

고양이 시각신경계에서 보는 민감도-세감도의 균형

Sensitivity and Acuity Trade-off in the Cat Visual System

이 춘 길*
Choong-kil Lee

요약 야간 시각은 민감도를 극대화하고 주간 시각은 세감도를 극대화한다. 민감도와 세감도는 시각 기능의 두 목표이지만 상충적인 작용때문에 균형적인 선택이 요구된다. 민감도와 세감도를 결정하는 중요한 요인으로는 광학적인 요인과 신경학적인 요인이 있다. 망막의 지역적 분화는 바로 이러한 민감도-세감도 문제에서 기인하는데 망막의 2차원적인 제약이 시각신경계의 병행적인 경로와 이에 기초한 적응적 진화를 통해서 어느 정도 해소되는 듯이 보인다. 이 글은 야행-주행 습성을 동시에 갖추어 민감도와 세감도의 균형 문제가 각별히 부각되는 고양이의 초기 시각신경계에서 민감도와 세감도의 균형을 최적화하는 신경 기전을 소개한 것이다.

1. 細感度(acuity)와 敏感度(sensitivity)

민감도는 빛 에너지에 대한 절대적인 반응도이며, 세감도는 빛 에너지 분포의 변화에 대한 반응도이다. 흔히 세감도와 민감도는 시각 기능을 평가하는 두 지표인데 이를 보다 엄격하게 결정하기 위해서는 일반적으로, 광도(光度)의 분포가 사인파 형태인 띠(sinusoidal grating)를 자극으로 사용한다. 임의의 광도 분포는 일정한 사인파의 합으로 기술되는 바 사인파의 띠는 임의의 시각 자극이 환원되는 기본적인 자극이다. 각거리(visual angle) 1도당 교변하는 회수를 띠 자극의 공간주파수(spatial frequency)라 하며, 주어진 조도에서 식별할 수 있는 최대 공간주파수를 세감도(acuity)로 정의한다. 띠 자극 사인파의 진폭(amplitude), 즉 가장 밝은 부분과 가장 어두운 부분의 차이를 대비(contrast)라 하고 식별할 수 있는 가장 작은 대비를 결정해서 이 역치(threshold)의 역수를 대비 민감도(contrast sensitivity)로 정의한다. 대비 민감도는 공간주파수나 조도에 따라 다르다. 조도가 감소하여 어두워지면 모든 공간주파수에서 민감도가 감소한다(Pasternak & Merigan, 1981). 시선을 일정한 위치에 고정한 채 여러 다른

위치에 제시된 사인파 띠에 대해서 세감도를 측정하면 중심 시야에서 멀리 떨어진 곳에 제시될수록 세감도가 감소함을 알 수 있다. 이러한 방식으로 시각 기능의 특성을 객관적으로 기술할 수 있다.

흔히 민감도와 세감도는 동시에 얻을 수 없는 두 마리의 토끼 같은 것이어서 시각 기능이 한 쪽을 취하면 다른 한 쪽을 희생하게 된다. 동공의 직경은 민감도와 세감도를 결정하는 가장 중요한 광학적 요인이다. 동공의 직경이 커지면 망막에 도달하는 빛의 양이 증가하여 시각의 민감도가 증가하는 반면, 수차(aberration)가 증가함에 따라 영상이 흐려진다. 반대로, 바늘 구멍 사진기에서 보듯이 좁은 동공은 수차를 감소시켜 세감도를 증가시키지만 적은 양의 빛을 통과시켜 어두운 조명하에서는 쓸모가 없다. 야행 습성을 가진 동물은 일반적으로 세감도를 희생하고라도 민감도의 증가를 도모하는 시각계의 진화를 이루는데 넓게 열린 동공, 망막 뒤편의 휘막(輝膜, tapetum lucidum, 아래에서 설명) 등이 예다. 이들은 "무엇보다도 먼저 볼 수 있어야 한다"는 방향으로 진화하였다. 민감도를 사기 위해서 시각 세감도를 팔지 않는 새들은 해가 뜨면 날고, 지면 등지에 드는 습성을 지닌다. 이들은 "무엇인지 알 수 없으면 볼 필요가 없다"는 방향으로 진화하였다. 성공적인 시각 체계는 민감도-세감도의 대립을 시각계의 여러 단계에서 해소하여 양자를 어느 정도 동시에 획득하는 적응 기제를 진화시킨 듯이 보인다.

민감도와 세감도 간의 대립을 해소하는 방향으로

* 서울대학교 심리학과
주소 : 서울시 관악구 신림동 서울대학교 심리학과
TEL : (02) 880-6440
FAX : (02) 875-2432
E-mail : cklee@plaza.snu.ac.kr

두 가지의 적응이 진화하였는데, 광학적 적응과 신경학적 적응이 그것이다. 광학적 적응의 대표적인 예는 직경을 조절할 수 있는 동공이다. Laughlin (1992)은 동공의 크기는 주어진 조명 상태에서 정보량을 극대화하는 크기로 조절됨을 분석을 통해서 보이고 동공 반사의 목적이 여러 조명 상태에서 세감도를 극대화하는 것이라 주장하였다. 인간의 동공이 원형 근육에 의해서 직경이 조절되는 데 반하여 고양이의 동공은 일자형 근육에 의해서 조절된다. 밝은 조명 하에서는 일자형으로 닫힌 동공의 틈은 지극히 좁아서 수차를 극소화하여 세감도를 증가시키고, 어두운 환경에서는 일자형 동공이 근육이 보이지 않을 정도로 완전히 열려서 민감도를 극대화시킨다. 동공의 틈이 조절되는 역동적 범위가 넓다.

신경학적 적응은 망막의 지역에 따른 전문화, 시각 시상 신경핵의 전문화, 시각 피질 영역과 영역내 모듈의 전문화를 이룬 것으로 생각할 수 있다. 이 같은 고양이의 초기 시각 신경계의 기능적 구성을 통해서 민감도-세감도 균형의 문제가 어떠한 방식으로 타협되고 있는지를 정리한 것이다. 고양이는 오늘날 지구 도처에서 성공적으로 적응하여 생존하고 있는데, 민감도와 세감도를 동시에 도모할 수 있는 시각 신경계의 광학적 및 신경학적 특징이 이 성공의 한 비결이라 생각된다.

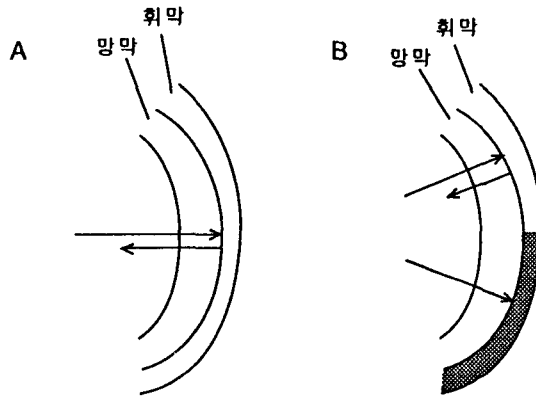
2. 망막

망막은 0.2mm의 두께에 위계적인 연결을 하고 있는 몇 형태의 세포들이 층을 이루고 있는 구조로서, 기본적으로 3차원의 시공간을 2차원 평면으로 대응시키는 구조이다. 이렇게 감소된 자유도는 양안시(兩眼視)를 통해서 어느 정도는 복원되지만, 2차원의 제약으로 인하여 망막의 한점이 동시에 민감도와 세감도를 극대화할 수 없다. 이에 따른 적응으로서, 반응 특성이 다른 간상, 추상의 광수용세포들이 진화하였으며, 망막의 지역에 따른 기능의 분화가 이루어져 있다. 간상세포(rod)는 추상세포(cone)에 비해서 민감도가 높다(Hess & Nordby, 1986). 추상세포는 상대적으로 세감도가 높다: 낮은 공간 주파수 신호는 추상세포와 간상세포에 의해 동시에 처리되는데 반하여, 높은 공간 주파수 신호는 추상세포에만 전달된다(D'Zmura & Lennie, 1986). 특히, 망막의 지역적 분화에는 여러 측면이 관여하는데, 지역에 따라서 간상, 추상세포의 밀도가 다르며, 광수용세포에서 다음 단계의 세포에 이르는 연결의 수렴 정도가 다르고,

형태가 다른 망막절 세포의 밀도가 다르다. 세감도를 결정하는 중요한 요인 가운데 하나는 망막절 세포의 수, 즉 시신경섬유의 수이다. 인간의 경우, 시신경 섬유는 약 120만에 이르며 이는 고양이 약 10배에 가깝다. 고양이 망막에는 영장류의 중심와(central fovea)에 해당하는 중심역(area centralis)이 있다. 망막절 세포나 광수용세포의 공간적인 분포는 균일하지 않아서 높은 세감도가 요구되는 망막 부위에서는 세포의 밀도가 높으며 따라서 상대적으로 많은 수의 시신경 섬유를 통해서 시각 정보를 전달한다. 영장류의 경우, 중심와 부분에는 추상세포 하나의 입력이 망막절 세포 하나에 전달되는데 반해서 고양이의 중심역의 경우 4 개의 추상세포의 신호가 한 개의 망막절 세포에 수렴한다. 이러한 지역에 따른 기능적 분화의 결과로, 간상세포의 밀도가 낮은 중심시야는 민감도가 낮고 세감도가 높고, 높은 공간 주파수와 느린 시각 운동의 지각에 적합하고, 망막 외곽은 공간적 세감도가 낮은 대신 시간적 세감도가 높아서, 빠른 운동을 지각하는데 적합하며(Lachenmayr, 1989), 민감도는 상대적으로 높다. 한 지역에 위치하는 간상세포와 추상세포 간에는 서로를 억제하는 작용이 보고되고 있다 (Hess, Mullen, & Nordby, 1992).

3. 휘막 (tapetum lucidum)

민감도-세감도 균형 문제를 망막의 지역적 분화로써 해소하는 극적인 예는 고양이의 눈에서 볼 수 있다. 망막의 바로 뒤편(안구의 바깥쪽)에는 광수용세포와 접해 있는 망막 색소세포(pigment epithelial cell) 층이 있는데 이 세포들은 시각을 보조하는 여러 기능을 수행한다. 혈관층을 통해서 전달되는 영양분을 광수용세포에 전달하기도 하고 장시간 빛에 대한 반응으로 소진한 광수용세포의 외측부(outer segment)를 잘라서 소화(phagocytosis)하는 역할을 하기도 한다. 뿐만 아니라, 색소세포가 포함하고 있는 색소(melanine) 알갱이는, 망막을 통과하면서 흡수되지 않은 빛을 흡수함으로써 빛의 산란을 차단한다. 흡사 카메라의 내부가 흑색으로 칠해져 있어서 필름에 흡수되지 않은 빛을 흡수함으로써 이리 저리 반사된 빛으로 인하여 필름이 원하지 않는 방식으로 감광되는 것을 방지하는 것과 같다. 망막 색소가 만들어지지 않는 알비노 개는 광공포증(photophobia)을 가지는데 아마도 안구 내에서 산란되는 빛이 그 원인으로 생각된다(Rubin, 1989, Miller et al.,



(그림 1) 휘막.

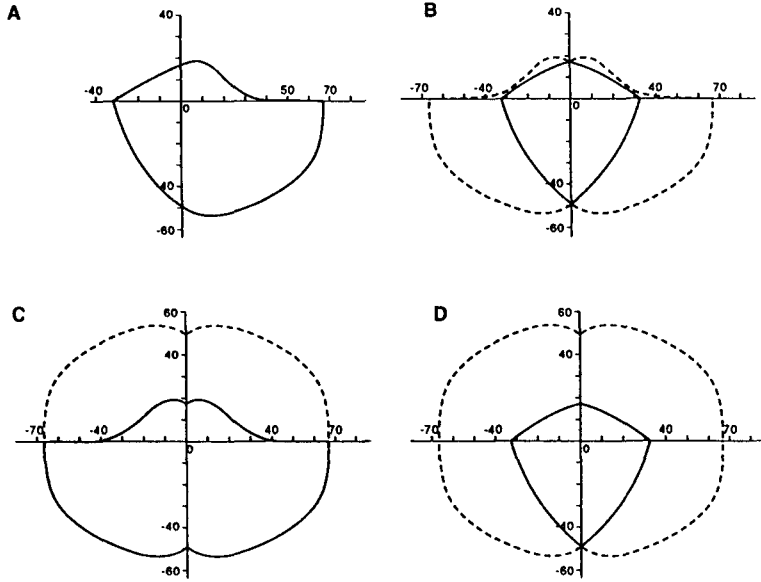
- A: 휘막은 망막에서 흡수되지 않은 빛을 거울처럼 반사하여 망막이 빛을 흡수할 수 있는 두 번째의 기회를 가지도록하여 야간 민감도를 증가시킨다.
- B: 휘막은 민감도를 증가시키지만 주간 시각에서 요구되는 세감도를 희생시킨다. 고양이의 휘막은 그림에서 보듯이 주로 망막의 위 부분의 민감도를 증가시키고 망막의 아래 부분에는 휘막의 반사도가 낮아서 빛이 거의 반사되지 않는다. 주간의 광원(태양)은 공간의 위 부분, 즉 망막의 아래 부분에 대응되는 바 휘막의 분포를 위 망막에 국한함으로써 민감도-세감도의 최적화를 유지하는 듯이 보인다.

1995). 색소의 결여에 의해서 산란되는 빛은 세감도를 감소시키지만 상어, 가오리 등 일부 심해 물고기와 육상의 일부 육식 동물에서는 이를 오히려 이용하여 빛에 대한 민감도를 증가시키는 진화가 이루어졌다. 고양이 망막의 위 부분에 분포하는 색소세포는 색소가 결여되어 있다. 또한, 바로 그 뒤편에 금속성분을 함유하여 반사성을 가진 막대 결정을 포함하는 세포 층이 망막과 평행하게 겹겹으로 포개진 휘막(輝膜, tapetum lucidum)이 자리하고 있어서, 망막에 의해서 흡수되지 않은 빛을 거울처럼 반사시킨다. 반사된 빛은 망막을 다시 한번 통과하는 기회를 가지게 됨으로써 안구에 도달하는 빛을 망막이 흡수할 수 있는 확률이 증가하게 된다(그림 1A)). 이 두 번째 기회에도 흡수되는 않은 빛은 렌즈를 통해 안구 바깥으로 다시 나와서 고양이 눈이 야간에 빛나는 까닭이 된다. 휘막은 노르스름한 색에서부터 연두색에 이르는 열은 색을 띠어 야간에 빛나는 고양이의 눈의 색도 그러하다.

따라서 휘막은, 넓게 열리는 동공과 함께, 조도를 증가시켜 모든 공간 주파수에 대한 민감도를 증가시키는 장치로 생각된다. 휘막은 완전한 거울이 아니며

서 휘막에 가해지는 빛의 44% 정도만을 반사한다(Weale, 1953). 휘막의 반사면은 휘막 세포가 포함하고 있는 반사성 알갱이에 의해서 결정되는데 이 알갱이들이 평행하게 정렬하면 더욱 일정한 반사가 가능하다. 고양이의 휘막의 반사 성능은, 개에서보다 알갱이들이 더 평행하게 정렬되어 있어서 한층 더 효율적인 반사를 하지만(Lesiuk & Braekevelt, 1983) 여전히 정반사는 아니다.

민감도를 극대화하기 위한 휘막은 세감도를 희생시킨다. 흑색이 칠해지지 않은 카메라의 내부 벽에서 반사되는 빛이 필름에 미치게 될 영향이란 자명하다. 지극히 조도(照度)가 낮은 야간 환경의 경우는 민감도가 요구되기 때문에 희생되는 세감도는 문제되지 않지만, 조도가 높은 주간에는 휘막에 의해서 난반사되는 빛의 양도 증가하여 세감도는 심각하게 저해된다. 고양이의 일자형 동공이 망막에 가해지는 빛의 양을 감소시켜 세감도를 돕기도 하지만, 더욱 중요하게도 휘막의 분포가 망막의 위 부분에 제한되어 있어서 이러한 문제에 대처하고 있다(그림 1B), (그림 2A)). 망막의 위 부분은 시계(視界)의 아래 부분에 대응된다. 고양이의 야간 사업은 주로 아래 시계에



(그림 2) 휘막과 내층간핵의 공간 표상.

- A: 고양이의 오른쪽 눈의 휘막에 대응되는 공간의 분포. 곡선은 중심역(area centralis)을 원점으로 하는 평면 좌표에 휘막의 경계를 나타낸 것이다(Lee et al, 1984에서). 휘막의 분포는 공간의 아래 부분을 주로 표상한다.
- B: 고양이의 양안이 공간의 한 점에 응시할 때, 양안의 휘막이 '보는' 공간의 분포.
- C: 휘막에 의해서 민감도가 증가되는 공간의 분포. 실선의 경계는 B에서의 경계를 따온 것이며 점선은 휘막이 '보는' 아래 공간의 경계를 대칭 이동하였을 때 얻어지는 경계이다. 외슬핵은 상,하의 공간 모두를 보지만, 휘막과 내층간핵은 실선으로 표시된 공간을 본다.
- D: 야간 민감도가 극대화되는 공간의 분포. 점선은 C에서 따온 공간의 경계, 실선은 이 가운데 양안의 휘막의 동시에 보는 공간의 부위. 이 부위 내에서는 아마도 거칠기는 하지만 야간의 입체 지각이 가능할 지 모른다.

관련되어 있음직하며, 휘막이 망막 위 부분에 발달한 것은 이를 반영한 듯이 보인다. 주간의 광원(태양)이 대응하는 아래 망막 부위에는, 색세포가 색소를 지니고 있고 휘막은 발달해 있지 않다. 따라서, 망막의 지역에 따른 극적인 기능의 분화를 보이고 있는 셈이다. 휘막의 분포는 망막의 중심역(area centralis)을 포함하고 있는데 중심역 근처의 휘막은 반사도가 다소 낮아서 휘막에 의한 세감도의 희생을 줄이는 적응도 보이고 있다.

4. 내층간핵 (medial interlaminar nucleus)

시각 신경계의 연결 특징은 수렴(convergence)과

확산(divergence)이다. 한 세포는 여러 다른 세포로부터 입력을 수렴하여 여러 다른 세포에 신호를 확산하여 전달한다. 그 결과로, 망막의 동일한 한 점에서 기원하는 신호가 여러 다른 시각 중추에 전달된다. 이 자유도의 증가를 통해서 민감도-세감도 균형 문제를 해소하는 신경학적 적응이 가능한 듯이 보인다.

망막 처리의 최종 결과는 망막절세포에 의해 외슬체(dorsal lateral geniculate body)에 도달한다. 고양이의 외슬체는 외슬핵(lateral geniculate nucleus)과 내층간핵(medial interlaminar nucleus)의 두 신경핵으로 이루어져있다. 이 두 신경핵은 망막절세포로부터 입력을 받고 시각피질의 각

영역으로 축색(axon)을 보내는 세포체들로서 이루어져 있다. 외슬핵은 반대측 망막으로부터 입력을 받는 A, C, C2 층과 같은측 망막으로부터 입력을 받는 A1, C1 층이 포개어진 구성으로 이루어져 있다. 내층간핵은 외슬핵과 마찬가지로 양측의 망막으로부터 입력을 받는데 1, 3층은 반대측 망막으로부터, 2층은 같은 측 망막으로부터 입력을 받는다. 외슬핵은 망막의 모든 영역에 위치하는 망막절세포로부터 입력을 받아서 모든 시공간의 시각 사건에 관련되어 있는 반면에, 내층간핵은 휘막으로 덮힌 망막에 의해서 담당되는 아래 부분의 시공간만을 표상하고 있다(Lee et al., 1984)(그림 2)). 동일한 망막절세포가 가지를 쳐서 외슬핵과 내층간핵에 동시에 출력을 확산하는데 (Bowling & Michael, 1980; Sur & Sherman, 1982; Firedlander et al., 1985; Sur et al., 1987), 내층간핵의 세포가 사인과 띠에 대해서 보이는 반응은 외슬핵의 세포에 비해서 약 10배 낮은 조도 수준까지도 지속된다(Lee et al., 1992). 즉, 내층간핵 세포는 외슬핵에 비하여 야간 민감도가 높다. 내층간핵 세포 하나가 반응을 보이는 시공간의 부위는 외슬핵 세포보다 크기 때문에 내층간핵 세포 각각은 외슬핵 세포에 비해서 보다 넓은 망막 부위의 입력을 수렴하는 것으로 생각된다. 즉 넓은 부위의 망막에 분포된 망막절 세포의 신호들이 내층간핵 세포 각각에 수렴한다. 외슬핵 세포의 수는 내층간핵에 비해서 훨씬 많으며 세포 각각이 반응을 보이는 시공간의 부위는 상대적으로 작고, 보다 높은 공간 주파수의 사인과 띠 자극에 대해서도 반응을 보이는데 (Lee et al., 1992), 외슬핵은 내층간핵에 비해서 상대적으로 세감도가 높은 구조이다. 광범한 신호의 수렴이 사인과 띠에 대한 민감도의 증가로 바로 연결되는 것인지는 추후 연구가 필요할 것이다.

따라서, 2차원적인 망막의 동일한 한 점에서 기원하는 정보가 외슬핵과 내층간핵으로 이루어지는 병행적인 경로를 통해서 처리되어 민감도-세감도에 대한 2차원적인 망막의 제약이 뇌에서 해소되는 듯이 보인다. 외슬핵은 망막의 세감도가 유지되는 경로이며 내층간핵은 고양이의 야간 시각 민감도를 위해서 부가된 경로인 듯하다. 영장류는 휘막이 없으며 내층간핵도 없다.

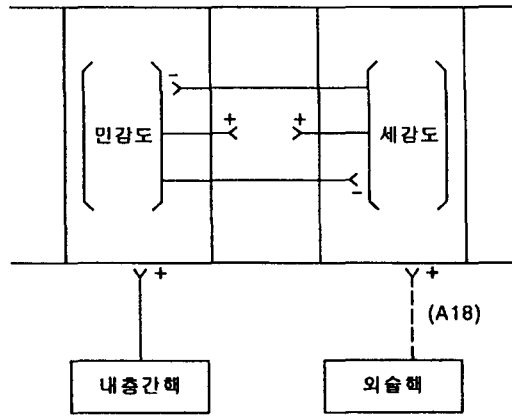
5. 외실비아 시각피질영역 (lateral suprasylvian visual area)

망막-외슬체의 연결은 몇몇 형태의 세포들로서 이

루어지는 병행적인 경로들로 이루어져 있다. Enroth-Cugell & Robson(1966)은 고양이 망막절세포에서 사인과 띠 자극에 대한 반응에서 차이를 보이는 두 형태의 세포를 구별하였는데 X-망막절세포는 자극을 구성하는 빛의 공간적 분포에 선형적 반응을 하는 반면, Y-망막절세포는 비선형적 반응을 보이며 빛의 분포의 시간적 변화에 반응함을 보임으로써 초기 시각계가 기능을 달리하는 병행적인 경로로 이루어짐을 최초로 밝혔다. 이후 이루어진 연구들을 토대로 초기 시각계의 병행적 구성에 대해 간략히 정리하면 다음과 같다. '대세포'(magnocellular) 채널은 세포체가 크고 세포의 수상 가지가 넓게 분포된 망막절세포(Y)와 외슬체세포 간의 연결, 그리고 이후 시각피질세포와의 연결로 이루어지는 경로로서, 빛 깜빡임(flicker) 탐지, 시각 운동의 탐지 등, 시간 차원에서 변화하는 시각극의 측면을 주로 처리한다. '소세포'(parvocellular) 채널은 상대적으로 작은 세포체의 망막절세포(X)와 외슬체세포 간의 연결과 이에 연결되는 시각피질세포들로 이루어지는 경로로서, 색채, 섬세한 형태, 입체시 등의 공간 차원에서 변화하는 시각극의 측면을 주로 처리한다(Ingling & Tsou, 1988; Livingston & Hubel, 1988; Logothetis et al., 1990; Schiller et al., 1990a,b,1991).

고양이의 시각피질은 영장류와 마찬가지로 여러 영역으로 나누어져 있다. 외슬핵과 내층간핵의 세포들은 이들 영역에 축색을 보낸다. 이 글에서는 민감도-세감도의 균형 문제와 관련하여 외실비아 시각피질영역(lateral suprasylvian visual area)의 기능적 구성을 정리하겠다. 내층간핵이 외실비아 영역에 축색을 직접 보내는데 반하여 고양이 외슬핵에서 가장 큰 부피를 차지하는 A층은 외실비아 영역에 직접 축색을 보내지 않는다. A층으로부터의 입력이 외실비아 영역에 도달하는 한 경로는 영역 18을 거치는 간접적인 것이다(Lee et al., 1998a). 영역 18에서 기원하는 입력은 외실비아에 도달하여 외실비아 영역 전체에 걸쳐 골고루 연결을 이루는 것이 아니고 외실비아 영역의 부분 부분에만 입력을 전달한다. 이 부분들을 해부학적 방법으로 표시하면 얼룩말의 무늬에 흡사한 패턴이다(Lee et al., 1998b). 이 무늬 내에 있는 외실비아 세포들은 영역 18을 통해서 외슬핵 A층의 입력을 받으며 이 무늬 바깥의 세포들은 내층간핵으로부터 직접 입력을 받는 듯이 보인다(Lee et al., 1998b).

따라서, 외실비아의 모든 부위가 시각의 동일한 측



(그림 3). 외실비아 영역의 민감도-세감도 문제의 최적화. 외실비아의 모든 부위가 시각의 동일한 측면을 처리하는 것이 아니라 외실비아의 부위가 입력 패턴에 따라 나누어져서 외슬핵 A층으로부터(영역 18을 통해 간접적으로) 입력을 받는 부위는 세감도를 최적화하고 나머지 부분은 아마도 내충간핵으로부터 입력을 받아 민감도를 최적화하는 부위인 듯이 보인다. 이 두 부위들을 구성하는 세포들 간에는 상호 억제 작용을 하는 듯이 보인다. 조도 수준에 따라서 민감도 영역과 세감도 영역의 활동이 조절되고 그 결과 중간 영역의 기능이 조도 수준에 따라 기능의 전환이 가능하다. 이러한 설계는, 한정된 피질의 면적을 기능적 부위로 나누는 구성의 단점을 보완하여 보다 많은 피질 자원이 조도의 수준에 따라 역동적으로 재배치되어 민감도와 세감도의 처리가 최적화되는 한 기전으로 생각된다.

면을 처리하는 것이 아니라 외실비아 영역의 부위가 입력 패턴에 따라 나누어져서 외슬핵 A층으로부터(영역 18을 통해 간접적으로) 입력을 받는 부위는 세감도를 최적화하고 나머지 부분은 아마도 내충간핵으로부터 입력을 받아 민감도를 최적화하는 부위인 듯이 보인다. 이 두 부위들을 구성하는 세포들 간에는 상호 억제 작용을 하는 듯이 보이는데 이러한 구성에 기초하여 [그림 3]을 제안하였다. 외슬핵과 내충간핵의 입력이 도달하는 지역은 분명한 경계가 없고 경계 부근에는 이들 두 신경핵으로부터 동시에 어느 정도 입력을 받는 지역이 있는 듯이 보인다. 이를 반영하여 [그림 3]에서는 외실비아 영역을 외슬핵 A층의 입력을 통합하는 정도에 따라 세 부분으로 나누었는데 A층의 입력을 가장 덜 받는 지역은 내충간핵으로부터 입력을 받는다. 외슬핵 A층의 입력을 받는 지역의 세포의 활동은 내충간핵으로부터 억압을 받고 있는 바, 이를 설명할 수 있는 한 가지 해부학적 경

로는 외슬핵과 내충간핵의 입력을 받는 지역 간의 상호 억제적 연결이다. 일정한 조도 수준 이하의 야간에는 내충간핵 세포만이 반응하게 되어 외실비아 영역 가운데 내충간핵의 입력을 받는 부위가 활성화되고 이 활성화가 외슬핵의 입력을 받는 부위를 억압하게 되어, 인접한 중간 부위, 즉 외슬핵과 내충간핵의 입력을 동시에 받고 있는 부위를 내충간핵의 입력이 제어하게 된다. 그와 반대로 조도 수준이 높은 주간에는 상대적으로 많은 수의 세포를 가진 외슬핵의 영향이 외실비아 영역에서까지 유지되어 중간 부위는 외슬핵의 제어를 받게 된다. 이러한 결과는, 한정된 피질의 면적을 기능적 부위로 나누는 구성의 단점을 보완하여 보다 많은 피질 자원이 조도의 수준에 따라 역동적으로 재배치되어 민감도와 세감도의 처리가 최적화되는 한 기전으로 생각된다.

6. 결론

색채, 형태, 운동 등의 시각의 다양한 측면이 독립적인 해부적 경로에 의해서 병행적으로 처리된다. 이에 따라 시각 피질의 부위도 기능적으로 분화되어 시각의 다른 측면을 처리하는데 가담한다. 이러한 병행적 처리, 혹은 기능의 국재화(localization)는 일견 진화된 정보 처리 체계인듯이 보이나 정보 처리와 관련한 자원의 활용 측면에서 보면 썩 효율적인 설계는 아니다. 왜냐하면, 한 기능에 가담하면 다른 기능을 처리하는데 이용될 수 없기 때문이다. 이 글에서는 민감도와 세감도의 문제가 고양이의 초기 시각신경계에서 균형적으로 처리되는 방식을 정리하였다. 이를 통해서, 병행적 경로에 의한 시각 정보 처리의 단점이 극복되는 역동적 재배치의 기전을 제안하였다.

참고문헌

- Bowling, D. B., & Michael, C. R. (1980). Projection patterns of single physiologically characterized optic tract fibres in cat. *Nature*, 286(5776), 899-902.
- D'Zmura, M., & Lennie, P. (1986). Shared pathways for rod and cone vision. *Vision Res*, 26(8), 1273-1280.
- Enroth-Cugell, C., & Robson, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol (Lond)*, 187, 517-552.
- Friedlander, M. J., Martin, K. A., & Vahle-Hinz, C. (1985). The structure of the terminal arborizations of physiologically identified retinal ganglion cell Y axons in the kitten. *J Physiol (Lond)*, 359, 293-313.
- Hess, R. F., & Nordby, K. (1986). Spatial and temporal properties of human rod vision in the achromat. *J Physiol (Lond)*, 371, 387-406.
- Hess, R. F., Mullen, K. T., & Nordby, K. (1992). Mutual rod-cone suppression within the central visual field. *Ophthalmic Physiol Opt*, 12(2), 183-188.
- Ingling CR, J. r., & Tsou, B. H. (1988). Spectral sensitivity for flicker and acuity criteria. *J Opt Soc Am (A)*, 5(8), 1374-1378.
- Lachenmayr, B. (1989). [Peripheral vision-function and significance]. *Naturwissenschaften*, 76(10), 447-452.
- Laughlin, S. B. (1992). Retinal information capacity and the function of the pupil. *Ophthalmic Physiol Opt*, 12(2), 161-164.
- Lee, C., Malpeli, J. G., Schwark, H. D., & Weyand, T. G. (1984). Cat medial interlaminar nucleus: retinotopy, relation to tapetum and implications for scotopic vision. *J Neurophysiol*, 52(5), 848-869.
- Lee, D., Lee, C., & Malpeli, J. G. (1992). Acuity-sensitivity trade-offs of X and Y cells in the cat lateral geniculate complex: role of the medial interlaminar nucleus in scotopic vision. *J Neurophysiol*, 68(4), 1235-1247.
- Lee, C., Weyand, T.G., & Malpeli, J.G. (1998a). Thalamic Control of Cat Area-18 Supragranular Layers: Simple Cells, Complex Cells, and Cells Projecting to the Lateral Suprasylvian Visual Area. *Visual Neuroscience* 15, 15-25.
- Lee, C., Weyand, T.G., & Malpeli, J.G. (1998b). Thalamic Control of Cat Lateral Suprasylvian Visual Area: Relation to Patchy Association Projections From Area 18. *Visual Neuroscience* 15, 27-35.

- Lesiuk, T. P., & Braekevelt, C. R. (1983). Fine structure of the canine tapetum lucidum. *J Anat*, 136 (Pt 1), 157-164.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240(4853), 740-749.
- Logothetis, N. K., Schiller, P. H., Charles, E. R., & Hurlbert, A. C. (1990). Perceptual deficits and the activity of the color-opponent and broad-band pathways at isoluminance. *Science*, 247(4939), 214-217.
- Miller, P.E., Murphy, C.J. (1995). Vision in dogs. *JAVMA*, 207, 1623-1634.
- Pasternak, T. & Merigan, W.H. (1981). The luminance dependence of spatial vision in the cat. *Vision Research*, 21, 1333-1339.
- Rubin, L.F. (1989). *Inherited eye diseases in purebred dogs*. Baltimore: The Williams & Wilkins Co..
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K., & Charles, E. R. (1990a). Role of the color-opponent and broad-band channels in vision. *Vis Neurosci*, 5(4), 321-346.
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K., & Charles, E. R. (1990b). Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system [see comments]. *Nature*, 343(6253), 68-70.
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K., & Charles, E. R. (1991). Parallel pathways in the visual system: their role in perception at isoluminance. *Neuropsychologia*, 29(6), 433-441.
- Sur, M., Esguerra, M., Garraghty, P. E., Kritzer, M. F., & Sherman, S. M. (1987). Morphology of physiologically identified retinogeniculate X- and Y-axons in the cat. *J Neurophysiol*, 58(1), 1-32.
- Sur, M., & Sherman, S. M. (1982). Retinogeniculate terminations in cats: Morphological differences between X and Y cell axons. *Science* 218, 389-391.
- Weale, R.A. (1953). The spectral reflectivity of the cat's tapetum measured in situ. *J. Physiol (Lond)*, 119, 30-42.