

## 시각피질 신경세포 활동의 '파동'(wavelet) 분석

이 춘 길

서울대학교 심리학과

시각피질 신경세포들의 동기화된 주기적인 활동에 관한 연구들은 신경 세포의 활동에서 시간적 부호에 대한 관심을 새롭게 하고 있다. 시간적 부호에 대한 분석은 흔히 푸리에 분석에 기초한 여러 변형들이 있다. 최근 신경 활동의 시간적 부호를 분석하는 과정에서 '파동' 분석이 적용되기 시작하고 있다. 본 연구는 시각피질 뉴런의 활동에 '파동' 분석을 적용하고 그 결과를 푸리에 분석의 결과와 시험적으로 비교해 본 것이다.

### 서론

세포 연합(cell assembly)을 정의하는 한 방식으로 서 연합에 속하는 뉴런들의 전기적 활동의 시간적 일치성 혹은 상관이 부각되어 왔다(Malsburg & Schneider, 1986; Kruger & Becker, 1992; Aertsen & Arndt, 1993). 시지각의 경우, 이 시간적 상관이 일관성 있는 통합된 지각의 기반으로 간주되고 있다(Eckhorn et als, 1988; Gray et als, 1989a,b, 1990; Engel et als, 1991a,b,c; Gray et als, 1992; Kreiter & Singer, 1992; Oram & Perrett, 1992; Eckhorn et als, 1993; Konig et als, 1993). 이들에 의하면, 고양이 혹은 원숭이의 시각 피질 뉴런들이 선호하는 자극에 대해 반응할 때 세포 외부의 장 전위(field potential)와 뉴런의 활동전위에서 30-80Hz의 주기성을 보이며 수용장의 위치가 다르거나 영역이 상

이한 뉴런들 간에 이 주기적 활동은 동기화되어 동일한 사물에 속하는 사상을 결합하고 있다. 동기화된 주기적인 활동은 계산론적으로 장점을 가지는 바 이를 생성하거나 이용하는 여러 모델들이 등장하였으며 필기체 한글 인식의 응용에서도 일정한 장점을 가진다는 결과가 보고되기도 하였다(Jang & Lim, 1993). 그러나, 시각피질 뉴런의 동기화된 주기적인 활동이 가지는 기능적 의미에 대해서 부정적인 결과를 보고한 연구들도 있다(Bair et als, 1992; Ghose et als, 1992; Lee & Chung, 1992; Lee et als, 1992; Tovee & Rolls, 1992; Young et als, 1992). 예를 들어, 시각 자극이 존재하지 않는 암흑 상태에서도 시각 피질 뉴런들은 주기적인 활동을 보였고(Lee et als, 1992), 양안에 제시된 시각 자극이 양안 부동(binocular disparity)의 정도에 관계 없이, 즉 뉴런의 선호에 관계 없이 주기적인 활동을 보였으며(Ghose & Freedman,

1992), 일관성 있는 운동 자극에 대한 반응에 있어서도 주기적인 활동은 지각 기능과 관련이 없는 듯이 보였다(Bair et als, 1992).

시각 피질 뉴런들의 동기화된 주기적인 활동에 대한 기능적 의미가 실험적으로 또 사변적(Crick & Koch, 1990)으로 추구되고 있는 동안, 시간 영역에서 주기성의 주파수 성분과 발생 기간을 탐지하는 기법에 대한 연구들이 이루어져 오고 있다. 이 연구들은 신호처리 분야의 이론들을 적용한 것들로서 크게 푸리에 분석, 스펙트로그램, 상관 분석, 그리고 파동 분석 등이다.

신호의 주기성 발생을 분석하는 고전적 방법은 신호를 일정한 구간으로 분할하여 각 구간에 대해 단기 푸리에 변환(short-time Fourier transform, STFT)을 수행하는 것이다. 아래 (1)은 이 과정을 보인다(Hlawatsch & Boudreaux-Bartels, 1992).

$$STFT_x(t, f) = \int_{-\infty}^{\infty} [x(t') \gamma(t' - t)] e^{-2\pi i f t'} dt' \quad (1)$$

시간  $t$ 에서의 단기 푸리에 변환은, 신호  $x(t')$ 와,  $t$ 를 중심으로 하는 기저 함수  $\gamma(t' - t)$ 의 곱의 푸리에 변환이다. 이 과정에서 기저 함수  $\gamma$ 의 형태( $t'$  영역에서의 범위)에 따라 주기성 분석에서의 시간과 주파수의 해상력이 결정된다. 따라서  $\gamma$ 의 선택은 임의적이다. 또한, 주파수에 관계 없이 동일한 형태의 기저 함수가 모든 시간 구간에 적용되므로, 신경 활동처럼 시간에 따라 주파수 성분이 변화하는 동적인 신호의 경우에는 주파수에 따라 시간 해상력(time resolution)이 달라진다.

신경활동의 주기성을 평가하는 다른 방법으로서 일정한 크기로 분할된 시간 구간 내에 발생한 장전위(field potential) 혹은 활동 전위(action potential)의 자상관(auto-correlation)을 계산하여 자상관의 패

턴을 평가하는 것이다. 일반적으로 두 함수  $x(t)$ 와  $h(t)$  사이의 상관,  $z(t)$ 는 아래와 같이 정의된다(일반적인 소개로서 Brigham, 1974).

$$z(t) = \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau)h(t+\tau)d\tau \quad (2)$$

위 (2)에서  $x$ 와  $h$ 가 동일할 때  $z$ 를 자상관(auto-correlation), 그렇지 않을 경우는 교차상관(cross-correlation)이라 부른다. 교차 상관은 신경활동의 동기화(synchronization)를 평가하게 하는 지표로서 그 중요성은 여러 연구들에서 강조되어 왔다.

신경 활동의 주기성을 평가하는 과정에서 (2)의 상관 함수로부터 주기성을 정량적으로 평가하는 일련의 방법들이 사용되었으며 지수적 감소를 보이는 사인파와의 일치 정도에 대한 통계적 검증을 하거나(Gray & Singer, 1989), 상관함수에 대한 푸리에 변환(Fourier transform)을 수행한 후 통계적 검증을 하는(Lee et als, 1992) 것이다. 아래 (3)은 Lee et als(1992)에서 사용한 과정이다((3)에서 보이듯이 무한의 구간에서 연속적인 함수가 아니라 한정된 시간 구간에서 비연속적(discrete) 변형을 사용하였다).

$$Z(f) = \int_{-\infty}^{\infty} \left[ \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau)h(t+\tau)d\tau \right] e^{-2\pi i f t} dt \quad (3)$$

상관 함수로부터 주기성을 평가한 위의 절차들에 있어서, 일정한 시간 구간을 분할하여 분할된 구간 내에 속하는 신경활동에 대해 상관 함수가 계산되는데 시간 구간을 분할하는 과정은 임의적이다.

신호에 포함된 특정 주파수 성분의 지속 기간과 강도를 분석하는 한 기법으로서 '파동 분석'(wavelet analysis)이 신호 처리 기법으로 사용되고 있다. '파동 분석'은 신호를 '파동' 함수를 통과시킴으로써 얻

어지는 '파동 변환'(wavelet transform)의 크기를 통해 특정 주파수의 발생 시간을 판별할 수 있다. 푸리에 분석의 결과가 가중된 사인 함수들의 합으로 표현되는 것에 비유하면 '파동 분석'의 결과는 가중된 기저 함수, 즉 '파동'의 합으로 표현될 수 있다. 임의의 시간 구간을 설정하지 않는 점에서 푸리에 분석(Fourier analysis)에 비해 장점이 있다(Mallat, 1989; Rioul & Vetterli, 1991). 근래에 신경활동 신호에 '파동 분석'이 수행된 바 있다(Przybyszewsk, 1991; Zouridakis & Tam, 1992).

본 연구는 시각 피질의 신경활동을 '파동 변환'을 통해서 주기적인 활동이 발생하는 시간 구간을 찾아내고, 이 방법과, 푸리에 변환을 통해 주기성을 평가하는 방법을 비교해 본 결과에 관한 것이다.

#### 방법

시각피질 신경 세포의 활동을 채집하기 위해서 다음의 절차를 따랐다. 마취한 상태에서(thiopental sodium), 성장한 고양이의 두개를 노출하고 직경 1.5cm 크기의 스텐레스 실린더와 머리 고정용 관을 두개 위에 부착하였다. 자기유도법(Robinson, 1963)에 의해 안구 운동을 측정하기 위해, Judge et als (1980)의 절차에 따라 공막 코일(scleral search coil) 삽입 수술을 동시에 하였다. 안구 운동의 측정 은 본 연구의 목적을 위해서 필수적이지 않았지만 다른 목적의 분석을 위해서 부가적으로 이루어졌다. 고양이가 수술에서 회복하고 실험 설비에 익숙해지면, 마취 상태(ketamine hydrochloride)에서 스텐레스 실린더 내부의 두개골을 완전히 절제하는 이차 수술을 받았다. 실린더 내부는 소독 식염수로 관개되고 항생제(chloramphenicol hydrochloride)로 유지되었으며

여달을 수 있는 테플론 마개에 의해 외부와 차단되었다.

수술에서 완전히 회복한 후, 고양이는 실험용 장치에 머리가 고정되었다. 두 개의 텅스텐 전극(tungsten-in-glass, 15-20um 노출된 끝의 크기)을 실린더를 통하여 미세이동기의 도움으로 시각 피질(영역 17-18)에 삽입하였다. 전극을 통해 측정된 신호는 300Hz-3kHz 대역을 통과하면서 10,000배 증폭되고 전위 변별기를 통해 활동 전위의 발생 시기와 회수가 컴퓨터에 입력되었다. 다세포 활동의 측정을 위해서 활동 전위는 매 0.5msec마다 최대 7개까지 수집이 가능하도록 하였다. 분석 과정에서 활동 전위의 발생 수를 1msec의 단위 구간별로 정리하였다. 안구의 표면에 부착된 코일을 통해 유도되는 전류는 수정된 Remmel (1984)의 회로에 의하여 증폭되고 일정한 방식으로 위상 탐지되어, 시선의 수평 수직 방향에 비례하는 신호가 얻어졌으며 이 신호들은 12 비트의 정밀도로 초당 250회 컴퓨터에 입력되었다.

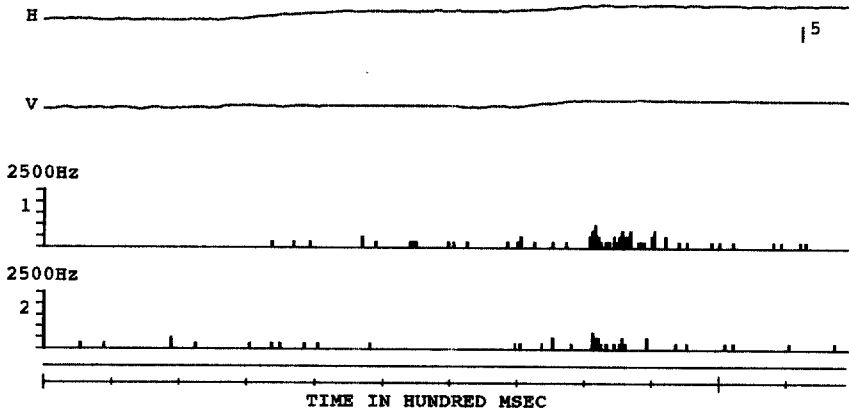
본 연구에서는 Przybyszewski(1991)가 망막 신경절 세포의 활동 전위를 분석하는 과정에서 사용한 기저 함수의 형태와 '파동 분석' 방식을 적용하였다. 아래 (4)는 본 연구에 적용된 기저 '파동'이며 (5)는 변형된 '파동' 함수이다.

$$g(x) = (1-x^2)e^{-x^2/2} \quad (4)$$

$$W(b,a) = a^{-1/2} \int_{-\infty}^{\infty} g\left(\frac{t-b}{a}\right)s(t)dt \quad (5)$$

위 (5)에서  $s(t)$ 는 활동 전위의 발생 유무를 시간 구간 별로 표현하는 함수이며,  $a$ 와  $b$ 는 각각 '파동'의 폭, '파동' 함수의 시간 영역에서의 이동 크기를 표시하는 변수들이다.

FILE: c:yg0702n TRIAL 100 dstart 0 TYPE 9



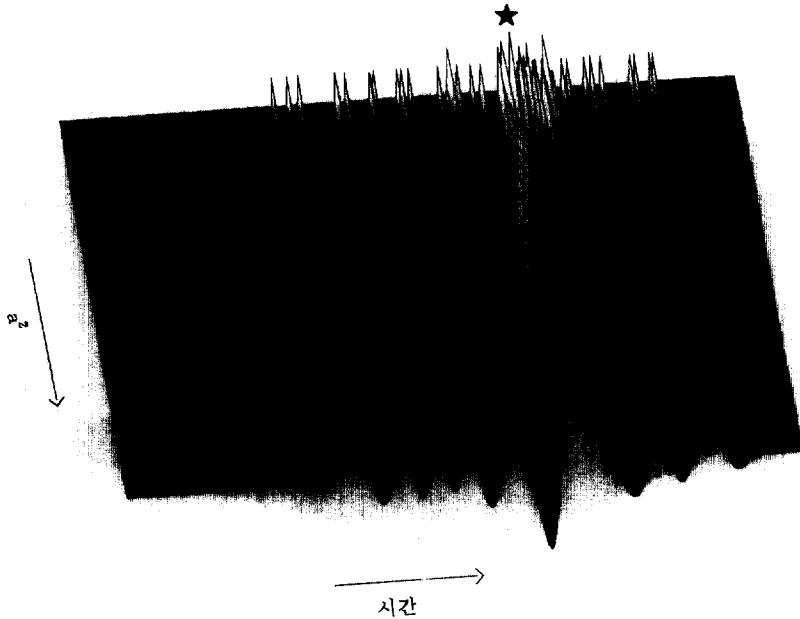
[그림 1] 고양이 안구 운동과 시각피질 뉴런의 활동. 아래 검은 히스토그램은 두 채널의 전극을 통해 기록된 뉴런의 활동 전위의 발생 회수를 표시한 것이다. 아래의 시간 축의 한 눈금은 100msec을 나타낸다. 안구의 수평(H), 수직(V) 위치를 매 4msec 마다 채집하여 위에 표시하였다. 오른쪽 위의 작은 수직 막대는 5도에 해당하는 안구 운동의 크기를 나타낸다. 시각 피질 세포가 선호하는 기울기를 유지하는 막대가 시자극으로 제시되었다. 기간 동안에 안구의 위치는 크게 변하지 않았으며 700msec 부근에서 운동하기 시작하였다. yg0702n.100, 0-1200msec.

결과 및 논의

[그림 1]은 실험을 통해 얻어진 자료를 보인다. 두 개의 미세전극이 고양이의 시각 피질 영역 18 내에서 서로 1 mm 떨어진 위치에 삽입되었으며 이 전극들로부터 채집된 다세포 활동 전위의 발생 빈도를 아래의 히스토그램에 표시하였다. 고양이의 시선이 향하는 안구의 수평(H), 수직(V) 위치를 자기 유도법으로 측정 한 결과가 함께 표시되어 있다. [그림 1]의 기록 가운데 채널 1의 신경활동이 '파동' 분석에 사용되었다. 우선 1 msec 구간별로 신경 활동의 발생 회수가 정리되어 (4) 형태의 '파동'을 기저 함수로 하여 (5)의 계산이 이루어졌다. 이 과정에서 적용된 변수들로서

(5)의 b(시간 이동 단위)는 1 msec이었다. '파동'의 크기를 결정하는 (5)의 a는 100개의 다른 값으로 계산되기도 하였으나 출력 프로그램의 한계로 인해서 여기서는 다섯 개의 '파동'을 사용한 분석의 결과를 [그림 2]에 제시하였다.

[그림 2]는 [그림 1]에서 보이는 채널 1(위 부분)의 신경 활동을 wavelet 크기로서 표시한 것이다. 별표로 표시한 시간에 두 번째의 '파동'에 따른 변환의 강도가 증가한 것으로 이 부근에서 '파동'의 크기에 부합하는 신호가 포함되어 있음을 알 수 있다. 또한 다섯 번째 파동에 의한 주기성이 뚜렷이 보이지만 강도는 약하다. [그림 3]은 동일한 신경활동의 신호에 (3)의 계산을 수행하고 결과를 시간과 주파수에 따른 푸리에



[그림 2] 시각 피질 뉴런 활동의 '파동' 강도. [그림 1]의 채널 1의 신경 활동을 이용하여 다섯 개의 크기를 달리하는 '파동' 변환을 적용한 결과.  $a^2$ 은 '파동'의 크기를 결정하는 (5)의 변수로서 여기서는 5 단계가 사용되었으며 폭이 가장 작은 첫번째를 위쪽에 표시하고 가장 큰 폭이 '파동'을 아래에 표시하였다. 시간은 0-1200msec을 나타낸다.  
 $m=[-5, 60]$

성분의 강도를 그래프로 표시한 것이다. 푸리에 분석은 160msec의 시간 구간 별로 이루어졌으며 80msec의 구간 이동이 있었다. 따라서 시간 해상력은 80msec 정도이다. [그림 4]는 [그림 3]을 등고선 그래프로 표시한 것이다.

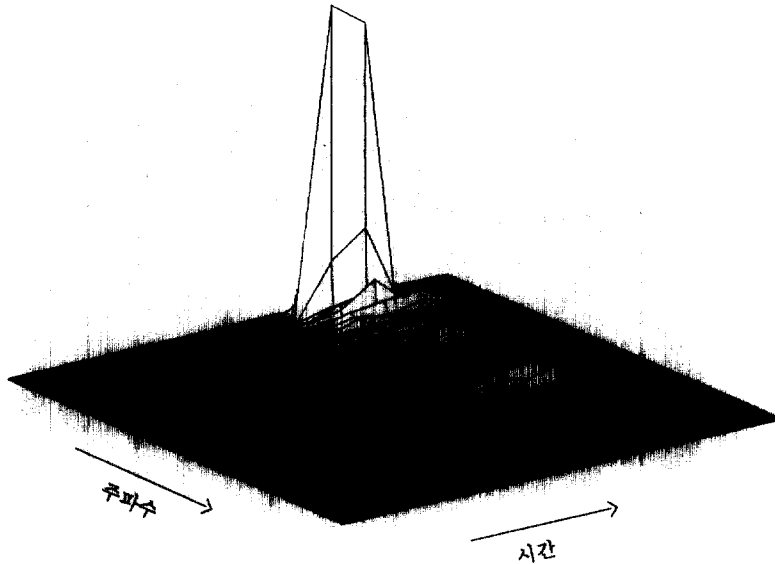
[그림 3]의 자료에 대해서 특정 주파수의 발생을 통계적으로 검증하는 절차가 확립되어 있다(예를 들어 Wei, 1990). 그러나, '파동 분석'의 경우 [그림 2]에서 보는 바와 같이 단일 시행의 자료를 토대로 특정 주파수의 발생을 시간 영역에서 국재화하는 것이 용이하지 않다. 푸리에 변환이 가지는 단점에도 불구하고 신경활동에서 특정 주파수 성분의 발생을 추적하는 면에서 푸리에 변환이 더 용이한 듯이 보인다.

#### 참고문헌

Aertsen, A. & Arndt, M. Response synchronization in the visual cortex. *Curr. Opin. in Neurobiol.*, 3: 586-594, 1993.

Bair, W., Koch, C., Newsome, W., Britten, K., & Niebur, E. Power spectrum analysis of MT neurons from awake monkey. *Soc. Neurosci.* 18: 12, 1992.

Brigham, E.O. *The Fast Fourier Transform.* Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1974.



[그림 3] 푸리에 분석에 의한 시각 피질 뉴런 활동의 주기성 분석. [그림 1]의 채널 1의 신경 활동이 사용되었으며 본문 (3)의 계산 과정에 의해서 얻어진 시간과 주파수에 따른 크기를 보인다. 시간축은 80msec 단위로 0-1200msec이며 주파수는 0-500Hz 범위를 포함하고 있다.  
specfft(bl)>fcontour

Crick, f. & Koch, C. Some reflections on visual awareness. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology LV, 953-962, 1990.

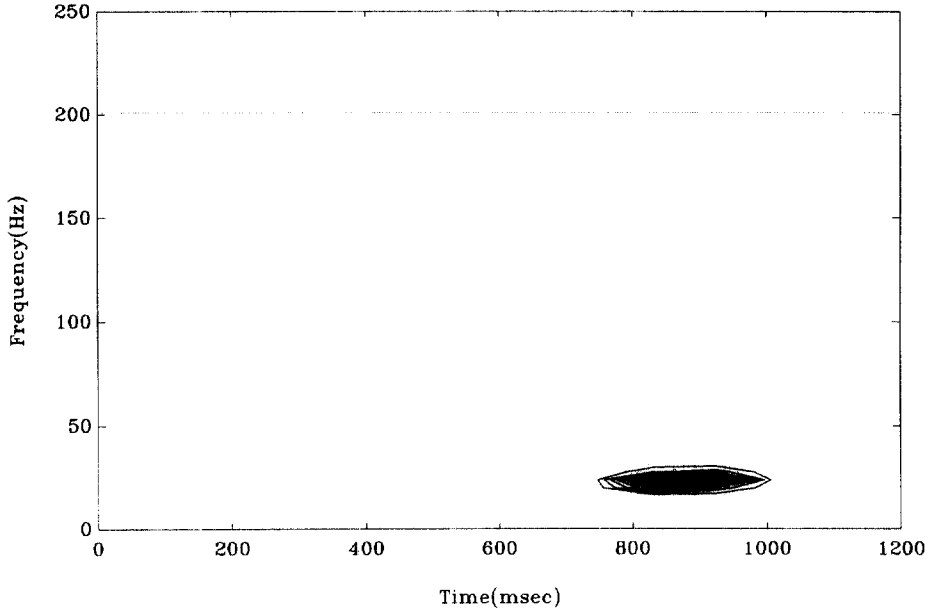
Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M., & Reitboeck, H.J. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analysis in the cat. Biol. Cybern., 60: 121-130, 1988.

Eckhorn, R., Frien, A., Bauer, R., Woelbern, T., & Kehr, H. High frequency (60-90) oscillations in

primary visual cortex of awake monkey. Neuroreport, 4: 243-246, 1993.

Engel, A.K., Konig, P., Kreiter, A.K., & Singer, W. Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex. Science, 252: 1177-1179, 1991.

Engel, A.K., Konig, P., & Singer, W. Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 88: 9136-9140, 1991.



[그림 4] 시각피질 신경 활동의 주기성표(periodogram). [그림 3]을 등고선 형태로 표현한 것이다. 이 과정에서 일정한 높이 이하는 표시하지 않았다. 시간 750-1000msec 기간 동안에 25Hz 정도의 강한 주기성이 관찰된다. N:10

Engel, A.K., Kreiter, A.K., Konig, P., & Singer, W. Synchronizaiton of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 88: 6048-6052, 1991.

Ghose, G.M. & Freeman, R.D. Oscillatory discharge in the visual system: Does it have a functinal role? J. Neurophysiol., 68: 1558-1574, 1992.

Gray, C. M., Engel, A.K., Konig, P., & Singer, W. Stimulus-dependent neuronal oscillations in cat visual cortex: receptive field properties and feature dependence. European J. Neuroscience,

2:607-619, 1990.

Gray, C.M, Engel, A.K., Konig, P., & Singer W. Synchronization ofoscillatory neuronal responses in cat striate cortex: temporal properties. Vis Neurosci. 8: 337-347, 1992.

Gray, C.M., Konig, P., Engel, A.K., & Singer, W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. Nature, 338: 334-337, 1989.

Gray, C.M. & Singer, W. Stimulus-specific neuronal

oscillations in orientation columns of cat visual cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 86: 1698-1702, 1989.

Hiawatsch, f. & Boudreaux-Bartels, G.F. Linear and quadratic time-frequency signal representations. IEEE Signal Processing Magazine, 21-87, April 1992.

Jang, J.-S. & Lim C.-D. Oscillatory neural network for integrated segmentation and recognition of patterns. World congress on Neural Networks, I-33, Oregon, 1993.

Judge, S.J., Richmond, B.J., & Chu, F.C. Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: an improved method. Vision Res., 20: 535-538, 1980.

Konig P., Engel A.K., Lowel S., Singer W. S. Squint affects synchronization of oscillatory responses in cat visual cortex. Eur. J. Neurosci. 5(5) 475-85, 1993.

Kreiter, A.K. & Singer, W. Oscillatory neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey. European J. Neuroscience, 4: 369-375, 1992.

Kruger, J. & Becker, J.D. Is spike frequency the critical factor in recognizing the visual stimuli? In Information processing in the cortex: experimentals and theory. (Ed) Aerten, A. &

Braitenberg, V. Springer, Berlin, 1992.

Lee, C., Kim, J., Park, J., & Chung, S. Oscillatory discharges of the visual cortex in the behaving cats. Soc. Neurosci. 18:292, 1992.

Lee, C. & Chung, S. Synchronized periodic discharges in the cat visual cortex, Japanese Neural Network Society Annual Meeting, 155-156, 1992.

Mallat, S.G. A theory for multiresolution signal decomposition: The wavelet representation. IEEE Trans. Pattern analysis and Machine Intelligence, 11: 674-693, 1989.

Malsburg, C. & Schneider, W. A neural cocktail-party processor. Bio. Cybern. 54: 29-40, 1986.

Oram, M.W. & Perrett, D.I. Time course of neural responses discriminating different views of the face and head. J. Neurophysiol., 68: 70-84, 1992.

Przybyczewski, A.W. An analysis of the oscillatory patterns in the central nervous system with the wavelet method. J. Neurosci. Methods, 38: 247-257, 1991.

Rioul, O. & Vetterli, M. Wavelets and signal processing. IEEE SP Magazine, 14-38, October 1991.

Robinson, D.A. A method of measuring eye movement



using a scleral search coil in a magnetic field. IEEE Trans. Biomed. Eng., BME-10: 137-145, 1963.

Singer, W., Gray, C., Engel, A., Konig, P., Artola, A., and Brocher, S. Formation of cortical cell assemblies. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, vol. LV, 939-952, 1990.

Steriade, M., Curro D.R., Pare, D., & Oakson, G. Fast oscillations (20-40Hz) in thalamocortical systems and their potentiation by mesopontine cholinergic nuclei in the cat. Proc. Nat'l. Acad. Sci. USA, 88: 4396-4400, 1991.

Tovee, M.J. & Rolls, E.T. Oscillatory activity is not evident in the primate temporal visual cortex with static stimuli. Neuroreport, 3: 369-372, 1992.

Ts'o, D.Y., Gilbert, C.D., & Wiesel, T.N. Relationships between horizontal interactions and functional architecture in cat striate cortex as revealed by cross-correlation analysis. J.

Neuroscience, 6: 1160-1170, 1986.

Wei, W.W.S. Time series analysis: univariate and multivariate methods. p256-265, 1990.

Young, M.P., Tanaka, K., & Yamane, S. On oscillating neuronal responses in the visual cortex of the monkey. J. Neurophysiol., 67: 1464-1474, 1992.

Zouridakis, G. & Tam, D.C. Multi-unit spike discrimination using wavelet transforms. Soc. Neurosci. 18: 318, 1992.

사의

본 연구에서 사용된 '파동 분석' 계산은 MathWorks Inc.가 상업적으로 제작한 386-MATLAB이 제공하는 모듈들로 행해졌으며 계산 과정에 이대열의 도움이 있었다. 신경활동의 자료 출력에 김정훈의 도움이 있었다. 이들에 감사한다. 본 연구는 한국통신 연구개발 단에서 시행한 장기기초 연구사업으로 수행하였다.