아직 도약안구운동은 시작되지 않은 순간에 상구나 PPRF에 미세한 전기 자극을 주어 안구를 새로운 위치로 이동시키는 실험을 했다. 이 때 뒤이은 도약 안구운동은 이러한 안구의 위치 변화를 보상하며 표적이 제시된 위치로 도달하는 것이었다(그림 6). 이것은 표적 위치 신호가 도약 안구운동 발생 시스템의 입력 신호임을 지지한다. 또한 흥분성 격발뉴런의 신호가 운동 오류

라는 것은 van Gisbergen 등의 실험 결과와 유사하다. 하지만 van Gisbergen 등은 순-방향(on-direction)의 흥분성 격발뉴런과 역-방향(off-direction)의 억제성 격발뉴런의 활동의 차이와 운동 오류의 상관을 분석했기 때문에 이 모델에 완전히 일치하는 것은 아니다.

반면 Robinson 모델이 설명할 수 없는 현상들도 발견되었는데 Jurgens 등(1981)의 이중 도약 실험(double-step experiment)이 그 한 가지이다. 이것은 아주 짧은 시간 동안에 두 표적 자극을 순차적으로 제시하는 실험인데, 이 때 시선은 두 자극의 가운데 지점으로 이동한다. Robinson 모델은 두 표적 자극 중 한 자극의 위치로 시선이 이동하거나 처음 자극으로 이동하던 도약 안구운동의 궤도가 도중에 변화할 것을 예언하지만 결과는 단일 자극이 제시되었을 때 보이던 도약 안구운동과는 다른 속도로 두 자극 사이로 정상적으로 이동한 도약 안구운동이었다. 또한 발화 생성기(burst generator)에 입력 신호를 제공하는 것으로 보이는 상구와 전두운동역(FEF)이 이미 요구되는 안구의 목표 운동변위(desired eye displacement), 즉 운동 오류를 표상하고 있다는 사실은 도약 안구운동 발생 시스템의 입력신호로써 안구의 절대 위치보다 안구의 운동변위가 더 적절함을 제시했다. 그 외에도 Robinson 모델은 경사 도약 안구운동(oblique saccade)에서 수직, 수평 방향의 성분 중 작은 성분의 속도가 감소하고 지속기간이 증가함으로써 도약 안구운동의 궤도가 직선을 유지하도록 하는 성분 신장(component stretching) 현상을 설명하지 못하는 한계를 갖고 있다.

이 후 Robinson모델을 수정한 모델들이 많이 제시되었는데 그 중 한가지는 Jurgens 등의 모델(Jurgens 등, 1981)이다. 이 모델의 특징은 입력 신호로 안구의 목표 운동 변위를 이용한다는 것이고, 초기화 가능 적산기(resettable integrator, RI)를 통해 국부 되먹임 신호가 전달된다는 것이다(그림 7). RI은 흥분성 격발뉴런의 신호를 적분하고 한번의 도약 안구운동이 끝나면 그 활동 수준이 0으로 떨어진다. 즉 RI 세포는 도약 안구운동이 종결되기 전까지 선형으로 증가하는 발화 비율을 보이다가 도약 안구운동이 종결되면 능동적으로 발화 비율을 도약 안구운동개시 이전 상태로 초기화하는 패턴을 보인다. 그러나 이러한 활동 패턴을 보이는 뉴런은 아직 발견되지 않고 있다.

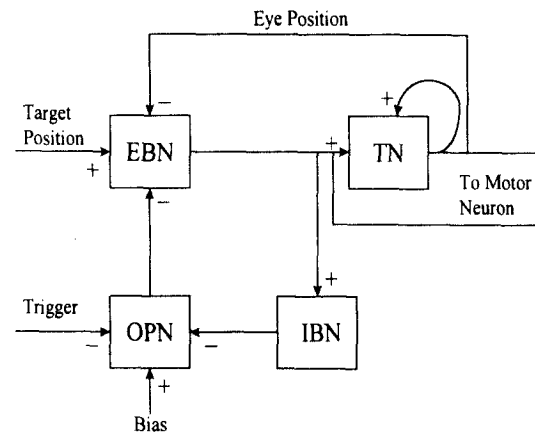

그림 5. Robinson(1975) 모델. 머리를 축으로 한 '표적의 위치' 신호가 흥분성 격발 뉴런의 입력이 되고 이 뉴런은 '표적의 위치' 신호로부터 '눈의 위치'의 되먹임 신호를 감산하는데, 이것이 '운동 오류'가 되며 운동 오류가 0이 될 때까지 발화한다. 흥분성 격발 뉴런의 전위는 지속성 뉴런에서 적산되며 이의 복사 신호가 '눈의 위치' 신호가 된다. 억제성 격발 뉴런은 휴지 뉴런의 활동을 억압한다. Trigger: 개시 신호

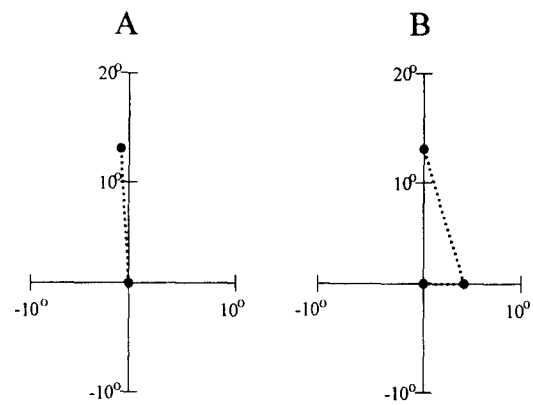

그림 6. Sparks 등(1987)의 실험 패러다임. 표적은 12° 위에 제시된다. A는 통제 조건에서 안구 움직임의 궤적(점선). B는 PPRF에 주어진 미세 전기 자극의 효과를 보완하는 안구 움직임의 궤적

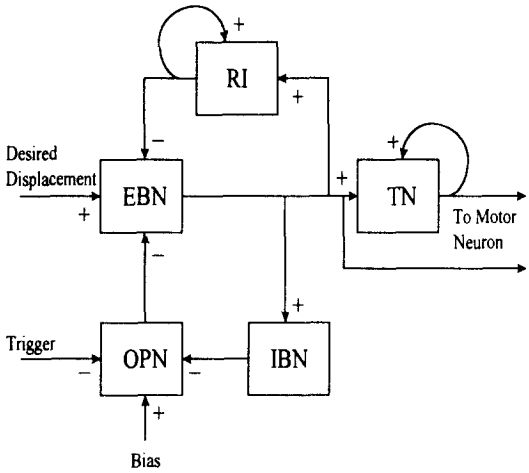

그림 7. Jurgens 등(1981)의 모델. 흥분성 격발 뉴런으로 입력되는 신호는 상구와 FEF에서 비롯된 안구의 요구 운동 변위이며 되먹임 신호는 초기화 가능 적산기(RI)에서 생성된다. RI는 흥분성 격발 뉴런의 전위를 적산하는데 이것이 안구 운동의 속도 요소를 갖고 있으므로 RI는 변위를 부호화한다. RI는 도약안구 운동이 시작되기 전에 0의 값으로 초기화된다.

(2) Scudder 모델

1988년 발표된 Scudder 모델(Scudder, 1988)은 상구로부터 안구의 목표 운동 변위 신호를 입력 값으로 받으며 RI 대신 장선행 격발뉴런을 적분기로 가정했다는 점에서 Robinson, Jurgens 모델과 차이가 있다(그림 8). 장선행 격발뉴런은 상구로부터 흥분적인 입력과 억제성 격발뉴런으로부터 억제적인 되먹임 신호(feedback)를 받는다. 상구는 안구의 목표운동변위 신호를 전달하며 이 신호는 상구에서 공간적으로 표상 되어 있지만 장선행 격발뉴런에서는 spike의 총 수로 표시된다고 가정한다. 이러한 변환은 상구 뉴런의 신호에 그에 해당하는 변위의 크기에 비례한 가중치가 주어지는 방식으로 가능하다고 설명한다. 이것은 그림에서 상구와 장선행 격발뉴런 사이에 서로 다른 굵기의 연결로 표시되어 있다. Scudder는 이러한 변환 방식의 근거로 미측 상구의 뉴런이 전측 뉴런보다 외전뉴런으로 더 많은 연결을 한다는 해부학적 사실을 든다(Edwards & Henkel, 1978; Scudder, 1988). 상구는 장선행 격발뉴런 뿐 아니라 휴지뉴런과 억제적으로 연결되어 있다. Robinson 모델과는 달리 이 억제적 연결은 강도가 약해서 그것만으로는 흥분성 격발뉴런의 억압을 해지할 수 없다. 상구로부터의 신호는 휴지뉴런을 억압하는 동시에 장선행 격발뉴런을 충전하며 이 두 가지 작용이 흥분성 격발 뉴런이 발화하도록 한다. 이에 따라 억제성 격발 뉴런은 휴지뉴런을 급격하고 완전하게 억압한다. 이는 다시 흥분성 격발 뉴런의 급격한 발화 증가를 야기하는데 실제 도약 안구운동에서 급격하게 속도가 증가하는 모습과 유사하다. 도약 안구운동이 진행될수록 장선행 격발 뉴런의 발화 비율은 0으로 근접하고 결국 도약 안구운동은 종결된다.

이 모델에서는 수평 방향의 발화생성기와 수직 방향의 발화생성기가 휴지뉴런을 공유한다고 가정하는데 이로써 성분 신장(component stretching) 현상을 구현할 수 있다고 한다. 예를 들어 수직 성분 5 °, 수평 성분 20 °를 가진 경사 도약 안구운동의 경우에 수직 장선행 격발 뉴런은 상구로부터 더 큰 입력을 받으므로 장선행 격발 뉴런의 충전 속도가 빠르고, 따라서 흥분성 격발 뉴런이 활동을 시작할 수 있는 역치에 먼저 도달해서 휴지뉴런을 억압하게 된다. 이 순간 수평의 흥분성 격발 뉴런도 발화를 시작하는데 5 °의 수평 성분만을 가진 도약 안구운동의 경우와 비교하면 흥분성 격발 뉴런은 아직 활동 역치에 이르지 못했다. 수평의 장선행 격발 뉴런의 방전 비율이 낮으므로 흥분성 격발 뉴런은 낮은 빈도로 발화하고 따라서 수평방향의 속도가 감소한다는 것이다. 그리고 이 모델은 흥분성 격발 뉴런의 발화 비율이 운동 오류와 높은 상관을 보인다는 van Gisbergen 등(1981)의 실험과 휴지뉴런을 미세 전기 자극했을 때 도약 안구운동 궤적의 변화도 구현한다.

그러나 장선행 격발 뉴런이 적분기의 역할을 한다는 증거가 없고 (Raybourn & Keller, 1977) 상구와 휴지뉴런은 흥분성 연접을 하며 (Gandhi & Keller, 1997) 15 ° 이상의 도약 안구운동에는 잘 맞지 않는다(Scudder, 1988)는 점등이 이 모델의 한계이다.

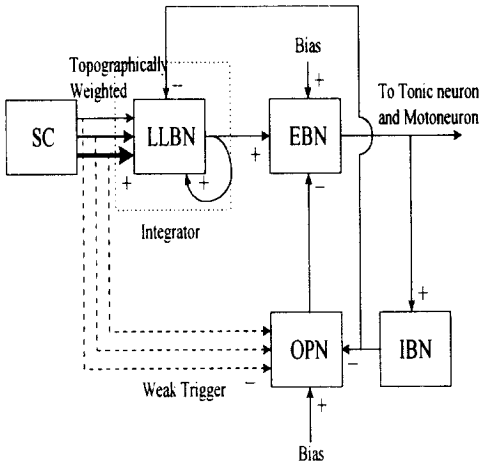

그림 8. Scudder (1988) 모델. 상구의 흥분적 신호와 억제성 격발 뉴런의 억제적 되먹임 신호의 차이가 적산되어 흥분성 격발 뉴런의 발화를 조정한다. 상구와 장선행 격발 뉴런 사이 굵기가 다른 연결은 지응적으로 가중된 입력을 의미하고 상구화 휴지 뉴런 사이의 점선은 약한 개시 신호를 나타내는데 여기에는 가중치가 주어지지 않았다.

3. 최근의 모델들

(1) Gancarz와 Grossberg의 모델(1998)

이 모델은 그 존재와 성질에 대해 의견이 분분한 초기화 가능 적산기 등에 대한 가정을 배제하고 생리학적 근거가 비교적 확실한 장선행 격발 뉴런, 흥분성 격발 뉴런, 억제성 격발 뉴런, 휴지 뉴런, 지속성 뉴런 등을 이용해 구성되었다(그림 9). 장선행 격발 뉴런은 상구, FEF, 소뇌로부터 안구의 목표 운동 변위 신호를 전달받는다. 흥분성 격발 뉴런은 휴지뉴런에 의해 초기화되는 적산기의 역할을 한다. 이 모델의 핵심적인 부분은 장선행 격발 뉴런으로부터 흥분성 격발 뉴런으로의 흥분적, 순행적 신호와 이에 따라 발생되는 흥분성 격발 뉴런으로부터 장선행 격발 뉴런으로의 억제적, 역행적 신호의 순환, 즉 초기화 주기(reset cycle)이다. 휴지 상태에서 휴지뉴런은 흥분성 격발 뉴런을 억압한다. 그러다 장선행 격발 뉴런으로 입력 신호가 전달되면 장선행 격발 뉴런은 휴지뉴런의 활동을 억제하는 한편 흥분성 격발 뉴런에 흥분적 신호를 보낸다. 이 단계가 충전(charge) 단계이며 발화 단계에 접어들면 휴지뉴런의 활동은 완전히 중단되고 흥분성 격발 뉴런은 장선행 격발 뉴런의 입력에 따라 맹렬히 발화한다. 이 동안 흥분성 격발 뉴런의 출력 신호는 지속성 뉴런에서 적분되고 동시에 억제성 격발 뉴런을 통해 장선행 격발 뉴런의 활동을 억제하므로 장선행 격발 뉴런의 발화는 점차 쇠퇴한다. 장선행 격발 뉴런이 더 이상 활동하지 않으면 휴지뉴런의 발화가 재기되고 흥분성 격발 뉴런은 다시 휴지뉴런의 강한 억제 하에 놓이게 된다. 이 단계를 종결(shutdown) 단계라 한다.

이 모델은 다른 모델들이 설명하지 못한 꽤 많은 현상들을 설명할 수 있는 것으로 주장되었다. 구체적으로 이 모델은 상구에 지속적인 자극이 가해질 때 비슷한 크기의 일련의 도약 안구운동이 발생하는 계단현상(staircase, Gancarz & Grossberg, 1998)을 구현할 수 있다. 그러나 Robinson모델은 표적의 위치 신호와 지속성 뉴런에서 만들어진 눈의 위치 신호가 일치하게 되면 더 이상의 도약 안구운동을 발생시킬 수 없다. Jurgens모델은 RI를 초기화하는 메커니즘을 구체화하지 않았으므로 역시 이를 설명할 수 없다. Scudder 모델은 지속적인 자극에 대해 반복되는 도약 안구운동을 구현하지만 이는 실제 데이터와 많은 차이를 보인다. 그리고 도약 안구운동 크기와 발화의 크기 및 지속기간의 관계(van Gisbergen 등, 1981)도 이 모델은 설명한다. 또한 수평, 수직 방향으로의 운동을 제어하는 발화 생성기가 휴지뉴런을 공유하도록 함으로써 경사 도약 안구운동을 구현하고, 고빈도(high frequency)의 자극에 대해 도약 안구운동의 크기, 속도의 순서로 포화상태에 이르며, 도약 안구운동의 속도와 지속 기간의 상호작용으로 도약 안구운동 크기를 일정하게 유지하는 Stanford 등(1996)의 실험 결과와 일치하는 시뮬레이션을 한다. 그 외에도 도약 안구운동 도중 휴지뉴런을 전기자극 하더라도 도약 안구운동을 성공적으로 마치며(Keller 등, 1994) 상구에 지속적으로 강한 자극을 가할 때 점차 감소하는 모양의 계단현상을 보이는 것

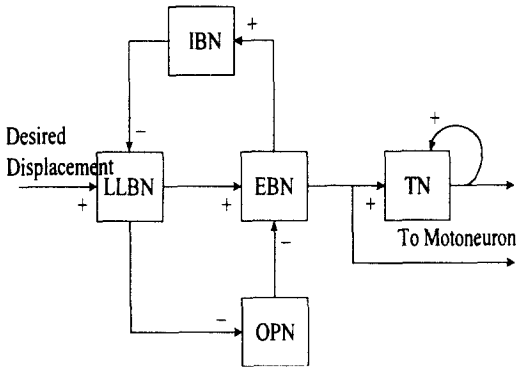

그림 9. Gancarz와 Grossberg(1998)의 모델. 장선행 격발 뉴런은 상구와 FEF로부터 안구의 요구 운동 변위 값을 입력받고, 이 신호는 장선행 격발 뉴런, 휴지 뉴런, 흥분성 및 억제성 격발 뉴런 사이의 초기화 주기(reset cycle)를 거쳐 지속성 뉴런과 운동 뉴런으로 전달된다.

(Breznen 등, 1996)도 이 모델이 구현하는 범위에 속하는 것이다.

이러한 장점에도 불구하고 이 모델은 블록 다이어그램을 이용한 것으로 신경망 모델로의 확장이 요구된다. 4장에서 이에 대해 다루겠다.

(2) 상구의 역동적 역할을 가정한 모델들

고전적 모델들은 상구의 역할을 명시하지 않거나 그 역할을 도약 안구운동의 크기와 방향을 제공하는 것으로만 한정했다. 최근의 많은 모델들은 상구가 도약 안구운동을 역동적으로 통제한다고 가정하는데 이러한 주장을 뒷받침하는 것이 Waitzman 등(1991)과 Keller 등(1994)의 실험이다.

우선 Waitzman 등(1991)은 rhesus 원숭이의 상구의 뉴런 활동을 도약 안구운동 종결과 관련하여 3가지 종류로 구분하였다. 도약 안구운동 종결과 동시에 뉴런의 발화가 멈추는 종류를 중단 세포(clipped cell), 이 때에 활동이 크게 감소하지만 이후 30~50ms 동안 발화를 지속하는 뉴런을 부분-중단 세포(partially clipped cell), 도약 안구운동과 관계된 뚜렷한 발화가 없고 도약 안구운동 개시 전에 발화율이 점차 증가하다가 도약 안구운동종결 100ms이상이 지나야 활동을 중지하는 비중단세포(unclipped cell)가 그것이다. 이들은 중단 세포와 부분-중단 세포 의 방전패턴과 운동오류의 관계를 조사했고 운동 오류가 감소함에 따라 세포의 방전도 감소한다는 것을 확인했다. 이를 바탕으로 상구를 도약 안구운동 생성 국부 되먹임 회로(saccade generation local feedback loop)에 포함시킨 모델을 제시했다. 이 모델에서 상구는 도약 안구운동의 크기(amplitude)를 통제하는 역할을 하고 그를 통해 부수적으로 도약 안구운동의 속도와도 역동적인 관계를 맺는다고 한다.

Keller와 Edelman(1994)은 휴지뉴런영역에 전기 자극을 주어 진행중인 도약 안구운동을 방해하고 그 때의 SRBN의 활동 전위의 변화를 기록했다. 휴지뉴런에 자극이 주어진 직후 안구의 움직임은 갑자기 중단되었다가 이 자극이 철회되면 다시 움직이기 시작해 원래 표적에 정확히 도착한다. 안구의 움직임과 유사하게, SRBN의 활동은 휴지뉴런의 자극에 의해 억제되었다가 다시 발화한다. 이들은 두 번째 도약 안구운동이 시작될 때 SRBN 역시 발화를 재기한다는 것을 상구가 도약 안구운동을 통제하는 국부 되먹임 회로 내에 존재한다는 증거로 들고 있다. 특이한 것은 두 번째 도약 안구운동의 크기에 해당하는 운동역을 가진 SRBN은 거의 발화하지 않았다는 것인데 이는 아래의 "활성이동(moving-hill)" 가설을 반증하는 것이다.

Munoz등(1991)은 고양이 상구의 tectoretic-ulospinal neuron(TRSN)의 운동장과 도약 안구운동 지연기간등을 조사해 "활성이동" 가설을 제기했다. Waitzman 등이 상구가 도약 안구운동을 시간적으로 통제하는 것으로 본 반면 이 가설은 공간적 통제를 강조하는 것이다. 이 연구의 주요한 결과를 두 가지 들 수 있는데 첫 번째는 이 뉴런들이 열린 운동역을 가지고 있었다는 것이다(open-ended movement field). 즉 최적 방향을 따라 최적 크기(optimal amplitude)와 같거나 큰 모든 시선(gaze, 머리를 축으로 한 안구 위치와 몸을 축으로 한 머리의 위치의 합) 이동에 발화한다는 것이다. 두 번째는 최고 발화의 발생 시간이

도약 안구운동의 크기와 관련 있다는 것이다. 이를 근거로 이들은 상구에 표상 되어 있는 것이 순간 운동 오류이며 시선의 이동이 시작되려고 할 때에는 목표시선변위(desired gaze displacement)를 표상하는 영역의 뉴런이 활성화되고 시선이 이동하는 동안 활동하는 부위가 응시 세포가 위치한 전측으로 이동한다는 "활성이동" 가설을 제시했다. 또한 TRSN은 장선행 격발 뉴런으로, 응시 세포은 휴지뉴런으로 전달될 것이라 가정했는데 이는 "활성이동" 가설과 함께 상구의 역동적 통제를 포함한 도약 안구운동 생성 회로를 구성한다.

1994년 Wurtz와 Optican은 상구의 시간적, 공간적 도약 안구운동 통제를 모두 포함해 세 가지 상구 뉴런 즉, 응시 세포, 발화 세포(burst cell), 증진 세포(build up cell)로 이루어진 상구 모델을 고안했다. 발화 세포는 도약 안구운동 직전에 폭발적으로 발화하며 증진 세포는 표적 자극이 제시되고 도약 안구운동이 시작되기 전 동안 지속적으로 발화한다. 그리고 발화 세포는 최적 벡터(optimal vector)에 제한된 닫힌 운동장을 가지며 증진 세포는 열린 운동장을 가졌다는 점에서 구별된다. 또한 증진 세포는 발화 세포에 비해 상구의 심층에서 발견된다. 그러나 발화 세포는 아직까지 고양이에서 확인된 바 없다. 이들이 생각한 모델에서 상구는 수직 기둥들로 구성되며 이 기둥에는 발화 세포와 증진 세포의 두 층이 있다. 도약 안구운동이 없을 때 응시 세포는 대뇌피질로부터 안구의 위치를 고정하라는 일정한 명령을 받고 상구의 기둥들을 억제한다. 도약 안구운동이 시작되기 전 대뇌피질은 증진 세포에 도약 안구운동 신호를 전달하고, 이 신호는 목표 변위를 명시한다. 증진 세포의 활동은 발화 세포에 전달되고 이 흥분적 연결이 응시 세포의 억제적 연결을 능가하는 순간에 발화 세포가 발화한다. 도약 안구운동 동안에 속도 신호가 증진 세포로 되먹임되는데 이것이 전측 영역으로 세포 활동을 이동시킨다.

그러나 Anderson 등(1998)은 활성 이동 가설과 일치하지 않는 연구 결과를 발표했다. 이들은 20° 이하 크기를 가진 도약 안구 운동 동안 원숭이의 상구 세포군의 2 차원 활동 분포를 반경 함수(radial basis function)를 이용해 추정했다. Munoz 등이 분석 대상으로 한 것과 같이 증진 세포군의 활동 분포를 상구의 미측과 전측의 축(rostrocaudal direction)을 따라 (즉, 1차원의 세포군 활동) 조사했을 때, 활성화된 세포군의 중심이 상구의 전측으로 이동하는 것처럼 보였다. 그러나 통계적 분석 결과, 이러한 이동이 미측에서 전측으로 순차적인 것이 아니라 무선적이라는 영가설이 기각되지 못했다. 또한 증진 세포의 활동 분포를 2차원 상에서 조사했을 때, 미측-전측 방향보다 중심-외측 방향(mediolateral direction)을 따라 세포군의 활동 확산 범위가 큰 것이 관찰되었다.

4. 진보된 도약 안구운동 생성 모델이 되기 위해 해결해야 할 문제들

(1) 군집 코딩(population coding)

도약 안구운동 직전에 전체 상구의 1/3 에 이르는 세포들이 동시에 발화하는데(McIlwain,1982), 이렇게 조악하게 표상된(broadly tuning) 상구 세포군으로부터 최초의 운동 오류의 벡터를 정밀하게 추출해 내는 방법은 가중 평균(weighted average)메커니즘으로 알려져 있다(Lee 등, 1988). 이를 모델로 구현하기 위해서는 ① 가중 평균을 가능하게 하는 신경 생리학적 기제가 밝혀져야 하며, ② 신경망 모형을 응용한 모델이 되어야 할 것이다.

Lee 등(1988)은 도약안구운동과 관련하여 활성화하는 상구 세포 집단의 일부를 부분적으로 마비시키고 관찰되는 안구운동의 변화를 기술하였는데, 동일한 안구운동이 여러 속도를 유지하는 안구운동에 의해서 이루어질 수 있었다. 이 결과는 안구운동의 방향과 크기에 관한 세포 활동은 안구운동의 속도에 관련된 신호와 별개임을 나타낸다. 즉, 활성화한 상구 세포군의 가중 평균 위치가 최초의 운동 오류의 벡터를 결정하고 세포군의 활동 수준이 벡터의 속도를 결정함을 보인 것이었다. Sparks와 Mays(1990)는 이러한 상구의 이중 표

상 가능성을 제기했다.

van Opstal과 van Gisbergen(1989)은 가중 평균의 생리학적 기제를 근접한 세포와는 흥분적, 멀리 떨어진 세포와는 억제적 상호 작용을 하는 것이라 가정했다. 그리고 자극이 주어지는 위치로부터의 거리의 함수로 세포 군집의 활동 수준을 결정했다. 이러한 방법으로 서로 다른 상구의 위치에 동시에 주어진 전기 자극에 대해 가중 평균 방식이 예언하는 것과 유사한 도약 안구운동을 만들어 보였다. 그러나 실제로 상구의 세포들이 이 모델에서 가정한 방식으로 상호작용 하는지에 대한 생물학적 증거가 부족하다.

가중 평균 메커니즘에서 활성화된 군집 내의 각 세포들은 그것의 활동 수준과 다른 뉴런과의 연결 강도에 의해 도약 안구운동 벡터를 결정하는데 영향을 미친다. 이를 표현하기 위해서는 블록 다이어그램보다 신경망 모형이 바람직할 것이다. 기존의 모델들은 대부분 블록 다이어그램을 이용한 것이다. 이 경우 신경 세포의 군집 특성은 하나의 암상자로 나타나므로 도약 안구운동 생성 시스템의 전체 행동을 간단하게 표현할 수 있으며 분석적 접근이 비교적 용이하다. 반면 군집 내에서 세포간 상호 작용은 어떤지, 그 가운데 신호는 어떻게 처리되는지에 대해서 다룰 수 없다. 따라서 군집 코딩을 구현하는 도약 안구운동 발생 모델은 생리학적 증거와 신경망 모델에 기반한 것이어야 하겠다.

가중 평균 메커니즘과 관련해 해결 되야 할 또 한가지 이슈는 시각-안구 운동 시스템의 어느 단계에서 운동 신호가 최종적으로 도출되느냐하는 문제이다(Groh, 1998). 이 물음에 접근하기 위해 주로 상구, FEF의 두 위치를 동시에 전기 자극하는 실험이나 이중 도약안구 운동 실험을 비롯한 평균 도약 안구운동 파라다임을 이용한 행동연구가 행해진다. 이 연구들은 평균화가 상구 이전, 상구 이후, 상구의 세 단계 중 어디에 속하는가를 검토한다. '상구 이전 가설'(He & Kowler, 1987)은 도약 안구운동의 평균이 상구 이전 즉, FEF나 후두정엽에서 결정되고 상구의 활동은 집행될 도약 안구운동의 벡터에 의해 정해진다고 한다. '상구 이후 가설'(Edelman & Keller, 1998)에서 도약 안구운동의 활동은 자극의 형태에 의존하고 평균 도약 안구운동은 상구 이하 단계에서 결정된다고 본다. 상구 가설은 평균화 과정이 상구에서 일어나며 따라서 상구세포군의 발화 형태는 자극의 형태에서 도약 안구운동 벡터의 형태를 따르는 모습으로 변할 것이라는 가설이다. van Opstal과 van Gisbergen(1990)은 이중 도약안구운동 파라다임에서 평균된 도약 안구운동 동안 원숭이 상구 세포의 활동을 측정했다. 이 때의 세포 활동은 똑같은 크기와 방향을 갖지만 단일 자극으로 유발된 도약 안구운동의 경우와 통계적인 차이가 없었다. 이를 근거로 이들은 상구 이후 가설을 기각했다. Glimcher와 Sparks(1993)는 동시에 제시된 두 시각 자극에 대한 평균된 도약 안구운동과 단일 자극에 대한 도약 안구운동에 대해 원숭이의 SRBN의 운동장을 조사했다. 만약 상구 이전에 평균화가 일어난다면 하나의 세포군만이 활동할 것이므로 단일 자극에 대한 SRBN의 발화 패턴과 같을 것을, 상구 이후에 평균 도약 안구운동이 결정된다면 두 세포군이 활동할 것이므로 운동장의 경계가 확장될 것을 예언했다. 그 결과 두 조건에서 SRBN의 운동장이 같은 것으로 관찰되었다. 그러나 Edelman등의 연구 결과는 이와 반대로, 평균된 도약 안구운동의 경우 운동역이 확대되었고 발화의 공간적인 패턴은 두 자극의 형태에 더 의존하는 것으로 보인다고 보고한다. 이는 평균화가 상구 단계에서 완성되지 않음을 지지하는 것이다. 하지만 이런 연구 방법이 가중 평균 메커니즘의 속성을 밝히는 타당한 방법이기 위해서는 두 자극을 제시한 조건이 단일 자극을 제시한 조건의 연장일 것, 즉 단일 군집의 평균화와 두 군집의 평균화가 같은 메커니즘에 의존하는 것이라는 전제가 필요하다. 비록 평균화된 도약 안구운동만을 분석 대상으로 삼았다 할지라도 이 전제가 만족되기 전까지는 표적 선택 메커니즘의 개입 등 여러 가능성을 고려해야 할 것이다.

위에서 언급하였듯이, 상구 세포의 활동 수준은 도약 안구운동 벡터의 속도와 관련 있어 보인다(Hikosaka & Wurtz, 1985; Lee, 1988).

Berthoz등(1986)은 발화 패턴이 도약 안구운동의 속도 패턴과 일치하는 상구 출력 뉴런들을 발견했다. 또한 최근의 연구들은 전기 자극의 빈도로 상구 세포의 활동 수준을 조작했을 때 높은 빈도의 자극이 더 큰 속도의 도약 안구운동을 유발하는 것을 보고한다(Pare 등, 1994; Stanford 등, 1996). 그러나 Waitzman등 (1991)은 SRBN의 발화 양태와 도약 안구운동 속도와의 관계를 분석한 결과, 하나의 속도 값에 대해 둘 이상의 발화 값이 대응되는 등 두 변인을 함수 관계로 볼 수 없으며 따라서 상구의 신호는 도약 안구운동의 속도보다 운동 오류에 관련한다고 보는 것이 타당하다는 결론을 내리고 있다. 상구의 신호와 도약 안구운동의 속도의 관계를 정의 내릴 만한 결정적인 단서는 아직 나오지 않았다. 그러나 최근의 이런 보고들은 상구의 위치만을 강조한 기존의 입장에서 벗어나 위치 뿐 아니라 상구 세포의 발화 수준, 발화의 지속 시간 등도 도약 안구운동 발생 메커니즘을 이해하기 위해 고려해야 할 요소임을 상기시킨다.

(2) 상구-뇌간 뉴런의 신호 전달을 구체화하는 문제

도약 안구 운동의 변인들은 상구에서 공간적으로, 뇌간 뉴런에서 시간적으로 표상되는데 이 둘 사이의 변환은 '시간-공간 변환(spatiotemporal transformation)'이라고 불린다. 많은 도약 안구운동 생성 모델에서 이 과정은 상이한 크기의 도약 안구운동을 유발하는 상구 영역과 격발 뉴런 사이의 가중 연결로 설명된다. 최근에 Moschovakis 등(1998)은 고양이의 상구에 biocytin을 투여해 시간-공간 변환 가설을 지지하는 연구 결과를 제시했다. biocytin이 투여되는 위치의 상구 세포가 발생시키는 도약 안구 운동의 수평 성분의 크기(β_H)와 100개의 상구 섬유(fiber)당 PPRF에서 계산된 표준화된 종말공(bouton)의 수(B) 사이에는 선형적인 관계, $B=-0.28 + 9.8\ \beta_H$ ($r=0.92$)가 있었다.

이와 함께 고려해야 할 한 가지 문제는 상구에서 표상 되는 눈의 위치 변위는 극좌표 체계를 따르지만, 장선행 격발 뉴런에서는 데카르트 좌표체계를 따르는 신호를 요구한다는 것이다. 따라서 극좌표 체계와 데카르트 좌표 체계 사이의 변환 과정이 필요한데 최근 연구들은 중앙부 중뇌망상체(Central mesencephalic reticular formation, c-MRF)에서 이러한 변환이 일어난다고 추정한다(Sparks, 1986; Sparks & Mays, 1990).

c-MRF는 oculomotor nuclei의 외측, 적핵(red nuclei)의 외배측에 위치하며 c-MRF의 등측을 전기 자극하면 눈의 위치에 관계없이 반대측, 수평방향으로의 작은 도약 안구 운동이, 배측을 전기 자극하면 눈의 위치에 영향을 받는 반대측, 수평방향으로의 큰 도약 안구 운동이 발생한다. 눈의 위치는 자극이 주어지는 부위와 동측에 있을 경우 작은 크기의 도약 안구 운동을 일으키고, 반대측에 있을 경우 큰 도약 안구 운동을 일으키는 방식으로 영향을 미친다(Cohen 등, 1985). c-MRF의 등-배측 영역은 각각 상구의 중간층, 심층의 전-미측 영역으로부터 많은 축색 연접을 받는다(Cohen & Buttner-Ennever, 1984). 또한 고양이의 c-MRF에 해당하는 영역(nucleus cuneiformis)의 뉴런은 PPRF로 투입되는 것이 보고되었다. 반대로 c-MRF는 PPRF로부터 강한 연접을 받고 동측 상구의 중간층, 심층으로 축색을 투입하기도 한다(Waitzman 등, 1996).

Sparks(1986, 1990)는 상구에서 명시된 사선 도약 운동의 수평 성분이 c-MRF에서 추출되는 메커니즘을 제안했다. 그는 동일한 수평 성분을 표상하는 상구의 뉴런들이 특정한 깊이의 c-MRF 뉴런으로 입력되고 이 뉴런은 수직방향 성분의 크기와는 상관없이 최적의 수평 성분의 크기를 가진 도약 안구운동 직전에 최대로 발화할 것이라고 추측한다. 그의 가설은 도약 안구운동과 관련해 발화하는 c-MRF의 뉴런들의 발화 지연 기간이 상구 뉴런에서 관찰된 지연 기간보다 짧거나 같고(11-19 ms), 뉴런의 운동장에 포함되는 도약 안구 운동 직전 또는 동안의 발화의 수가 반대측으로의 수평 성분의 크기와 상관 관계가 있으나 수직 성분의 크기와는 아무런 상관 관계도 보이지 않는다는 관찰들에 의해 지지된다(Waitzman 등, 1996).

Sparks의 가설에 기초해 동일 크기의 수평성분 (iso-horizontal curve), 수직 성분 (iso-vertical curve)을 표상하는 곡선을 중심으로 상구의 지도를 작성해 보았다(그림 10). 그림 A는 망막의 표적 위치(왼쪽 검은 점)와 그에 대응되는 상구에서의 위치를 표시한 그림이다(Van Gisbergen 등, 1987). 그림 B의 망막 좌표에는 10° 의 수평 성분을 가지는 사선 도약 운동을 유발하는 표적 위치가 직선으로 표시되었다. 마찬가지로 10° 의 수직 성분을 가지는 사선 도약운동은 수직 방향의 직선으로 나타나 있다. 그리고 이 직선들은 오른쪽 그림의 굵은 곡선으로 변환된다. 가는 곡선은 5° , 20° , 30° , 40° 의 수평 성분(u 축)과 수직 성분(v 축)을 표시하는데 수직 성분은 망막 좌표에서 위, 아래 방향에 따라 두 쌍의 곡선이 있다. 각각의 수평 성분 곡선(iso-horizontal curve)들은 c-MRF의 서로 다른 깊이에 대응될 것이라 가정한다. 예를 들어 수평, 수직 성분이 10° 인 사선 도약 안구 운동의 경우, 그림 B의 두 가지 굵은 곡선의 교점의 위치에 있는 세포군의 활동이 c-MRF에서 10° 에 해당하는 깊이의 세포들을 활성화시키고 이 활동은 10° 의 가중치가 주어진 연접 강도로 PPRF의 격발뉴런에 전달된다고 가정할 수 있다(Moschovakis, 1998). 이러한 상구 지도와 c-MRF의 역할은 사선 도약 안구 운동 신호를 수평, 수직 성분으로 분해하는 단계를 생략할 수 있게 하며 동시에 상구의 신호로부터 뇌간 뉴런에서 요구하는 데카르트 좌표 체계에 부합하는 안구 운동 생성 신호를 간단히 추출할 수 있는 등의 이점이 있다.

이를 확인하기 위해서는 동일한 크기의 수평 성분을 가진 도약 안구운동에 대해 상구와 c-MRF의 연결 패턴을 확인하는 실험이 있어야 할 것이다. 그 뿐 아니라 c-MRF에 대응하는, 즉 사선 도약 안구 운동의 수직 성분을 표상하는 영역이 상구와 riMLF 사이에 존재하는지의 여부에 대한 자료도 필요하다. 한편 Waitzman 등은 일부의 c-MRF 뉴런의 발화 빈도가 운동 오차(radial error)와 높은 상관을 보임을 들어 c-MRF가 상구를 포함한 도약 안구운동 생성 되먹임 회로에서 '현재 안구의 위치 신호'를 뇌간 뉴런으로부터 상구로 전달하는 과정에 있으며, 데카르트 좌표 체계를 극좌표 체계로 변환하는 역할을 한다고 추측한다. 또 다른 연구는 c-MRF의 평균 발화 빈도, 발화 지속 기간, 발화 지연 기간이 도약 안구 운동의 수평 성분 뿐 아니라 수직 성분에 의해서도 영향을 받음을 보고하는데(Handel & Glimcher, 1997) 이는 Sparks와 Waitzman의 가설 모두에 배치하는 것이다

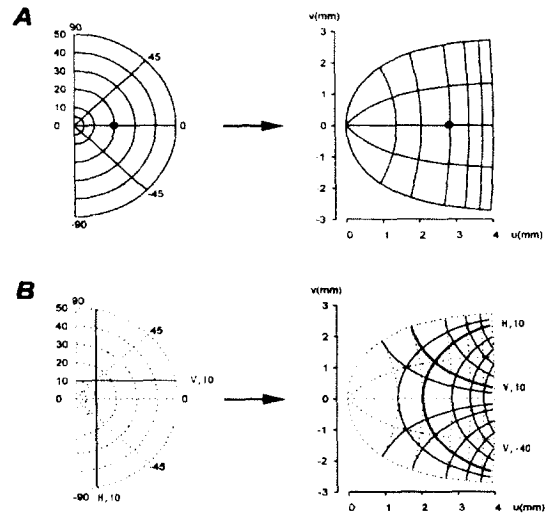

그림 10. A. 표적의 위치를 망막 좌표와 상구 좌표로 표시한 것(van Gisbergen 등, 1987). B. 왼쪽은 수평 성분(수직 성분)의 크기가 10° 로 일정한 수평(수직) 또는 사선 도약 안구 운동들을 나태내는 망막 좌표 상의 직선(5° , 20° , 30° , 40° 에 해당하는 직선은 생략). 오른쪽은 망막 좌표의 직선들을 상구 좌표로 변환해 그린 것. Sparks의 가설에 따르면 동일한 수평 성분 곡선(iso-horizontal curve)에 위치해 있는 세포들은 c-MRF의 특정 깊이로 투영된다.

사의

그림 제작에 도움을 주고 논문을 읽고 지적한 강인철에 감사한다. 이 연구는 한국과학기술부의 뇌과학 연구 개발 사업의 지원으로 이루어졌다.

참고문헌

Anderson, R.W., Keller, E.L., Gandhi, N.J., & Das, S. (1999). Two-dimensional saccade-related population activity in superior colliculus in monkey. *J.Neurophysiol, 80*, 798-817.

Berthoz, A., Grantyn, A., & Droulez, J. (1986). Some collicular efferent neurons code saccadic eye velocity. *Neurosci.Lett., 72*, 289-294.

Brezen, B., Lu, S.M., & Gnadt, J.W. (1996). Analysis of the step response of the saccadic feedback : system behavior. *Exp Brain Res, 111*, 337-344.

Cannon, S.C. & Robinson, D.A. (1987) Loss of the neural integrator of the oculomotor system from brain stem lesions in monkey. *J. Neurophysiol. 57*: 1383-1409.

Cohen, B., & Buttner-Ennever, J.A. (1984). Projections from the superior colliculus to a region of the central mesencephalic reticular formation (cMRF) associated with horizontal saccadic eye movements. *Exp Brain Res, 57*(1), 167-176.

Cohen, B., Matsuo, V., Fradin, J., & Raphan, T. (1985). Horizontal saccades induced by stimulation of the central mesencephalic reticular formation. *Exp Brain Res, 57*(3), 605-616.

Crawford, & Vilis. (1992). Symmetry of oculomotor burst neuron coordinates about Listing's plane. *J.Neurophysiol, 68*(2), 432-448.

Cullen, K.E., & Guitton, D. (1997). Analysis of primate IBN spike trains using system identification techniques. III. Relationship To motor error during head-fixed saccades and head-free gaze shifts. *J.Neurophysiol, 78*(6), 3307-3322.

Delgado-Garcia, J. M., Del Pozo, F., Spencer, R. F., & Baker, R. (1988). Behavior of neurons in the abducens nucleus of the alert cat. III. Axotomized motoneurons. *Neuroscience, 24(1)*, 143-160

Edelman, J.A., & E.L.Keller. (1998). Dependence on Target Configuration of Express Saccade-Related Activity in the Primate Superior Colliculus. *J.Neurophysiol, 80*, 1407-1426.

Edwards, S.B., & Henkel, C. (1978). Superior collicular connections with the extraocular motor nuclei in the cat. *J.Comp.Neurol., 179*, 457-467.

Escudero, M., Cheron, G., & Godaux, E. (1996). Discharge Properties of Brain Stem Neurons Projecting to the Flocculus in the Alert Cat.II.Prepositus Hypoglossal Nucleus. *J.Neurophysiol, 76*(3), 1775-1785.

Fuchs, A.F., Kaneko, C.R.S., & Scudder, C.A. (1985). Brainstem control of saccadic eye movements. *Ann. Rev.Neurosci, 8* , 307-337.

Fukushima, K., Fukushima, J., Harada, C., Ohashi, T., & Kase, M. (1990). Neuronal activity related to vertical eye movement in the region of the interstitial nucleus of Cajal in alert cats. *Exp Brain Res, 79*, 43-64.

Gancarz, G., & Grossberg, S. (1998). A neural model of the saccade generator in the reticular formation. *Neural Network, 11*, 1159-1174.

Gandhi, N.J., & Keller, E.L. (1997). Spatial distribution and discharge characteristics of superior colliculus neurons antidromically activated from the omnipause region in monkey. *J.Neurophysiol, 78*(4), 2221-2225.

Glimcher, P.W., & Sparks, D.L. (1993). Representation of averaging saccades in the superior colliculus of the monkey. *Exp Brain Res, 95*(3), 429-435.

Groh, J.M. (1998). Reading Neural Representations. *Neuron, 21*, 661-664.

Handel, A., & Glimcher, P.W. (1997). Response properties of saccade-related burst neurons in the central mesencephalic reticular formation. *J Neurophysiol, 78*(4), 2164-2175.

He, P.Y., & Kowler, E. (1987). The role of location probability in the programming of saccades:implication for 'center-of-gravity' tendencies. *Vision Res, 29*, 1165-1181.

Hepp, K., & Henn, V. (1983). Spatio-temporal recoding of rapid eye movement signals in the monkey paramedian pontine reticular formation (PPRF). *Exp Brain Res, 52*(1), 105-120.

Hikosaka, O., & Wurtz, R.H. (1985). Modification of saccadic eye movements by

GABA-related substances.I. Effect of musimol and bicuculine in monkey superior colliculus. *J.Neurophysiol, 53*, 266-291.

Igusa, Y., Sasaki, S., & Shimaz, H. (1980). Excitatory premotor burst neurons in the cat pontine reticular formation related to the quick phase of vestibular nystagmus. *Brain Res, 182*, 451-456.

Jurgens, R., Becker, W., & Kornhuber, H. (1981). Natural and drug-induced variation of velocity and duration of human saccadic eye movements: Evidence for control of the neural pulse generator by local feedback. *Biological Cybernetics, 39*, 87-96.

Kaneko, C.R.S., Evinger, C., & Fuchs, A.F. (1981). Role of Cat Pontine Burst Neurons in Generation of Saccadic Eye Movement. *J Neurophysiol, 46*(3), 387-408.

Kaneko, C.R.S. (1997). Eye movement deficits after ibotenic acid lesions of the nucleus prepositus hypoglossi in monkey.I. Saccades and fixation. *J.Neurophysiol, 78*, 1753-1768.

Keller, E.L., & Edelman, J.A. (1994). Use of interrupted saccade paradigm to study spatial and temporal dynamics of saccadic burst cells in superior colliculus in monkey. *J.Neurophysiol, 72*(6), 2754-2770.

Lee, C., Rohrer, W.H., & Sparks, D.A. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature, 332*(6162), 357-360.

Lee, P.H, Helms, M.C., Augustine, G.J., & Hall, W.C. (1997) Role of intrinsic synaptic circuitry in collicular sensorimotor integration. Proc Natl Acad Sci U S A. 25;94(24):13299-304.

Mays, L.E., & Sparks, D.L. (1980). Dissociation of visual and saccade-related responses in superior colliculus neurons. *J.Neurophysiol, 43*, 207-232.

McIlwain, J.T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *J.Neurophysiol, 47*, 167-178.

Moschovakis, A.M., Scudder, C.A., & Highstein, S.M. (1991). Structure of the primate burst generator .I. Medium-lead burst neurons with upward on-directions. *J.Neurophysiol, 65*, 203-217.

Moschovakis, A.M., Kitama, T., Dalezios, Y., Petit, J., Brandi, A.M., & Grantyn,A. (1998). An anatomical substrate for the spatiotemporal transformation. *Journal of neuroscience, 18*(10219), 10229

Munoz, D.P., Guitton, D., & Pelisson, D. (1991). Control of Orienting Gaze Shift by the Tectoreticulospinal System in the Head-Free Cat.III. Spatiotemporal Characteristics of Phasic Motor Discharges. *J.Neurophysiol, 66*(5), 1642-1666.

Munoz, D.P., & Wurtz, R.H. (1993). Fixation cells in monkey superior colliculus.I. Characteristics of cell discharge. *J.Neurophysiol, 70*, 559-575.

Ozen, G., Helms, M.H., Lee, P.H., Augustine, G.J., & Hall, W.C. (1998) Local excitatory interactions in the superficial gray layer of the superior colliculus. *Society for Neuroscience Abstract, 24*: 419.

Pare, M., Crommelinck, M., & Guitton, D. (1994). Gaze shifts evoked by stimulation of the superior colliculus in the head-free cat conform to the motor map but also depend on stimulus strength and fixation activity. *Exp Brain Res, 101*, 123-139.

Raybourn, M.S., & Keller, E.L. (1977). Colliculoreticular organization in primate oculomotor system. *J.Neurophysiol, 40*, 861-878.

Robinson, D.A. (1975). Oculomotor control signals. In Bach-y-Rita & G. Lennerstrand (Eds.), *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical Implications*. (pp. 337-374). Oxford, UK: Pergamon.

Scudder, C.A. (1988). A new local feedback model of the saccadic burst generator. *J.Neurophysiol, 59*(5), 1455-1475.

Scudder, C.A., Fuchs, A.F., & Langer, T.P. (1988). Characteristics and Functional Identification of Saccadic Inhibitory Burst Neurons in the Alert Monkey. *J.Neurophysiol, 59*(5), 1430-1454.

Sparks, D.L. (1986). Translation of Sensory Signals Into Commands for Control of Saccadic Eye Movements:Role of Primate Superior Colliculus. *Physiological Reviews, 66*(1), 118-171.

Sparks, D.L., Mays, L.E., & Porter, J.D. (1987).

Eye Movements Induced by Potine Stimulation:Interaction With Visually Triggered Saccades. *J.Neurophysiol, 58*(2). 300-318.

Sparks, D.L., & Hartwich-Young, R. (1989). The deep layers of the superior colliculus. In R.H.Wurtz & M.E.Goldberg (Eds.). *The Neurobiology of Saccadic Eye Movements.* (pp. 213-256). Amsterdam: Elsevier.

Sparks, D.L., & Mays, L.E. (1990). Signal transformations required for the feneration of saccadic eye movement. *Ann, Rev.Neurosci, 13*, 309-336.

Stanford, T.R., Freedman, E.G., & Sparks, D.L. (1996). Site and parameters of microstimulation: evidence for independent effects on the properties of saccades evoked from the primate superior colliculus. *J.Neurophysiol, 76*(5), 3360-3381.

Strassman, A., Evinger, C., McCrea, R.A., Baker, R.G., & Highstein, S.M. (1987). Anatomy and physiology of intracellularly labelled omnipause neurons in the cat and squirrel monkey. *Exp Brain Res, 67*, 436-440.

van Gisbergen, J.A.M., Robinson, D.A., & Gielen, S. (1981). A Quantitative Analysis of Generation of Saccadic Eye Movements by Burst Neurons. *J.Neurophysiol, 45*(3), 417-442.

van Gisbergen, J.A.M., van Opstal, A.J., & Tax, A.M. (1987). Collicular emsemble coding of saccades based on vector summation. *Neuroscience, 21*(2), 541-555.

van Opstal, A.J., & van Gisbergen, J.A. (1990). Role of monkey superior colliculus in saccade averaging. *Exp Brain Res, 79*(1), 143-149.

Van Opstal, A. J., & Van Gisbergen, J.A.M. (1989). A Nonlinear Model for Collicular Spatial Interactions Underlying the Metrical Properties of Electrically Elicited Saccades. *Biol Cybern, 60*, 171-183.

Waitzman, D.M., Ma, T.A., Optican, L.M., & Wurtz, R.H. (1991). Superior colliculus neurons mediate the dynamic characteristics of saccades. *J.Neurophysiol, 66*(5), 1716-1737.

Waitzman, D.M., Silakov, V.L., & Cohen, B. (1996). Central mesencephalic reticular formation (cMRF) neurons discharging before and during eye movements. *J Neurophysiol, 75*(4), 1546-1572.

Wurtz, R.H., & Goldberg, M.E. (1971). Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science, 171*, 82-84.

Wurtz, R.H., & Optican, L.M. (1994). Superior colliculus cell types and models of saccade generation. *Curr Opin Neurobiol, 4*(6), 857-861.

Yoshida, K., Baker, R., & Berthoz, A. (1981). Morphological and physiological characteristics of inhibitory burst neurons controlling horizontal rapid eye movements in the alert cat. *J.Neurophysiol, 48*, 761-784.

韓國心理學會誌: 生物 및 生理
Korean Journal of Biological and Physiological Psychology
1998. Vol.10, No.1, 75-94

Brain stem circuits and models for saccade generation

SongYi Eom & Choongkil Lee
Dept. of Psychology
Seoul National University
Kwanak, Seoul 151-742, Korea

The superior colliculus (SC) has been known as a critical neural structure in controlling saccadic (rapid) eye movements. The locations of visual stimuli, common targets of saccadic eye movements, are registered in place code by the retina and by various areas of the visual cortex. Motor commands to acquire these targets by reorienting the gaze line, on the other hand, are represented in the temporal pattern of neural discharges. Thus, the neural signal is thought to undergo a spatial-to-temporal transformation, and the SC is considered to play a critical roles for this transformation. Despite the intensive neurophysiological and pharmacological studies, roles of collicular neurons are not fully understood in relation to this transformation, and a few computational models appeared trying to make sense out of these incomplete biological data. We reviewed key aspects of the patterns of neural discharges of various saccade-related neurons of the SC and of brain stem areas that are known to be involved in generation of saccades, focusing on the spatial-to-temporal transformation. We also reviewed various models of saccade generation, and proposed further studies to better understand neural mechanisms for saccade generation.

Keywords : saccadic eye movement(도약 안구 운동), superior colliculus(상구), brain stem(뇌간), saccade generation model(도약 안구운동 생성 모델), population coding(군집 코딩), spatiotemporal transformation(시간-공간 변환)