

망막 외망층의 국부회로에 대한 신경망 모델 및 컴퓨터 모의실험

이 일 병

= Abstract =

Neural Network Modelling and Computer Simulation of the Local Circuits of the Outer Plexiform Layer in a Vertebrate Retina

Yillbyung Lee

This paper describes a neural network modelling of a vertebrate retina using a discrete-time and discrete-space approach based on neuro-anatomical data, and the computer simulations of the model which approximate the frog/amphibian neuro-physiological data. It then compares them and describes how such a model can be beneficially used for confirming the hypothesis of a given neural system and further predict yet unknown experimental data.

1. 서 론

지난 수백년간에 걸쳐 의문에 싸여 있던 두뇌와 더 일반적으로 얘기하자면 신경조직에 관한 연구는 특히 지난 수십년간에 걸쳐 커다란 발전을 해왔고, 이제 이런 지식들의 축적으로 말미암아 부분적으로나마 우리의 정신현상에 대한 보다 과학적/기계적인 설명이 가능하게 되었다. 신경조직 중에서도 감각신경조직에 대한 연구가 많이 진행되어 왔는데, 그 주된 이유는 이런 감각신경세포에 대한 자극으로 작용하는 입력상황을 우리가 손쉽게 조작할 수 있기 때문이다. 이 중에서도 우리 인간들을 포함한 대다수 동물들의 생존에 막대한 영향을 미치는 시각 신경조직에 대해 집중적인 연구가 행하여져 왔다. 특히, 망막에 대한 연구는 시각 신경조직에서도 가장 초기적 신호처리를 담당하는 이유로 많이 연구되고 있다. 동

시에 망막이 많이 연구되는 보다 중요한 이유는 척추동물의 망막이 신경조직에서 중요한 역할을 담당한다고 알려진 신경 세포간의 국부적인 상호작용을 연구하는데 아주 적당한 개념적인 모델이라는 사실 때문이다. [Dowling, 1979] 그 이유로는 다음의 세가지 점들을 지적할 수가 있다. 첫째, 망막에는 국부회로가 조직적으로 존재하며, 자세한 세포내외의 전기적 관찰기록 (intracellular and extracellular recordings)이 가능하기 때문이다. 둘째, 구조적 연구에 필요한 신경해부학적 자료와 기능적 연구에 필요한 신경생리학적 자료가 이미 많이 축적되어 있기 때문이다. 셋째, 거의 모든 척추동물의 망막은 기본적인 구조와 기능을 공유하고 있기 때문에 주어진 특정동물의 망막에 대한 자료가 미흡한 경우 다른 동물의 것들의 자료에서 연강해석하는데 큰 무리가 없기 때문이다. 이런 여러가지 점에도 불구하고, 우리의 신경조직에 대한 연구가 특정한 동물의 특정한 부분들에 대하여 개별적으로 진행되어 왔기 때문에 중요한 자료와 지식들을 일관성있는 개념의 틀에 통합시키는 데에는 어려움이 많았다. 신경조직에 대한 모델화 작업은 이런 개념의 틀을 개발하는데 도움을 줌으로써 연구대상에 대한 통

<접수: 1988년 5월 20일>

연세대학교 진산과학과 인공지능 연구실

A.I. Lab. of the Dept. of Computer Science, Yonsei University

찰력을 증가시킬 수가 있다. 특히, 계산적인 모델은 개념적인 모델이나 정성적 모델과 비교할 때, 인과관계에 대한 양적인 고려까지 강요함으로써 그 모델의 타당성을 비교분석할 수 있게 하여주고, 나아가 시물레이션을 통하여 가상적인 실험상황에 대한 예측도 가능하게 하여준다. 신경조직에 대한 모델에는 대개 개발적 기능적 모델, 정성적 파라메타 모델, 묘사적 수학적 모델, 시스템 이론적 모델, 정량적 신경망 모델, 해석적 모델의 여섯 가지가 있다. [Gruesser and Gruesser-Cornehls, 1976] 과거의 대개의 척추동물 망막의 모델은 개별 신경세포나 수용단위(receptive unit)에 대한 시간적 반응에 대한 것들이었다. [Rodieck, 1965; Richter and Ullman, 1983; an der Heiden and Roth, 1983] 그러나, 시각신경조직 일반에 관한 중요한 것은 특정한 세포의 시간대를 통한 절대적 반응의 유무가 아니라, 많은 신경세포들의 상대적인 공간적-시간적 반응이라는데 유의할 필요가 있다. 또한 신경과학에 있어서 이론적인 접근방법이 제공해야 할 중요한 점은 이런 신경세포 집단의 공간적-시간적 활동패턴이 어떻게 보다 세부적인 개별적 신경세포 모델들과 연관되는가를 보여주어야 한다는 점이다. 따라서 본인의 모델은 연결주의적인 접근방법론에 입각하여 간단한 신경 세포 모델들을 바탕으로 그들간의 질적, 양적인 연결이 어떻게 망막 전반에 관한 활동양태를 나타내는가를 살펴 보았다. 본 논문에서는 척추동물 중에서도 우리에게 보다 잘 알려진 개구리를 비롯한 mudpuppy 등 양서류의 자료를 토대로 개구리의 망막의 망층의 모델과 그 시물레이션 결과를 보고하고 있다.

2. 모 델

외망층에 대한 전반적인 모델의 구조가 그림 1에 있다. 같은 종류의 세포들의 2차원적인 집단들이 2차원 배열의 형태로 표상되고 있다.

2-1 자극패턴과 망막상

자극패턴과 망막상을 대표하는 2차원 배열 SP와 RI의 요소들은 각각 그 해당 위치에 있는 감광세포가 수용하는 빛의 강도(light-intensity)를 나타낸다. 현재 모델에서의 시물레이션은 실제 안구가 제거된 상태에서의 신경세포 내부관찰(intracellular recording)에 의거했기 때문에 안구 광학(eye optics)에서 기인하는 빛의 확산이

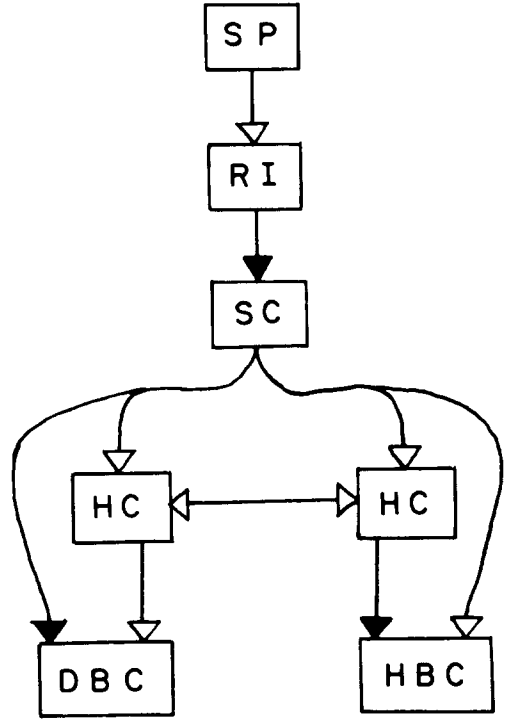


그림 1 척추 동물 망막 외망층 모델에 대한 전반적 연결성 도표

없다고 가정하였다. 즉, 본 논문의 시물레이션 결과들에서는 특별히 설명되지 않는 한 $SP[i,j,t] = RI[i,j,t]$ 이다.

2-2 감광세포층

원추 감광세포들의 배열을 나타내는 SC는 외부적 자극으로는 각 세포의 외각부분(outer segment)에 조사되는 빛에만 반응한다. 특히, 본 모델에서는 원추세포의 잘 알려진 적응현상은 그 복잡성으로 인하여 고려되지 않고 있다 [Baylor et al., 1974a, b; Carpenter and Grossberg, 1982]. 또한, 거북이 등 일부 동물에서만 확인된 원추세포 세포간의 갭접속을 통한 신호 전달과 일부 알려지고 있는 평행세포로부터 원추세포로의 부재환 회로 모델[Werblin, 1976]도 그 결과의 일반성의 결여로 인하여 현재 논문의 대상에서 제외되었다. 이런 제약하에서 주어진 순간에서의 빛의 강도에 따른 감광세포의 최대 반응치와 평형상태 반응치는 각각 $PEAK[t] = RI[t-1] / (RI[t-1] + RI_{half})$ 와 $STDY[t] = (2/3) * PEAK[t]$ 로 나타낼 수 있다. 이 때 SC층의 감광세포들의 주어진 시

간 t에서의 반응은 모델에서 다음의 식으로 표현된다.

$$SC[i,j,t] = \begin{cases} (W_{sc} \cdot SC[i,j,t-1] + W_{sc} \cdot STDY[i,j,t-1]) \\ \quad \text{if } TSC[t] \leq 0, \\ (SC[i,j,t-1] - SC[i,j,t-1] \cdot PEAK^{-}[i,j,t-1]) \\ \quad (6 - TSC[i,j,t])/6 \text{ otherwise.} \end{cases}$$

$$TSC[i,j,t] = \begin{cases} TSC[i,j,t-1] - 1 \text{ if } TSC[i,j,t-1] > 0, \\ 5 \text{ if } (RI[i,j,t] > 10RI[i,j,t-1]) \text{ and} \\ \quad TSC[i,j,t-1] = 0, 0 \text{ otherwise.} \end{cases}$$

이 때 X⁻는 (1-X)의 약술 방식이며, 본 논문에는 Ihalf=0.5, Wsc=0.75를 사용한 경우의 시뮬레이션 결과가 보고되었다. 위와 같이 감광세포 반응은 알고리즘적으로 정의되었으며, 원추세포 외각부위 세포막의 Na⁺ 이온 통로(channel)를 막는 것을 모델하는 것이라고 생각할 수 있다.

2-3 평형세포층

정성적으로 살펴보면 개개의 평행세포는 전단계의 감광세포 반응을 약간의 시간적인 지연을 통하면서 따라간다. 또한, 각 평행세포는 국부적인 감광 세포들의 반응을 공간적으로 평균하게 된다. 이런 국부적 신호와 공간합은 평행세포의 수지상돌기(dendrite)와 감광세포와의 접속을 통한 시각신호 입력으로 설명될 수가 있다. 하지만 평행세포는 이들의 비교적 작은 수지상돌기의 직경으로는 설명될 수가 없는 먼 거리의 신호에도 반응하는 것이 잘 알려져 있다. [Naka, 1972] 본 절에서는 이런 현상이 같은 평행세포간의 갭접속(gap-junction)을 통한 이온의 전기적인 전달에 의한 신호확산이라고 가정하고 인접 평행세포 간에 갭접속을 모델하였다. 이런 가정 하에서 평행세포의 반응은 다음의 식들로 나타내진다.

$$HC[i,j,t] = (1/5) \cdot \left\{ \sum_{x=-1}^{+1} \sum_{y=-1}^{+1} IND[i-x, j-y, t-1] - IND[i,j,t-1] \right\}$$

$$\text{where } IND[i,j,t-1] = Whc \cdot HC[i,j,t-1] + Whc_c \cdot Khc * SC[i,j,t-1]$$

이 때 “*”는 2차원적인 convolution을 의미하며, 수학적으로 $K * L[x,y] = \sum_{i=-m}^{+m} \sum_{j=-m}^{+m} K[x-i, y-j] \cdot L[x-i, y-j]$ 를 나타낸다. 즉 주어진 커널(kernel) K의 대응되는

위치의 값들을 곱한후 그 결과 값들을 더하는 기능을 담당하며, 주어진 신경세포의 수지상돌기를 통하여 전 단계의 접속된 세포들의 전달신호를 커널의 가중치를 통하여 그 거리 및 접속강도를 고려해 주어진 신경세포에 전달하는 과정을 모델한다. 본 논문의 시뮬레이션에서는 특히 커널의 값이 이차원적인 Gaussian의 형태로 분포되고, 그 직경이 1도이며 분포 기울기=6도, Whc=0.9인 경우의 결과이다. 이 때 본 모델에서는 1°×1°의 신경세포 층에서 약 6×6=36개의 신경세포가 있다고 가정하고 있다. 그림 2에 HC 모델의 층 내외간의 연결성 도표와 주어진 평행세포의 전 단계 감광세포들과의 연결 정도를 묘사하는 Khc의 공간적 가중치가 있다. 이 때 표현된 수치는 실제 쓰인 가중치에 256을 곱하여 정수화함으로써 표현상의 간명함을 꾀하였다.

2-4 양극세포층

양극세포층에는 신경생리학적으로 잘 알려진 두 가지 종류가 모델되었다. 첫째, HBC(Hyperpolarizing Bipolar Cell)로서 수용야(receptive field)의 중앙부위(center)는 감광세포에서 신호를 부호보존(sign-preserving)의 양식으로 전달받고 중앙을 포함한 보다 넓은 주변부위(surround)는 평행세포로부터의 신호를 부

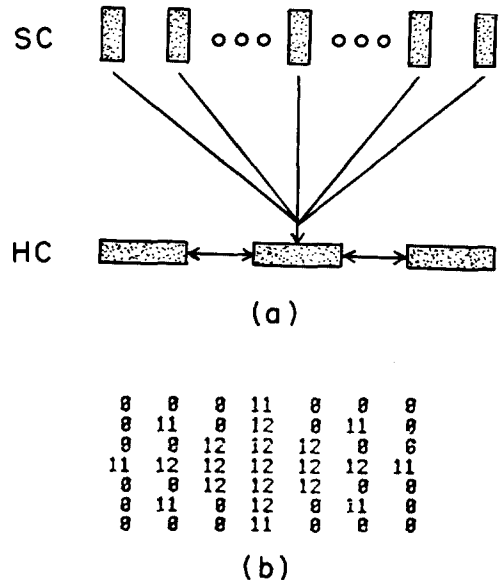


그림 2 (a) 평행신경세포 모델의 연결성 도표와 (b) 공간적 커널, Khc

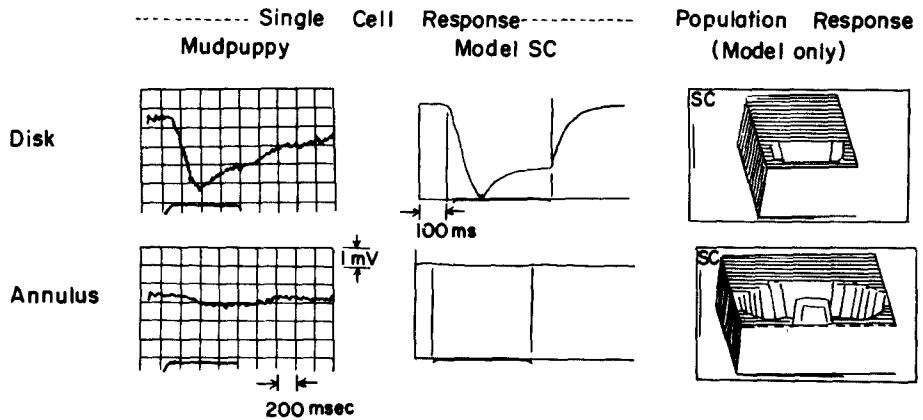


그림 4 감광세포 모델에 대한 모의실험 결과

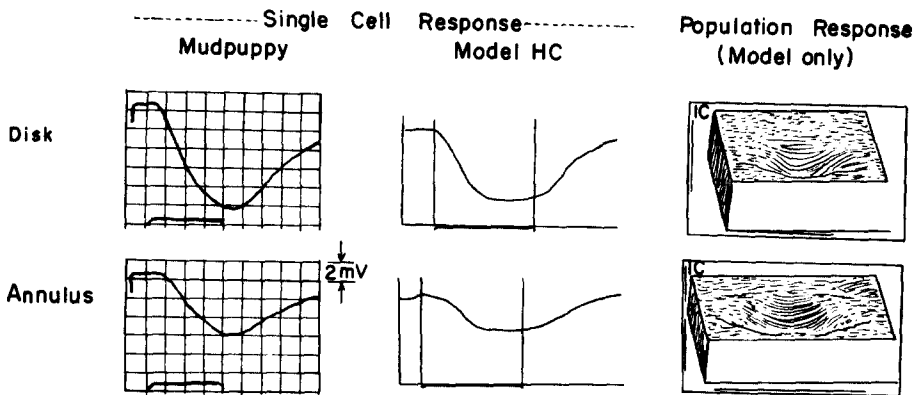


그림 5 평행세포 모델에 대한 모의실험 결과

모델이 되어 있다면 어떤 개개 세포모델의 조합이라도 모의실험의 대상으로 할 수 있다는 점이다. 따라서 그림 4의 감광세포의 집단 반응에서 보듯이 광선이 비추는 부분만이 반응함을 알 수 있다. 현 그림에서의 결과가 특정한 모의실험 시각에 대한 것이고 모델 감광세포들이 직접 조사된 빛에만 반응하기 때문에 별다른 통찰력을 제공하지 않지만, 변하는 자극패턴에 대한 모의실험의 결과등[Lee, 1986]은 개념적인 예측의 확인외에도 다음 단계의 세포들에 대한 정량적인 신호의 제공에도 뜻이 있겠다.

3-2 평행세포층

그림 5에 두 가지 시각 자극패턴에 대한 mudpuppy와 모델 평행세포의 반응이 비교되고 있다. 이 때 우리가 관찰할 수 있는 그 첫번째는 모델 HC의 반응이 대체로 실험결과와 일치한다는 점이다. 즉, 직접적인 국부적 시각 자극이 해당 평행세포에 큰 반응을 유발하고, 간접적인 주변에 대한 시각자극도 상당한 양의 반응을 유발한다는 점이다. 둘째, 두 가지 자극패턴의 경우 모두 실험 결과는 보다 점진적인 변화를 보이는 반면 모델 HC의 반응은 일정 시간후 변화의 극대치에 다다른 후에 거의 변화가 없다는 점이다. 이는 모델의 현 매개변수가 개

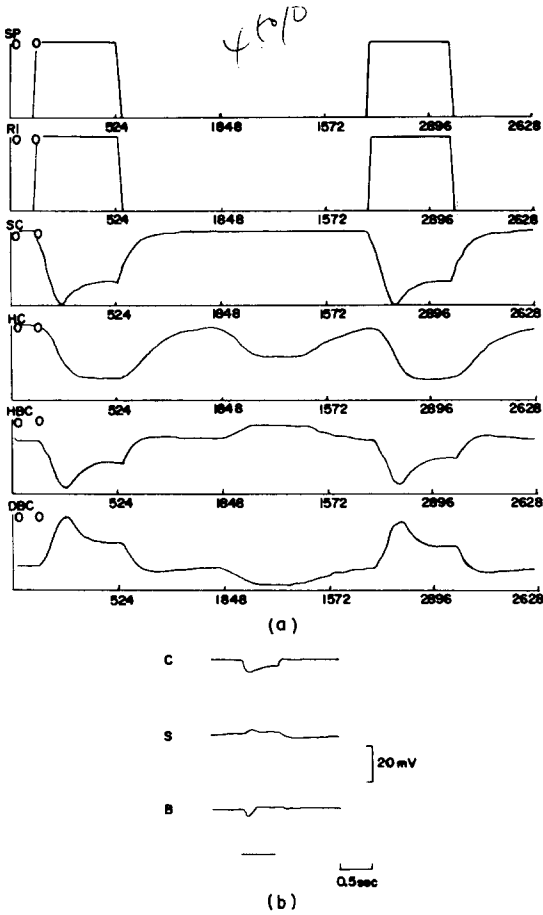


그림 6 (a) 상응하는 위치의 SC, HC, HBC, DBC 모델에 대한 원형과 도넛형 자극(SP)에 대한 모의실험 결과와 (b) 개구리 hyperpolarizing 양극세포의 반응

개 평행세포 모델이 보다 일찍 포화점에 다다르도록 조정되어 있다는 점으로 해석될 수 있다. 셋째, 모델의 세포의 집단 반응이 보여주듯이 좁은 부위에 대한 원형 자극과 넓은 부위의 도넛형 자극이 유발하는 대체적인 평행세포층에 대한 모의실험 결과가 보여주는 공간적 반응 패턴이다. 보다 다양한 평행세포층 모델의 모의실험 결과가 Lee[1986]에 있다.

3-3 양극세포층

그림 6에 시간대에 따른 원형, 도넛형과 두 패턴의 중복을 시각패턴으로 했을 때 모델 감광세포(SC), 평행세포(HC)와 두 양극세포(HBC, DBC)의 반응이

mudpuppy의 hyperpolarizing 양극세포의 반응 결과와 비교되었다. 이 때 우리가 관찰할 수 있는 점은 첫째로 모델이 원하는 장소의 다른 종류의 세포들에 대한 반응을 일관성있게 제공한다는 점이다.

둘째, 주변 시각자극인 도넛형 자극에 대한 양극세포 모델(HBC) 반응이 실제 양극세포의 반응과 흡사한 데 비해, 중앙부의 자극에 대한 모델의 반응이 실제 실험의 결과보다 매우 날카로운 변이요소(transient element)를 포함하고 있다는 점이다. 이는 SC모델과 연관해서 SC모델의 날카로운 반응에서 유래된 영향이 크고 모델의 중심-주변구조(center-surround organization)의 실제와 다른 변위의 조합이 가져오는 BC모델의 공간적 미분(spatial-differentiation)이 가져오는 선대비(edge enhancement) 효과의 결과로 해석될 수가 있다. 또 그림 7에서의 모의실험 결과가 보여주듯이 Mach Band [Ratliff and Hartline, 1959]의 이차원적인 예로도 나타나 척추동물의 망막외망층에서의 중심-주변의 구조적 특성이 선대비 효과라는 기능적 효용성을 가져온다는 일반적인 가설의 확인을 모의실험 환경에서 준다.

4. 결 론

본 논문에서는 척추동물 망막 외망층에 대한 계산적 모델(computational model)이 연결주의(connectionism)적인 사고의 틀에 토대하여 구성되었으며 실제 mudpuppy 망막 외망층 신경세포의 intracellular recording들과 상응하는 시각자극 패턴에 대한 모의실험 결과가 비교 검토되었다. 본 연구에서 얻어진 결과는 다음과 같다.

1) 간단한 개별 신경세포 모델들의 다양한 연결이 구현하는 시각 자극패턴에 대한 반응은 상응하는 실제 실험결과와 대체로 흡사하다. 이는 우리의 연구 접근방법의 전반적인 타당성을 의미한다고 볼 수 있다.

2) 본 연구 접근방법이 제공하는 시간적-공간적 모의 실험 결과의 그래픽한 표현은 신경생리학적인 기존의 도구가 제공하지 못하는 양적인 반응의 결과예측을 가능케 함으로써 새로운 사고의 틀을 제공한다.

3) 기존의 세부적인 세포단위의 모델과 세포집단의 모델화 작업을 연결시켜 보다 통합적인 모델의 접근방법들을 가능케 한다.

4) 반면, 이산적인 공간(discrete space)과 이산적 시

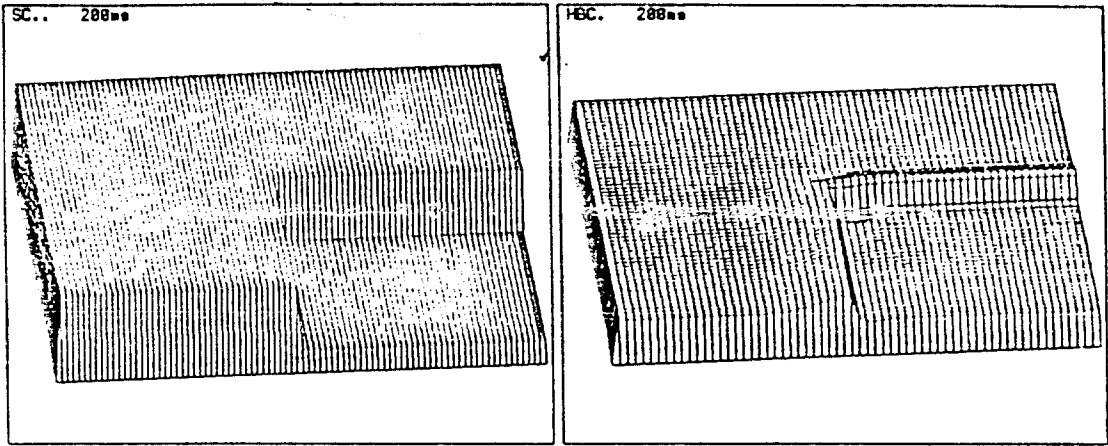


그림 7 망막의 1/4 넓이의 밝은 시각 자극을 주었을 때 감광세포 모델(SC)과 양극세포 모델(HB)의 집단 반응 모의실험 결과

간(discrete time)에 의한 접근방법은 수식의 단순화가 어려워져[an der heiden, 1980] 실제 모의실험 과정이 너무 오래걸린다는(computationally intensive) 단점을 지니고 있다. 이점은 보다 빠른 슈퍼컴퓨터등의 사용으로 어느 정도 극복될 수 있음이 이미 확인되었다 [Teeters et al., 1986].

감사의 글 : 본 연구는 1986년도 문교부 학술 연구 조성비 지원에 의하여 이루어진바 이에 감사를 드립니다. 또한, 본 연구의 기초연구를 도와주신 M. Arbib 교수님 계도 늦게나마 감사를 드립니다.

참 고 문 헌

- 1) an der Heiden, U. (1980) *Analysis of Neural Networks*. New York: Springer-Verlag.
- 2) an der Heiden, U., Roth, G. (1983) *A mathematical network model for retino-tectal prey recognition in amphibians*. In *Proceedings of the Second Workshop on Visuomotor Coordination in Frog and Toad: Models and Experiments*, Technical Report 83-19, Computer and Information Science Dept., University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts.
- 3) Baylor, D.A., Hodgkin, A.L., Lamb, T.D. (1974a) *The electrical response of turtle cones to flashes and steps of light*. *J. Physiol.*, 242:685-727.
- 4) Baylor, D.A., Hodgkin, A.L., Lamb, T.D. (1974b) *Reconstruction of the electrical responses of turtle cones to flashes and steps of light*. *J. Physiol.*, 42: 759-791.
- 5) Cajal, R. (1983) *The vertebrate retina (English translation of Cajal's La retina des vertebres, which was published in La Cellule in 1983, translated by D. Maguire and R.W. Rodieck, and included in the appendix of Rodieck's 'The vertebrate retina', 1973)*.
- 6) Carpenter, G.A., Grossberg, S. (1981) *Adaptation and transmitter gating in vertebrate photoreceptors*. *J. Theoret. Neurobiol.*, 11:1-42.
- 7) Dowling, J.E. (1979) *Information processing by local circuits: The vertebrate retina as a model system*. In F.O. Schmitt and F.G. Worden eds., *The Neurosciences: Fourth Study program*. Cambridge, Massachusetts: M.I.T. Press, pp. 163-181.
- 8) Gruesser, O.J., Gruesser-Cornehls, U. (1976) *Neurophysiology of the anuran visual system*. In R. Llinas and W. Precht eds., *Frog Neurobiology*. New York: Springer-Verlag, pp. 297-385.
- 9) Lee, Y. (1986) *A neural network model of frog retina: A discrete time-space approach*. Ph. D. Thesis, Univ. of Mass., Amherst, MA.
- 10) Miller, R.F. (1979) *The neuronal basis of ganglion-cell receptive-field organization and the physiology of amacrine cells*. In F.O. Schmitt and F.G. Worden eds., *The Neurosciences: Fourth Study Program*. Cambridge, Massachusetts: M.I.T. Press, pp. 227-245.
- 11) Naka, K.I. (1972) *The horizontal cells*. *Vision Res.*,

- 12:573-588.
- 12) Richter, J., Ullman, S. (1982) *A model for the temporal organization of X- and Y-type receptive fields in the primate retina. Biol. Cybern.*, 143:127-145.
 - 13) Rodick, R.W. (1965) *Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. Vision Res.*, 5:583-601.
 - 14) Shantz, M. (1976) *Description and classification of neuronal structure in the frog retina. Ph. D. Dissertation, California Institute of Technology, Pasadena, California.*
 - 15) Teeters, J., Lee, Y., Arbib, M.A. (1986) *Super-computer simulation of frog retina. Unpublished manuscript, University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts.*
 - 16) Werblin, F.S. (1974) *Control of retina sensitivity: II, Lateral interactions at the outer plexiform layer. J. Gen. Physiol.*, 63:62-87.