

연구마당

초파리 신경계의 리버스엔지니어링



김 안 모

한양대학교 생체공학과

✉ anmokim@hanyang.ac.kr

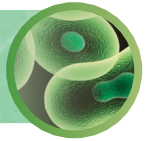
서론



“왜 초파리의 뇌를 연구하는가?” 조카부터 동료학자에게까지 수 없이 들었던, 익숙하나 쉽지 않은 질문이다. 보통 나의 대답은 이러하다. “2017년 노벨상은 초파리의 생체리듬을 연구한 과학자 세 분에게 주어졌습니다. 초파리의 생체리듬 유전자의 상동 (homolog) 유전자가 인간에게서도 발견되었듯이, 대부분의 인간 뇌기능의 기본 형태도 초파리에서 확인할 수 있습니다. 초파리 생체리듬 연구가 불면증 치료의 실마리를 제공한 것처럼, 초파리의 마이크로 신경회로를 깊이 있게 연구함으로써 인간 뇌회로에 대한 중요한 가설을 세우고 뇌 질환에 대한 실마리를 찾을 수 있을 것으로 기대합니다.” 상황에 따라서는 조금 다른 대답을 주기도 한다. “2.5 mm 길이의 초소형 로봇이 있는데, 이것이 보고, 듣고, 냄새 맡고, 이에 따라 스스로 행동을 결정해 걷고 날며, 먹이를 찾아 다니고 다른 로봇과 통신을 해낸다면 정말 대단하지 않을까요? 바로 초파리의 조그만 뇌가 그러한 일을 해냅니다. 저는 초파

리의 뇌를 연구해서 그런 인공지능의 원리를 찾고 싶습니다.” 전기공학 박사과정 초기에 신경과학으로 연구분야를 정하며 가졌던 나의 비전, 초파리 신경계의 리버스엔지니어링이다.

위의 두 대답은 사뭇 달라 보이지만, 신경학적 근본 원리 (neural principle)를 찾는다는 점에서 공통점이 있다. 차이 점은 신경학적 원리를 어디에 적용하느냐 하는 지점이다. 리버스엔지니어링 접근에서, 우리는 신경계가 근본적으로 외부 정보를 처리하여 이에 반응하는 ‘계산기’라는 점에 주목한다. 이 생물학적 계산기의 동작원리를 이해하여 새로운 패러다임의 계산 알고리즘을 만들 수 있을 것으로 기대한다. 나는 이러한 목적으로 뇌과학연구를 시작하였고, 박사과정 초기에는 신경회로의 모델링을 연구하였다. 하지만, 곧 초파리 실험에 매료되어 박사후 과정까지 후각과 시각계통의 신호처리를 연구하였다. 실험을 배우고 데이터를 얻는 과정에서 신경회로를 이해하는 과정이 얼마나 지난한 일인지 몸으로 하였다. 그래서인지 어느 시점부터는 신경과학의 공학적 적용을 얘기



하기가 매우 조심스러워졌다. 박사후 과정 막바지에 랩미팅에서 그간 맘속에 담아 두었던 '리버스엔지니어링'을 조심스레 얘기했는데, 동료 포스닥이 걱정스러운 얼굴로 "정말 그걸 할거야? (Are you really going to do that?)"라는 코멘트를 주었다. 대체적으로 뇌질환치료의 관점에서 접근하는 기존의 신경과학 패러다임에 비해 리버스엔지니어링은 상대적으로 낫설고, 그래서 더 위험요소가 큰 연구 방향으로 인식된다. 하지만, 지난 15년여간 급속도로 진행된 초파리 신경과학의 발전 속도를 감안하면, 전체 신경계의 회로도와 동작원리가 하나하나 구체적으로 밝혀질 날이 멀지 않았고, 이가 가져올 공학적 의의가 상당할 것이라 생각된다. 이에 어떻게 초파리 신경회로를 실리콘칩에서 시뮬레이션하고 공학적으로 응용할 지에 대한 논의를 시작할 좋은 시점이라 생각한다. 본 기고문에서는 먼저 리버스엔지니어링을 소개하고, 왜 초파리 신경계가 리버스엔지니어링의 좋은 대상인지를 논한다. 이어서 초파리 신경과학의 현재와 전망을 기술하고, 리버스엔지니어링을 향한 노력들을 간단히 소개한다.

리버스엔지니어링



공학에서 리버스엔지니어링은 앞선 기술을 가진 회사의 제품을 분석해서 비슷한 제품을 만들어 내는 과정을 의미한다. 자연에서 아이디어를 받아 제품을 만들어내는 모방공학도 크게 보아 리버스엔지니어링의 한 범주로 볼 수 있는데, 이러한 접근은 실제 인류의 삶을 개선하는데 큰 역할을 하였다. 레오나르도 다빈치는 새의 날개에서 영감을 받아 비행체를 디자인하였고, 아프리카 흰개미의 집을 모방하여 설계된 건물은 10%에너지로 냉방이 가능하며, 홍합을 바위에 붙게 하는 단백질은 수술 환자를 위한 생체접착제의 원리를 제공하였다. 진화를 통해 환경에 최적화된 동물의 구조와 행동은 인류에게 끊임없는 리버스엔지니어링의 대상이었다. 이 중 가장 중요하면서 동시에 복잡한 부분은 아마도 그 신경계일 것이다. 외부 자극을 신경신호로 표현하고 학습하며, 내외부 변수를 고려하여 행동을 결정하고, 이에 따라 정교한 운동프로그램을 실행하는 역할을 신경계가 담당하고, 이 모든 신경학적 '계산'은 외부 환경이 크게 변해도 흔들림없이 수행되는 특성을 보인다. 이러한 신경계의 지능(intelligence)과 적응성(adaptiveness)은 인류가 만든 기

계가 아직 따라가지 못하는 특성이다.

뇌의 구조와 동작원리를 모방하여 인공지능을 개발하려는 시도는 끊임없이 이어져왔다. 최근 알파고(AlphaGo)와 같은 심층신경망(deep neural network)에 이르러 폭발적인 가능성을 보이고 있는데, 이 기술의 기본 뼈대는 대뇌 피질 신경회로 연구에서 비롯되었다. 특히 1960년대 진행된 Hubel과 Wiesel의 시각계통 연구가 중요한 실마리를 제공하였다(6). 이들은 시각피질 뉴론이 어떤 외부자극에 반응하는지를 연구하였는데, 광수용체세포부터 시작된 영상 정보가 5단계의 신경망(광수용체세포 - bipolar 뉴론 - ganglion 뉴론 - LGN 뉴론 - V1 뉴론)을 거치며 다양한 시각패턴(edge, orientation, object, motion)에 대한 반응성을 가지게 됨을 보였다. 이 연구 결과는 계층적 인공신경망(hierarchical artificial neural network)의 개발을 낳았지만 그 당시에는 실용적 결과로 이어지지 못했다. 2000년대에 이르러 컴퓨터의 계산능력이 크게 향상되고, 인공신경망 학습에 필요한 레이블된 데이터가 축적되면서 심층신경망이 패턴인식, 얼굴인식, 음성인식등을 성공적으로 수행할 수 있음이 확인되어 실생활의 기술로 사용되기 시작했다.

하지만 눈부시게 발전하고 있는 심층신경망 기술은 아직도 실제 뇌의 성능을 뛰어 넘지 못하고 있다. 예를 들어 얼굴인식의 경우 일반인의 능력을 뛰어넘는 정확도를 보여주기도 하지만, 이미지에 잡음(눈이 오거나 비가 오는 경우)이 더해지면 에러가 커져서 인간의 패턴 인식능력보다 한참 뒤쳐지게 된다(7). 또, 심층신경망기술은 학습을 위해 엄청난 양의 데이터와 반복학습이 필요한데 이는 한번 본 얼굴을 바로 인식하고 기억하는 어린아이의 능력과 비교할 때 개선할 여지가 상당하다. 마지막으로, 심층신경망은 패턴인식에서는 기존의 컴퓨터 알고리즘을 뛰어 넘지만, 자세제어와 같은 동물의 기본 기능에서는 기존의 공학적 기술을 대체하지 못하고 있다. 이렇게 심층신경망이 넘어서지 못하는 지적 기능을 이해하고 구현하기 위해서, 그런 기능을 수행하는 생물학적 신경망을 다시 들여다 볼 필요성이 커지고 있다.

그럼 리버스엔지니어링을 위한 신경계 연구는 어떤 동물에서 시작해야 하는가? 아마도, 대상 뇌기능을 가지고 있으며 동시에 가장 작은 신경계를 가진 모델 동물이 이상적일 것이

다. 일반적으로 동물의 뇌는 뉴런이 많아질수록 더 많은 뇌기능을 수행하지만, 동시에 그 연구에 들어가는 노력과 시간도 커지게 된다. 단적인 예로 10만개의 뉴런으로 구성된 초파리의 뇌를 분석하고 이해하는데 하루가 걸린다고 하면, 860억 개 뉴런으로 구성된 사람의 뇌는, 단순하게 계산하면, 그것의 86만배 그러니까 2000여년이 걸리게 된다. 그렇다면 사람의 두뇌가 초파리에 비해 86만배의 뇌기능을 수행하는가? 물론 그렇지 않다. 몸이 커지면서 감각세포와 운동신경세포의 개수가 늘어났고, 이를 분석하고 제어하기 위해서 훨씬 더 많은 뉴런이 필요하게 되었다. 더해서 언어, 추론 등의 고차원 뇌기능을 위해 대뇌피질, 특히 전두엽이 발달되게 되었다. 하지만 이런 기능을 제외한 사람의 거의 모든 뇌기능의 기본적 형태가 초파리에서 발견 가능하고 이미 연구되고 있다 (그림 1). 더불어, 이제까지 밝혀진 초파리와 사람의 신경회로를 비교하면 그 유사성이 상당히 크다는 것을 확인할 수 있다. 예를 들어, 후각신경계의 시작점인 수용체 뉴런부터 세번째 구조(mushroom body and lateral horn vs. piriform cortex and amygdala)까지의 구성은 사람과 초파리가 거의 동일한 구조를 보이고 있으며, 그 동작원리도 유사하다고 알려져 있

다. 단지 사람의 후각신경은 400가지의 수용체 세포가 있고 초파리는 60가지가 있어 감지할 수 있는 냄새의 종류와 민감도에 차이가 있을 뿐이다. 이렇듯 사람 뇌기능의 기본 형태를 초파리가 유사한 형태로 구현하기 때문에 초파리는 신경계는 리버스엔지니어링을 위한 훌륭한 연구 대상이다.

초파리의 신경계를 리버스엔지니어링하는 과정은 크게 세 단계로 진행될 수 있다. 첫째, 대상 뇌기능을 수행하는 신경 회로를 연구한다. 이것은 신경회로의 구조(“하드웨어”)와 각각의 뉴런이 주고받는 신호(“소프트웨어”)를 이해한다는 것을 의미한다. 둘째, 연구 결과를 수학적 언어로 표현하고 모델링한다. 셋째, 수학적인 모델을 로봇의 하드웨어와 소프트웨어로 구현한다. 최근 들어 이러한 연구 방법은 신경로봇학(Neurorobotics)이라는 독립적 분야로 정립되고 있다. 대표적으로, 해마(hippocampus) 위치세포(place cell)의 동작원리를 이용하여 공간을 기억하는 로봇, 기저핵(basal ganglia)의 구조에 기반하여 행동을 선택하는 로봇, 그리고 척수의 신경회로에 기반하여 이동하는 도롱뇽 로봇들이 좋은 예이다(8). 이러한 연구들은 1차적으로 신경회로 알고리

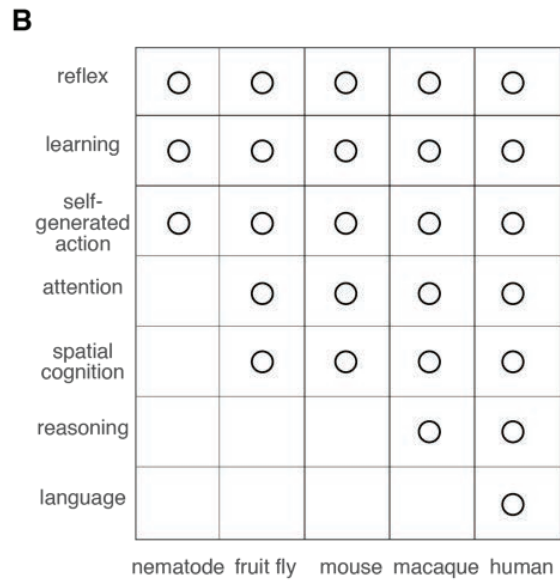
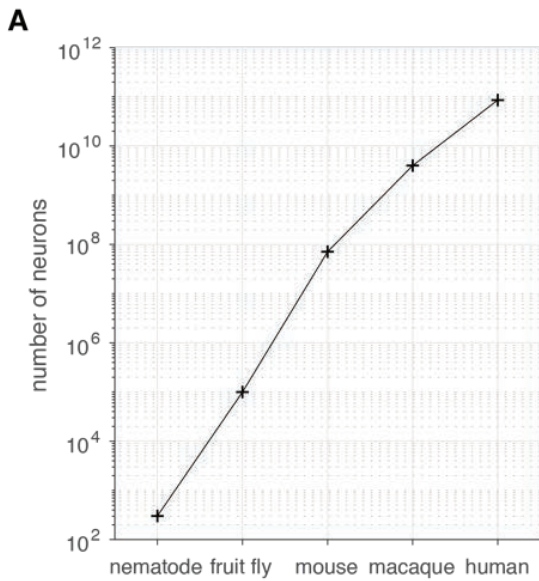
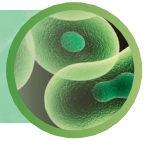


그림 1. 뇌과학의 대표적 동물 비교. (A) 신경세포의 개수는 초파리와 사람간 약 100만배 차이가 난다. (B) 각각의 동물에서 연구가능한 뇌기능의 비교. 논증, 언어와 같은 고차원 뇌기능을 제외한 사람의 거의 모든 뇌기능의 기본형태가 초파리에서 연구 가능하다. 테이블에서 동그라미는 각 동물에서 해당 뇌기능에 관련된 연구 논문이 보고된 경우를 의미한다.



즘을 빌려 동작하는 로봇을 구현하지만, 이에 더해 이 로봇을 테스트베드로 사용하면 모방의 대상인 신경회로에 대한 예비실험을 진행할 수 있다는 장점이 있다(9).

초파리 신경과학



2000년대에 들어 초파리 신경과학이 더욱 주목을 받는 데 크게 두 가지 이유가 있다. 앞에서 기술했듯이 십만개의 뉴런으로 사람이 가진 많은 뇌기능의 기본형태를 구현한다는 데 첫번째 이유가 있다. 다음으로 중요한 이유는 초파리 신경과학을 위해 개발된 다양한 유전학적 도구에 있다. 유전학 모델동물로서 축적된 지식에 기반한 유전학적 도구들은 다른 어떤 동물보다 고도화 되어, 이를 이용하여 개개의 신경세포와 뇌기능의 인과관계를 밝히는 것이 가능하다.

토마스 모건(Thomas H Morgan)이 초파리 연구로 유전학의 토대를 마련한 이후, 초파리는 생물학에서 가장 중요한 모델 동물 중 하나가 되었다. 축적된 유전학 지식을 바탕으로 시모어 벤저(Seymour Benzer)는 1960년대에 유전자와 행동의 관계에 대한 연구를 시작하였는데, 이는 2017년에 초파리 생체시계를 연구하는 학자들에게 주어진 노벨상으로 그 가치를 인정받았다. 이러한 행동유전학 (behavioral genetics) 연구는 유전자와 일부 행동간의 인과적 관계를 정립하였지만, 다수의 유전인자들이 복잡하게 작용하는 대부분의 뇌기능의 동작원리를 설명하는데 까지 미치지 못했다. 이것은 대부분 뇌기능이 하나의 유전인자에 의해 (monogenically) 결정되기 보다는, 신경회로의 연결 구성이나 각각의 신경세포내의 분자적 구성(예: 신경전달물질)의 미세한 변화에 따라 결정되기 때문이다. 예를 들어, 대뇌피질의 피라미드뉴런의 경우 완전히 동일한 분자구성을 가지고 있다 하더라도, 그것이 시각계통에 위치하느냐 또는 운동계통에 속하느냐에 따라 전혀 다른 기능을 수행하게 되는 것이다. 이것이 유전학만을 이용한 신경계 연구의 근본적 한계이고, 이를 넘어서기 위하여 뇌기능을 실질적으로 구현하는 신경회로와 행동의 관계를 규명하는 연구가 반드시 필요하다.

이에 초파리 뇌과학자들은 신경회로와 행동간의 인과 관계를 밝히기 위한 유전적 도구를 개발하였는데, 이의 시작

은 1999년에 발견된 초파리 후각수용체 유전자다(10). 각각의 후각신경세포에 발현되는 수용체 단백질의 프로모터를 이용하면 특정 신경세포에 실험자가 원하는 단백질을 심어주는 것이 가능하고, 이를 통해 특정 신경세포를 조작하는 것이 가능해진다 (그림 2A). 예를 들어, 에틸아세테이트를 감지하는 초파리의 Or59b 수용체 세포에 빛에 활성화되는 채널로돕신 (Channelrhodopsin) 단백질을 발현시키고, 해당하는 스펙트럼의 빛을 주면 초파리는 에틸아세테이트 냄새를 맡은 듯이 행동하게 되는 것이다. 반대로 높은 온도에서 신경전달을 막아주는 Shibire^{ts}라는 단백질을 발현시키면 초파리는 고온에서 에틸아세테이트 냄새를 맡지 못하게 된다.

하지만 외부 자극에 직접 반응하는 수용체 세포들과 달리, 이 정보를 처리하고 행동에 연결하는 연결뉴런(interneuron)의 경우 이와 연결된 특정 유전인자를 발견하기가 대부분의 경우 불가능하다. 이에 초파리 유전체의 임의 위치에 효모의 전사인자인 GAL4를 넣어주고, 이 위치가 특정 인핸서 (enhancer)와 우연히 연결된 경우 GAL4가 (그리고 이에 연결된 단백질이) 그 세포들에 발현되는 방식을 사용하였다 (그림 2). 2000년대에 들어서 여러 그룹들이 이러한 방식으로 “드라이버 라인”을 대량으로 만드는 작업을 시작하였고, 이를 통한 신경회로 연구가 다수 발표되었다(11). 한 발 나아가서, 자넬리아 연구캠퍼스(Janelia Research Campus)를 중심으로 각각의 드라이버라인에 발현되는 신경세포의 개수를 획기적으로 줄이는 연구가 진행되었다(12). 이에 현재는 이렇게 소수의 특정 신경세포를 ‘드라이브’하는 만여개 GAL4 라인의 이미지 데이터베이스가 구축되어 있으며, 이를 손쉽게 검색하고 주문하여 신속히 실험을 진행 할 수 있는 기반 환경이 갖춰져있다. 이러한 유전학적 도구를 이용하면 행동하는 초파리에서 특정 신경세포를 가역적으로 활성화, 억제하는 것이 가능하다.

이에 더해, 현미경 아래 초파리의 머리를 고정시키고, 이 도구들을 사용하여 전기생리학이나 칼슘이미징 등의 기술로 특정 신경세포 활동의 실시간 측정이 가능하다. 최근까지, 초파리의 작은 크기는 상대적으로 신호 측정에 걸림돌로 작용해 왔는데, 최근 들어 현미경 아래서 비행 또는 보행하는 초파리의 행동에 맞추어 가상현실 디스플레이를 구성하고 실험을 진행할 수 있게 되었다 (13,14).

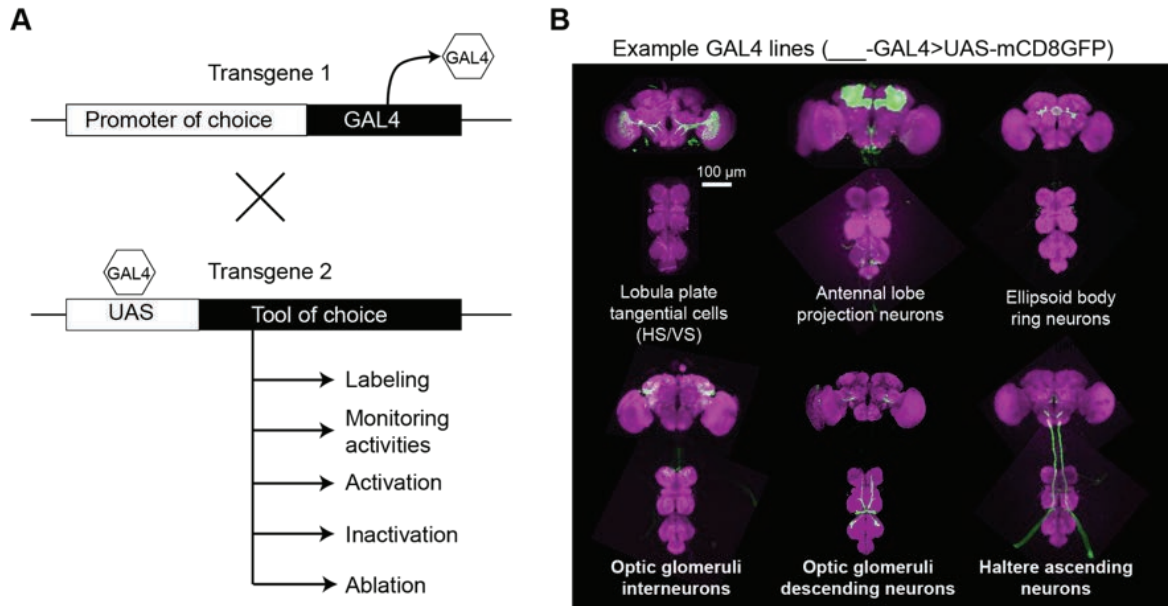


그림 2. GAL4/UAS 시스템 (A) GAL4/UAS 시스템의 동작 원리 모식도, (B) 샘플 GAL4 드라이버 라인의 신경계 이미지 (좌측상단에서 시계방향: VT058487-GAL4, R17F02-GAL4, R73A06-GAL4, R74B09-GAL4, R75D06-GAL4, R76F12-GAL4). 자홍색은 시냅스를 염색한 부분이고, 초록색은 GAL4에 의해 발현된 초록형광물질이다.

마지막으로, 초파리 신경계의 시냅스 수준의 커넥톰(connectome)을 밝히려는 시도 또한 진행되고 있다. 대표적으로, 2013년에 전자현미경 이미징 데이터에 기반한 379 뉴론의 초기시각영역(medulla) 커넥톰이 구성되었다(15). 이를 통해 움직임감지와 관련된 새로운 뉴론타입이 밝혀졌는데, 이는 수 십년간 규명되지 못했던 시각 움직임감지 회로(elementary motion detector)가 빠른 속도로 규명되는 결정적 계기가 되었다. 2017년에는 초파리의 전체 신경계의 전자현미경 이미징 데이터(가로 세로 4 nm, 깊이 20 nm 해상도)가 일반에 공개되었고, 현재 여러 그룹에서 이 데이터를 분석중이다 (16). 특히, 최신 심층신경망을 사용하여 이를 컴퓨터로 자동 분석하려는 시도가 진행중에 있어서, 앞으로 4-5년 내에 초파리 전체 신경계에 대한 커넥톰이 완성될 수 있을 것으로 기대된다.

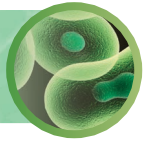
이러한 다양한 접근 방법을 통한 초파리 신경계 연구는 특히 감각 계통 연구가 주를 이뤘는데, 후각부터 시작해서 시각, 미각, 온도감각, 촉각까지 수용체세포로부터 2-5시냅스 깊이 까지 회로가 구체적으로 밝혀진 상태이다(4,5). 최근에는 날개

와 다리를 시작으로 운동계통에 대한 연구도 이어지고 있으며, 특히 중추신경계의 의사결정을 운동신경에 전달하는 하향뉴론(descending neurons)의 구조와 기능이 집중적으로 밝혀졌다(3,17). 더불어 감각계통과 운동계통 사이에 위치해서 내부상태변수를 반영하여 의사결정을 책임지는 '중간계통'에 대한 연구도 활발히 진행되고 있다(1,2,18). 예를 들어, 학습, 기억, 자발행동, 원심성 복사(efference copy), 행동선택, 비행/보행시 공간인지(spatial navigation) 등의 뇌기능이 대표적이다.

맺음말



초파리 신경과학은 빠른 속도로 발전하고 있다. 커넥톰연구와 신경신호의 실시간 측정기술이 합쳐져 신경회로의 '하드웨어'와 '소프트웨어'가 모두 규명되고 있고, 동시에 유전학을 이용한 행동실험이 합쳐져 신경회로와 행동의 인과 관계가 밝혀지고 있다. 이러한 신경학 연구를 통해 우리는 '신경학적 근본 원리(neural principles)'를 찾고, 이를 통해 기존의 방법으로 해결이 어려운 공학적 문제에 대한 해답을 제시



할 수 있기를 기대한다. 이러한 리버스엔지니어링 접근을 위해서, 실험연구의 결과는 반드시 수학적 모델의 정립으로 이어져야 한다. 초파리 신경과학의 경우 실험결과에 기반하여 신경세포 단위의 수학적 모델을 세우려는 연구가 일부 시작되었다.(19,20). 특히, 초파리 신경계 전체의 모델을 정립하려는 Neurokernel과 같은 오픈소스 프로젝트의 출현이 주목을 받고 있지만 (21), 더 많은 연구투자가 필요한 실정이다. 마지막으로, 수학적 모델이 완성되면, 이를 실제 하드웨어와 소프트웨어를 가진 기계로 구현하여, 그 모델을 실증하는 작업이 필요하다. 종합하면, 신경과학에서 모델링 그리고 이를 자율로봇으로 구현하는 연구를 통해서 초파리가 보이는 다양한 뇌기능의 근본 동작원리를 밝히고, 이를 통해 새로운 인공지능 패러다임을 제시할 수 있기를 기대한다.

참고자료

- Kim, A. J., Fenk, L. M., Lyu, C. & Maimon, G. Quantitative predictions orchestrate visual signaling in *Drosophila*. *Cell* 168, 280–294.e12 (2017).
- Kim, A. J., Fitzgerald, J. K. & Maimon, G. Cellular evidence for efference copy in *Drosophila* visuomotor processing. *Nat Neurosci* 18, 1247–1255 (2015).
- Kim, A. J. Descending Neurons in *Drosophila*: Bridging the Gap between Vision and Action. *J Neurosci* 37, 3738–3740 (2017).
- Kim, A. J., Lazar, A. A. & Slutskiy, Y. B. Projection neurons in *Drosophila* antennal lobes signal the acceleration of odor concentrations. *Elife* 4, 1474 (2015).
- Kim, A. J., Lazar, A. A. & Slutskiy, Y. B. System identification of *Drosophila* olfactory sensory neurons. *J Comput Neurosci* 30, 143–161 (2011).
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)* 160, 106–154 (1962).
- Geirhos, R. et al. Comparing deep neural networks against humans: object recognition when the signal gets weaker. *arXiv 1706.06969* (2017).
- Floreano, D., Ijspeert, A. J. & Schaal, S. Robotics and neuroscience. *Curr Biol* 24, R910–R920 (2014).
- Fleischer, J. G., Gally, J. A., Edelman, G. M. & Krichmar, J. L. Retrospective and prospective responses arising in a modeled hippocampus during maze navigation by a brain-based device. *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 3556–3561 (2007).
- Vosshall, L. B., Amrein, H., Morozov, P. S., Rzhetsky, A. & Axel, R. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell* 96, 725–736 (1999).
- Bhandawat, V., Olsen, S. R., Gouwens, N. W., Schlieff, M. L. & Wilson, R. I. Sensory processing in the *Drosophila* antennal lobe increases reliability and separability of ensemble odor representations. *Nat Neurosci* 10, 1474–1482 (2007).
- Pfeiffer, B. D. et al. Tools for neuroanatomy and neurogenetics in *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci USA* 105, 9715–9720 (2008).
- Maimon, G., Straw, A. D. & Dickinson, M. H. Active flight increases the gain of visual motion processing in *Drosophila*. *Nat Neurosci* 13, 393–399 (2010).
- Seelig, J. D. & Jayaraman, V. Feature detection and orientation tuning in the *Drosophila* central complex. *Nature* 503, 262–266 (2013).
- Takemura, S.-Y. et al. A visual motion detection circuit suggested by *Drosophila* connectomics. *500*, 175–181 (2013).
- Zheng, Z. et al. A Complete Electron Microscopy Volume of the Brain of Adult *Drosophila melanogaster*. *Cell* 174, 730–743.e22 (2018).
- Namiki, S., Dickinson, M. H., Wong, A. M., Korff, W. & Card, G. M. The functional organization of descending sensory-motor pathways in *Drosophila*. *Elife* 7, e10806 (2018).
- Green, J. et al. A neural circuit architecture for angular integration in *Drosophila*. *Nature* 546, 101–106 (2017).
- Arena, P. et al. Modeling the insect mushroom bodies: Application to a delayed match-to-sample task. *Neural Networks* 41, 202–211 (2013).
- Tschopp, F. D., Reiser, M. B. & Turaga, S. C. A Connectome Based Hexagonal Lattice Convolutional Network Model of the *Drosophila* Visual System. *arXiv 1806.04793* (2018). doi:10.25088/complex systems.24.3.235
- Givon, L. E. & Lazar, A. A. Neurokernel: An Open Source Platform for Emulating the Fruit Fly Brain. *PLoS ONE* 11, e0146581 (2016).

저자약력

김 안 모

2018 – 현재 한양대학교 생체공학과, 조교수
 2011 – 2017 Rockefeller University, 박사후 연구원
 2003 – 2010 Columbia University, 전기공학 박사
 2000 – 2002 서울대학교, 전기공학 석사
 1993 – 1999 성균관대학교, 전자공학 학사