

17

신경세포에서 인지로: 공간과 행동에 대한 내부표상들 (From Nerve Cells to Cognition: The Internal Representations of Space and Action)

인지신경과학의 주된 목표는 심리처리에 대한 신경표상을 이해하는 것이다

뇌는 개인적 공간에 대한 질서정연한 표상을 가지고 있다

피질은 개별 감각양상에 대한 감각수용표면지도를 가지고 있다
신체에 대한 피질지도는 정확한 임상신경학적 검사의 기본이다

개인적 공간에 대한 내부표상은 경험에 의해 수정될 수 있다

외부공간은 후두정연합피질에 표상된다

대부분의 정신과정은 무의식적이다

신경생물학적 분석으로 의식을 이해할 수 있을까?

의식은 마음의 생물학적 이론에 근본적인 문제를 제기한다
인식처리들에 대한 신경생물학적 연구는 특정한 의식이론에 의존하지 않는다
양안경쟁에 대한 연구는 무의식적 시각지각을 의식적인 시각지각으로 전환하는 회로를 발견했다
시각자극에 대한 선택적 주의는 비인간 영장류에서 세포 수준으로 연구될 수 있다
자아지각은 어떻게 뇌에 부호화되는가?

전체 요약

신경생물학자들은 뇌가 어떻게 작동하는지 이해하는데 세포적 접근이 필요하다고 믿고 있다. 뇌가 수천억 개의 신경세포를 가지고 있음을 감안할 때, 하나의 신경세포에 대한 연구를 통해 정신활동에 대해 많은 것들을 배울 수 있다는 것은 놀라운 일이다. 해부학적 구조에 대한 이해와 더불어 기능적으로 중요한 경로들의 연결에 대한 이해가 있다면

특히나 더 많은 것들을 배울 수 있다.

예를 들어 감각계(sensory system)에 대한 세포적 연구는 신체표면의 자극이 뇌에서 어떻게 감각과 계획된 운동으로 전환되는지에 대한 중요한 통찰을 제공한다. 세포적 수준에서 가장 많이 연구된 감각계인 시각계(visual system)에서는 시각 이미지의 각기 다른 측면들(형태, 움직임, 색깔)을 분석하는데 관여하는 여러 평행경로들을 통해 망막에서 뇌로 정보가 전달된다. 궁극적으로는 이 개별적 입력들이 시각계 회로에 내재된 뇌 나뭇잎의 법칙에 따라 온전한 이미지로 통합된다.

지각(perception)의 다른 양상들(관찰된 물체, 만져진 열, 굴, 들리는 음계)은 다른 감각계에서도 유사한 방식으로 처리된다. 우선 각 감각계의 수용체들이 자극에 대한 정보를 해체, 분석한다. 신체 말단에 존재하는 각 감각에 대한 수용체들은 빛, 압력, 소리, 화학적 냄새와 같은 특정한 종류의 물리적 자극에 대해 민감하다. 수용체가 자극을 받았을 때—예를 들어 빛에 의해 망막에 있는 수용체 세포가 활성화되었을 때—수용체는 주어진 자극의 특정한 성질을 나타내는 특이적인 발포패턴(firing pattern)을 보이며 반응한다. 이와 같은 방식으로 각각의 감각계는 자극에 대한 정보를 획득하고, 이 정보는 세포들의 경로를 따라 대뇌피질(cerebral cortex)의 특정 영역(단형식 영역, unimodal region)으로 전달된다. 피질에서 각기 다른 감각 형식(sensory modality)을 표상하는 단형식영역들은 피질간경로(intracortical pathway)를 통해 다형식 연합영역들(multimodal association areas)과 서로 소통한다. 신호들은

이러한 네트워크를 통해 선택되어 온전한 지각으로 통합된다.

이처럼 신경세포들이 개인별로 크게 다르지 않은 일반적인 법칙에 따라 정교하고 정돈된 방식으로 연결되어 있기 때문에 뇌가 통합된 지각을 형성할 수 있다. 그럼에도 불구하고, 모든 개인들이 아주 똑같은 연결을 가지고 있는 것은 아니다. 뒤쪽 장들에서 살펴볼 것처럼, 세포들 간의 연결은 활성화나 학습 등에 의해 바뀔 수 있다. 우리가 특정 사건을 기억할 수 있는 것은 신경세포들 간의 연결이 구조적, 기능적으로 변화하기 때문에 가능한 일이다.

세포적 접근을 통해 많은 것을 이해하게 되었지만, 신경생물학자들은 뇌의 통합적인 작용이 어떻게 인식을 만들어내는지를 이해하기 위해서는 세포적인 접근만으로는 충분하지 않다고 믿는다. 이 작업을 위해서는 뇌를 정보처리 기관으로 취급하고 연구해야 한다. 이러한 접근을 인지신경과학(*cognitive neural science*)이라고 부르며, 이것은 세포생물학, 시스템 신경과학, 뇌 영상, 인지심리학, 행동신경학, 컴퓨터 신경과학과 같은 다양한 분야의 방법들을 통합적으로 사용한다.

인지심리학의 선구자 중 한 명인 Ulric Neisser는 인지신경과학 분야의 도전을 아래와 같이 정의했다.

아름다움은 바라보는 사람의 눈 안에 있다고들 한다. 그것은 경험적 대상이 그것을 경험하고 있는 사람에 의해 만들어진다는 인지(*cognition*)에 대한 핵심적인 문제를 정확하게 지적하고 있다. 분명 나무, 사람, 자동차, 책과 같은 것들로 구성된 실제 세상이 존재하고 이 문제들에 대한 우리의 경험은 중요한 의미를 가진다. 하지만 우리는 세상 또는 그것들이 가진 어떠한 속성들에도 직접적으로 접근할 수는 없다...

우리가 세상에 대해 알고 있는 모든 것들은 감각 기관들 이외에도 감각정보를 해석하고 또 재해석하는 복잡한 시스템들을 통해 얻어진 것들이다 ... '인지'라는 단어는 감각입력이 변환되고, 축소되고, 정교화되고, 저장되고, 회복되고, 사용되는 모든 처리과정들을 일컫는 말이다...

이번 장에서는 먼저 인지신경과학이 다른 종류의 학문들로부터 어떻게 진화해왔는지를 살펴볼 것이다. 개인의 내적 공간과 외적 공간에 대한 실제, 혹은 상상 경험이라는 하나의 복잡한 정신상태(*mental state*)에 대한 연구를 통해 얻어진 결과들을 성공적인 접근 사례로 살펴볼 것이다. 그리고 난 후에, 의식과 무의식적 정신과정(*conscious and unconscious mental process*)이 인지신경과학에서 어떻게 모델링되고 있는지 논의할 것이다. 인지처리의 많은 부분은 무의식적으로 일어난다. Sigmund Freud는 심리처리의 의식적 지각(*conscious perception*)을 감각 기관에 의한 외부 세계의 지각에 비유했다. 우리는 의식에 대한 과학적 연구가 직면한 어려운 도전들

에 대해서도 논의할 것이다. 인지신경과학의 다섯 가지 주요 주제들[지각(*perception*), 행동(*action*), 감정(*emotion*), 언어(*language*), 기억(*memory*)]은 제21장에서부터 하나씩 자세히 논의할 것이다.

인지신경과학의 주된 목표는 심리처리에 대한 신경표상을 이해하는 것이다

19세기 말에 이르기까지 마음을 이해하는 데 주로 사용된 방법은 자기성찰(*introspection*)이었다. 실제로 마음에 대한 학문적 연구는 철학의 한 분과였다. 그러나 19세기 중반에 이르러 철학적 접근은 실험적 분석으로 대체되기 시작했으며 결국엔 실험심리학(*experimental psychology*)이라는 독립된 학문이 생겨나게 되었다. 초기 실험심리학은 외부 자극이 내부 감각(*internal sensation*)으로 전환되는 사건의 순서에 주된 관심을 가졌다. 19세기 후반에 이르러 심리학자들은 행동이 어떻게 나타나고, 어떻게 학습과 주의(*attention*)에 의해 변화되는지, 어떻게 기억으로 저장되는지에 관심을 갖게 되었다.

1885년 Hermann Ebbinghaus에 의해 사람을 대상으로 학습과 기억을 연구할 수 있는 간단한 실험방법들이 최초로 개발되었고, 또 몇 년 후에 Ivan Pavlov와 Edgar Thorndike에 의해 동물실험을 위한 방법들이 개발되면서 행동주의라고 불리는 엄격한 실험적 심리학 분야가 생겨났다. J. B. Watson과 B. F. Skinner와 같은 미국의 행동주의자들은 만약 심리학자들이 마음 속에서 일어나는 일에 대해 마냥 추측하는 것을 멈추고 오직 행동의 관찰 가능한 측면에만 초점을 맞춘다면 행동을 정확한 물리과학적 방법으로 이해할 수 있다고 주장했다. 예를 들어 행동주의자들에 따르면 사람들이 어떤 행위를 할 때 그것이 올바른 일이라고 믿기 때문에 혹은 하고 싶은 일이기 때문이라는 생각은 절대 심리학의 바탕이 될 수 없다.

행동주의자들은 이와 같이 관찰할 수 없는 정신활동들, 특히 동기, 감정, 의식인식(*conscious awareness*)처럼 추상적인 것들은 과학적으로는 접근이 불가능하다고 생각했다. 그 대신 그들은 특정한 물리적 자극과 살아있는 동물이 보이는 관찰 가능한 반응들의 관계를 객관적이고도 정확하게 분석하는 데 집중했다. 초창기 간단한 형태의 행동과 학습에 대한 연구에서 성공을 거두자, 그들은 자극(입력)과 행동(출력) 사이에 개입하는 모든 인식처리(*cognitive process*)를 무의미하다고 생각하게 되었다.

행동주의가 가장 큰 영향력을 발휘하던 1950년대에는 대부분의 심리학자들이 관찰 가능한 행동이 정신생활의 모든 것이

라는 아주 극단적인 행동주의적 입장을 택했다. 그 결과, 행동에 대한 과학적 개념은 행동을 연구하는 데 사용되는 기술에 크게 의존하게 되었다. 이러한 경향은 행동심리학을 일련의 한정된 문제들에만 제한시켰고 정신생활의 매우 흥미로운 주제들은 제외되게 되었다.

1960년대에 이르러 Edwin Tolman, Frederick Bartlett, George Miller, Noam Chomsky, Ulric Neisser, Herbert Simon과 같은 인지심리학(cognitive psychology)의 창시자들이 행동주의가 너무 제한적이라고 다른 과학 커뮤니티를 설득하는 것은 그리 어렵지 않았다. 이들 초창기 인지심리학자들은 기존 게슈탈트 심리학(Gestalt psychology), 심리분석(psychanalysis), 신경학(neurology)에서 얻어진 증거들을 바탕으로, 세상에 대한 우리의 지식은 세상을 지각하는 우리의 생물학적 장치들에 기반하고 있으며, 지각이라는 단순한 자극에만 의존하는 것이 아니라 뇌의 감각계, 운동계로 구성된 지각하는 사람의 정신기관(mental apparatus)에도 의존하는 건설적인 과정(constructive process)임을 보이고자 하였다. 지금은 이러한 건설적 과정에 감정, 동기, 보상 등이 포함된다는 것을 알게 되었다.

인지주의자(cognitivist)와 행동주의자를 궁극적으로 구분하는 기준은 단지 행동에 대한 개념적 접근의 차이뿐 아니라, 그들이 사용하는 방법의 복잡성에도 있다. 인지주의자들은 상대적으로 아주 소수의 입력-출력 관계만이 전형화될 수 있고, 대부분의 입력-출력 관계들은 정신상태(mental states), 과거 이력(past history), 기대치(expectation) 등 행동주의자들이 무시했던 요소들에 따라 달라진다는 것을 깨닫게 되었다. 따라서 이러한 변수들 또한 행동(출력)에서 관찰되어야 하지만, 이것들은 행동주의자들에 의해 정의되었던 행동보다는 훨씬 식별해 내기가 어렵다.

이 새로운 견해는 신경네트워크 모델링(neural network modeling)을 필요로 했는데 운 좋게도 2차 세계대전 이후 대규모 컴퓨터들이 출현한 시기와 맞아 떨어졌다. 컴퓨터 덕분에 고차원적 정신기능을 가능하게 하는 커다란 신경네트워크에 대한 모델링과 그에 대한 아이디어를 테스트 하는 것이 가능해졌다. 하지만 심리학자들이 정신활동은 뇌에서 일어나는 계산 처리과정에 의해 일어난다는 것을 알게 되자, 그들은 곧 큰 난관에 봉착하게 되었는데, 대부분의 정신과정(mental processes)이 살아 있는 개체에서는 접근하기가 어렵다는 사실이었다. 뇌에 대한 직접적인 접근 없이는 다른 이론들과의 경쟁에서 승리하는 것은 거의 불가능했다.

다행스럽게도 정신과정에 대한 실험적 연구를 위한 새로운 도구들이 빠른 속도로 등장하기 시작했으며, 살아있는 영장류를 이용한 연구를 통해 시각, 촉각, 행동에 대한 신경중개(neural mediation)에 대한 세포적 분석이 이루어졌다. 단일뉴런기록(single-neuron recording), 비침투성 영상 및 기록(non-invasive imaging and recording) 기술들은 연구자들로 하여금 감각, 운동 전달체계의 신경활동들이 어떻게 감각 자극과 계획된 운동을 부호화하는지 알아내는 것을 가능하게 했다. 더욱이 영상기법들은 정신활동을 수행하고 있는 사람의 뇌를 직접적으로 시각화하는 것을 가능케 했으며 이를 통해 통제된 조건 하에서 집중이나 의식에 대한 이해를 가능하게 했다(제20장). 따라서 이제 우리는 특정 활동에 참여한 영장류의 세포 기록 결과와 사람의 영상 결과를 비교함으로써 환경과 운동 활동(motor action)에 대한 신경표상(neural representation)을 직접적으로 연구할 수 있다.

지금과 같은 형태의 인지신경과학(cognitive neural science)은 네 가지 주요 기술적, 개념적 발전과 함께 출현했다. 첫째, 미국 National Institutes of Health의 Robert Wurtz와 Edward Evarts에 의해 통제된 행동 실험에 참여하는 영장류를 포함한 동물들의 뇌에서 단일 세포의 활성을 연구할 수 있는 실험 방법이 개발되었다. 이를 통해 연구자들은 특정 뉴런들의 활성과 특정한 지각과 운동 처리과정을 연관시킬 수 있었다. 이러한 미세전극연구들을 통해 지각에 관여하는 메커니즘이 인간, 원숭이 그리고 보다 단순한 동물들에게서 유사하다는 것을 알게 되었다.

이러한 원숭이에서의 세포적 연구를 통해 집중(attention)이나 의사결정(decision-making)과 같은 특정한 인지기능에 관여하는 뇌영역들의 여러 가지 조합의 중요성도 알려지게 되었다. 이러한 접근들은 실험동물과 인간에 대한 행동생물학적 연구 방향을 바꾸어 놓았다.

둘째, 신경과학과 인지심리학의 발달은 정신기능에 문제가 있는 뇌 손상 환자들을 대상으로 한 행동 분석에 대한 관심을 다시금 일깨워 주었다. 이 신경심리학(neuropsychology) 분야는 유럽에서는 하나의 전문분야로 남아 있었지만 미국에서는 오랫동안 무시되어 왔다. 뇌의 다른 부위의 손상은 아주 특이적인 인지장애를 유발할 수 있다. 따라서 뇌 손상으로 인한 행동적 결과를 통해 특정 신경경로의 기능에 대해 많은 것을 배울 수 있다. 뇌 손상연구는 인지란 각각이 많은 요소들을 가지는 여러 특화된 시스템들에 의해 이루어짐을 보여준다. 예를 들어 시각계는 색깔과 형태에 대한 정보를 처리하는 경로와 움직임을 처리

하는 경로로 이루어져 있다.

셋째, 양전자방출단층촬영술(positron emission tomography, PET), 기능적 자기공명영상술(magnetic resonance imaging, MRI), 뇌자도(magnetoencephalography)와 같은 영상 기술의 발달은 넓은 범위의 뉴런들의 활성 변화를 살아 있는 인간의 특정 정신활동과 연관시키는 것을 가능케 했다(제 20장). 이 기술적 진보는 두 가지 다른 기술적 발달과 함께 일어났다. 전압이나 칼슘민감염료들(voltage and calcium-sensitive dyes)을 통해 in vitro 또는 움직이는 동물들의 뇌에서 많은 뉴런들의 양상불들의 신경활동을 연구할 수 있게 되었다. 보다 최근에는 빛민감이온채널(light-sensitive ion channels)들을 이용하여 움직이는 동물들의 신경회로에서 특정 뉴런들 또는 뉴런 그룹들을 활성화 또는 불활성화시킬 수 있게 되었다.

마지막으로, 컴퓨터의 발전과 강력한 컴퓨터 신경과학(computational neural science) 세부분야들의 출현 덕분에 많은 뉴런 집단들의 활성화에 대한 모델링이 가능해졌으며, 특정 행동을 수행하고 있는 뇌 신경회로의 특정 구성요소의 역할에 대한 이론을 검증할 수도 있게 되었다. 말하기와 같이 복잡한 행동에 관여하는 신경구성(neural organization)을 이해하기 위해서는 개별 세포들과 경로들의 속성뿐 아니라 뇌 회로들의 네트워크가 가진 속성을 파악해야만 한다. 네트워크의 속성은 그에 속한 개별 뉴런들의 속성을 바탕으로 하긴 하지만, 그 속성들은 서로 같지 않거나 심지어는 아주 다르기도 하다. 대신 서로 다른 세포들이 서로 연결되어 창발성(emergent property)을 가진다.

컴퓨터를 이용한 접근 방법이 특정한 지각 행동에 대한 심리물리학적(psychophysical) 연구와 같은 세부적 행동연구와 결합되면 시스템의 속성을 밝히는 데 도움이 된다. 즉 심리물리학은 시스템이 무엇을 할 수 있는지를 설명하는 반면, 컴퓨터 모델링은 시스템을 구성하는 세포들의 특성이 어떻게 관련된 신경회로의 특성을 설명할 수 있는지에 대한 답을 제공한다(부록 E, F 참조).

인지신경과학과 컴퓨터 신경과학은 뇌의 작용을 이해하는데 아주 많은 영감을 제공한다. 그러나 이 또한 관찰된 신경생리학적 처리와 정신 처리 간의 관계에 대해, 특히 세포생물학적 처리와 의식(consciousness) 간의 관계에 대해 어려운 질문들을 야기한다. 이러한 질문들에 대한 대답은 아직 없지만, 과학자들이 이러한 질문을 던지고 있다는 것 자체가 이미 큰 진전이다.

인지신경과학이 어떻게 정신활동을 연구하는지를 보여주기 위해 다음 몇 섹션에서는 개인적공간(personal space, 자신의 몸)과 사람주위공간(peripersonal space), 즉 팔 길이 안쪽의

범위[‘주위공간(near space)’]에 대한 뇌의 표상(representation)에 대해 신경생물학연구를 통해 알아낸 것들을 살펴볼 것이다. 우리는 뇌가 어떻게 외부의 감각입력들로부터 공간에 대한 정신적 표상을 만드는지, 이 표상이 어떻게 상상하고 기억할 수 있는 공간을 형성하는지, 어떻게 행동에 의해 선택되고, 정상적인 경험에 의해 변형되고, 신체 부위를 잃는 것과 같은 비정상적인 경험에 의해 왜곡되는지 살펴볼 것이다. 이 논의들은 우리가 제19장에서 다시 살펴볼 행동이 지각에 중요한 영향을 미친다는 원리를 잘 보여준다. 전운동지역(premotor area)의 인지적 기능은 행동에 유연성(flexibility)을 제공하여, 그렇지 않을 경우 나타날 수 있는 감각입력과 행동출력 간의 정형화된 관계(stereotypic relationship)를 방지해 주는 것이다. 감각입력을 경험과 정신 상태를 바탕으로 해석함으로써 이러한 인지 전운동 처리들(cognitive premotor processes)이 우리의 행동을 형성한다.

공간에 대한 신경표상은 신체표면에 대한 촉각 센서들에 대한 지도를 형성하는 일차체감각피질(primary somatosensory cortex)과 체감각피질의 상위 영역과 같은 감각 처리의 초기 단계에서 분명하게 나타난다. 신체의 일부를 잃었을 때 이 지도가 어떻게 변형되는지, 이러한 변형이 어떻게 환상 표상(phantom representation)을 만들어 내는지 살펴볼 것이다. 또한 개인적 공간과 주위공간이 어떻게 팔길이 너머에 있는 외부공간(extrapersonal space, “far space”)과 다른지, 외부공간에 대한 표상이 어떻게 상상되고 기억되는 공간을 형성하는지 살펴볼 것이다.

뇌는 개인적 공간에 대한 질서정연한 표상(Orderly Representation)을 가지고 있다

신체표면에 대한 신경표상은 내부표상(internal representation)에 대한 간단한 예이며 촉각(touch)과 고유감각(proprioception)에 대한 연구가 집중적으로 행해졌다. 촉각은 모양, 질감, 견고성(solidity)과 같은 물체의 성질에 대한 정보를 제공하며 고유감각은 자기 몸의 정지된 위치(static position)와 손가락이나 사지(limbs)의 움직임에 대한 정보를 제공한다.

하나의 내부표상은 적어도 두 가지 측면을 가지는 신경활동(neural activity)의 특정한 패턴이라고 생각해 볼 수 있다: (1) 특정 뉴런 집단 내에서의 활동 패턴(어떤 세포는 활성화되고, 나머지는 활성화되지 않는 형태), (2) 개별 세포들의 발포(firing) 형태.

피부에 있는 수용체를 가지는 감각뉴런들은 자극이 가지는 기계적 에너지를 신경신호로 바꾼 후에 대뇌피질 두정엽(parietal lobe)의 체감각영역(somatosensory areas)을 향하는 경로를 따라 전달한다(그림 17-1). 각각의 경로들은 하나 또는 그 이상의 시냅스중계(synaptic relay)를 거친다. 각 중계에서는 수천 개의 구심성축삭(afferent axon)들이 비슷한 뉴런들의 집합체(cluster)를 만나 종결되고, 시냅스전 섬유들의 배열은 신체표면에 존재하는 수용체들의 공간적 연관성을 유지하고 있다. 이러한 질서정연한 배열은 체감각계의 각 시냅스중계에 신체표면에 대한 신경지도를 형성한다—피부에서 이웃해 있는 수용체들로부터 전달된 정보는 각각의 시냅스중계에서도 이웃해 있는 세포들에게 전달된다.

신체표면에 대한 신경지도는 실험 동물에서 처음 발견되었는데, 그 당시 기술로는 유일하게 접근이 가능했던 피질영역인 두정엽의 중심후회(postcentral gyrus) 표면에서 기록(recording), 자극(stimulating)하는 기술이 사용되었다. 1930년대 후반에 Wade Marshall은 동물 신체표면의 특정 부위를 건드렸을 때 피질에서 유발전위(evoked potential)가 발생한다는 것을 발견하였다(그림 17-2). 유발전위란 수천 개 세포

들의 활동이 합쳐진 것으로 두뇌 표면에 위치한 외부 거대전극(external macroelectrode)을 통해 기록할 수 있다. 유발전위 기법은 Marshall, Clinton Woolsey, Phillip Bard이 원숭이 중심후회상의 신체 신경표상지도를 연구하는 데 사용하였다(그림 17-3).

사람의 체감각피질에 대한 지도 또한 1940년대 캐나다의 신경외과의 Wilder Penfield가 간질과 다른 뇌 질환 수술을 수행하는 중에 밝혀지게 되었다. Penfield는 국소 마취만을 받아 여전히 의식이 있는 환자들을 수술하면서 중심후회 표면의 여러 지점을 자극하며 환자들에게 어떤 느낌이 드는지 물어보았다. 이는 간질이 시작되는 정확한 지점을 알아내고 수술 중 건강한 뇌 부위를 손상시키는 것을 막기 위해 필수적인 과정이었다. Penfield는 중심후회의 특정 세포 집단을 자극하는 것이 이 세포 집단의 자연적인 활성화와 마찬가지로 환자들에게 반대편 손이나 다리를 건드리거나 누르는 것 같은 느낌을 유발한다는 것을 발견하였다. 이러한 연구를 통해 Penfield는 일차체감각피질에 존재하는 인체의 신경지도를 작성하였다.

이 지도상에는 피질 가장 내측에 다리에 대한 표상이 존재하고 외측으로 가면서 몸통, 팔, 얼굴, 치아, 혀, 식도가 나타난다.

그림 17-1 대뇌피질의 체감각계(somatosensory system). 대뇌반구를 측면에서 바라보면 두정엽에서 어디에 일차체감각피질이 위치하고 있는지 볼 수 있다. 체감각피질은 세 개의 주요 부분을 가지고 있다: 일차(S-I)와 이차(S-II) 체감각피질과 후두정피질(posterior parietal cortex). 시상면(sagittal section)은 S-I의 독특한 세포건축학(cytoarchitectonic) 지역들(3a, 3b, 1, 2번 브로드만영역)과 주변 후두정피질(5, 7번 영역), 운동피질(4번 영역)을 보여준다.

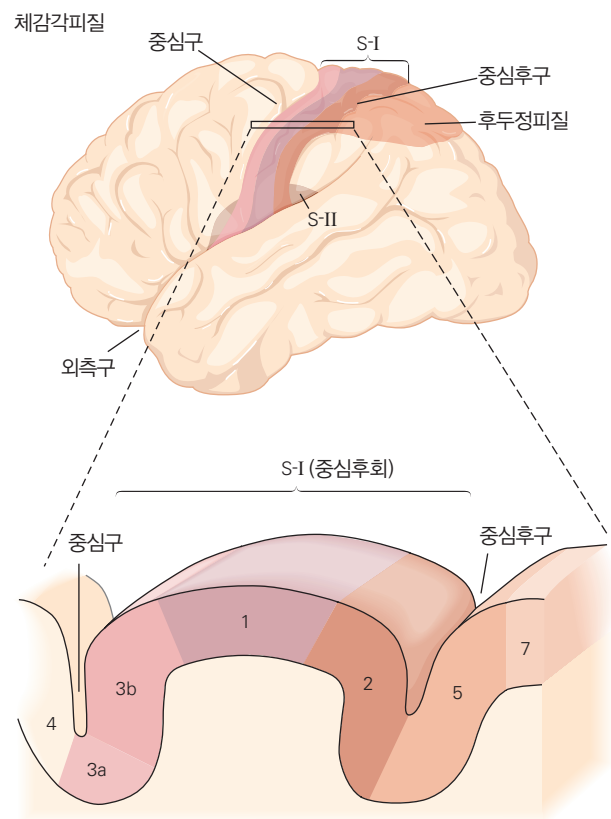
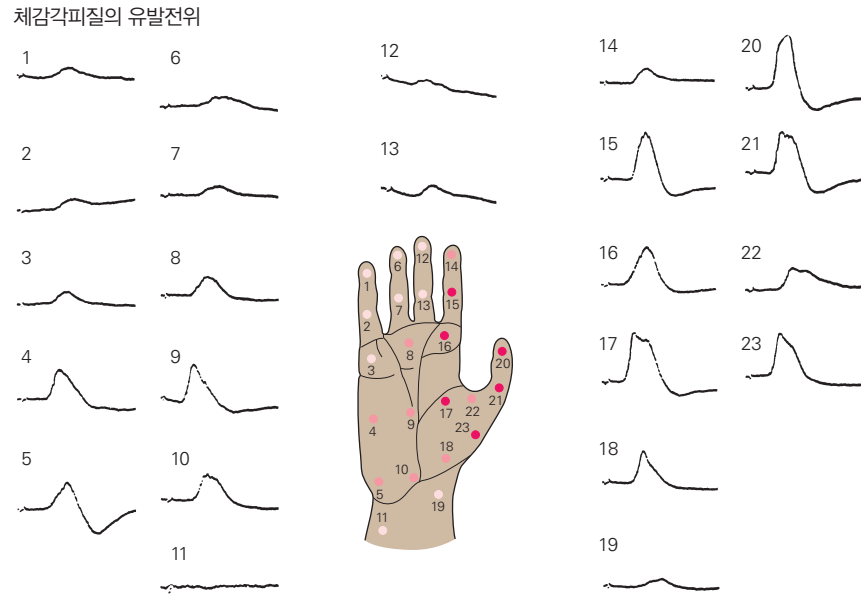


그림 17-2 손에 대한 자극에 의해 체감각피질에 발생하는 유발전위. 여기 보이는 유발전위들은 원숭이의 좌측 중심후회(postcentral gyrus)에 위치한 뉴런 집단들의 활성화에 대한 합으로, 이들은 오른 손바닥의 여러 지점들에 대한 가벼운 접촉에 의해 유도된 것이다. 엄지나 검지를 자극했을 때(15, 16, 17, 20, 21, 23지점) 가장 큰 유발전위가 발생하였고 중지와 새끼 손가락을 자극했을 때(1, 2, 3, 12, 13지점) 가장 약한 유발전위가 발생하였다. (Marshall, Woolsey and Bard 1941에서 인용)



각각의 신체 부위에 할당된 면적은 감각지각에 있어서 각 부위의 상대적 중요성을 반영한다. 즉 얼굴에 해당하는 면적이 뒤통수에 대한 면적보다 넓으며, 검지 손가락이 엄지 발가락보다 넓은 면적을 차지하고, 몸통이 가장 적은 면적을 차지하고 있다(그림 17-4). 이러한 차이는 신체 다른 부위에 대한 신경분포(innervation) 밀도의 차이를 반영한다. 이러한 양상은 다른 동물들에서도 발견된다. 예를 들어 토끼는 얼굴과 코 부분에 대한 피질표상이 가장 넓은데, 이는 이 부분이 토끼가 주변 환경을 탐색하는 데 가장 중요한 감각표면들(sensory surfaces)이기 때문이다(그림 17-5).

피질은 개별 감각양상에 대한 감각수용표면지도를 가지고 있다

Marshall은 시각과 청각에 대한 수용표면에 대한 연구를 수행하여 망막(retina)과 와우관(cochlea) 또한 피질에 지형적으로(topographically) 표상되어 있다는 것을 발견하였다. 이러한 신체 감각지도를 분석하기 위한 Marshall의 초창기 시도는 피질의 제한적 영역을 살펴보는 데 그쳤고 공간적 해상도가 낮은 기술이 사용되었다. 촉각에 관여하는 부분에 대한 그의 연구는 대뇌피질에는 신체표면에 대해 단 하나의 커다란 표상이 존재한다는 결론에 이르렀다. 단일뉴런기록(single-neuron recording)을 이용한 이후의 연구들을 통해 일차체감각피질(primary somatosensory cortex)의 네 영역에 걸쳐 4개의 온전한 신체지도가 발견되었다(그림 17-6).

네 영역들이 기본적으로는 같은 신체지도를 가지고 있긴 하지만, 각각은 다른 종류의 정보를 처리한다. 3a영역은 팔다리에 대한 고유감각에 중요한 근육과 관절들로부터 정보를 받는다. 3b영역은 촉각에 중요한 피부로부터 정보를 받는다. 피부로부터의 정보는 1영역에서 한 번 더 처리된 후에 2영역에서 근육, 관절로부터 온 정보들과 합쳐진다. 이를 통해 1영역의 작은 손상이 촉각에 대한 구별을 손상시키고, 2영역에 대한 작은 손상은 손에 된 물체의 형태에 대한 인식을 망가트리느지를 설명할 수 있다.

신체에 대한 피질지도는 정확한 임상신경학적 검사(Clinical Neurological Examinations)의 기본이다

임상신경학은 뇌 영상학이 발달하기 전까지는 주로 솜뿔치, 옷핀, 소리굽쇠(tuning fork), 고무 망치 같은 아주 단순한 도구들만을 사용해왔음에도 불구하고 감각수용표면(sensory receptive surface)에 대한 지도나 이와 유사한 움직임에 대한 운동지도가 뇌에 존재하는 덕분에 정확한 진단 학문이 될 수 있었다. 예를 들어 뇌에 존재하는 기능적 경로들에 대한 해부학적 구조는 특정한 지각 및 운동 행동과 직접적인 관계를 가지고 있기 때문에 체감각계의 장애는 아주 정확히 진단될 수 있다.

이러한 관계에 대한 대표적인 예가 영국인 신경학자 John Hughlings Jackson에 의해 처음 보고된, 잭슨발작(Jacksonian march)이라고 불리는 특징적인 감각간질(sensory seizure)이다. 이 간질은 운동증상 이외에 감각증상을 동반한다. 신체 한 곳으로부터 무감각이나 이상감각증(paresthesia; 테인

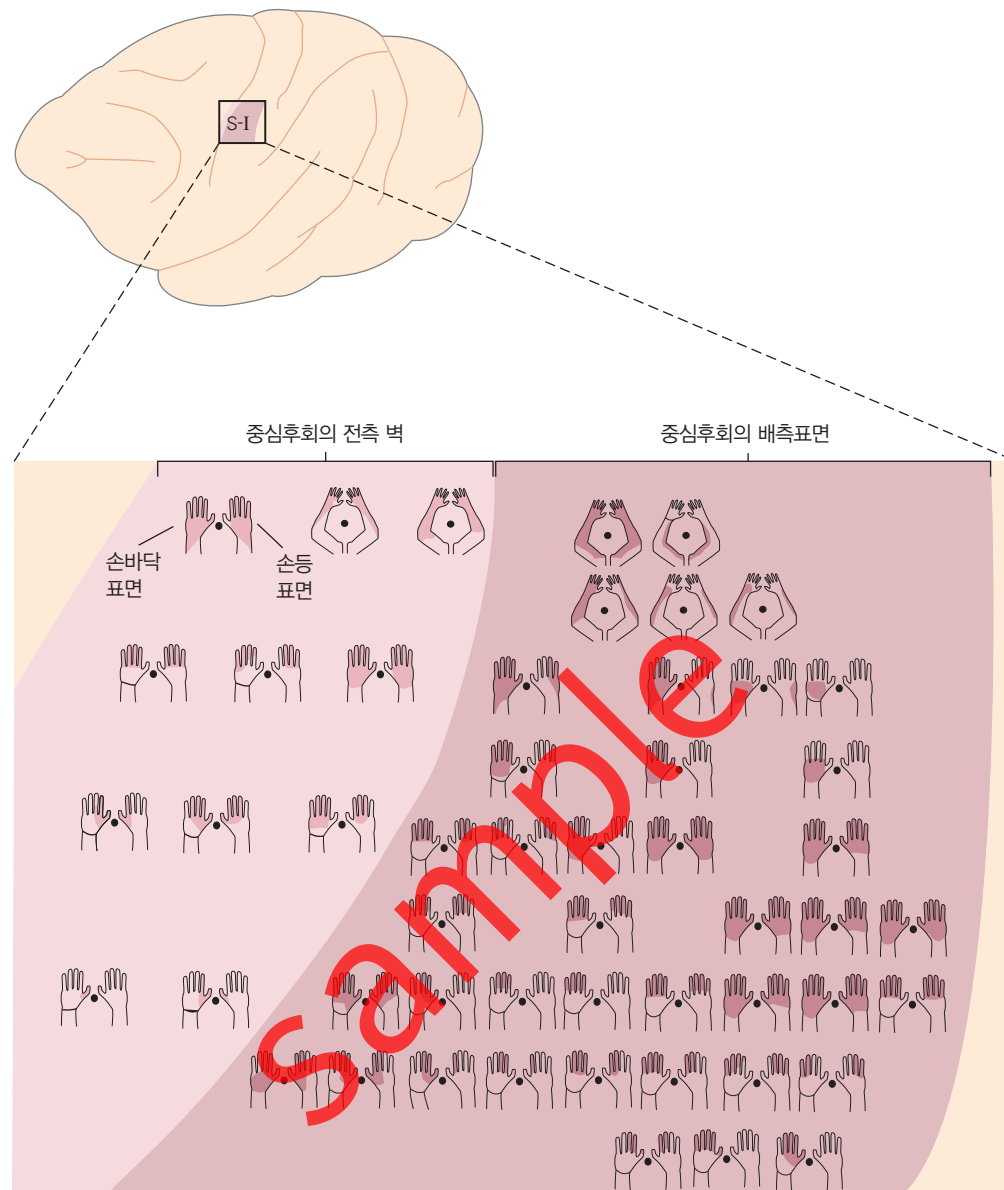


그림 17-3 초창기에 만들어진 원숭이 피질의 손에 대한 표상지도. 중심후회의 일차체감각피질(S-I)에서 기록되었다. 뇌를 측면에서 바라본 그림이 기록한 장소를 보여준다. 오른손 바닥과 손등에 대한 자극에 반응을 보인 3b와 1번 브로드만영역 안의 지점들이 이 지역의 도식적인 지도에 검은 점으로 표시되었다. 색칠이 된 손의 부분은 각 지점에서 반응을 일으킨 손의 영역을 표시한다. 중심후회의 전측 벽(anterior wall)의 지점들은 대략 3b와 3a영역에 해당한다(그림 17-1 참조). 중심후회의 배측(dorsal) 표면 위의 지점들은 대략 1영역에 해당한다. (Marshall, Woolsey and Bard 1941에서 인용)

것 같거나 뽀족한 것으로 찌르는 것 같은 느낌)이 생겨나 몸 전체로 퍼져나간다. 예를 들어 무감각증이 손가락 끝에서부터 생겨나서 손, 팔, 어깨, 등으로 퍼져나가고 나중에는 같은 쪽 다리 로까지 퍼져나간다. 이러한 순서는 체감각피질상에 존재하는 신체로부터 들어오는 입력의 배열에 의해 설명될 수 있다(그림 17-4). 이것은 간질이 피질의 외측(lateral region)에서부터 시작해서 피질의 중앙선(midline) 쪽으로 진행되어 간다는 것을 의미한다.

개인적 공간에 대한 내부표상은 경험에 의해 수정될 수 있다

최근까지도 신체표면에 대한 감각지도는 변형되기 어려운 것으로 피부의 수용체로부터 피질에까지 이르는 경로는 초기 발달단계 때부터 고정된 것으로 여겨져 왔다. 그러나 피질지도들은 심지어 어른이 된 후에도 변화할 수 있으며 이 지도들은 개인 별로 상당한 차이를 보인다.

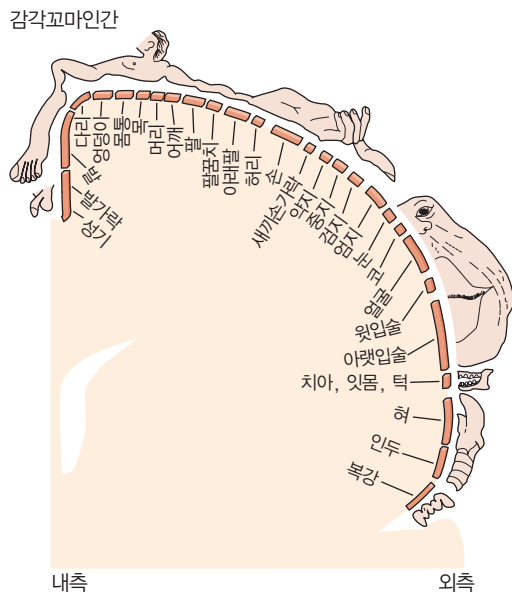


그림 17-4 신체 부분에 대한 피질표상(cortical representation)은 각 부분의 감각적 중요성에 상응한다. 체감각피질의 네 영역은 각각 신체지도를 형성한다(그림 17-6 참조). 여기에 도시된 감각꼬마인간(homunculus)은 중심후회의 1번 영역에 위치한 신체지도를 바탕으로 한 것이다. 이 영역은 몸 전체에 걸쳐 피부의 촉각 수용체로부터 입력을 받는다. 혀 끝, 손가락, 손과 같이 촉각 부분에 특별히 중요한 역할을 하는 신체 부위에 대한 피질표상 부분은 불균등하게 넓으며 이는 이 부위에 집중되어 있는 신경분포를 반영하는 것이다. (Penfield and Rasmussen 1950에서 인용)

이러한 차이가 경험에 의한 것이라는 것을 보이기 위해 올빼미 원숭이들을 훈련시켰는데, 원숭이들이 먹이를 얻기 위해서는 회전하는 원판을 가운데 손가락 끝으로 건드려야만 했다. 몇 달간 이 훈련을 시킨 후에 가운데 손가락 끝에 해당하는 피질 영역은 크게 확장되었으나 실험에 사용되지 않은 주변 손가락들에 해당하는 영역은 축소되었다(그림 17-7). 이 결과는 손가락 끝을 사용하는 것이 피부에서 피질로 연결되는 체감각경로를 따라 존재하는 뉴런들의 연결을 강화시킴을 보여준다.

구심성연결들(afferent connections)은 사용하지 않음에

의해서도 현저히 변화할 수 있다. 한 연구에서는 팔에 있는 모든 감각신경이 절단되어 팔을 사용할 수 없는 여러 마리의 원숭이들을 10년 이상 관찰해 보았다. 이 실험에 사용된 모든 원숭이들에서 신경분포가 온전히 남아 있던 얼굴에 대한 표상이 신경절단 이전에 손을 표상하던 주변 피질영역으로 확장된 것이 발견되었다. 결과적으로 얼굴을 자극하면 원래는 손을 표상하던 피질영역에 반응이 일어났다. 이러한 변화는 피질의 넓은 부위에 걸쳐 일어나 얼굴에서부터 오는 새로운 연결들이 전체 신체지도의 삼분의 일이나 차지하게 되었다.

어떻게 이러한 변화가 일어나는 것일까? 체감각피질(somatosensory cortex) 뉴런들을 향한 구심성연결들은 시냅스전세포와 시냅스후세포가 상관관계를 가지고 발포(firing)하는 발달단계에서 미세조정되는 것으로 생각된다. 동시에 발포하는 세포들 간의 연결을 강화될 것으로 생각된다. Michael Merzenich와 동료들은 이 생각이 맞는지 검증하기 위해 원숭이 손가락 두 개의 피부를 병합했다. 그 결과 연결된 두 손가락은 항상 함께 움직이고 피부로부터 전달되는 입력들의 상관관계도 증가하게 된다. 이런 식으로 연결한 두 손가락으로부터의 활성이 동시에 증가하자 체감각피질에 변화가 나타났다. 각각의 손가락으로부터 입력을 받던 두 지역은 확연히 구분되었는데 그 경계가 사라진 것이다. 이 결과는 연결들의 형태는 유전적으로 프로그램되어 있지만 경험에 의해서도 변화할 수 있음을 보여주었다.

국소적 전기활동에 의해 생성되는 자기장을 기록하는 방법인 뇌자도(magnetic encephalography)를 이용하여 손에 해당하는 피질지도를 밀리미터 수준으로 정확하게 작성할 수 있게 되었다(그림 17-8). 이 기술은 정상적인 성인과 선천적으로 손가락들이 붙어 태어난 합지증(syndactyly) 환자의 피질을 비교하는 데 사용되었다. 이 증후군을 가진 환자들은 개별적인 손가락이 없어서 그들의 손은 마치 주먹처럼 생겼기 때문에 손의 한 부분의 신경활동은 다른 부분의 신경활동과 언제나 상

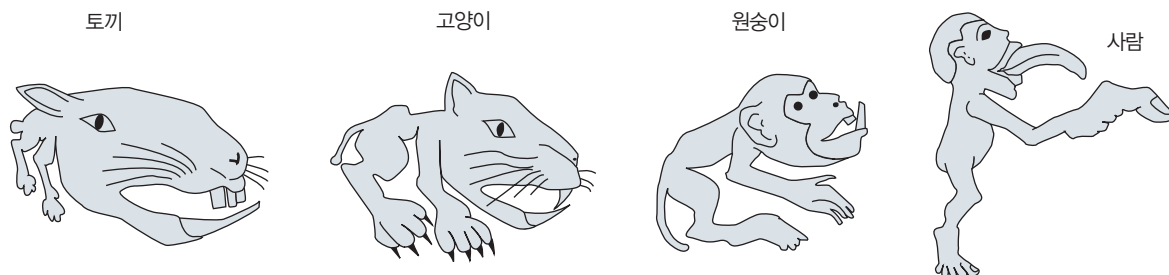
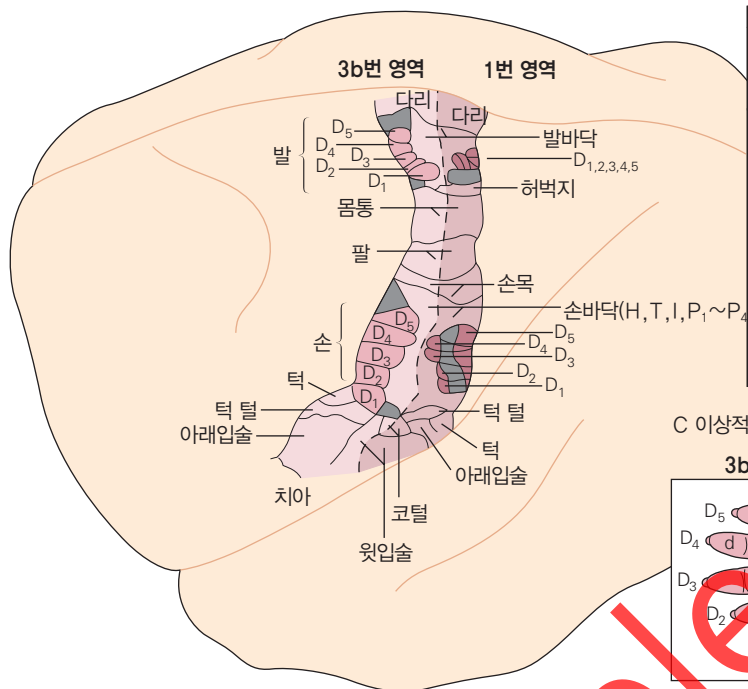
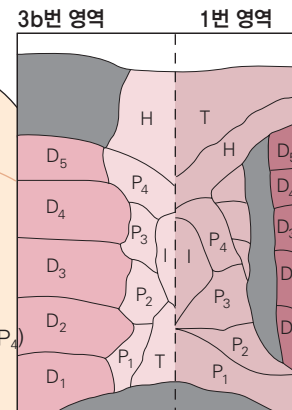


그림 17-5 다른 종(species)의 피질 체감각지도는 신체 민감도의 차이를 반영한다. 이 그림들은 사상과 피질에서 기록된 유발전위를 바탕으로 만들어졌으며 네 종의 체감각피질에 나타난 신체 부위의 상대적 중요도를 보여준다.

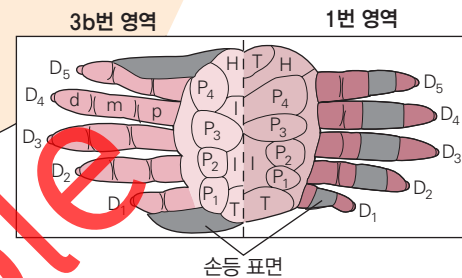
A 올빼미 원숭이 피질의 체감각지도들



B 손바닥 표상 세부도



C 이상적인 손의 체감각지도

**그림 17-6** 일차체감각피질의 네 부분은 각각이 온전한 신체표면에 대한 표상을 형성하고 있다. (Kaas et al. 1981에서 인용)

A. 올빼미 원숭이(owl monkey) 뇌의 배측면(dorsolateral)에 존재하는 3b와 1번 브로드만영역에 존재하는 신체의 체감각지도들을 보여준다. 두 지도는 거의 거울상이다. 손가락들과 발가락들이 개별적으로 표상되어 있다(D₁에서 D₅). 2번과 3a번 영역(그림에 보이지 않음)도 유사한 구조를 가지고 있다.

B. 3b와 1번 영역의 손바닥에 대한 표상을 더욱 자세히 도식화한 그림은 손바닥 패드(palmar pads; P₁에서 P₄), 두 개의 섬 패드(insular pads; I), 두 개의 새끼두덩 패드(hypothenar pad; H), 두 개의 엄지두덩 패드(thenar pads; T)를 표상하는 지역들을 보여준다.

C. 체감각피질의 손에 대한 이상적인 표상은 많은 수의 원숭이들을 대상으로 한 연구에 바탕을 둔 것이다. 손바닥과 손가락들에 해당하는 피질의 면적은 손의 각 부분에 대한 신경분포의 정도를 반영한다. 다섯 개의 손가락 패드들(D₁에서 D₅)은 말단(distal), 중간(middle), 기부(proximal) 마디들(d, m, p)을 포함한다.

호 연관되어 있을 수밖에 없다. 합지증 환자들의 손에 대한 피질 표상은 정상인에 비해 현저히 감소해 있을 뿐 아니라, 이처럼 축소된 표상 안에도 손가락으로부터 신호를 받는 뉴런들은 체지도 배열을 가지고 있지 않다(그림 17-9A).

하지만 합지증 환자들의 손가락을 수술을 통해 분리하면 일주일 이내에 새로 분리된 손가락들이 피질에 개별적으로 표상된다. 새로운 표상은 정상인의 해당 피질영역과 유사한 위치를 점유할 뿐 아니라 손가락 사이의 거리도 정상적으로 나타난다(그림 17-9B).

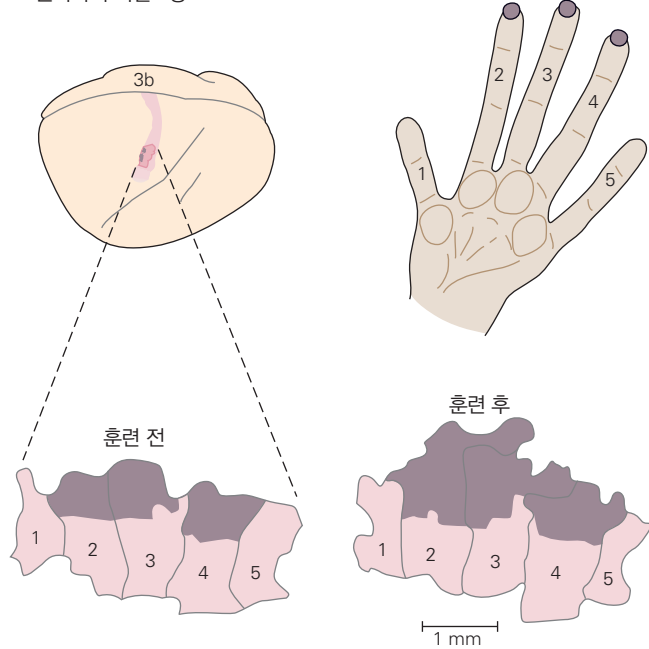
이러한 결과는 아주 중요한 질문을 유발하는데 이 질문은 환상지(phantom limb)에 대한 연구에서 아주 시급한 것이다. 피질지도의 변화는 뇌에 의해 어떻게 해석되는가, 그리고 어떻게 지각(perception)을 결정짓는가? 팔 다리가 절단된 많은 환자들이 여전히 절단된 팔다리에 대한 생생한 감각을 느끼는 환상지 증후군(phantom limb syndrome)을 보인다. 환자들은 절

단된 팔이 존재한다고 느끼고, 그것들이 움직인다고 느낄 뿐 아니라 누군가를 만났을 때 악수를 하려고 시도하기도 한다. 때로는 환상지에 참을 수 없는 통증을 느끼기도 한다.

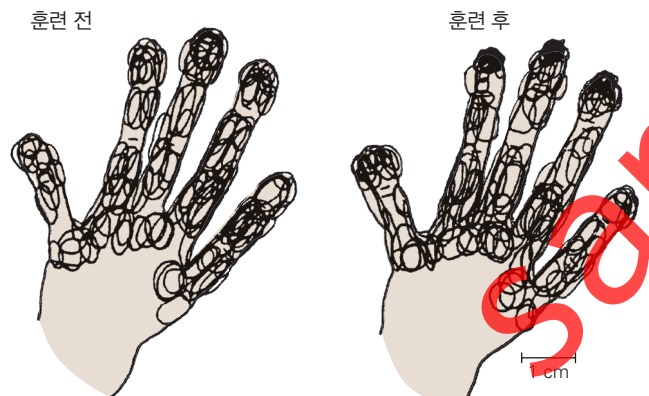
환상지에 대한 느낌이나 통증은 절단된 부위의 신경조직에 있는 상처로부터 척수로 신호가 전달되어 발생하는 것으로 여겨져 왔었다. 실제로 절단 부위의 상처를 제거하거나 감각신경을 잘라내면 많은 경우에 통증이 완화되기도 하였다. 하지만 손이 절단된 환자의 체감각피질에 대한 영상연구 결과에 의하면 환상지에 대한 감각은 피질회로의 재지도화에 의해 발생하는 것으로 밝혀졌다. 앞에서 살펴본 팔이 잘린 원숭이들의 경우에서처럼 절단된 손으로부터의 구심성 섬유가 소멸되면서 그 자리로 주변 다른 구심성 섬유들이 확장해 들어오는 것이 관찰되었다.

절단 이전에 손을 표상하던 피질영역이 절단 후에는 다른 신체 부위의 피부로부터 신호를 받는다는 것이 여러 환자들에게서 발견되었다. 이러한 현상은 연관감각의 재지도화(remapping)

A 손가락의 피질표상



B 손가락들의 피질 수용장

**그림 17-7** 한 손가락의 사용이 증가하면 그 손가락에 대한 피질표상이 확장된다. (Jenkins et al. 1990에서 인용)

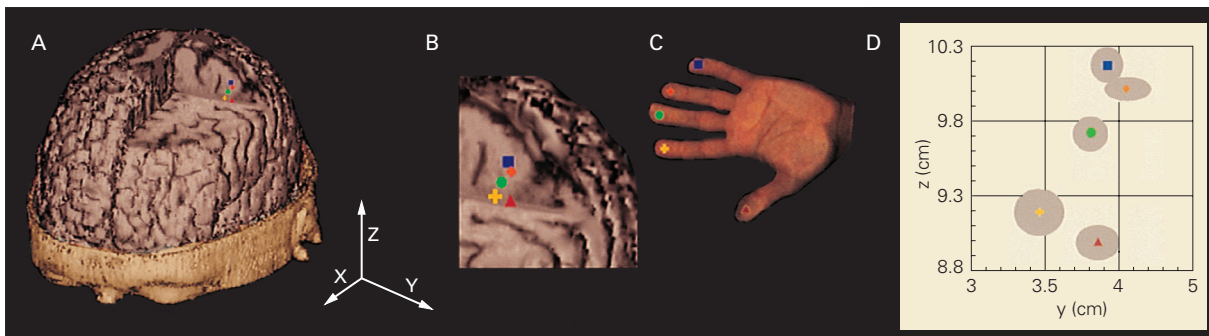
A. 훈련 3개월 전, 후에 성체 원숭이 손가락 표면을 표상하는 3b번 피질영역이 표시되었다. 훈련 중에 원숭이들은 1시간 동안 주로 2번과 3번, 간혹 4번 손가락의 말단 끝을 이용해야 하는 작업을 수행하였다. 훈련 후에는 자극을 받은 손가락들에 대한 표상(보라색)이 현저히 증가하였다.

B. 3b번 영역 내에서 기록 지점을 결정하기 위해 훈련 전, 후로 손가락 표면의 모든 수용장(receptive fields)들을 식별하였다. 피질 뉴런에 대한 수용장이란 촉각 자극에 의해 세포가 활성화되거나 억제되는 피부상의 영역을 말한다. 훈련은 2, 3, 4번 손가락 말단 끝에 있는 수용장의 수를 증가시켰다.

of referred sensations)라고 불린다. 얼굴이나 위쪽 팔에 가해진 자극은 환상지에 선택적으로 연관감각을 유발하는데, 이는 뇌에 존재하는 이 두 영역에 대한 표상이 손에 대한 영역 바로 옆에 존재하기 때문이다(그림 17-10). 이는 감각입력 배열의 변화가 감각지도의 변화를 유발한다는 것을 보여준다. 즉, 뇌는 얼굴과 위쪽 팔에서 오는 정보를 받아들이는 피질 부위의 활성을 절단된 팔에서 오는 정보로 해석한다는 것이다.

외부공간은 후두정연합피질에 표상된다

임차체감각피질 3a, 3b, 1영역에 존재하는 뉴런들은 전두정엽(anterior parietal lobe; 2번 브로드만영역)의 고차원적(high-order) 단형식영역(unimodal areas)과 후두정피질(5번, 7번 브로드만영역)의 다형식영역(multimodal areas)으로 투사한다. 후자의 경우는 시각계와 청각계, 그리고 해마로부터도 입력을 받는다. 따라서 두정연합영역(parietal association areas)은 체감각정보와 다른 감각양상들을 통합하여 외부공간(extrapersonal space)이나 멀리 떨어진 공간(far space)에 존재하는 물체들에 대한 공간적 지각을 형성한다.

**그림 17-8** 뇌자도를 이용하여 체감각피질의 손에 대한 표상을 시각화할 수 있다. (Mogilner et al. 1993에서 인용)

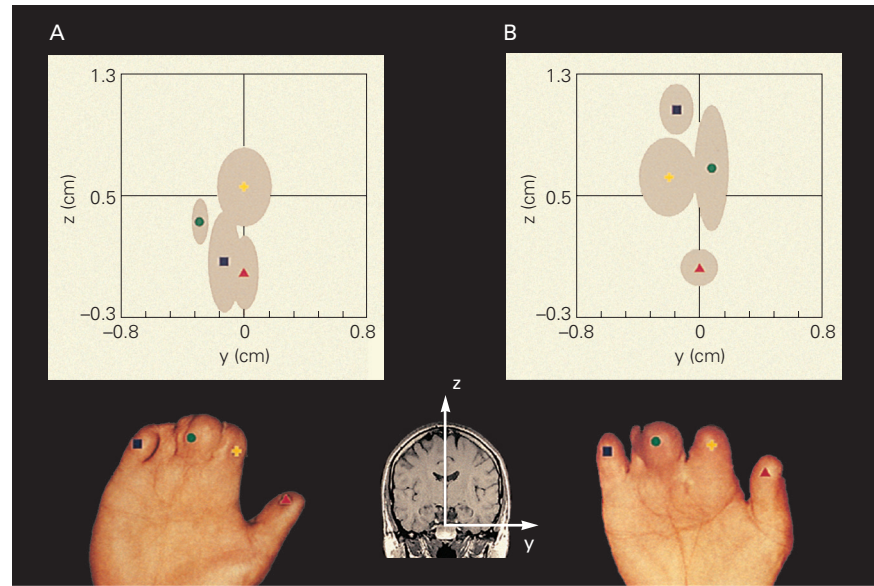
A~C. 손가락들을 표상하는 영역이 피험자의 뇌를 3차원으로 재구성한 그림에 표시되었다(C에 해당 색깔이 표시되어 있음).

D. 피질 관상면(coronal phase)의 2차원적 그래프는 각 손가락에 대한 구별된 표상영역을 보여준다. 각 점들은 평균값이고 타원들은 표준오차(standard error)를 의미한다.

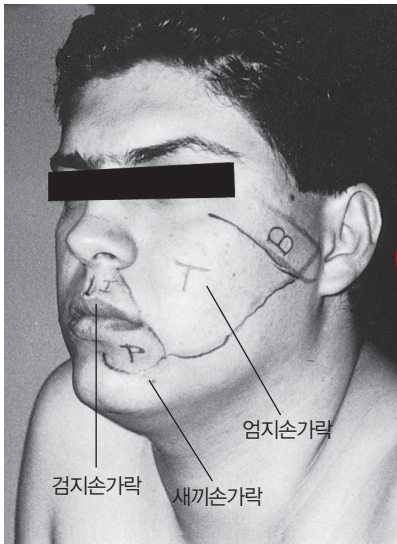
그림 17-9 2번과 3번 손가락이 붙은 합지증을 수술로 교정한 후 나타나는 손에 대한 피질표상의 변화. (Mogilner et al. 1993에서 인용)

A. 수술 전에는 엄지, 검지, 중지와 새끼손가락에 대한 피질표상이 비정상적이며 체지도 배열이 나타나지 않는다. 예를 들어 엄지와 새끼손가락을 표상하는 지점들 사이의 거리가 정상적인 경우에 비해 현저히 좁다(그림 17-8D 참조).

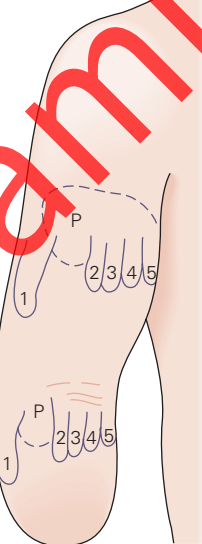
B. 손가락 분리 수술 26일 후, 손가락들로부터의 입력들은 체지도 배열을 따른다. 엄지와 새끼 손가락을 표상하는 지점들 사이의 거리가 1.06 cm로 증가했다.



A



B



C

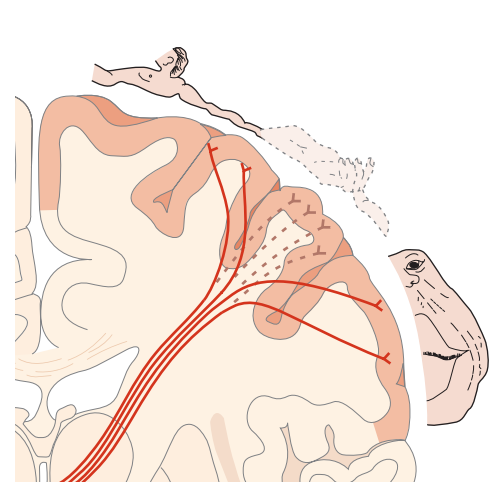


그림 17-10 피부의 특정한 부위를 자극하면 환상지 감각(phantom limb sensation)을 일으킬 수 있다. 한쪽 팔을 절단한 환자는 얼굴이나 팔 위쪽을 건드렸을 때 절단된 손에 대한 감각을 경험한다. (Ramachandran 1993에서 인용)

A. 왼쪽 팔꿈치 아래쪽으로 팔을 절단한 환자의 얼굴 중 어디를 자극하면 (면봉으로 얼굴을 문지르는 방식을 사용하였다) 손실된 손가락들(phantom digits)과 관련된 감각을 느끼는지를 얼굴에 표시하였다. 연관감각(referred sensations)을 일으키는 신체 부분들을 연관장(reference fields)이라고 부른다. T라고 표시된 부분은 언제나 손실된 엄지에 대한 감각을 유발시킨다. I, P, B라고 표시된 얼굴 부위를 자극하면 각각 검지(index), 새끼(pinkie), 엄지 첫 번째 마디(ball of the thumb)에 대한 감각을 유발한다.

B. 다른 환자는 얼굴 부위 이외에도 팔 두 부분(절단면에 가까운 부분과 팔꿈치에서 6 cm 위쪽)에서 연관감각을 경험하였다. 연관감각을 일으키는 각 부분에는 손실된 손가락들에 대한 정확한 공간적 지도(spatial map)가 존재한다. 두 지도는 위쪽 지도에 손가락 끝이 없다는 것만 제외하면 거의 동일하다(P, 손바닥). 이 환자가 손실된 아래 팔을 안으로 구부려 접는 상상을 하면 위쪽 지도도 같은 방향으로 약 1.5 cm 이동하였다. 두 지도 사이의 피부를 자극했을 때에는 환상지 감각을 유발하지 않았다.

C. 손으로부터의 입력을 받는 피질영역이 얼굴과 팔에 해당하는 영역들에 둘러싸여 있음을 보여주는 감각코마인간의 일부분. 이러한 피질 입력들의 재지도화가 환상지 감각과 연관이 있다고 여겨진다.

실제로 고차원적 정신과정(mental processes)과 특정 신경세포 간의 연결은 후두정엽의 연합영역에서 분명하게 나타난다. 이 지역의 손상은 개인적 공간 또는 주위공간(peripersonal space)에 대한 지각, 시각운동통합(visuomotor integration), 선택적주의(selective attention)에 복합적인 손상을 유발한다. 후두정엽의 손상은 구상 감각경로(afferent sensory pathway)가 온전하게 기능함에도 불구하고 양상 특이적으로(modality-specific) 특정 종류의 물체를 인식하지 못하게 되는 물체실인증(object agnosia)을 일으킨다. 예를 들어 후두정엽에 손상을 입은 어떤 환자들은 촉각을 통해서 물체를 인식하는데 문제가 생긴다(입체인식불능, astereognosis). 실제로 가장 흔한 실인증들은 후두정엽의 손상에 의해 발생한다.

두정엽에 손상을 입은 환자들 중 많은 경우는 자기 몸의 한쪽 편에 대한 인식에 심각한 문제가 생기기도 한다. 예를 들어 그런 환자들은 영향을 받은 한쪽 편에 대해 옷을 입지 않거나, 벗지 않거나, 또는 씻지 않는 증상을 보인다(개인무시증상, personal neglect syndrome). 심지어 환자들은 그들의 왼쪽 팔이나 다리를 무시하고 자신의 것이 아니라고 생각하기도 하며, “이 팔을 누가 내 침대에 올려 놔?”라고 묻기까지 한다. 그들은 왼쪽 팔을 가지고 있다는 사실조차 부정하기 때문에 그 팔이 마비되었다는 사실 또한 부정하며 얼른 병원을 떠나려고 한다. 그들이 느끼기에는 아무것도 잘못된 것이 없기 때문이다. 이렇게 질병이나 장애를 무시하는 것을 질병인식불능(anosognosia)이라고 부른다.

오른쪽 두정엽에 손상을 입은 어떤 환자들은 감각적 무시가 가까운 주변에서 멀리 떨어진 공간까지 확장되기도 한다. 이러한 경우에 그림을 보고 그릴 때 그림의 왼쪽을 많은 부분 무시하게 된다. 환자들은 꽃을 그릴 때 오른쪽 꽃잎들만을 그리곤 한다. 환자들에게 시계를 보고 그리라고 하면 왼쪽에 있는 숫자들은 무시하거나 모든 숫자들을 시계의 오른쪽 부분에 다 억지로 밀어 넣으려고 한다(그림 17-11). 뇌졸중으로 인해 오른쪽 후두정엽에 손상을 입은 한 독일 화가의 자화상은 공간무시(spatial neglect)에 대한 인상적인 예를 보여준다. 뇌졸중 두 달 후에 그린 자화상에는 얼굴 왼쪽에 대한 심각한 무시 현상이 나타나 있다(그림 17-12).

공간무시는 매우 선택적일 수 있다. 오른쪽 반구에 손상을 입은 어떤 무시 증상 환자들은 물체의 형태를 인식하는 데 문제를 보인다. 어떤 환자는 시각경로가 온전함에도 불구하고 한 물체 전체는 알아볼 수 있지만, 그 부분들을 모두 인식하지는 못하



그림 17-11 오른쪽 그림들은 오른쪽 후두정피질에 손상을 입어 한쪽편 시각무시(visual neglect)가 있는 환자가 그린 것이다. (Bloom and Lazerson 1988에서 인용)

기도 한다(그림 17-13).

또 다른 형태의 공간무시는 기억한 이미지의 반쪽을 무시하는 표상무시(representational neglect)이다. 이것은 이탈리아 신경학자 Edoardo Bisiach가 오른쪽 두정엽에 손상을 입은 환자들에게서 발견하였다. 환자들은 그들이 도시 북쪽에 있는 Piazza del Duomo 광장에서 대성당을 마주보고 서 있다고 생각하고 광장 주변의 건물들을 묘사해 보라는 주문을 받았다(그림 17-14). 이 환자들은 광장 오른쪽(뇌 손상이 일어난 쪽)에 있는 모든 건물들은 명명할 수 있었지만 왼 편에 있는 건물들은 그것들이 환자들에 매우 친숙한 건물들임에도 불구하고 하나



그림 17-12 한 화가가 오른쪽 후두정엽에 손상을 입은 후 그린 자화상들. 각각의 그림들은 뇌졸중이 일어난 뒤 다른 시간대에 그려졌다: 2개월(왼쪽 위), 3.5개월(오른쪽 위), 6개월(왼쪽 아래), 환자가 거의 다 회복한 시기인 9개월(오른쪽 아래). 초기의 그림들은 손상을 입은 반대 쪽인 얼굴 왼편에 대해 심각한 무시를 보인다. (Jung 1974에서 인용)

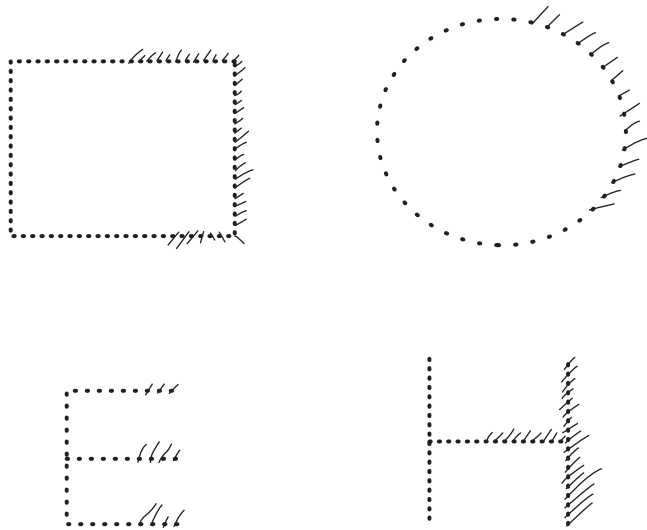


그림 17-13 오른쪽 후두정피질에 부상을 입은 후 나타나는 공간무시는 선택적이다. 환자들에게 점선으로 그려진 물체들을 보여주며 연필로 각각의 점선을 표시해 보라고 지시했다. 한 환자는 이 도형들의 모양(사각형, 원, E, H)을 정확하게 보고할 수 있었음에도 불구하고 각 도형의 원편은 무시했다. (Marshall and Halligan 1995에서 인용)

도 기억해 내지 못했다. 곧이어 환자들에게 이번에는 성당 계단에서 있다고 생각하라고, 즉 조금 전과는 오른쪽과 왼쪽이 바뀐 상황을 상상하게 했다. 이 상상 속의 위치에서 다시 한 번 광장 주변의 건물들을 명명해 보라고 했을 때, 이번에는 이전에 기억해 내지 못했던 건물들만을 명명하였다.

이러한 결과들은 외부공간에 대한 기억이 단순히 물체가 환경에서 차지하는 위치보다는 관찰자의 시점(vantage point)에서 인식된다는 것을 의미한다. 앞서 말한 이탈리아 밀라노의 환자들은 광장 전체에 대해 온전한 기억을 가지고 있었을 뿐 아니라 그 기억들에 대해 온전한 접근(access)이 가능했다. 그럼에도 불구하고 그들이 piazza 광장을 기억하려 했을 때는 기억하고 있는 풍경에 대한 시점에 따라서 왼쪽 절반은 무시하였다. 이는 그들이 손상을 입은 반대 쪽인 왼쪽과 연관된 풍경들을 기억해 낼 수 없었기 때문이다. 따라서 Bisiach는 시각장(visual field)의 반쪽에 대한 기억은 반대편 반구(hemisphere)를 통해 접근이 가능하다고 결론 내렸다.

최근 PET 연구에 따르면 정상적인 사람이 눈을 감고 문자 “a”와 같은 대상을 상상하면 마치 실제 대상을 눈으로 볼 때와 마찬가지로 일차 시각피질에 활성이 유도된다. 표상무시 환자들은 아마도 이러한 지향 메커니즘(orienting mechanism)에 문제가 있을 것으로 생각된다. 이처럼 실시간 시각지각에 문제를 유발하는 후두정피질의 손상은 기억하거나 상상하는 시각적

이미지 또한 손상시킬 수 있다.

대부분의 정신과정은 무의식적이다

1860년, 물리적 실험 방법을 지각연구에 적용한 선구자 중 한 명인 Herman Helmholtz는 신경박동(nerve impulse)의 전도 속도(conduction velocity)가 대략 90 m/s라는 것을 측정하였다. 그리고 난 후, 실험 대상이 자극에 대해 반응하는 데 걸리는 시간인 반응시간(reaction time)을 연구했는데, 반응 시간은 전도 시간만을 고려하여 계산한 정보가 뇌까지 도달하는 데 걸리는 시간보다 훨씬 느리다는 것을 알게 되었다. 이를 통해 Helmholtz는 정보에 대한 의식적인 지각이 이루어지기 이전에 뇌가 감각정보를 처리하는 데 상당한 시간을 필요로 한다는 것을 깨닫게 되었다. Helmholtz는 우리가 정보에 대한 중요성을 깨닫기 전에 뇌가 신경신호를 평가하고, 변형시키고, 새로운 루트로 전달시키는데 이 시간이 필요할 것이라는 가설을 제안하였다. 그는 이러한 무의식적 추론(unconscious inference)이 지각과 수의적 운동에 필요하다고 주장했다.

20세기 초반에 Sigmund Freud는 정신과정의 많은 부분이 무의식적이라는 Helmholtz의 이론을 정교화시켜 우리의 무의식적 정신생활이 한 가지 과정이 아니라 적어도 세 가지 요소[암묵적(implicit), 역동적(dynamic), 전의식(preconscious) 무의식]로 구성되어 있다고 주장하였다. 암묵적 무의식은 Helmholtz의 무의식적 추론과 같다. 우리가 제65장과 제66장에서 배울 것처럼 암묵적 무의식은 암묵적 기억을 포함하는데, 이는 지각기술(perceptual skills)과 운동기술(motor skills)에 대한 학습과 연관된 기억으로 선조체(striatum), 소뇌(cerebellum), 편도(amygdala)가 관여한다. 역동적무의식은 갈등(conflict), 억제된 생각들(repressed thought), 성적 충동(sexual urge), 공격적 충동과 같은 무의식적 정신활동을 포함한다. 이 무의식적 정신과정이 Freud의 주요 관심대상이었다. 마지막으로 전의식 무의식은 의식에 쉽게 접근 가능한 무의식의 부분이다. 이 무의식은 즉각적인 행동들을 조직하고 계획하는 데 관여하는 것으로, 전전두피질(prefrontal cortex)이 관여한다.

무의식이 우리 정신생활의 많은 부분을 차지한다는 Helmholtz와 Freud의 통찰은 다음과 같은 질문들을 야기한다. 행동의 자유가 존재하는가? 자유의지(free will)는 어떤 속성을 가지는가? Benjamin Libet은 이러한 질문을 실험적으로 다루기 시작했다. 이 연구는 모든 수의적 행동이 일어나기 직전에 준비

그림 17-14 오른쪽 후두정피질에 손상을 입은 환자들은 Milan에 있는 Piazza del Duomo에서 자신들의 오른쪽에 있는 건물들만 기억해 낼 수 있었다. 환자들에게 광장의 두 지점을 기준으로 건물들을 기억해보라고 지시하였다. 지도에 표시된 **파란색 동그라미**들은 대성당(Duomo) 반대 쪽인 A지점에서 기억해낸 건물들이고 **녹색 동그라미**들은 대성당 계단인 B지점에서 기억해 낸 건물들이다. (Bisiach and Luzzatti 1978에서 인용)



도전위(readiness potential)가 나타난다는 이전의 발견에 바탕을 두고 있는데, 준비도전위란 두개골의 표면에서 기록되는 작은 전기적 반응으로 움직임이 일어나기 대략 1초 전에 발생한다. Libet는 실험대상자들에게 움직임을 의도해 보라고 말했더니 놀랍게도 그들이 손가락을 움직이겠다는 본인의 의도를 깨닫는 시점이 준비도전위보다 앞서는 것이 아니라 1초가량 늦는다는 것을 발견하였다. 우리는 신경활동을 측정함으로써 실험대상이 본인의 손가락을 움직이겠다는 자신의 의도를 파악하는 것보다 더 빨리 그들의 의도를 예측할 수 있는 것이다! 따라서 우리는 자유의지에 의한 행동이 상당한 무의식적 단계를 포함하고 있다고 생각할 수 있다.

신경생물학적 분석으로 의식을 이해할 수 있을까?

의식은 마음의 생물학적 이론(Biological Theory of Mind)에 근본적인 문제를 제기한다

공간무시와 자유의지의 속성에 대한 탐구는 인지신경과학뿐 아니라 과학 전체에서도 가장 중요한 문제 중 하나인 “의식의 속성

은 무엇인가?”라는 문제를 건드리게 된다. 의식(consciousness)이 가지는 독특한 특성은 마음을 연구하는 철학자들 사이에서 많은 관심과 논쟁을 일으켰는데, 이는 환원론자들이 사용하는 물리적 방법으로는 인식을 설명하기가 어렵다고 생각했기 때문이다.

이 책의 서두에서 우리는 마음이란 뇌에 의해 수행되는 일련의 활동들(operations)이라고 이야기했다. 의식은 마음의 근본적인 속성이기 때문에, 이 또한 뇌의 한 가지 기능이며 이를 야기하는 신경회로를 밝혀내는 것이 원칙적으로는 가능해야 한다. 하지만 경험적 과학으로 검증될 수 있는 의식에 대한 이론을 만들어내기 이전에 먼저 사용 가능한 용어들(operational terms)을 이용해 의식에 대한 정의를 내려야만 한다.

여기서 우리는 신경과학자들이 정신과정들을 설명하기 위해 사용한 대부분의 개념들(예를 들어 학습, 기억, 의식)은 철학자들에 의해 먼저 개발된 것들임을 강조할 필요가 있다. 이런 개념들은 정신과정들이 어떻게 뇌에 의해 매개되는지에 대한 지식이 없는 상태에서 형성된 것들이다. 신경과학자들이 일단 특정한 정신과정을 심리학적 용어를 이용해 정의하고 난 후에는, 그 과정을 매개하는 신경계를 찾아내고 분석하는 작업을 수행할 수