

회전 운동 잔여 효과의 확산 현상: 전역적 운동 탐지기의 순응에 대한 증거*

Spreading of motion aftereffect for rotational motion: Evidence of adaptation of global motion detector

감 기 택**
(Keetaek Kham)

요 약 움직이는 패턴을 오랫동안 본 후에 정지된 패턴을 보면, 정지된 패턴이 운동 패턴의 반대 방향으로 움직이는 것으로 지각되는 운동 잔여 효과(motion aftereffect: MAE)가 발생된다. 이 현상에 대한 고전적인 설명과는 달리 복잡운동의 MAE는 운동 순응이 발생되지 않은 영역에까지 확산된다. 본 연구에서는 시각 정보 처리 과정에서 MAE의 확산 현상이 발생하는 신경기체의 상대적인 위치를 알아보기 위해서 하모닉 나선형 패턴을 운동 순응 자극으로 사용하여 고리모양의 창에 제시한 후, 순응이 발생된 고리영역과 순응이 발생되지 않은 안쪽 영역 모두에서 MAE를 측정하였다. 순응 자극과 동일한 영상과 거울상을 각각 검사자자극으로 사용하여 MAE를 측정하고 두 조건에서 발견된 MAE를 비교하였다. 하모닉 나선형 자극의 특징은 동일 영역에 제시된 원영상과 거울상의 윤곽 방위의 차이가 90도라는 점이다. 이러한 특징에 의해 거울상의 경우 국소 운동 정보를 추출하는 탐지기 수준에서는 순응효과를 기대하기 어렵다. 실험 결과 순응된 영역에서의 MAE 지속시간은 동일상 조건이 거울상 조건보다 더 길게 나타났지만, 운동 순응이 없었던 영역(운동 잔여효과 확산 영역)에서는 두 조건간 유의한 차이가 발생되지 않았다. 이러한 결과는 복잡운동(complex motion)의 MAE 확산은 국소 운동 정보가 추출되는 V1과 같은 초기 단계에 있는 신경세포의 순응이 아니라 복잡 운동이 처리되는 MSTd에 있는 신경세포들의 순응에 의해서 발생됨을 시사한다.

주제어 운동 잔여 효과, 운동 잔여 효과의 확산, 국소적 vs. 전역적 운동 탐지기

Abstracts After prolonged viewing of a moving pattern, a stationary pattern can appear to move in the opposite direction, a phenomenon known as motion aftereffect (MAE). Unlike the classical explanation MAE was not confined to an adapted region; instead it can spread to an adjacent region, which was not adapted previously. In order to examine the relative locus of the mechanism responsible for MAE spreading, a rotating harmonic spiral pattern was presented as an adapting stimulus within an annulus window, and then the duration of MAE was measured in both the adapted annulus region and the non-adapted inner region. Two different kinds of test patterns were used: the same and mirror images of the original adapting pattern. An interesting characteristic of a harmonic spiral is that the orientation of a contour at a given location is different from that of its mirror image by 90 degrees, and consequently the adapting effect of local motion detector is not expected to occur in the mirror image. The results showed that MAE duration in an adapted region was longer in the same image condition than in its mirror image condition, while MAE duration in a non-adapted region was not found to be different between those two different image conditions. These results suggest that MAE spreading might be produced by the adaptation of global motion detectors, not by local motion detectors.

Keywords Motion aftereffect, the spreading of motion aftereffect, local vs. global motion detector

* 본 논문의 논지와 세부적인 부분들까지 지적해 주신 심사위원들께 감사드리며, 본 논문은 2004년도 한국학술진흥재단의 지원(KRF-2004-005-H00004)에 의해서 연구되었다.

** 연세대학교 인지과학연구소, 연구세부분야: 실험 심리학, 운동지각,

120-749 서울시 서대문구 신촌동 134, 전화: 02-2123-3893, Fax: 02-364-2440, E-mail: kham@yonsei.ac.kr

특정 방향으로 운동하는 패턴을 오랫동안 본 후, 정지된 패턴을 보면 이전 운동 방향과는 반대 방향으로 움직이는 듯한 착각적인 운동이 지각된다(Barlow & Hill, 1963; Wohlgermuth, 1911). 운동 잔여효과(motion aftereffect: MAE)라고 불리는 이 현상은 일반적으로 각기 반대 방향의 운동 신호에 조율되어 있는 운동 탐지기들이 상호 억제적으로 연결되어 있음을 가정하는 모형에 의해 설명된다(Barlow & Hill, 1963). 정지된 영상을 바라보고 있는 상황에서는 두 탐지기들의 활성화 수준이 균형 상태를 유지하고 있지만, 특정 방향으로 운동하는 자극에 오랫동안 순응되면 해당 방향의 운동을 탐지하는 탐지기가 '피로'하게 되어 반응성이 떨어지게 된다. 그 결과로 정지된 패턴이 주어지면 순응 자극의 운동 방향과 반대되는 방향에 조율된 운동 탐지기의 활성화 수준이 순응 자극의 운동 방향에 조율된 운동 탐지기의 그것보다 상대적으로 높아지게 되어 MAE가 발생되는 것으로 설명될 수 있다.

이 모형은 순응된 영역에서 발생하는 MAE를 잘 예측할 수 있으며, 이러한 예측은 여러 정신물리학적 연구들에서 확인되었다(예, Masland, 1969; Sekuler & Pantle, 1967). 그러나 회전 운동, 방사상운동(확산이나 수축운동), 혹은 나선형 운동 자극과 같은 복잡 운동(complex motion)을 사용한 여러 연구들에서는 순응되지 않은 망막 영역에 제시된 정지 영상에서도 MAE가 발생됨이 보고되어 왔다(Bex, Metha & Makous, 1998, 1999; Bonnet & Pouthas, 1972; Chung & Kham, 2001; Hershenson, 1984; Snowden & Milne, 1996). 예를 들어, Snowden과 Milne은 원 영역을 가상의 네 파이조각으로 나눈 뒤 인접하지 않은 두 영역에 회전이나 방사상으로 운동하는 무선점을 제시하여 순응시킨 후, 순응 자

극이 제시된 영역과 순응자극이 제시되지 않은 영역에서의 MAE를 측정하였다. 그 결과 순응 영역에서의 MAE가 비순응 영역의 MAE보다 그 강도는 크게 나왔지만, 비 순응 영역에서도 MAE가 뚜렷이 관찰되었다. 그들은 순응되지 않은 영역에서 발견되는 MAE로부터 국소 운동을 탐지하는 기제와는 독립적으로 회전이나 방사상 운동을 탐지하는 운동기제가 있음을 제안했다. 복잡 운동에 민감하게 반응하는 세포들은 중앙 상 측두의 dorsal 영역(dorsal region of the medial superior temporal area: MSTd)에서 발견되는데(Duffy & Wurtz, 1991), Snowden 등은 순응되지 않은 영역에서 발생되는 MAE는 이 영역에서 발견되는 신경세포의 수용장크기가 매우 크기 때문에(Burr, Morrone & Vaina, 1998; Tanaka & Saito, 1989) 특정 영역에서 운동 순응이 발생할 경우 해당 신경세포의 전 수용장에 걸쳐 운동 순응 효과가 발생할 수 있기 때문으로 해석하였다.

Chung과 Kham(2001)은 파이 영역 대신에 원형 자극을 주변 고리(annulus)영역과 안쪽 원판 영역으로 구분한 후, 주변 고리 영역만을 순응시킨 후 두 영역에서 MAE를 측정하였다. 그 결과 Snowden의 결과와 유사하게 순응되지 않은 안쪽 원판영역의 MAE는 순응된 주변 고리 영역의 MAE보다 그 지속시간에서 짧았지만 순응되지 않은 영역에까지 MAE가 확산됨을 발견하였다. 특히 이들의 연구에서는 색상이나 밝기와 같은 다른 시각 속성들의 채워짐 과정(filling-in process)과 유사하게 MAE의 확산 과정도 두 영역 사이의 형태 정보에 의해 영향을 받고 있음을 발견하였다. 즉, 순응된 영역과 순응되지 않은 영역사이에 유평정보가 주어져 두 영역이 구별될 수 있다면 MAE의 확산이 더 이상 발생되지 않음을 발견하였다.

복잡 운동을 탐지하는 신경세포들은 V1과 같은 초기 영역에서 발견되지 않으며 MSTd와 같이 상대적으로 후기영역에서 발견된다는 신경생리학적 연구결과들을 고려하면, 순응되지 않은 영역에서도 MAE가 발생된다는 Snowden과 Milne(1996)의 결과로부터 그들의 제안과 같이 복잡 운동을 탐지하는 신경기제가 있음을 추론할 수 있다. 그러나 그들의 결과는 MAE의 확산현상이 반드시 MSTd에 있는 복잡 운동을 탐지하는 전역 운동 탐지기들의 순응에 의해서 발생된 것인지, 혹은 V1에 있는 세포들과 같이 국소 운동을 탐지하는 운동 탐지기의 순응이 발생하고 이러한 순응효과들이 이후 복잡운동 탐지기에서 통합되어 발생된 것인지 혹은 이들 둘 모두의 순응에 의해서 발생된 것인지를 구별하기는 어렵다. 왜냐하면, 국소 운동 탐지기가 순응되는 경우에도 그 순응 효과가 복잡 운동을 탐지하는 기제로 전달될 수 있기 때문이다.

밝기, 텍스처, 색상과 같은 다양한 시각 속성들이 물리적으로 제시되지 않았던 영역에까지 확산되거나(spreading) 채워지며(filling-in), 이러한 현상들 중 많은 경우는 V1, V2, 혹은 V3와 같이 상대적으로 초기 수준에 있는 세포들 간의 상호작용에 의해서 발생하는 것으로 추정되고 있다(DeWeerd, Gattass, Desimone & Ungerleider, 1995; Komastu & Murakami, 1994). 특히 순응되지 않은 영역에서 발생되는 MAE의 확산 현상이 윤곽정보에 의해 영향을 받는다는 사실(Chung & Kham, 2001)은 밝기나 텍스처와 같은 시각 속성들의 확산 현상과 유사하게 V1이나 V2와 같이 상대적으로 시각 정보 처리의 초기 단계에서부터 발생할 가능성이 있음을 시사한다. 운동 순응이 발생되지 않은 영역에서 MAE가 발생된다는 결과는 복잡 운

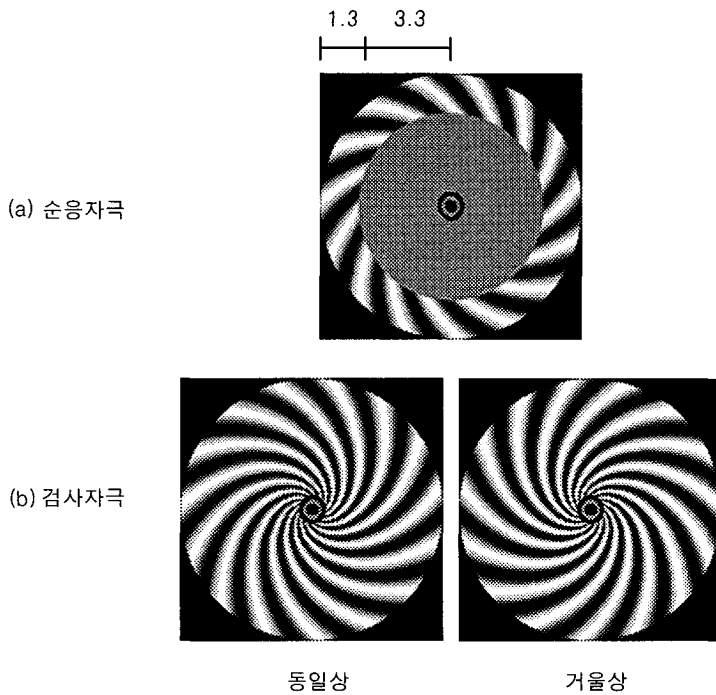
동을 탐지하는 전역적 기제(global mechanism)가 있음을 시사하지만, 곧바로 이러한 현상이 전역적 운동 기제의 순응효과에 의해서 발생하는 것이라고 결론짓기는 어려우며 다른 시각 속성들의 채워짐 현상이 시각 정보 처리 경로 상에서 상대적으로 초기 수준에서 발생됨을 고려해 볼 때, MAE의 확산 현상이 전역적 운동 탐지기의 순응에 의해서 발생하는 것인지를 확인해볼 필요가 있다.

그렇다면 운동 잔여효과와 확산 현상이 국소 운동 정보가 추출되는 수준에서 발생된 순응효과에 의한 것인지 복잡 운동이 추출되는 수준에서 발생된 순응효과인지를 구별할 수 있을까? 한 가지 가능한 방법은 국소 운동 탐지 기제의 순응 효과를 제거한 채 전역 운동 탐지 기제의 순응 효과를 측정할 수 있는 자극을 사용하는 것이다. 이러한 자극에서 발생되는 MAE의 크기와 국소 운동과 전역 운동 기제의 순응 효과가 모두 포함될 수 있는 자극의 MAE의 크기를 비교해 봄으로써 국소 운동 기제의 순응 효과가 있는지를 파악해 볼 수 있다. 만약 두 조건 간에 차이가 있다면 이는 국소운동 탐지기의 순응효과에 의한 것으로 결론지을 수 있지만, 두 조건 간에 유의한 차이가 발견되지 않는다면 국소운동 탐지기의 순응효과가 미미하거나 없다고 결론지을 수 있다.

국소 운동 탐지가 먼저 발생되고 이 정보들의 통합에 의해 복잡 운동이 처리되는 위계적인 과정(Bex et al., 1998; Freeman & Harris, 1992; Lappe & Rauschecker, 1993)에서 어떻게 하위 단계의 국소 운동 탐지기들의 순응효과를 제거한 채 복잡 운동 탐지기만 순응시킬 수 있을까? Cavanagh와 Favreau(1980)가 사용한 하모닉 나선형 자극이 이러한 목적에 사용될

수 있다. 그들은 나선형 운동과 같은 복잡 운동이 전역적 기제에 의해서 처리된다는 것을 밝히기 위해서 하모닉 나선형 자극을 운동 순응 자극으로 한 다음 순응 자극과 동일한 패턴과 그것의 거울상을 MAE의 검사자극으로 사용하였다. 그림 1의 (b)에 제시되어 있는 두 검사 자극은 매우 유사하지만 한 가지 특징은

각 그림의 동일영역에 주어진 윤곽들의 방위가 90도의 차이를 보인다는 점이다. V1에 있는 운동 정보에 선택적으로 반응하는 세포들의 경우 특정한 방위를 가진 윤곽들이 이와 직교적인 방향으로 운동할 때 반응하며(Hubel & Wiesel, 1959), 특정 세포가 가장 선호하는 윤곽의 약 20도 내외의 자극이 운동할 때에 반응



(그림 1) 실험에 사용된 운동 순응 자극과 두 종류의 검사 자극 패턴. 운동 순응 자극의 경우 항상 바깥쪽 고리부분에 제시된 나선형 패턴만이 회전운동을 하였다. 운동 순응이 발생된 영역과 순응이 발생되지 않은 영역의 MAE를 측정하기 위해 검사 자극에서는 원판 전체에 걸쳐 패턴이 제시되었다. 동일상 조건에 제시된 검사자극은 순응 자극의 나선형 패턴과 동일한 패턴이, 거울상 조건에서는 순응 자극의 거울상이 전 원판에 걸쳐 제시되었다. 따라서 동일상 조건에서는 시계 방향의 나선형 패턴이, 거울상 조건에서는 반시계 방향의 나선형 패턴이 제시되어 동일 영역에 제시된 두 다른 패턴들의 윤곽들의 방위는 90도의 차이가 발생되도록 만들어졌다. 순응 자극이 제시된 바깥쪽 고리의 폭과 순응 자극이 제시되지 않은 안쪽 영역의 반지름은 각각 시각으로 1.3도, 3.3도로 결정되었다. 순응 자극과 검사자극의 중앙에 제시되어 있는 두 개의 검은색 동심원은 응시점을 나타낸다(자세한 내용은 본문 참조).

한다(Schiller, Finlay & Volman, 1976). 이러한 신경생리학적 결과와 일치되게 인간의 시각 잔여 효과가 발생하는 범위도 순응 자극의 운곽 방위의 15도 내외이다(Blakemore & Nachmias, 1971; Campbell & Kulikowski, 1966). 따라서 운곽의 방위가 90도 차이를 보이는 두 다른 자극 모두에 의해서 순응되는 국소 운동 탐지기는 가정하기 어렵기 때문에, 특정 운동 자극에 의한 국소 운동 탐지기의 순응 효과가 두 검사 자극들 중 하나에서 발생한다면 이 자극과의 거울상에서는 국소 운동 탐지기의 순응효과는 발생할 수 없다(보다 자세한 논리는 Cavanagh와 Favreau, 1980을 볼 것).

본 연구에서는 MAE의 확산 현상이 국소 운동 탐지기의 순응효과가 전역 운동 탐지기에 전달되어 발생하는 것인지, 혹은 전역 운동 탐지기 혹은 복잡 운동 탐지기 자체의 순응에 의해서 발생하는 것인지를 살펴보기 위해서 하모닉 나선형 자극을 순응자극으로 사용하였다. 운동 순응이 발생하였던 영역과 운동 순응이 없었던 두 영역에서 각각 운동 순응 자극과 동일한 패턴과 거울상 패턴이 제시되었을 때의 MAE 강도를 측정하고 비교하였다. Cavanagh와 Favreau(1980)의 연구결과로부터 운동 순응이 발생되었던 영역에서는 두 다른 패턴에 의해서 발생하는 MAE의 강도는 서로 다를 것으로 추정할 수 있다. 본 연구에서는 주된 관심은 운동 순응이 발생되지 않았던 영역에서의 MAE 강도 즉, 확산된 MAE의 강도가 두 검사 패턴의 종류에 따라 서로 달라지는지를 살펴보는 것이다. 만약 국소 운동을 탐지하는 세포의 순응이 MAE의 확산에 영향을 준다면 순응 자극과 동일한 상이 검사자극으로 사용되었을 때의 MAE 확산이 거울상이 검사자극으로 사용되었을 때의 MAE 확산보다

그 강도에서 더 커질 것을 예상할 수 있다. 이와 달리 국소 운동 탐지기들의 순응이 MAE의 확산에 영향을 미치지 않는다면 검사 자극의 패턴과는 무관하게 두 조건에서 확산된 MAE의 강도는 비슷할 것을 예상할 수 있다.

방 법

관찰자

연세대학교에 재학 중인 15명의 학부생이 수업의 요구조건으로 실험에 참가하였다. 참가자 모두 나안 혹은 교정시력이 0.8이상이었으며 실험의 목적을 알지 못하였다. 여러 조건에서 MAE를 지각하지 못했다고 반응한 한 명의 자료를 분석에서 제외하고 나머지 14명의 자료만 분석에 포함시켰다.

자극

그림 1에서 볼 수 있듯이 본 연구에 사용된 자극은 하모닉 나선형 자극이었다. 하모닉 나선형 자극은 $r = \exp(\theta)$ 로 정의되며, 여기에서 r 은 반지름을 θ 는 원점에서부터 각도를 라디안으로 표시한 것이다. 15 주기를 가지는 방사형 정현파 격자를 위에서 기술한 하모닉 나선형 공식에 따라 나선형으로 변환하였으며 정현파 무늬의 공간 평균밝기와 밝기 대비는 각각 56 cd/m^2 , 90% 이었다. 운동 순응 자극은 정현파 무늬가 제시된 바깥쪽 고리(annulus) 부분과 정현파 무늬의 평균밝기의 회색 표면이 주어진 안쪽 원판(disk) 두 영역으로 구별되었으며, 그림 1에 제시되어 있는 것과 같이 바깥쪽 고리의 폭과 안쪽 영역의 반지름은 76cm

거리에서 볼 때 각각 시각으로 1.3도, 3.3로 두 영역의 면적은 동일하였다. 순응되지 않은 영역에서의 MAE를 살펴보기 위해서 운동 순응 자극의 나선형 패턴은 항상 바깥쪽 고리 부분에만 초당 0.2바퀴의 속도로 20초 동안 회전하였다. 국소 운동 탐지기의 순응 여부를 조작하기 위해 MAE 검사자극은 그림 1의 (b)에 제시되어 있는 것과 같이 운동 순응 자극과 동일한 패턴이 주어지는 조건(동일상 조건)과 운동 순응 자극의 거울상이 주어지는 조건(거울상 조건)으로 나뉘어 제시되었으며, 두 자극 모두 물리적인 움직임이 없는 정지된 자극들이었다. 두 검사자극에서는 운동 순응이 발생되었던 바깥쪽 고리 영역과 안쪽 영역 모두에서 나선형 패턴이 주어져 각각 운동 순응이 발생되었던 영역과 발생되지 않았던 영역에서의 MAE를 측정하는 데 사용되었다. 눈운동에 의한 오염 효과를 줄이기 위해서 그림 1에 제시되어 있는 것과 같이 운동 순응 자극과 검사자극의 중앙에는 검은 색의 작은 두 개의 동심원으로 구성된 응시점이 항상 제시되어 있었다.

절차

실험에 대한 설명과 네 번의 연습시행을 통해 실험의 과제와 반응 방식에 대해 자세히 설명하였다. 각 시행은 눈 운동을 방지하기 위해 동심원의 작은 응시점이 제시되는 것으로 시작되었다. 관찰자가 턱받이에 턱을 고정시키고 응시점에 눈을 고정 시킨 후 정해진 키보드 버튼을 누르면 그림 1의 (a)에 제시된 것과 같은 운동 순응 자극이 시계방향이나 반시계 방향으로 회전하였다. 20초간의 순응이 끝난 후 곧바로 헤드폰을 통해 “중앙” 혹은 “주변”이라는 언어적 지시를 받았으며, 500ms

후에 검사 자극의 종류에 따라 운동 순응 자극과 동일한 상 혹은 거울상의 나선형 자극이 제시되었다. 이때 관찰자들의 과제는 언어적 지시를 받은 영역에서 어떤 방향의 회전 운동이 지각되는 지를 판단한 후 시계 방향으로 회전하면 오른쪽, 반시계 방향으로 회전하면 왼쪽 쉬프트 키를 누르는 것이었다. 관찰자들은 운동이 사라질 때까지 해당키를 계속해서 누르고 있도록 지시 받았으며, MAE의 지속시간을 MAE의 강도로 삼았다(Anstis, 1986; Sekuler & Pantle, 1967). 눈 운동에 의한 오염의 효과를 줄이기 위해 관찰자들은 운동 자극과 검사 자극이 제시되는 동안에는 항상 응시점을 바라보고 있도록 지시를 받았다. 검사자극에서 “중앙” 영역과 “주변” 영역사이를 구별해주는 윤곽정보가 제공되지 않았기 때문에 “중앙” 영역은 운동 패턴이 주어지지 않은 영역임을 “주변”영역은 운동 패턴이 주어진 영역임을 알려주고 각 시행에서 지시된 영역에서 움직임이 지각되는 지를 판단하도록 하였다. 특히 안쪽 영역과 바깥쪽 영역의 반지름은 서로 다르므로 동일한 각속도로 MAE가 발생될 경우 바깥쪽의 MAE의 속도가 더 빠를 것이며 결과적으로 더 쉽게 탐지될 가능성이 있다. MAE 지속시간에 대한 관찰자들의 반응이 각 영역에서 지각된 MAE의 속도차이에 의해 영향을 받을 수 있는 가능성을 최소화하기 위해 관찰자들은 MAE의 속도가 아니라 움직임이 있는지 즉 MAE가 발생하는지의 여부에 대해서만 판단하여 반응하도록 지시를 받았다. 검사 자극은 20초간 계속해서 제시된 이후에 빈 화면에 응시점만 제시되는 장면으로 대체되었고, 해당 시행에서 MAE의 지속시간을 해당 조건의 MAE 강도로 삼았다. 운동 잔여효과가 축적되어 다음 시행의 MAE 평가에 줄 수 있

는 영향을 줄이기 위해 빈 화면이 20초간 제시되었으며 이 기간동안에는 눈 운동이 가능함을 참가자들에게 알려주었고 이 시간이후에 ‘뿅’ 하는 소리를 통해 다음 시행이 준비되었음을 참가자에게 알려주었다.

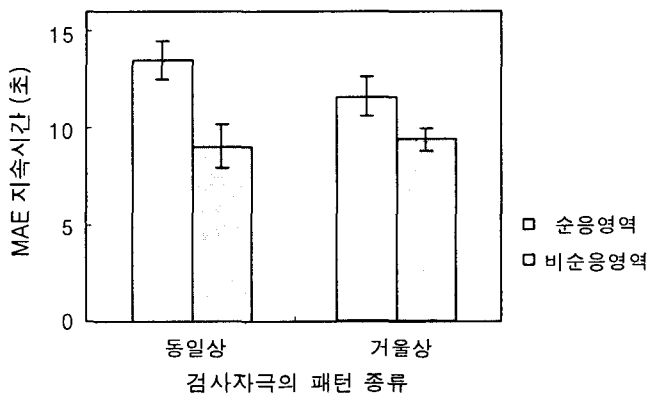
MAE가 발생되었는지를 판단해야 하는 영역(2: 주변과 중앙영역), 운동 순응 자극의 회전 방향(2: 시계방향과 반시계방향), 그리고 검사 자극의 패턴 종류(2: 동일상과 거울상)의 세 변인의 조합에 의해 만들어진 8조건은 각각 3번씩 실시되었다. 실험절차에 대한 지시와 연습시행을 합쳐 한 참가자의 총 실험 시간은 약 45분이었다.

결과 및 논의

각 실험 참가자 별로 세 변인의 조합에 의해 만들어질 수 있는 여덟 개의 실험 조건 각각에서 MAE 지속 시간은 세 번씩 측정되었다. 순응 자극의 두 회전 방향 조건에서 얻어진 자료는 합쳐졌기 때문에 MAE가 발생하는

영역 변인과 순응 자극의 패턴 변인의 조합으로 만들어 질 수 있는 네 조건에서의 MAE 강도는 해당 조건에서 얻어진 여섯 시행의 MAE 지속시간의 평균값으로 결정되었으며, 각 개인별로 구해진 이 값들이 반복 측정 변량분석의 원자료가 되었다. 그림 2에는 14명의 관찰자로부터 얻어진 각 조건의 MAE의 지속시간의 강도가 제시되어 있다.

운동 순응 자극이 제시된 주변 영역에서의 MAE의 지속시간(12.7±0.9초)이 순응 자극이 제시되지 않은 중앙 영역의 MAE 지속시간(8.6±0.9초)보다 더 오랫동안 나타났다($F(1,13)=24.49, p < .001$). Snowden 등(1996)의 연구에서는 움직이는 무선점을 순응자극으로 사용하였으며, MAE 강도는 MAE의 반대방향으로 운동하는 점들(신호점)의 비율을 증가시켜가면서 MAE를 상쇄시킬 수 있는 신호점들의 비율로 결정하였다. 본 연구에서는 MAE의 지속시간을 MAE의 강도로 사용하였지만 Snowden 등의 결과와 유사하게 순응된 영역(주변영역)에서의 MAE가 순응되지 않은 영역(중앙영역)에서의 MAE보다 더 강한 것으로 나타났다. 검사



(그림 2) 순응 영역과 비 순응 영역에서 검사 자극의 두 패턴 조건 각각에 대해 14명의 관찰자로부터 얻어진 MAE의 지속시간의 평균이 제시되어 있다. 오차 막대는 각 조건에서 표준 편차를 나타낸다.

자극의 패턴의 종류에 따라 MAE의 지속시간에서는 유의한 차이가 발견되지 않았지만 ($F(1,13)=.79$, NS), 두 변인 간 상호 작용은 유의한 것으로 나타났다($F(1,13)=8.07$, $p < .05$). 이를 구체적으로 살펴보면 순응 영역에서 발생된 MAE의 경우 동일상이 제시된 조건(13.5 ± 3.7 초)이 거울상이 제시된 조건(11.8 ± 3.8 초)보다 MAE가 더 강한 것으로 나타났지만($t(13)=4.4$, $p < .01$), 비 순응 영역에서의 MAE 지속시간은 동일상 조건(8.2 ± 4.6 초)과 거울상 조건(9.0 ± 2.7 초)조건에서 유의한 차이가 발견되지 않았다($t(13)=.94$, $p < .36$).

순응 영역과 비 순응 영역을 구분해 놓고 살펴보면, 순응 영역 조건에서 검사 자극의 두 다른 패턴 종류들은 Cavanagh와 Favreau (1980) 연구의 실험 조건과 유사하였으며, 본 연구의 결과도 그들의 연구 결과와 유사하게 거울상보다 동일상이 검사자극으로 제공되었을 때 MAE의 지속시간이 더 긴 것으로 나타났다. 그들의 연구에서는 국소 운동 탐지기의 순응이 발생되지 않는 거울상조건에서도 MAE가 발생됨을 보여주었으며, 이 결과로부터 복잡운동을 처리하는 전역적 기제가 있음을 강조하였다. 두 조건에서 발견된 차이는 국소 운동의 탐지와 이 정보들의 통합에 의해 복잡운동이 처리된다는 두 단계 모형(Bex et al., 1998; Freeman & Harris, 1992; Lappe & Rauschecker, 1994)으로 설명가능하다. 운동 자극에 반응하는 V1에 있는 세포들은 그 수용장의 크기가 상대적으로 작으며 특정한 단일 방향의 운동 자극에만 조율되어 있다. 그러나 회전, 혹은 확산 운동(그리고 나선형 운동)과 같은 복잡운동의 경우 서로 다른 공간적 영역에서 서로 다른 운동 정보들이 통합되어야만 탐지가 가능하므로 단일한 방향의 국소 운동 정보에 민

감한 세포들이 있는 수준에서는 복잡운동을 처리할 수 없다. 대신 공간적으로 다른 영역으로부터 추출된 각기 다른 방향의 운동 정보를 통합함으로써 복잡운동을 처리할 수 있으며, MSTd에 있는 세포들이 이러한 기능을 할 것으로 추정되고 있다(Duffy & Wurtz, 1991, 1996; Graziano, Andersen & Snowden, 1994). 운동 정보의 처리과정에 대한 두 단계 모형에 따르면 동일상 조건에서는 국소 운동과 복잡운동을 처리하는 기제 모두에서 순응 효과가 발생할 수 있지만 거울상 조건에서는 복잡운동을 처리하는 기제에서만 순응 효과가 발생할 것으로 예상할 수 있기 때문에 두 조건에서 발견된 MAE 지속시간의 차이는 국소 운동 탐지기의 순응 효과의 차이로 결론내릴 수 있다.

이와 달리 운동 순응이 발생되지 않아 확산된 MAE가 발생하는 비 순응 영역에서의 MAE의 강도는 검사 패턴 조건들 간에 차이가 발견되지 않았다. 국소 운동 탐지기의 순응이 발생할 수 있는 동일상 조건과 국소 운동 탐지기의 순응이 발생될 수 없는 거울상 조건에서 발생된 MAE가 유사하다는 것은 순응 되지 않은 영역에서 발생된 MAE의 경우는 국소 운동 탐지기의 순응의 효과는 미미하거나 없으며, 주로 복잡운동 탐지기의 순응에 의해서 설명될 수 있음을 보여준다. 기존의 정신물리학적 연구 결과들은(Bex et al., 1999; Snowden & Milne, 1996) 순응되지 않은 영역에서 발생하는 MAE로부터 전역적 운동 탐지 기제가 국소 운동 탐지기와는 독립적으로 존재한다는 사실을 보여주었지만, 국소 운동 탐지기의 순응효과가 전역 운동 탐지기에 전달되어 발생할 가능성을 배제하기는 어렵다. 국소 운동 탐지기의 순응이 발생할 가능성이 있는 자극과 가능성이 없는 자극을 사용하여 비 순응

영역에서 MAE 확산 현상의 강도가 두 조건 간 유의미한 차이가 없음을 보여준 본 연구의 결과는 국소 운동 탐지기의 순응효과가 MAE의 확산 현상에 큰 영향을 주지 못함을 보다 직접적으로 보여준다.

시각 정보가 처리되는 과정에서 모든 국소적인 영역에서 모든 시각적 속성이 항상 제공되는 것은 아니며, 시각적 속성이 물리적으로 제공된 영역에서 지각된 속성도 경계 윤곽에서 발생된 속성 정보에 의해 변화되는 경우도 발생한다. 맹점(blind spot)(Komastu & Murakami, 1994; Komastu, Murakami & Kinoshita, 1996)이나 병리적인 암점(scotoma)(e.g. Schuchard, 1993; Zur & Ullman, 2003), 혹은 인공적인 암점(artificial scotoma)(DeWeerd et al., 1995; Kamitani & Shimojo, 1999; Ramachandran & Gregory, 1991; Welchman & Harris, 2001)에 밝기, 색상, 텍스처가 제시되어 물리적인 시각 속성들이 시뇌에 제공되지 않는 경우에도 주변 자극의 속성에 의해 채워 넣기가 발생되며, Craik-O'Brien-Cornsweet 착시(Craik, 1966; O'Brien, 1958; Cornsweet, 1970)의 경우처럼 물리적인 밝기 정보가 주어지는 표면 영역에서도 윤곽에서 발생하는 밝기의 채워 넣기 과정에 의해 윤곽내부의 지각된 밝기가 달라진다. 각기 다른 시각 속성들의 채워 넣기는 시각 정보처리 경로의 각기 다른 수준에서 발생할 수 있다. DeWeerd 등(1995)은 균질한 회색 사각형 주위에 텍스처를 제시한 경우 주변 텍스처에 의한 채워 넣기 과정과 상관있는 세포들이 V1이 아니라 V2와 V3에서 발견됨을 보고하였으며, Komastu 등(1996)은 맹점에 제시된 표면의 밝기가 주변 윤곽에서 발생된 밝기에 의해 채워지는 과정과 상관있는 세포들이 V1에서 발견됨을 보고하였다. Spillman과 DeWeerd(2003)의

지적대로 위에서 기술한 신경 생리학적 결과들이 밝기와 같은 단순 속성들은 V1에서 그리고 보다 복잡한 텍스처와 같은 패턴들은 V2나 V3에서 발생되는지, 혹은 맹점의 채워 넣기는 V1에서 인공적 암점에서의 채워 넣기는 V2 등에서 발생하는지는 여전히 논쟁거리이다.

본 연구에서 사용된 MAE의 확산 현상은 시각 속성이 주어지지 않은(순응되지 않은) 영역에서 시각 속성(MAE)이 지각된다는 측면에서 위에서 기술한 여러 시각 속성들의 채워 넣기 과정과 현상적으로 유사하다. 특히 MAE의 확산현상이 기존의 여러 시각 속성들의 채워 넣기 과정과 유사하게 윤곽정보에 의해 영향을 받을 수 있다는 최근의 Chung과 Kham(2001)의 보고도 MAE의 확산 현상이 운동 정보의 채워 넣기 현상으로 고려될 수 있음을 시사한다. 그러나 밝기나 패턴의 채워 넣기 과정이 발생한다고 고려되는 V1이나 V2와는 달리, 본 연구의 결과는 MAE의 확산 현상은 복잡 운동이 발생하는 MSTd의 순응에 의해 발생됨을 보여주는 것으로 이 현상이 시각적정보의 처리 경로에서 상대적으로 후기 단계에서 발생됨을 시사한다.

마지막으로 하모닉 나선형 운동 자극(Cavanagh & Favreau, 1980)과 거울상 패턴은 그 자극의 특성상 국소 운동 정보를 처리하는 기체의 순응효과를 제거하는 것이 필요한 다양한 연구에 매우 유용하게 사용될 수 있다. 최근 Aghdace와 Zandvakili(2005)는 MAE에서 주의의 효과가 국소 운동정보가 추출되는 수준인지 복잡 운동을 탐지하는 전역적 기체 수준에서 발생하는 것인지를 살펴보기 위해 하모닉 나선형 자극을 사용하였으며, 이를 통해 국소 운동 탐지기의 순응 과정을 성공적으로 배제할 수 있었음을 보고하였다.

참고문헌

- Aghdaee, S. M., & Zandvakili, A. (2005). Adaptation to spiral motion: global but not local motion detectors are modulated by attention. *Vision Research*, 45, 1099-1105.
- Anstis, S. (1986). Motion perception in the frontal plane: Sensory aspects. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of Perception and Human Performance* (Vol. 1, pp. 16.1-16.27). New York: John Wiley and Sons.
- Barlow, H. B., & Hill, R. M. (1963). Evidence for a physiological explanation for the waterfall phenomenon and figural aftereffects. *Nature*, 200, 1345-1347.
- Bex, P. J., Metha, A. B., & Makous, W. (1998). Psychophysical evidence for a functional hierarchy of motion processing mechanisms. *Journal of the Optical Society of America A*, 15, 769 - 776.
- Bex, P. J., Metha, A. B., & Makous, W. (1999). Enhanced motion aftereffect for complex motions. *Vision Research*, 39, 2229-2238.
- Blakemore, C., & Nachmias, J. (1971). The orientation specificity of two visual aftereffects. *Journal of physiology*, 213, 157 - 174.
- Bonnet, C., & Pouthas, V. (1972). Interactions between spatial and kinetic dimensions in movement aftereffect. *Perception & Psychophysics*, 12, 193-200.
- Burr, D. C., Morrone, M. C., & Vaina, L. M. (1998). Large receptive fields for optic flow detectors in humans. *Vision Research*, 38, 1731-1743.
- Campbell, F. W., & Kulikowski, J. J. (1966). Orientational selectivity of the human visual system. *Journal of physiology*, 187, 437 - 445.
- Cavanagh, P., & Favreau, O. E. (1980). Motion aftereffect: a global mechanism for the perception of rotation. *Perception*, 9, 175-182.
- Chung, C., & Kham, K. (2001). Phase-dependent motion-aftereffect in rotating sinusoidal gratings: A phenomenon that goes beyond mere an adaptation effect. *Proceedings of 1st Asian conference on Vision*, 26.
- Cornsweet, T. N. (1970). *Visual Perception*. New York, NY: Academic Press.
- Craik, K. J. W. (1966). *The Nature of Psychology: A Selection of Papers, Essays and Other Writings*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- DeWeerd, P., Gattass, R., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1995). Responses of cells in monkey visual-cortex during perceptual filling-in of an artificial scotoma. *Nature*, 377, 731 - 734.
- Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 65, 1329-1345.
- Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (1995). Response of monkey MST neurons to optic flow stimuli with shifted centers of motion. *Journal of Neuroscience*, 15, 5192-5208.
- Freeman, T. C., & Harris, M. G. (1992). Human sensitivity to expanding and rotating motion: effects of complementary masking and directional structure. *Vision Research*, 32, 81-87.
- Graziano, M. S. A., Andersen, R. A., & Snowden, R. J. (1994). Tuning of MST neurons to spiral stimuli. *Journal of Neuroscience*, 14, 54-67.

- Hershenson, M. (1984). Phantom spiral aftereffect: Evidence for global mechanisms in perception. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 22, 535-537.
- Hubel D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology*, 148, 574-591.
- Kamitani, Y., & Shimojo, S. (1999). Manifestation of scotomas created by transcranial magnetic stimulation of human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 767-771.
- Komatsu, H., & Murakami, I. (1994). Behavioral evidence of filling-in at the blind spot of the monkey. *Visual Neuroscience*, 11, 1103-1113.
- Komatsu, H., Murakami, I., & Kinoshita, M. (1996). Surface representation in the visual system. *Cognitive Brain Research*, 5, 97-104.
- Lappe, M., & Rauschecker, J. P. (1993). A neural network for the processing of optic flow from ego-motion in higher mammals. *Neural Computation*, 5, 374-391.
- Masland, R. (1969). Visual motion perception: experimental modification. *Science*, 165, 819-821.
- O'Brien, V. (1958). Contour perception, illusion and reality. *Journal of Optical Society of America*, 48, 112-119.
- Ramachandran, V. S., & Gregory, R. L. (1991). Perceptual filling-in of artificially induced scotomas in human vision. *Nature*, 350, 699 - 702.
- Schiller, P. H. Finlay, B. L., & Volman, S. F. (1976). Quantitative studies of single cell properties in monkey striate cortex. II. Orientation specificity and ocular dominance. *Journal of Neurophysiology* 39, 1320 - 1333.
- Schuchard, R. A. (1993). Validity and interpretation of Amsler grid reports. *Archives of Ophthalmology*, 111, 776 - 780.
- Sekuler, R., & Pantle, A. (1967). A model for the aftereffects of seen movement. *Vision Research*, 7, 427-429.
- Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1997). Phantom motion aftereffects: evidence of detectors for the analysis of optic flow. *Current Biology*, 7, 717-722.
- Spillman, L., & DeWeerd, P. (2003). Mechanism of surface completion: Perceptual filling-in of texture. In L. Pessoa & P. DeWeerd (Eds.), *Filling-in: From perceptual completion to cortical reorganization* (pp.81-105). Oxford University Press, New York.
- Tanaka, K., & Saito, H. A. (1989). Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 62, 626-641.
- Welchman, A. E., & Harris, J. (2001). Filling-in the details on perceptual fading. *Vision Research*, 41, 2107-2117.
- Wohlgemuth, A. (1911). On the after-effect of seen movement. *British Journal of Psychology, Monograph Supplement 1*, 1-117.
- Zur, D., & Ullman S. (2003). Filling-in of retinal scotomas. *Vision Research*. 43, 971-982.

1 차원고접수: 2005. 1. 18

2 차원고접수: 2005. 3. 2

최종게재승인: 2005. 3. 5