

29

시각처리와 운동 (Visual Processing and Action)

지속적인 고정은 우리의 주의를 시각장에 고정시킨다

주의는 시각적 관찰을 더 하기 위하여 특정물체를 선택한다

두정엽의 활동은 물체에 주어진 주의와 상관관계가 있다

망막 이미지의 지속적인 움직임에도 불구하고 시각 장면은 안정적으로 남아있다

단속운동 동안 시각은 소멸된다

두정피질은 운동계에 시각정보를 제공한다

전체 요약

시각은 눈 운동을 필요로 한다. 눈의 작은 움직임은 우리가 보는 물체의 명암 차이를 유지하기 위해 필수적이다. 이러한 움직임이 없으면 물체 인식은 신속히 회색으로 사라지는데 V1 영역(제25장 참조) 뉴런의 반응감소와 관련이 있는 현상이다. 눈의 큰 움직임은 눈의 초점위치를 한 물체에서 다른 물체로 이동시킨다. 이러한 움직임 또는 단속운동(도약운동, 홑보기, saccade)은 중심오목(fovea) 중앙에 있는 고밀도의 광수용기를 이용하여, 중심오목의 고해상도가 시야의 여러 곳에 관계되도록 한다. 단속운동이 없었다면 이러한 고해상도의 처리는 머리카락을 움직여서만 이루어질 수 있었을 것이다.

앞 장에서는 빛의 강도와 명암대비 처리로부터 시작해서, 시각적 특성의 통합 그리고 마지막으로 물체 인식을 담당하는 최고단계 분석과정까지 시각적 이미지가 어떻게 구축되는지에 대해 설명했다. 그러나 시각 시스템은 물체 인식을 비롯해서 더

많은 일을 해야 한다. 환경과 상호작용하는 전략을 세우기 위해 물체에 의미를 부여하는 두뇌의 목표 또한 지원해야 한다. 따라서 뇌는 더 많은 일을 하기 위해 다른 것들을 무시하면서 몇 가지 물체만을 선택할 수 있어야 한다.

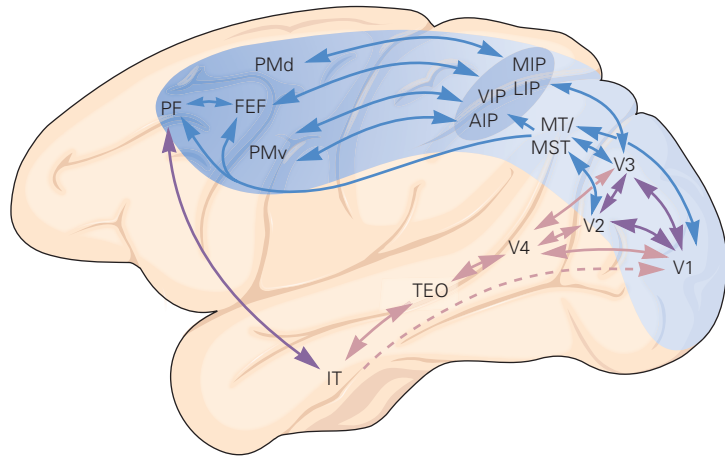
이 장에서 우리는 단속운동이 어떻게 이 목표를 지원하는지 살펴볼 것이다. 우리는 먼저 시야에서 주의(attention)를 이동시켜서 물체를 파악할 수 있는 과정을 도와주는 단속운동이 제공하는 중요한 혜택을 설명한다. 그리고 나서 우리는 단속운동에 의해서 발생하는 중요한 문제를—망막 이미지가 단속운동을 할 때마다 갑자기 변화한다는 사실을—해결하는 뇌 메커니즘을 설명한다.

뇌가 시각 장면을 구성하는 방법을 알아보았는데 이제부터는 행동을 결정하기 위해 시각정보를 사용하는 방법을 설명하기 위해 배측 시각경로에 집중하고자 한다(그림 29-1). 이 경로는 V1에서 두정피질로 그리고 시각처리중급단계인 중측두영역 그리고 두정피질과 전두피질로 연결된다. 이 장에서 특히 설명될 영역은 외두정내피질 같은 두정피질이 있지만, 또한 전두엽피질의 전두안구지역도 포함한다.

지속적인 고정은 우리의 주의를 시각장에 고정시킨다

단속운동은 보통 40밀리초 이내로 지속하며 시각장에서 시각 중심을 재배치한다. 단속운동은 초당 여러 번 발생하고, 단속운동 사이는 수백 밀리초 정도 걸린다. 러시아의 심리학자 Alfred

그림 29-1 동작과 관련된 시각처리경로. 배측시각경로(파란색)는 사람의 후두정피질도 가고 전두피질로 연결된다. 복측시각경로(분홍색)는 제27장에서 다루어진다. (AIP, 전두정내피질; FEF, 전두안구지역; IT, 하측두피질; LIP, 외두정내피질; MIP, 내두정내피질; MST, 내측상측두피질; MT, 중측두피질; PF, 전전두피질; PMd, PMv, 배측과 복측전운동피질; TEO, 후두측두피질; VIP, 복두정내피질; V1-V4, 시각피질영역.)



Yarbus는 사진을 보는 사람의 단속운동 패턴이 시각의 인지적 목적을 반영한다는 것을 처음으로 보여 주었다. 그는 단속운동이 현장의 모든 곳으로 동일하게 이동하지 않는다는 것을 발견하였다. 배경 물체는 무시한 반면, 명백히 관심 있는 지역만 가장 많이 응시되었다. 예를 들어, 사람의 얼굴에 반복적으로 응시되었다(그림 29-2).

중심오목에 맺힌 이미지는 단속운동을 할 때마다 달라지지만, 우리는 안정적인 세계를 인식한다. 어떻게 안정되게 보일까? 첫 번째 가능성은 우리의 뇌가 현장에서 수시로 얻은 화면으로부터 전체 시각세계의 화면을 만든다는 것이다. 만약에 이렇다면 우리는 주어진 순간에 전체 시각 장면에 대한 자세한 지식을 가지고 있어야 한다.

주의맹(change blindness)에 대한 일련의 실험들이 이 경유가 아니라는 것을 보여 주었다. 이 실험들에서 피실험자가 현장의 한 부분에서 다른 부분으로 단속운동하는 짧은 시간 동안 사진을 바꾼다. 단속운동 전에 현장에 대해 비교적 완전한 내부 표시가 있다면 다음 단속운동 동안 이루어지는 중요한 변경이 인식되었을 것이다. 그러나 상대적으로 큰 변화도 종종 인식되지 못하였다. 눈 움직임의 효과를 시뮬레이션하기 위해 두 사진 사이의 짧은 휴식기간이 지난 후 연속적으로 보여 주었을 때처럼 실제 안구운동이 없었을 때에도 주의맹이 일어난다(그림 29-3).

이 주의맹 실험의 결과는 우리가 지속적으로 매 초마다 시각장의 전체 광경을 업데이트한다는 가설과 일치하지 않는다. 대신에 우리는 현장의 특정 부분에 대해 관심을 갖는 것 같다. 이 선택적 시각주의(selective visual attention)는 전체 시각장에서 원하는 부분의 이미지만을 중심오목에 집중하는 단속운동에 의존하고 있다.

주의는 시각적 관찰을 더 하기 위하여 특정물체를 선택한다

19세기에 William James는 주의를 “동시에 가능한 여러 개의 물체나 차례로 생기는 생각들 중에서 하나의 마음을 명확하고 선명한 형태로 소유하기 위해서, 효과적으로 대처하기 위한 몇 가지로부터 다른 것들을 제거하는 것을 의미한다”고 설명했다. James는 두 가지 형태의 주의를 설명했다. “그것은 수동적이고 반사적(의도적이지 않은, 노력이 필요 없는 것)인 것과 적극적이고 수의적인 것이다. 수동적이고 즉각적, 감각적인 주의에서 자극은 매우 강렬하거나, 방대하거나 또는 갑작스럽게... 큰 것이거나 밝은 것, 움직이는 것... 혈액 같은 것이다.”

최근에는 두 종류의 주의를 불수의적(외인성)이나 수의적(내인성)주의, 또는 상향식(bottom-up)이나 하향식(top-down)주의로 불린다. 당신이 이 페이지를 읽을 때 갖는 주의가 수의적 주의(voluntary attention)의 예이다. 갑자기 밝은 빛이 번쩍이면 주의를 이 페이지에서 자기도 모르게 빠져 나갈 것이다.

수의적주의는 원추세포가 중심오목에 주변 망막보다 더 많은 밀도의 배열을(그림 26-1 참조) 보여주기에 단속운동과 밀접한 상관관계를 가지며 이런 이유로 주변망막보다 물체를 더 미세하게 분석할 수 있다.

수의적주의든 불수의적주의든, 주의를 인간의 시각적 성능에 다양하고 주목할 만한 효과가 있다. 반응시간을 단축시키고 인식이 더 민감하게 된다. 이 증가한 민감도는 낮은 대비에도 물체를 감지하고 물체에 가까이 있는 다른 휘방곤을 무시하는 능력을 포함한다. 섬광처럼 행동과는 관련 없는 갑작스러운 단서(cue)는 300 ms 후에 실험 테스트 자극과 같은 장소에 나타나면 반응시간이 단축되지만 실험테스트 자극과 다른 장소에 나타나면 반응시간이 길어진다. 섬광 자체가 무의식적으로 주목을 받게 되고, 그 위치에 대한 주의를 짧은 시간 동안 유지된다. 따



그림 29-2 관찰자 눈의 위치. 오랫동안 그림(Ilya Repin의 그림, 예상치 못한 방문객)을 보고 있는 관찰자는 가장 관심이 가는 장소만을 주로 얼굴—선택해서 눈을 빠르게 움직였다. 아래 그림에서 하얀 선은 안구단속운동(saccade)을 표시하고 반점은 눈이 정지된 곳을 나타낸다. (Yarbus 1967에서 인용)



라서 그 위치에 나타나는 테스트 자극에 대한 시각적 반응을 가속화한다. 마찬가지로 실험참여자도 시각장의 특정 부분에 눈이동을 계획하는 경우에 보일 수 있는 명암대비 임계 값이 50%로 저하된다. 수의적인 통제하에 단속운동은 그 목표물에 주의를 갖게 한다.

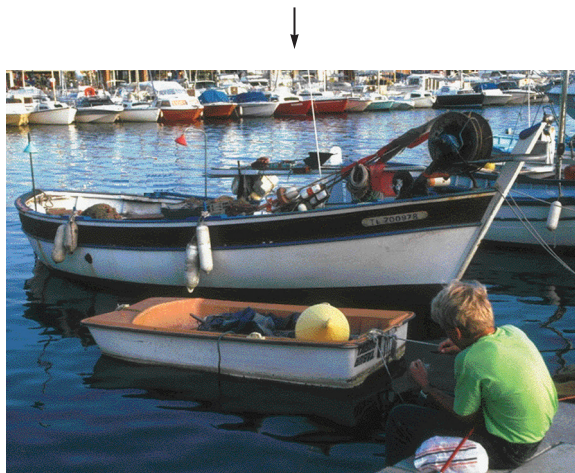
두정엽의 활동은 물체에 주어진 주의와 상관관계가 있다

임상 연구는 시각적 주의 과정에서 두정피질이 관여한다고 오랫동안 지목하고 있었다. 오른쪽 두정피질에 병변이 있는 환자는 단순한 시각세계에서 하나의 자극에 대한 시지각을 검사할 때는 정상적인 시각장을 보인다. 그러나 더 복잡한 시각세계에서 오른쪽(동측, ipsilateral)과 왼쪽(대측, contralateral) 시각반장(visual hemifield)에 물체가 제시되면, 그들은 물체가 오른쪽

시각반장(hemifield)에 위치하고 있다고 보고하는 경향이 더 많다.

무시증후군(neglect syndrome; 제17장 참조)으로 알려진 이 결함은 주의가 병변과 같은 위치에 있는 시각반장에 초점을 맞추고 있기 때문에 발생한다. 환자는 각 시각반장에 하나씩, 두 개의 자극이 주워지면 사람들은 동측 반장에서만 자극이 있다고 보고한다. 병변 대측의 반장에는 주의를 집중하지 못해서 눈에서부터 피질 전까지 혹은 피질에의 감각경로가 정상이라 하더라도, 대측 반장에 있는 물체를 모두 인식하지 못한다.

대측 시각반장(contralateral visual hemifield)의 무시는 물체의 대측 절반을 무시하게 된다. 오른쪽 두정피질에 손상이 있는 환자는 그림을 복사할 때 종종 어려움이 있다. 예를 들어 시계를 그리라고 했을 때, 그들은 모든 번호를 시계 앞면의



무자극시간(80밀리초)



무자극시간(80밀리초)



무자극시간(80밀리초)

그림 29-3 주의맹(change blindness). 이 실험에서는 한 장의 사진을 보여주고 80밀리초 동안 안 보여준 다음(blank)에 두 번째 사진을 그리고 다시 안 보여 주었다. 그리고 이 과정을 반복했다. 관찰자는 그림 광경에서 차이가 나는 것을 보고하도록 요청되었다. 인식된다면, 두 그림 사이에는 상당히, 확실한 차이가 있다. 차이를 감지하기 위해 대부분의 관찰자는 여러 번 반복하게 된다. (Ronald Rensink에서 인용)

오른쪽에 치우쳐서 그리거나(그림 17-11 참조), 촛대를 그리라고 할 때 오른쪽만 그리게 된다(그림 29-4).

주의 선택(attentional selection) 과정은 원숭이의 두정피질 단일뉴런의 수준에서 이루어진다. 시각적 자극에 대한 외두정내피질 뉴런의 반응은 자극의 물리적 특성뿐만 아니라 원숭이가 자극에 대해 어떻게 반응하는지에 의해서도 결정된다. 원숭이는 한 곳에 초점을 맞출 때 신경세포의 수용장에 있는 자극은 중간 정도의 반응을 일으킨다. 같은 자극에 주의를 집중하게 되면 반응은 자주 두 배 정도의 반응을 보인다. 주의를 불수의적이든 수의적이든—수용장에 시각자극이 갑자기 나타났든 아니면 수용장 쪽으로 들어가도록 계획적인 단속운동을 하든—큰 반응을 일으킨다(Box 29-1).

외두정내피질 뉴런은 집합적으로 전체 시각반장을 표현하지



그림 29-4 오른쪽 두정피질 병변을 가진 환자가 그린 촛대그림. 환자는 오른쪽 절반만 그리고 촛대의 왼쪽을 무시했다. (Peter Halligan에서 인용)

Box 29-1 행동의 중요도가 신경 반응에 미치는 효과

시각적 자극에 대한 외두정내피질의 뉴런의 반응은 자극의 행동학적 중요성뿐만 아니라 자극의 물리적 특성에 따라 다를 수 있다. 이것은 원숭이가 고정된 배열에서 눈 움직임을 만드는 동안 뉴런에서 기록하여 입증할 수 있다.

시각 세계의 고정된 물체는 거의 관심의 대상이 아니다. 뇌의 대부분 다른 시각센터에서와 같이, 외두정내피질에서 뉴런의 수용장은 망막지도적, 즉 응시의 중심에 대해 상대적으로 정의된다. 원숭이가 시각장을 검색함에 따라 고정된 물체는 동물의 주의(그림 29-5)를 끌지 못하고 모든 눈의 움직임에 따라 뉴런의 수용장에 들어가거나 나온다.

그러나 시각적 자극의 갑작스러운 등장은, 무의식적이지만 주의를 일으킨다. 외두정내피질 뉴런의 수용장에서 빛이 발생하면, 세포(그림 29-6A)는 활발하게 반응한다. 반면에 안구운동이 고정되고 과제와 관련이 없는 자극을 신경세포의 수용장(그림 29-6B) 안으로 넣었을 때는 거의 반응하지 않는다.

자극이 수용장 바깥에서 갑자기 나타나면 단속운동(그림 29-6C)은 주의를 유발하는 자극을 뉴런의 수용장으로 보내고 반응을 유발한다. 원숭이가 단속운동을 할 때, 시각장의 물체가 두 경우 모두 동일하다. 그러나 고정된 자극은 주의를 받지 못하며 섬광은 주의를 일으키고 큰 반응을 나타낸다. 고정된 물체는 동물의 현재 행동과 관련이 있을 때 향상된 반응을 보여준다.

그림 29-7의 실험에서 원숭이는 수용장 밖에 있는 이미지 중의 하나에 초점을 맞추기 시작한다. 수용장 밖에서 단서가 나타나 원숭이가 이미지의 배열의 중심부에 단속운동한 후 어느 물체로 갈지 알려준다. 이 두 번째 대상이 이미 수용장 안에 있으면 큰 반응을 보이고 그렇지 않은 경우에는 단속운동에 의해 수용장 안으로 들어갔다 해도 반응하지 않는다. 따라서 주의가 어떻게 만들어지든 상관없이 외두정내피질(LIP)에서 뉴런의 활동을 조절한다.

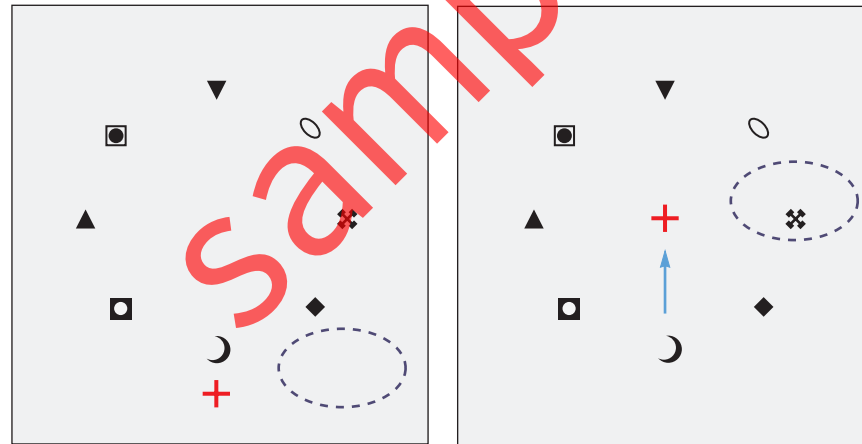


그림 29-5 고정된 배열에서 물체 탐색. 원숭이는 실험기간 동안 물체 자리가 정해져 있는 화면을 바라본다. 어느 물체도 신경세포의 수용장 안에 들어가지 않도록 원숭이가 특정 지역을 쳐다보게 하거나(왼쪽), 또는 수용장 안에 물체 하나가 들어가도록 원숭이가 단속운동하게 한다(오른쪽). (Kusunoki, Gottlieb, and Goldberg 2000d에서 인용)

(계속)

만, 어느 한 순간에 활성화된 뉴런은 시각반장에서 중요하거나 두드러진 물체만을 표시한다. 그건 몇 개의 두드러진 물체가—눈운동의 목적지나 최근에 켜진 빛—몇 개의 세포에서만 반응을 나타낸다. 그리고 이 뉴런의 반응은 전체뉴런의 기본적인 반응보다 크다. 주의 메커니즘과 단속운동 모두 지도상의 가장 두드러진 최고점을 향하게 한다.

현저한 자극에 의해 발생하는 반응의 절대적 값은 자극이 단속운동 목표나 아니면 주의 받는 자극이냐를 결정하지는 않는다. 원숭이가 시각장에 있는 자극에 단속운동을 계획할 때 주의가 단속운동의 목표에 위치하며, 단속운동 계획에 의해 발생한 활성화는 현저한 자극에 대한 지도(saliency map)의 최고점에서 일어난다. 그러나 밝은 빛이 시각장의 다른 곳에 나타나는 경우, 주의

Box 29-1 행동의 중요도가 신경 반응에 미치는 효과 (계속)

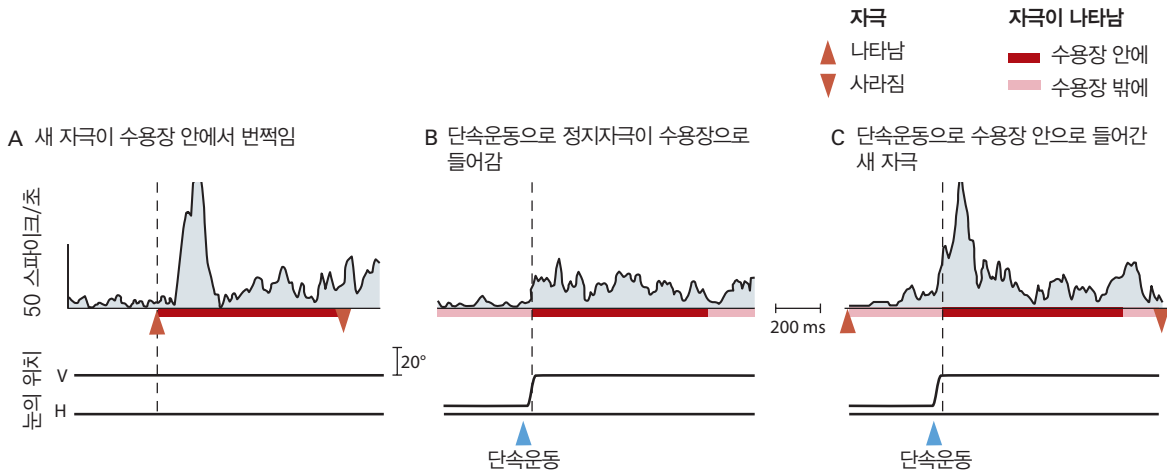


그림 29-6 외두정내피질에 있는 신경세포는 가장 중요한 자극에 대해서만 반응을 한다. 각 그림에서 신경세포 반응은 수평(H) 및 수직(V) 안구 위치와 함께 시간에 따라 그려졌다.

- A. 원숭이가 한 점을 보고 있는 동안 자극은 수용장 안에서 반짝임.
 B. 원숭이는 실험과 관련없는 고정된 자극이 수용장에 들어가도록 단속운동한다.
 C. 원숭이는 최근 빛난 점광의 위치가 수용장에 들어가도록 단속운동을 한다.



그림 29-7 외두정내피질에 있는 신경세포가 고정된 물체에 단속운동하기 전에 반응한다. 각 시행에서 고정된 배열 중에서 하나의 물체만이 원숭이에게 중요하게 된다. 왜냐하면 원숭이가 그곳으로 단속운동을 해야 하기 때문이다. 원숭이는 배열 바깥에 있는 포인트를 주시하게 되고, 배열에 있는 물체와 일치하는 단서는 신경세포의 수용장 밖에 보여준다. 원숭이는 먼저 배열의 중심으로 단속운동하고 단서와 일치하는 물체로 두 번째 단속운동해야 한다. 두 실험을 세 개의 패널에 각각 표시했다. 왼쪽 패널은 단서가 수용장 밖에 나타날 때 신호에 대한 반응이며, 중앙 패널은 단서와 일치된 물체를 수용장으로 보내는 첫 번째 단속운동 후의 반응을 보여주고, 오른쪽 패널은 단서와 일치된 물체로 단속운동하기 전에 반응을 보여준다. 단서는 명확성을 위해 그림에서 녹색으로 표시했지만, 실험에서는 검정색이었다.

- A. 원숭이는 단서일지 물체에 두 번째 단속운동을 하도록 훈련되었다. 첫 번째 단속운동으로 물체가 수용장에 들어가서 세포가 강렬하게 반응한다.
 B. 원숭이는 수용장 밖에 있는 물체로 두 번째 단속운동을 하도록 훈련받았다. 실험과 관련 없는 자극이 수용장 안으로 들어가도록 하는 단속운동 시에는 세포가 훨씬 적게 반응하였다. 단속운동이 일어날 때 시각 장면은 두 실험에서 동일하다.

는 자기도 모르게 밝은 빛을 보게 되며 단속운동 때보다도 더 많은 반응을 나타낸다. 따라서 주의의 위치는 전체 현재 자극 지도를 검토하고 그 최고점을 선택함으로써 확실해질 수 있다. 그것은 한 지점에서의 활성만을 검출해서는 식별될 수 없다.

망막 이미지의 지속적인 움직임에도 불구하고 시각 장면은 안정적으로 남아있다

단속운동은 시각처리를 위해 중요한 문제를 발생시킨다. 연속적인 단속운동은 개별 이미지를 만들어 내고, 각 이미지는 눈이 바라보는 중심에 위치한다(그림 29-8). 이 결과는 카메라가 과도하게 움직일 때 만든 흠 무비와 유사할 것으로 예상될 수 있지만, 그렇지 않다. 눈초점 위치가 연속적으로 변화함에도 불구하고 왜 시각 장면이 안정적으로 유지되는지에 대한 이유는 1600년대 이후 추측의 원천이었다.

이 안정성의 이유가 이해되지 않았더라도 단속운동 시 시각의 변화는 단서를 제공한다. 단속운동 시 지각된 장면에는 물체는 시각장에서와 정확히 같은 공간 배치에 있지 않다. 지각 장면에서 단속운동 바로 직전에 제시된 자극은 단속운동 전의 초점축에 가깝게 나타나고 단속운동 이후에 나타난 자극은 단속운동 목적지에 가깝게 나타나는 것처럼 공간적으로 압축되어 나타난다(그림 29-9).

이 공간 압축(spatial compression)은 일반적으로 단속운동 크기의 절반 정도밖에 안되고, 큰 시각 장면이 있을 경우에만 발생한다. 단속운동으로 인해 자극이 망막의 다른 곳에 상을 맺기 때문만은 아니다. 왜냐하면 이 단속운동 전에 나타난 자극은 압축되기 때문이다. 이러한 고려 사항은 일부 시각 외적인 정보가 단속운동 명령의 처리에 관여되어 있음을 나타낸다.

단속운동 시 이미지 위치의 명백한 이동에 대해서 어떤 신경 메커니즘이 관여할까? 두정피질 뉴런은 지각 현상과 매우 관련된 양상으로 자신의 반응이 단속운동됨에 따라 달라지기도 한다. 원숭이가 단속운동을 할 때, 신경세포는 수용장에서 이미 존재하는 자극에 덜 민감해지며, 단속운동 후 수용장 안에 있게 될 자극에 반응하기 시작한다(그림 29-10).

이 선택성의 변화는 단속운동이 시작되기 전에 일어날 수 있다. 시각장에 있는 모든 자극이 신경세포를 활성화하지 않는다. 단속운동 후 뉴런의 수용장에 들어가는 자극만 그렇다. 단속운동 완료 후, 뉴런은 다시 그것의 수용장 안에 실제로 있는 자극에 의해 활성화된다.

이러한 관측은 단속운동 동안 시각 장면의 안정화에 기여하

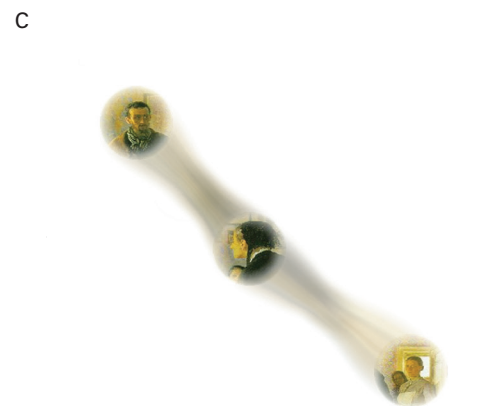
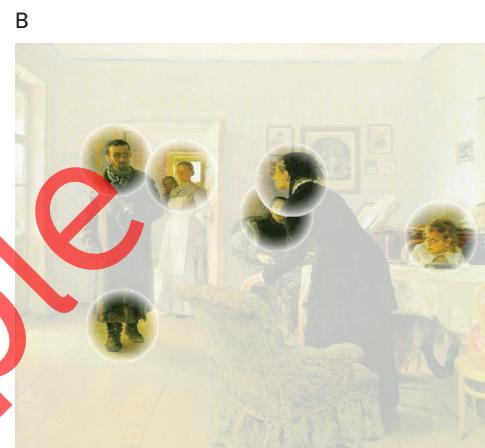
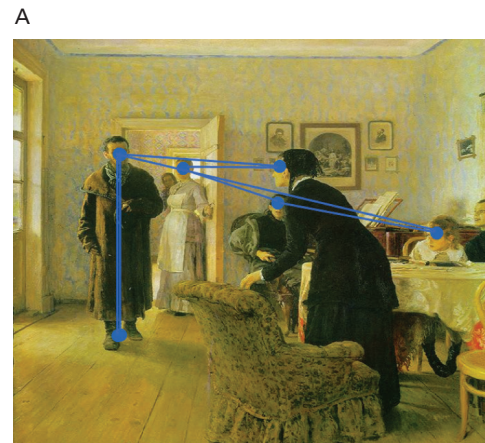


그림 29-8 단속운동(saccade)은 망막 이미지의 급격한 변화를 뇌에 제공한다. (Wurtz 2008에서 인용)

A. 안구단속운동(파란색 선)은 시각장(파란색 점)의 다양한 위치로 눈초점이 이루어지도록 한다.

B. 연속적인 눈초점 고정으로 만들어진 고정된 중심 이미지는 여기에 표시했다.

C. 연속적인 고정에 대한 감각 신호는 각각의 고정 위치에 대한 정보를 제공하지 않는다. 각 고정에서부터 나온 시각정보는 중간에 끼는 단속운동에 의해 흐릿한 것들 사이에 배치되어 있다.

그림 29-9 단속운동 시 시각적 공간 압축. 단속운동 전이나 후에 제시된 자극의 지각된 위치는 단속운동의 목표 쪽으로 이동한다. (Honda 1991에서 인용)

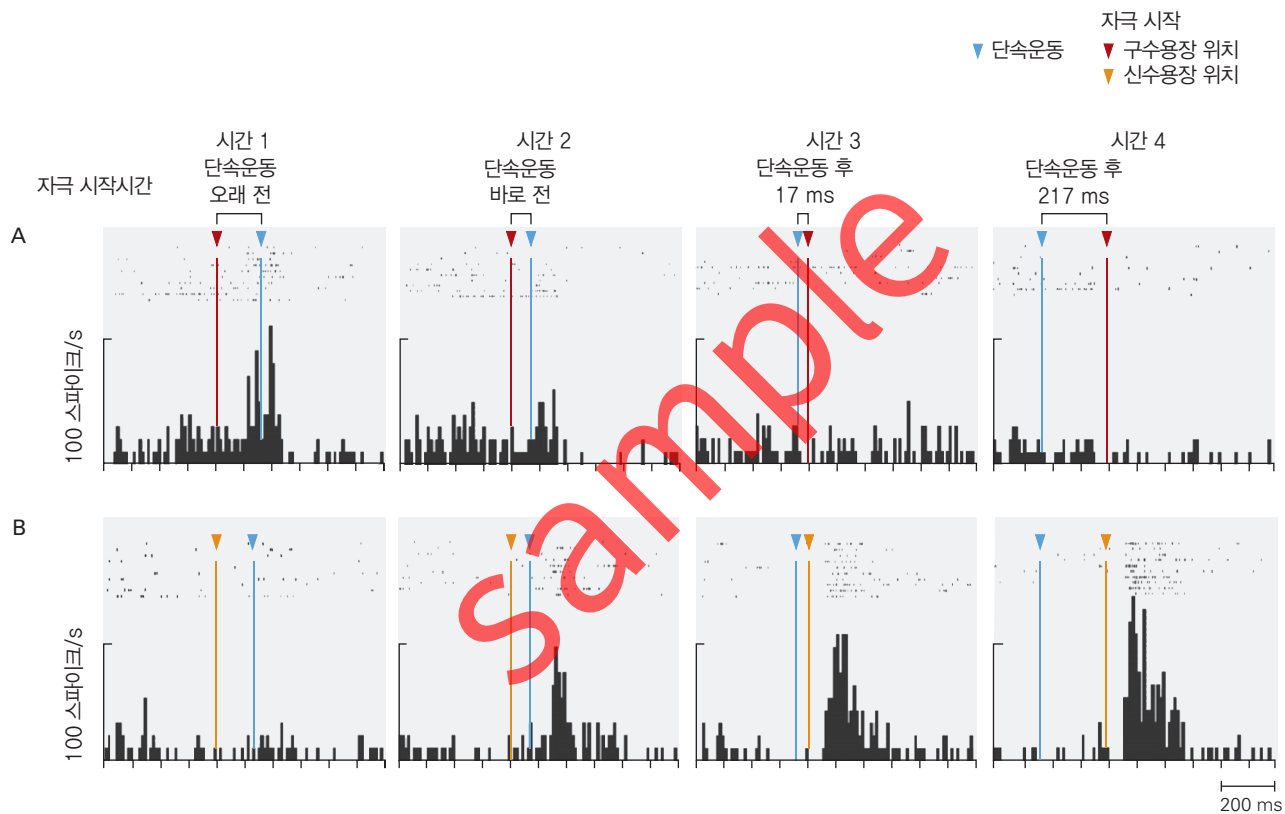
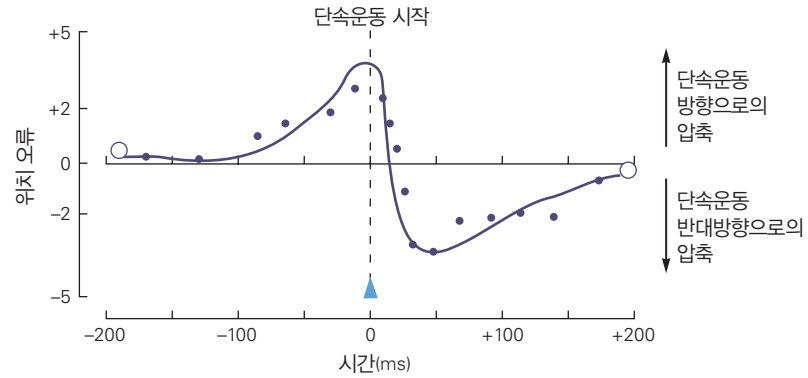


그림 29-10 두정피질 뉴런의 반응은 단속운동 이후 수용장의 위치 변화를 기대하고 있다. 자극 시점에서의 신경활성이 나타나 있다. 단속운동 시작 전에도 수용장 안에 있는 자극에 대한 반응은 감소한다(A). 반면에 단속운동 후에 기대되는 수용장에 위치하는 자극에 대한 반응은 증가한다(B). (Nakamura and Colby 2002에서 인용)

는 두 개의 신경 메커니즘을 밝혀준다. 단속운동이 발생하기 전에 먼저 뉴런은 시각장의 한 부분에 있는 수용장을 다른 곳으로 이동시킨다. 수용장의 위치 이동은 단속운동 전에 자극의 위치 인식 변화에 해당되며 단속운동 시 인식된 시각 장면의 압축에 기여할 수 있다. 두정피질 뉴런의 출력은 단속운동 시 뉴런이 단속운동 후에 수용장에 들어갈 자극에 반응할 뿐 아니라 현재 수용장 안에 있는 자극에 반응할지라도 자극이 시각장의 한 부분에 존재한다는 의미로 해석된다. 만약 뇌가 두 지역의 자극이 함께

연결하는 것으로 여긴다면, 이는 지각된 장면의 압축을 설명할 수 있다.

둘째로 단속운동 후 새로운 수용장의 위치는 단속운동 거리와 방향에 따라 달라지기 때문에, 두정피질 뉴런은 단속운동에 대한 사전 정보를 가지고 있어야 한다. 이 정보의 유일한 두 가지 잠재적인 출처가 있다. 첫 번째는 눈이 이동하고 있다는 것을 뇌에 알려줄 수 있는 눈 근육의 말초 고유감각에서 뇌에 전달해주는 되먹임이다. 수용장 이동과 지각 압축 모두 눈이 이동

하기 전에 시작하거나 눈의 위치를 대뇌피질에 전달하는 데 최소한 100 ms가 걸리기 때문인데 이것은 아닌 것 같다. 두 번째 가능성 있는 출처는 눈의 움직임을 제어하는 운동신경이다(제 39장 참조). 이 시스템은 단속운동이 발생할 거라고 동반방출(corollary discharge) 또는 원심신경 복사(efference copy)로 알려진 신호의 사본을 두정피질에 보낼 수 있다. 이 신호는 단속운동이 실제로 발생하기 전에 새로운 수용장의 위치를 계산하는 데 필요한 임박한 단속운동의 거리와 방향에 대한 정보를 제공한다.

두정피질에 보내는 동반방출의 특정 출처는 알려져 있지 않으나 외두정내피질처럼 수용장 민감도에서 유사하게 변화를 보이는 전두안구지역은 동일한 동반방출을 받는다. 이 동반방출의 원천은 상구(superior colliculus)에서 단속운동을 발생시

키는 뉴런이다. 두정피질과 전두안구지역은 상호 연결이 강하기 때문에, 동일한 동반방출 입력이 두 영역 모두에 영향을 미칠 수 있다.

상구에서 나오는 동반방출은 상부의 시상핵인 내배측핵(그림 29-11A)의 중계를 통해 전두안구지역에 도달한다. 이 핵의 뉴런이 임박한 단속운동의 거리와 방향을 신호하기 때문에 정보가 단속운동이 발생하기 전에 전두안구지역과 외두정내피질에서 뉴런의 수용장을 이동하는 데 필요한 정보를 제공할 수 있다. 그러나 과연 그럴까? 시상 중계에서 뉴런의 불활성화는 단속운동하기 전에 자신의 수용장을 이동시키는 전두안구지역 뉴런의 능력(그림 29-11B)을 떨어트릴 수 있다. 이는 이 이동이 단속운동 운동 프로그램의 원심신경복사에 따라 달라진다는 증거를 제공한다.

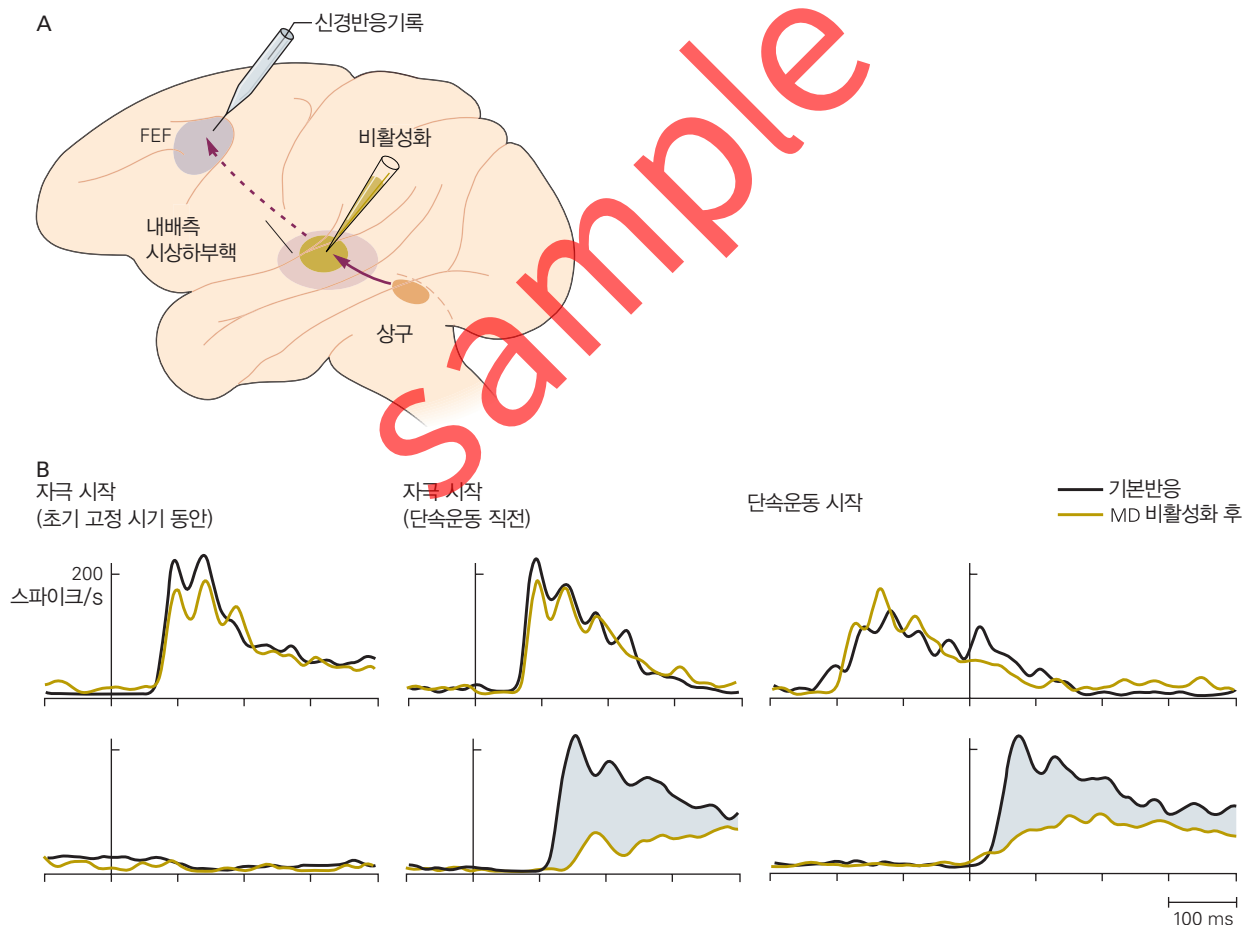


그림 29-11 단속운동을 위한 운동 프로그램에서 유래한 동반방출(corollary discharge)은 전두안구지역 뉴런에서 단속운동 전 수용장 위치의 이동을 지시한다. A. 대뇌피질에서 동반방출에 대한 한 가지 가능한 통로는 상구에 있는 단속운동을 일으키는 세포에서 유래해 시상의 내배측핵을 지나 전두피질에 있는 전두안구지역(FEF)으로 끝난다.

B. 내배측핵(MD)이 비활성화될 때 수용장에 현재 있는 자극에 대한 반응은 영향을 받지 않는다(위 기록). 반면에 수용장의 단속운동후(postsaccade) 위치에 있게 될 자극에 대한 반응은 심각하게 손상 받는다(아래쪽 그림). 이 결과는 단속운동 운동 프로그램에서 나오는 동반방출이 신경세포의 수용장 속성에 변화를 지시한다는 것을 보여준다. (Sommer and Wurtz 2008에서 인용)

단속운동 동안 시각은 소멸된다

단속운동 동안 눈이 빠른 속도로 이동함에 따라 시각 장면은 옮겨질 뿐만 아니라 망막을 따라 급속하게 이동한다. 우리가 이 변화를 모르고 있기 때문에, 미국의 심리학자 Edwin Holt는 20세기 초 눈의 움직임 동안 중추 마취(central anesthesia)가 있어야 한다고 상정했다.

그러나 단속운동 동안 시각은 매우 정확하다는 경우가 있어 사실일 수 없다. 예를 들어 기차 안에 있는 관찰자를 지나가는 차량의 방향으로 단속운동하는 동안 발생하는 것처럼 물체가 눈만큼 빨리 같은 방향으로 이동하는 경우에도 물체를 볼 수 있다. 대신에 시각광경 대부분이 안구운동속도에 의해 흐려지는 경우는 어떤 경우인가? 하지만 왜 흐릿함이 의식되지 않는가? 이 지각 생략(perceptual omission)에 대해 두 가지 기본 메커니즘이 상호작용하는 것 같다.

첫 번째 메커니즘은 두 가지 이미지가 빠르게 연달아 보일 때 하나의 이미지가 다른 이미지 위에 영향을 보이는 시각차폐(visual masking)이다. 예를 들어, 높은 대비 이미지(고 대비 이미지)는 낮은 대비 이미지의 인식을 감소시키거나 제거한다. 이것이 단속운동 동안에 발생한다. 시각 장면에 대한 눈의 급속한 움직임은 낮은 대비 이미지를 생산하고 이미지는 단속운동 전후 안정적이고 높은 대비 이미지에 의해 차폐된다. 이 차폐는 높은 대비 이미지가 단속운동 전이나 후에 존재하지 않는 실험에 의해 입증될 수 있다. 이러한 조건에서는 흐린 이미지를 볼 수 있다. 그러나 높은 대비 이미지가 단속운동 후에 있는 경우에 흐린 이미지는 사라진다(그림 29-12A).

그러나 동반방출 같은 시각 외적인 입력이 존재해야 할 경우도 있다. 예를 들어, 막대기가 빠른 속도로 단속운동과 같은 방향으로 망막을 가로질러 이동할 때 막대기는 더 굵게 보인다(그림 29-12B). 눈이 고정되었을 때 낮은 빈도나 중간 빈도의 격자를 볼 수 있지만, 매우 높은 빈도 격자는 잘 볼 수 없다. 대조적으로, 단속운동 동안 낮은 빈도 격자의 검출이 현저히 손상 받는다. 그러나 높은 빈도 격자는 볼 수 있다. 따라서 단속운동 동안 단속운동 억제(saccadic suppression)로 알려진 감도의 감소는 낮은 빈도 격자에만 해당된다.

이러한 낮은 공간 빈도가 시각차폐의 효과에서 벗어나는 것들이다. 그래서 이러한 자극에 대한 민감도의 감소는 동반방출과 같은 시각 외적인 입력에서 발생한다. 소세포 경로(parvocellular pathway)가 높은 공간 빈도에 더 민감한 것처럼 슬상선조 경로(geniculostriate pathway)의 거대세포경로(magnocel-

lular pathway)는 낮은 공간 빈도에 민감하다. 차폐 및 동반방출 모두 단속운동 동안 장면의 거슬리는 움직임을 제거해주는 단속운동 억제를 만들어내기 위해 공동으로 작용해야 한다.

시각적 감도의 감소와 관련되어 있는 신경활동의 변화는 시각경로를 따라 발견되고 아마도 시각차폐 및 동반방출 모두에서 비롯된다. 시각차폐의 신경상관물은 일차시각피질에 있는 뉴런의 반응에서 분명하다. 많은 V1 뉴런은 눈의 움직임으로 인해 한 개의 자극이 수용장 위를 움직일 때 반응을 하지만 단속운동 바로 전에 수용장 안에 다른 자극이 들어오면 반응하지 않는다(그림 29-13A). 단속운동 전에 수용장에 있는 자극의 차폐 효과는 단속운동 동안에 장면이 흐려지는 것을 차폐하는 단속운동 전후 정지된 시각 장면과 유사하다. 원숭이가 눈의 위치를 유지하는 동안에도 움직이는 자극이 단속운동 속도로 수용장을 지나갈 때 같은 차폐가 일어난다. 그러므로 이 신경차폐 효과는 완전히 시각처리에서 유래한다. 즉 단속운동이 필요하지 않다.

동반방출로 나타나는 단속운동 억제는 거대세포경로의 뉴런을 활성화하기 위한 가장 효과적인 자극인 낮은 공간 빈도와 고 대비 자극에 가장 확연하다. 단속운동 동안 외슬핵의 뉴런의 활동은 변경되고 자주 감소하지만, 억제는 제한되고 거대세포 층에 국한되지 않는다. 시각차폐의 부재에서, 대뇌피질영역 일차시각피질의 뉴런은 단속운동 동안 약간의 억제를 보여준다. 그래서 슬상피질 경로에 대한 동반방출 효과가 제한된다. 선조의 피질에서 물체이동 처리에 관여하는 중측두엽과 내상측두엽은 단속운동 동안 동반방출에 의해 발생할 수 있는 시각자극에 대한 명확한 억제가 있다.

눈의 움직임으로 자극이 망막을 따라 지나가면 뉴런이 반응하지 않지만, 자극이 정지된 눈 앞으로 같은 속도로 움직이면, 동일한 뉴런은 강하게 반응한다(그림 29-13B). 이 차이에 대한 가능성 있는 설명은 단속운동 명령의 동반방출이 자극에 대한 뉴런의 반응을 줄인다는 것이다. 이 동반방출의 한 가지 가능한 출처는 전두엽과 두정피질에 있는 수용장을 이동시키던 상구 신호이다. 상구에 있는 시각 뉴런은 또한 단속운동 동안 억압되고 이 억제가 동반방출에서 유래되기 때문에 이것의 가능성이 높다.

또한 신경 및 행동 수준 모두에서 시각차폐 및 동반방출이 단속운동 동안 시각의 혼란을 줄이기 위해 함께 행동한다는 증거가 있다.

두정피질은 운동계에 시각정보를 제공한다

시각은 손의 행동을 준비하기 위해 보조 및 전운동신경과 상호

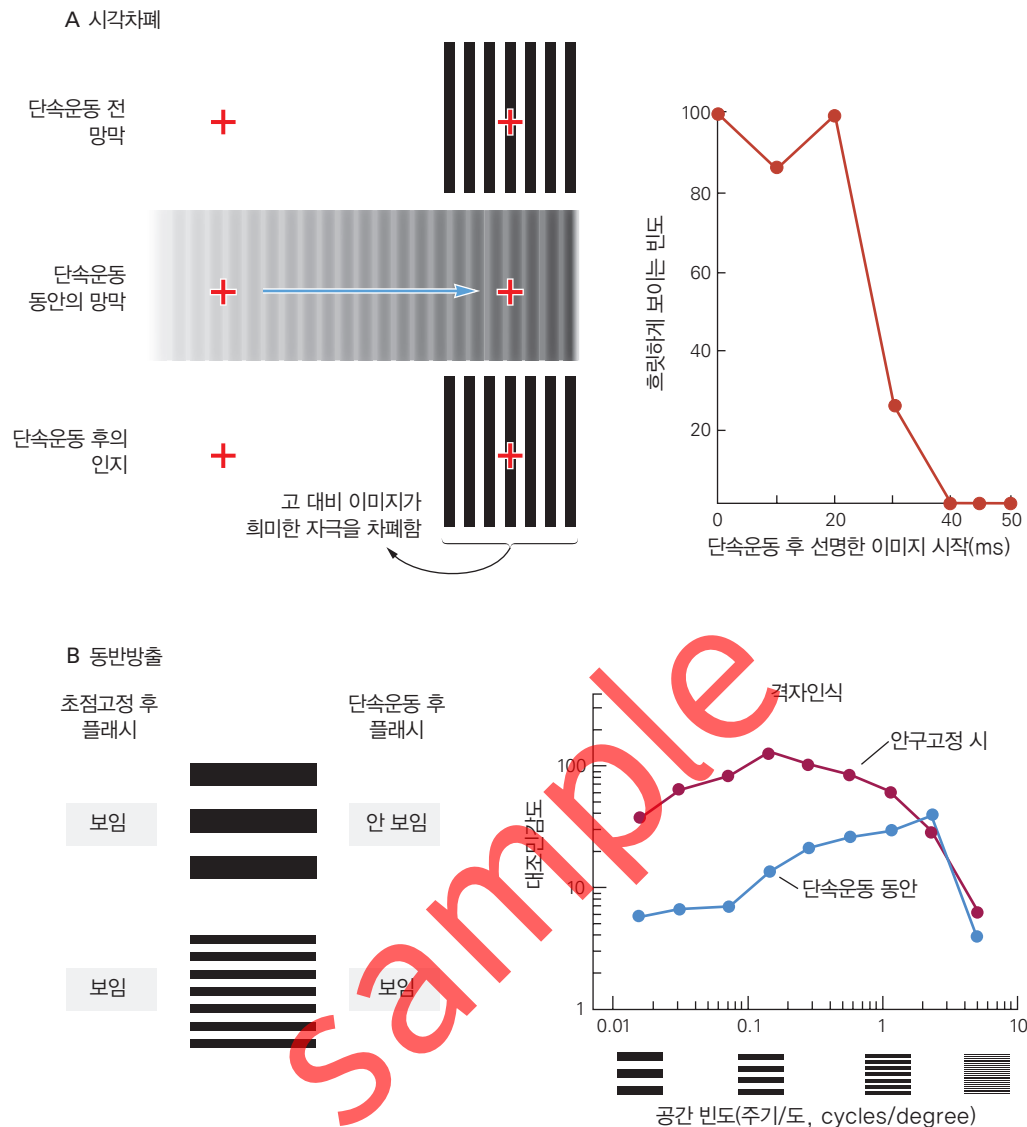


그림 29-12 단속운동 억제(saccadic suppression).

A. 시각차폐. 실험자가 안정적이고, 고 대비 이미지(위)로 단속운동을 할 때, 이 망막에서는 (가운데) 이미지가 흐리게 되지만, 단속운동(아래) 이후 높은 대비 이미지를 보면 흐려지지 않는다. 만약에 고 대비 이미지가 단속운동 동안만 존재하거나 약간 뒤에 있는 경우, 관찰자는 흐림을(그래프의 가로 축에서 0) 본다. 고 대비 이미지가 단속운동 이후 긴 시간 동안 화면에 남아 있으면, 흐린 이미지는(그래프 40 ms) 분명 더 이상 존재하지 않는다. 단속운동 이후 고 대비 이미지는 저 대비 흐림을 차폐한다. (Campbell and Wurtz 1978에서 인용)

B. 동반방출. 실험자는 거친 격자(낮은 공간 빈도)가 단속운동 중에 제시될 때보다 초점을 고정하는 동안 잠시 제시될 때 훨씬 더 잘 볼 수 있다. 미세 격자(높은 공간 빈도)는 고정시(2주기/도에서는 빨간색과 파란색 데이터 포인트가 거의 겹쳐짐)에나 단속운동 동안에 볼 수 있다. (Burr, Morrone, and Ross 1994에서 인용)

작용한다. 당신이 연필을 잡을 때 연필의 폭만큼 엄지손가락으로부터 다른 손가락들을 벌린다. 음료수를 들 때에도 유리두께만큼 떨어진다. 손이 물체에 도착하기 전에 시각 시스템은 움켜쥐는 폭을 조정하는 데 도움이 된다. 마찬가지로, 당신은 편지 봉투에 편지를 넣을 수 있을 때 손이 봉투에 편지를 넣을 수 있도록 정렬되어 있다. 봉투가 기울 경우, 손도 일치하기 위해 기

울린다.

두정피질에 병변이 있는 환자들은 봉투의 방향이나 물체의 크기를 설명할 수 있더라도 시각정보만을 사용하여 잡는 폭 또는 손목 각도를 조정할 수 없다. 반대로, 두정피질은 정상이지만 시각에 이상이 있는 환자는 물체의 크기나 방향을 설명할 수 없지만 정상인이 하는 것처럼 손목 폭을 조정하거나 손의 방향을

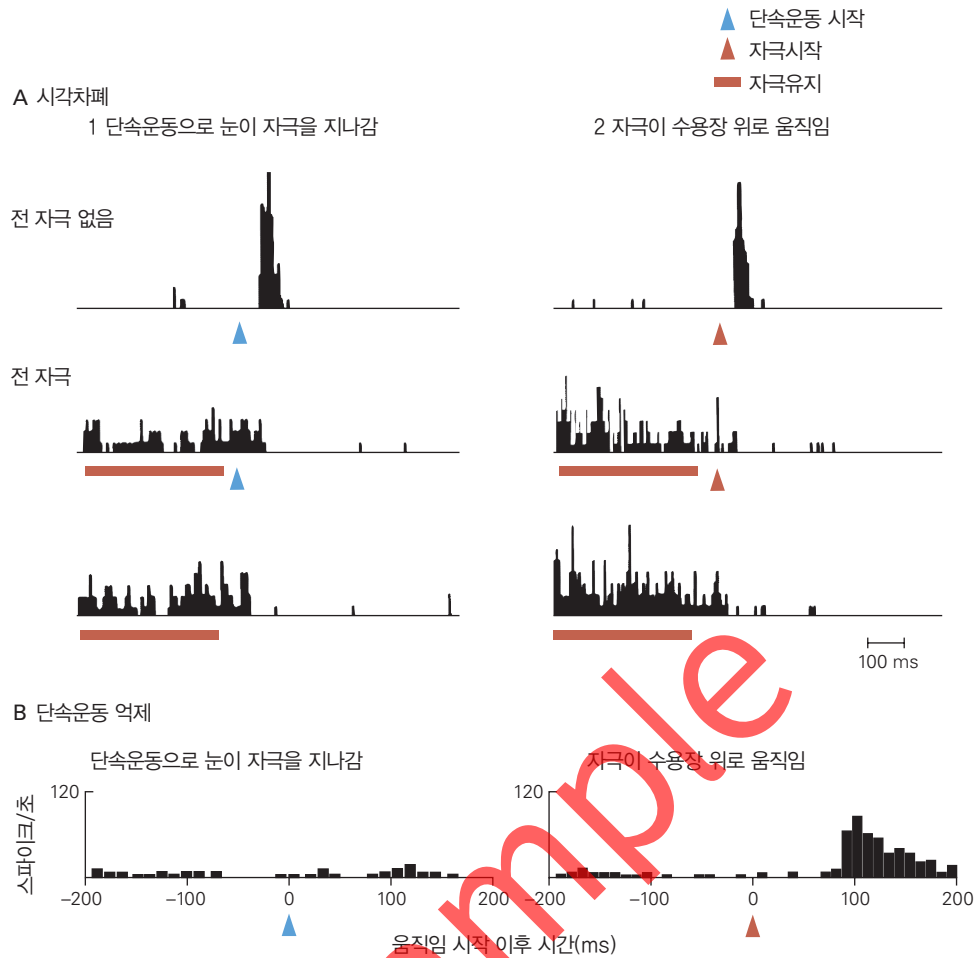


그림 29-13 단속운동 억제(saccadic suppression)의 신경 상관.

A. 시각차폐. 1. 원숭이가 빈 화면에 있는 자극을 지나 단속운동할 때, V1의 신경세포(위 기록)가 반응한다. 그러나 또 다른 자극이 단속운동 전에 신경세포의 수용장에 떨어질 경우, 신경이 단속운동(가운데 기록) 동안 선험 자극에 반응하지 않고, 신경반응은 처음의 한 자극(낮은 기록)에 대한 반응과 비슷하다. 2. 동일한 신경이 눈이 정지된 상태에서 자극이 수용장(RF)을 지나는 경우(위 기록) 반응을 한다. 그러나 수용장(중간 기록) 내에 정지된 자극이 먼저 있으면 앞과 같은 자극 동작에 반응하지 않는다. 또 신경세포의 반응은 첫 번째 자극에 대한 반응과 유사하다. 반응의 부족은 다른 자극에 하나의 시각적 자극의 차폐 효과의 상관물이다. (Judge, Wurtz, and Richmond 1980에서 인용)

B. 단속운동 억제. 중추두엽 뉴런은 정지된 자극(왼쪽)을 지날 때 단속운동 동안 발생하지 않지만, 자극이 정지된 눈(오른쪽)의 앞에서 같은 속도로 이동할 때 반응한다. 이 차이는 단속운동 운동신경에서 발생하는 동반방출이 단속운동 동안 신경의 흥분을 억제한다는 증거로 간주된다. (Thiele et al. 2002에서 인용)

조정할 수 있다. 두정피질은 운동 목표의 시각적 속성에 대한 정보의 중요한 출처이다.

제16장에 설명한 바와 같이, 두정피질에서 공간의 표현은 일차시각피질에 있는 망막지도처럼 하나의 지도로 구성되어 있지 않다. 대신에 그것은 개별 동작을 제어하는 전운동피질 영역에 연결하고 각각의 운동계에 적당한 시각적 세계를 분석하는 네 영역으로 나누어져 있다(그림 29-14).

시각적으로 안내되는 움직임에 관여하는 신경 작업은 특성을 세분화하고 물체를 확인하며 그리고 운동을 수행하기 위해 운동 프로그램을 생성하는 것을 포함한다. 두정피질의 뉴런들은 독립적인 운동을 위해 필요한 시각정보를 제공한다.

전두정내피질에는 파악할 수 있는 물체의 크기, 깊이와 방향을 신호하는 뉴런이 있다. 이 지역의 뉴런은 손으로 물체를 잡는 운동의 대상이 될 수 있는 자극에 반응하고, 동물이 움직일 때에도 반응한다(그림 29-15). 마찬가지로, 중두정피질 뉴런은 움직임에 도달하는 물체를 나타내고 이러한 움직임에 대한 전운동 신호를 생성하는 전두영역에 전달된다.

복두정내영역에는 얼굴에서 촉각 및 시각자극(그림 29-16) 모두에 반응하는 양형식(bimodal) 뉴런이 있다. 이 지역은 전운동피질의 얼굴영역으로 연결된다. 마지막으로, 외두정내피질의 뉴런은 단속운동 눈 움직임에 대한 목표를 설명하고 전두안 구지역에 연결된다.

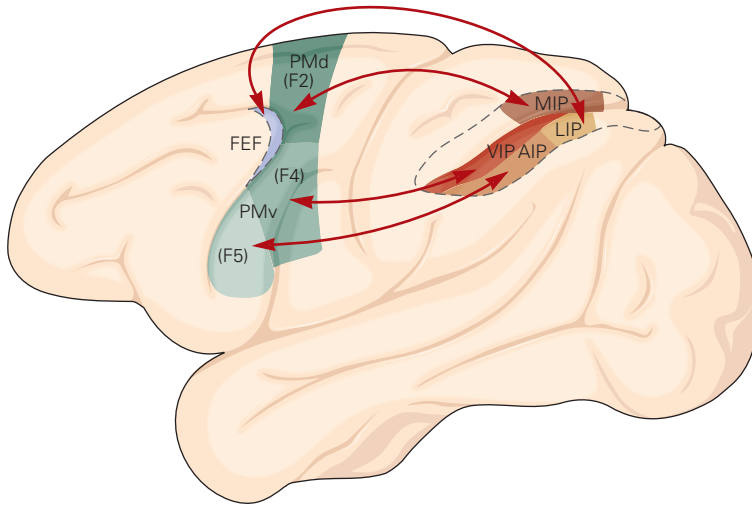


그림 29-14 두정내구(intraparietal sulcus)에 있는 네 가지 기능적으로 다른 영역은 전운동피질이 있는 곳으로 연결된다. 내 두정내피질(MIP)은 팔 운동의 목적지를 표상하고 배측전운동영역(PMd)에 있는 F2의 팔 제어 영역으로 연결된다. 외두정내영역(LIP)은 안구운동의 목적지를 표상하고 전두안구지역(FEF)에 연결한다. 전두정내피질(AIP)은 주먹쥐는 목표를 표상하고 복측전운동영역(PMv)의 F5 손 제어 영역에 연결한다. 복두정내피질(VIP)은 얼굴을 표상하고 복측전운동영역에서 F4의 얼굴 제어 영역에 연결한다. (Rizzolatti, Lupino and Matelli 1998에서 인용)

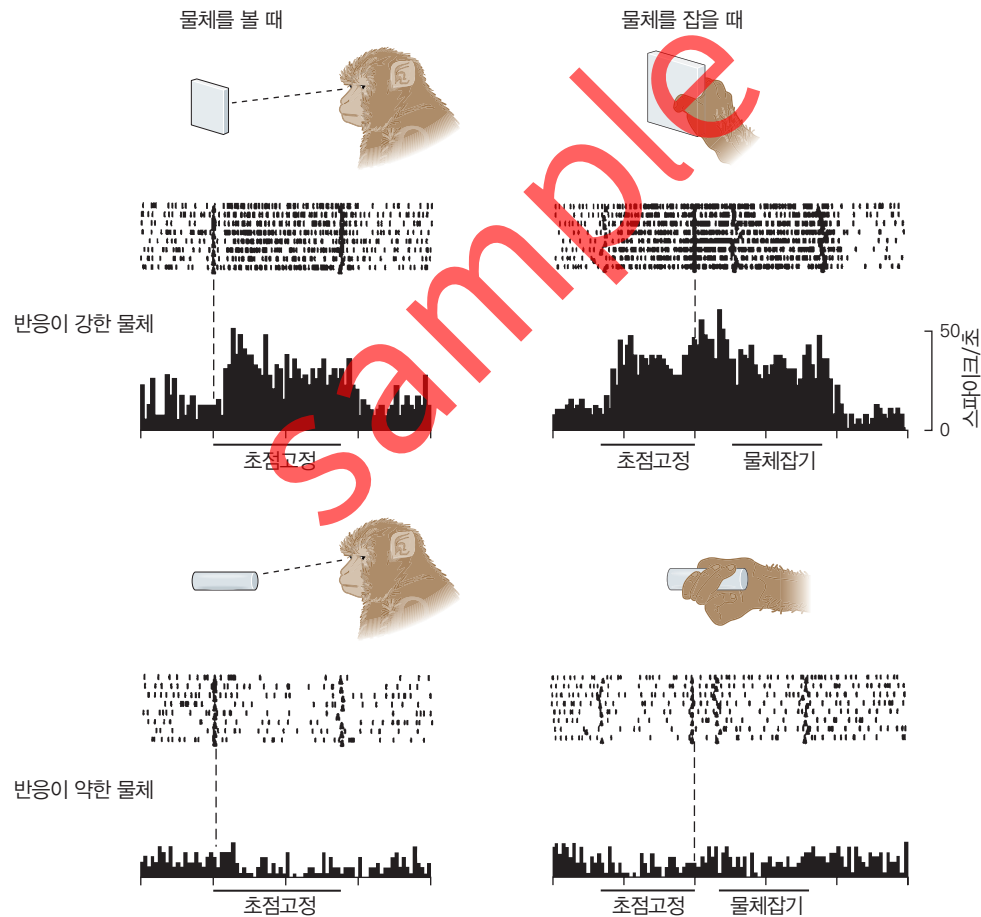


그림 29-15 전두정내피질의 뉴런은 특정 모양에 선택적으로 반응한다. 여기에 표시된 뉴런은 물체를 보거나 그것에 도달하거나, 사각형에 선택적이다. 이 뉴런의 경우 실린더에 반응하지 않는다. (Murata et al. 2000에서 인용)

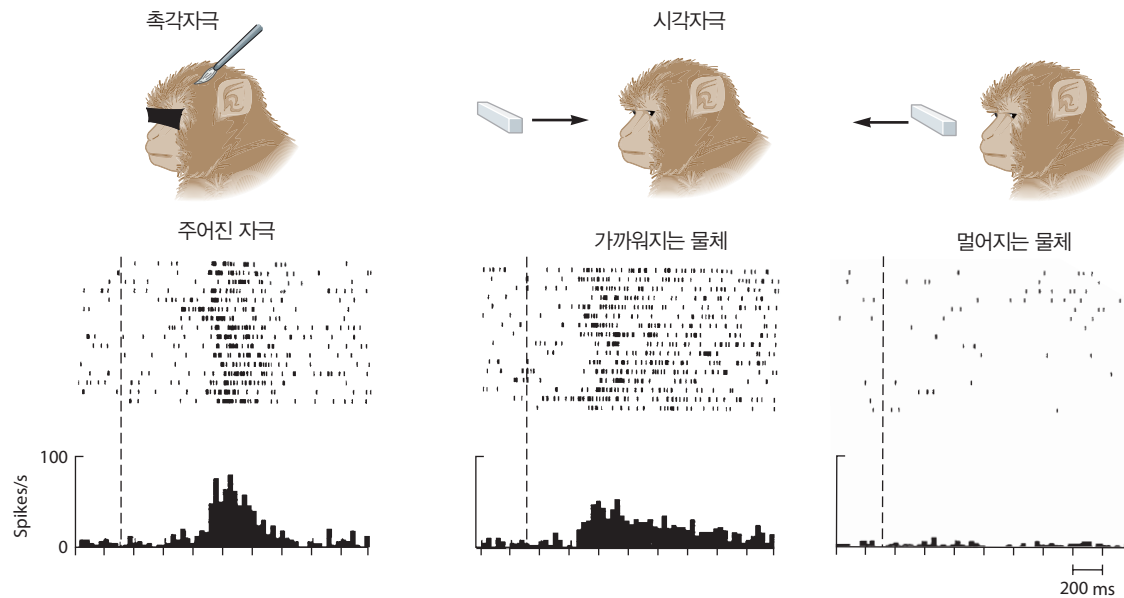


그림 29-16 원숭이의 복두정내파질에 있는 양형태성 뉴런은 시각과 촉각 모든 자극에 반응한다. 여기에 표시된 뉴런은 원숭이의 머리의 촉각자극이나 머리를 향해 오는 시각자극에 반응하지만 머리에서 멀리 이동하는 것과 같은 자극에는 반응하지 않는다. (Duhamel et al. 1997에서 인용)

전체 요약

시각피질은 복측과 배측의 신경 처리 흐름에 의해 상호 연결되어 있다. 복측경로는 표상된 물체의 특성에 대한 정보를 제공하고, 배측경로는 안구운동과 근육운동계가 운동에 사용할 수 있는 정보를 제공한다.

배측경로의 중요한 기능은 추가적인 분석을 위해 시각 분야에서 물체를 선택하기 위한 필요한 주의를 중재하는 것이다. 원숭이의 두정피질의 뉴런은 주의를 받지 않는 물체보다 주의를 받는 물체에 더 적극적으로 반응하고 원숭이의 두정피질의 뉴런의 활동이 환경에서 특정 물체에 두는 주의를 반영한다.

시각정보가 지속적으로 이동하는 눈을 통해 뇌에 전달되기 때문에, 뇌는 연속적인 초점고정에서 안정적으로 시각 세계를 구축하기 위해 눈 움직임을 보상할 수 있는 메커니즘이 필요하다. 동반방출을 통해 운동신경에서 제공되는 정보는 끼어드는 눈 움직임을 보상하기 위해 시각뉴런의 수용장을 조정하는 데 사용된다. 두정엽은 시각장에 대한 수많은 구분되는 표상들을 가지고 있으며 특정한 운동하위체계(motor subsystem)에 정보를 제공한다.

주요 읽을거리

- Bisley JW, Goldberg ME. 2003. Neuronal activity in the lateral intraparietal area and spatial attention. *Science* 299: 81-86.
- Cohen YE, Andersen RA. 2002. A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nat Rev Neurosci* 3:553-562.
- Duhamel J-R, Colby CL, Goldberg ME. 1992. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255:90-92.
- Henderson JM, Hollingworth A. 1999. High-level scene perception. *Annu Rev Psychol* 50:243-271.
- Milner AD, Goodale MA. 1996. *The Visual Brain in Action*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Morrone MC, Ross J, Burr DC. 1997. Apparent position of visual targets during real and simulated saccadic eye movements. *J Neurosci* 17:7941-7953.
- Rensink RA. 2002. Change detection. *Annu Rev Psychol* 53:245-277.
- Ross J, Concetta Morrone M, Goldberg ME, Burr DC. 2001. Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends Neurosci* 24:113-121.
- Ross J, Ma-Wyatt A. 2004. Saccades actively maintain perceptual continuity. *Nat Neurosci* 7:65-69.
- Sommer MA, Wurtz RH. 2008. Brain circuits for the internal monitoring of movements. *Annu Rev Neurosci* 31: 317-338.

Michael E. Goldberg
Robert H. Wurtz

Wurtz RH. 2008. Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Res* 48:2070-2089.

참고문헌

Burr DC, Morrone MC, Ross J. 1994. Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature* 371:511-513.

Burr DC, Ross J. 1982. Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Res* 22:479-484.

Campbell FW, Wurtz RH. 1978. Saccadic omission: why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Res* 18:1297-1303.

Duhamel J-R, Bremmer F, BenHamed S, Graf W. 1997. Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature* 389:845-848.

Duhamel J-R, Colby CL, Goldberg ME. 1998. Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol* 79: 126-136.

Duhamel J-R, Goldberg ME, FitzGibbon EJ, Sirigu A, Grafman J. 1992. Saccadic dysmetria in a patient with a right frontoparietal lesion: the importance of corollary discharge for accurate spatial behavior. *Brain* 115:1387-1402.

Goodale MA, Meenan JP, Bulthoff HH, Nicolle DA, Murphy KJ, Racicot CI. 1994. Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Curr Biol* 4:604-610.

Henderson JM, Hollingworth A. 2003. Global transsaccadic change blindness during scene perception. *Psychol Sci* 14:493-497.

Hollingworth A, Henderson JM. 2002. Accurate visual memory for previously attended objects in natural scenes. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 25:113-136.

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

Judge SJ, Wurtz RH, Richmond BJ. 1980. Vision during saccadic eye movements. I. Visual interactions in striate cortex. *J Neurophysiol* 43:1133-1155.

Kusunoki M, Gottlieb J, Goldberg ME. 2000. The lateral intraparietal motion, and task relevance. *Vision Res* 40:1459-1468.

Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, Sakata H. 2000. Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol* 83:2580-2601.

Nakamura K, Colby CL. 2002. Updating of the visual representation in monkey striate and extrastriate cortex during saccades. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:4026-4031.

Perenin MF, Vighetto A. 1988. Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain* 111:643-674.

Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M. 1998. The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 106:283-296.

Ross J, Morrone MC, Burr DC. 1997. Compression of visual space before saccades. *Nature* 386:598-601.

Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. 1997. Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 386:167-170.

Thiele A, Henning P, Kubischik M, Hoffmann KP. 2002. Neural mechanisms of saccadic suppression. *Science* 295:2460-2462.

Yarbus AL. 1967. *Eye Movements and Vision*. New York: Plenum.