

디폴트 모드 연결망의 기억 부호화 및 공고화 신호 분석

탁 경 진¹⁾ 이 홍 미²⁾ 이 도 준^{1)*}

¹⁾연세대학교 심리학과

²⁾New York University, Department of Psychology

본 연구는 후속 기억 패러다임과 휴지기 기능적 연결성 분석을 통해 기억 생성에 관여하는 디폴트 모드 연결망의 신호를 분석하였다. 참가자들은 기능적 자기 공명 영상(functional magnetic resonance imaging, fMRI)을 촬영하는 동안 다수의 장면과 얼굴 사진들을 학습하였고 뇌 영상 촬영이 종료된 후에는 재인 검사를 수행하였다. 디폴트 모드 연결망(default mode networks, DMN)을 정의하고 휴지기 기능적 연결성의 변화를 추적하기 위해 학습 단계 전후에는 휴지기 영상을 촬영하였다. 재인 검사 결과를 바탕으로 학습 단계의 기능 영상을 사진이 기억된 시행과 망각된 시행으로 분류하여 비교하였다. 이를 통해 두 가지 주요 결과를 얻었다. 첫째, DMN의 하위 영역들은 나중에 기억된 자극보다 망각된 자극을 학습하는 동안 더 많이 활성화되었다. 특히 이러한 후속 망각(subsequent forgetting, SF) 효과는 우반구 각회(angular gyrus)에서 가장 두드러지게 나타났다. 둘째, 학습후 휴지기 영상에서 해마와 해마방장소 영역의 기능적 연결성이 증가한 참가자일수록 후속 재인 검사에서 장면 사진을 더 정확하게 기억하였다. 본 연구는 디폴트 모드 연결망의 기억 부호화 및 공고화 기능을 하위 영역 별로 상세하게 밝혔다. 이러한 결과는 기억의 생성 과정을 이해하기 위해 연결망 수준의 접근이 필요하다는 점을 시사한다.

주제어 : 부호화, 공고화, 디폴트 모드 연결망, 휴지기 기능적 연결성, 후속 기억 패러다임

* 본 연구는 2012년도 정부(교육과학기술부)의 재원으로 한국연구재단 뇌과학원천기술 개발사업의 지원을 받아 수행되었음(NRF-2010-0018949).

† 교신저자 : 이도준, (120-749) 서울 서대문구 연세로 50, Tel : 02-2123-2438, E-mail: dojoon.yi@yonsei.ac.kr

기억이 없는 삶을 상상하기는 쉽지 않다. 우리가 경험하는 대부분의 사고와 행동 방식이 과거의 흔적에 크게 의존하기 때문이다. 그러나 그 중요성에도 불구하고 기억이 생겨나는 원리나 기억의 성공과 실패를 결정짓는 요인에 대한 이해는 아직 많이 부족하다. 기억되는 정보와 망각되는 정보는 어떻게 다른가? 기억할 때와 망각할 때 뇌신경 활동은 어떠한가? fMRI 기법은 이러한 궁금증을 정상인의 대뇌 신경 활동 수준에서 해결하는 데 유용하다. 특히 이 기법과 결합한 후속 기억 패러다임(subsequent memory paradigm)은 기억 형성 과정에 관여하는 신경 회로를 관찰하기 위해 널리 활용되어 왔다(Brewer, Zhao, Desmond, Glover, & Gabrieli, 1998; Wagner et al., 1998).

후속 기억 패러다임은 학습 단계와 검사 단계로 구성된다. 대개 학습 단계는 뇌 영상 스캐너 안에서 실시하고 검사 단계는 스캐너 밖에서 실시한다. 학습 단계에서는 단어나 그림 같은 다수의 기억 항목들을 참가자에게 노출시킨다. 학습 단계에서 획득한 뇌 영상 자료는 나중에 검사 단계의 결과에 따라 분류한다. ‘나중에 기억된’ 항목이 유발한 신경 신호로부터 ‘나중에 기억되지 않은’ 항목이 유발한 신경 신호를 빼면 성공적인 기억 부호화를 뒷받침하는 신경 신호를 찾아낼 수 있다. 이러한 신호를 ‘후속 기억 효과(subsequent memory effect; 이하 SM 효과)’라고 한다. 개별 시행들을 기억 여부에 따라 분류하려면 학습 단계의 뇌 영상을 사건 관련 설계(event-related design)로 분석할 수 있어야 한다. 그 첫 사례로서 Wagner 등(1998)의 연구를 들 수 있다. 이 연구에서 참가자들은 스캐너 안에 있는 동안 화

면에 제시되는 일련의 단어들을 추상적인 의미의 단어와 구체적인 의미의 단어로 구분하였다. 뇌 영상 분석 결과, 나중에 망각된 단어들에 비해 기억된 단어들은 학습 단계에서 좌반구의 하전두피질(inferior frontal cortex)와 해마 방피질(parahippocampal cortex, PHC) 및 방추회(fusiform gyrus, FG)에서 높은 신경 신호를 유발하였다. 이러한 결과는 좌반구의 전전두피질(prefrontal cortex)과 내측두엽(medial temporal lobe, MTL)이 단어의 의미를 의식적으로 기억하는 데 관여하고 있음을 의미한다(Wagner et al., 1998).

후속 기억 패러다임의 장점은 기억 항목의 종류와 학습 방식, 후속 검사 방법을 달리함으로써 다양한 유형의 기억 부호화 과정을 검토할 수 있다는 것이다. 예를 들어, 단일 항목에 관한 기억을 두 항목 간 연합 기억과 비교함으로써 관계 정보를 부호화 하는 해마 기능을 검증하거나(Jackson & Schacter, 2004; Staresina & Davachi, 2009), 학습 단계에서 측정한 반복 점화와 후속 재인 기억의 관계를 비교함으로써 암묵 기억과 외현 기억의 관계를 비교하는 것이 가능하다(Turk-Browne, Yi, & Chun, 2006; Wagner, Maril, & Schacter, 2000). 이러한 확장성을 바탕으로 수많은 실험들이 후속 기억 패러다임을 사용한 결과, 다양한 유형의 기억 부호화에 공통적으로 관여하는 신경 회로들이 점차 드러나고 있다. 이러한 신경 회로들은 역할에 따라 세 가지 범주로 구분될 수 있다(Kim, 2011; Uncapher & Wagner, 2009). 첫 번째 범주에는 감각 정보를 내적 표상으로 전환하는 전전두피질과 방추회가 해당 되고(Paller & Wagner, 2002), 두 번째 범주에는

내적 표상을 지속적인 기억 흔적으로 공고화하는 내측두엽이 속한다(Shrager, Kirwan, & Squire, 2008). 세 번째 범주에는 제약된 심적 자원을 집중하여 선택적인 부호화를 도모하는 전두정 연결망(frontoparietal networks)이 포함된다(Cabeza, Ciaramelli, Olson, & Moscovitch, 2008).

흥미롭게도 선행 연구들은 나중에 정확히 기억된 항목을 학습할 때 오히려 활성화가 줄어드는 영역들도 보고하였다(Daselaar, Prince, & Cabeza, 2004; de Chastelaine & Rugg, 2014; Maillet & Rajah, 2014; S. L. Miller et al., 2008; Otten & Rugg, 2001; Shrager et al., 2008; Turk-Browne et al., 2006). 이러한 부적 SM 효과 또는 후속 망각 효과(subsequent forgetting effect, 이하 SF 효과)는 전두엽 외측, 후대상 피질(posterior cingulate cortex, PCC)과 설부(precuneus, PCu), 그리고 각회(angular gyrus, ANG)에서 주로 관찰되는데, 이 영역들은 대체로 디폴트 모드 연결망(default mode networks, 이하 DMN)에 속한다.¹⁾ DMN은 참가자가 멍하게 공상에 빠지거나 일화적인 상상을 할 때처럼 외부 자극과 상관없는 사고(stimulus-independent thoughts)를 할 때 높은 수준의 신경 활동을 보인다(Buckner & Carroll, 2007;

Mason et al., 2007; Raichle et al., 2001). 우리가 만약 매순간 제한된 양의 심적 자원만을 사용할 수 있다면 불필요한 사고를 억제하여 기억 항목 처리에 집중할수록 좋은 기억을 얻게 될 것이다. 반대로 DMN이 활성화되어 자원을 낭비하게 된다면 기억 항목을 정확히 부호화하기 어려워질 것이다.

DMN이 기억 형성 과정에서 담당하는 역할을 이해하려면 더 많은 경험적인 자료가 필요하다. 아직 DMN과 SM 및 SF 효과의 관계가 충분히 상세화되지 않았기 때문이다. DMN은 넓은 영역에 걸쳐 분포되어 있고 매우 다양한 정신 과정에 참여한다(Buckner & Carroll, 2007; Spreng, Mar, & Kim, 2009; Whitfield-Gabrieli & Ford, 2012). 따라서 SF 효과를 보이는 영역들과 DMN이 비슷하게 분포한다는 사실만으로는 알 수 있는 바가 많지 않다(Maillet & Rajah, 2014). DMN 하위 영역들이 끌고루 SF 효과에 관여할 가능성도 있고, 일부 영역이 상대적으로 더 중요한 역할을 담당할 가능성도 있다. 게다가 선행 연구들은 대부분 단어를 기억 항목으로 사용해왔다(이에 관한 개관으로 Kim, 2011). 각회가 주요 언어 중추라는 점을 감안할 때, 선행 연구들의 발견이 주로 언어 및 의미적 정보처리에 해당되는 결과일 가능성이 여전히 남아있다(Binder et al., 1997; Jung-Beeman, 2005).

이에 본 연구는 장면 및 얼굴 사진을 기억 항목으로 제시하고 휴지기(resting-state) 영상으로부터 DMN을 정의하여 후속 기억 효과를 검토하였다. 우선 본 연구는 학습 단계 전에 휴지기 영상을 촬영하고, 휴지기 영상 신호에 내재된 기능적 연결성(functional connectivity)을

1) 본 연구에서 각회는 ‘측두정접합부(temporoparietal junction, TPJ)’로 알려진 영역과 겹친다. 각회는 위쪽으로 하두정소엽(intraparietal lobule, IPL)과 접하고 앞쪽으로 연상회(supramarginal gyrus, SMG)와 접한다. 상대적으로 측두정접합부의 위치는 분명하지 않다. 연구자에 따라 측두정접합부를 각회 및 연상회의 일부로 보기도 하고 독립적인 영역으로 보기도 한다. 따라서 본 연구에서는 가능한 한 측두정접합부라는 명칭의 사용을 지양하였다(종합 논의 참조).

분석하여 DMN의 하위 영역들을 정의하였다. 이 하위 영역들을 중심으로 가설 주도적 관심 영역 분석(region-of-interest analysis)을 실시함으로써 탐색적 전체 뇌 분석(whole-brain analysis)에 의존한 선행 연구들의 결과를 보완하였다. 또한 본 연구는 외부 자극과 과제 처리에 관여하는 인지 조절 연결망(cognitive control networks, 이하 CCN)을 휴지기 영상으로부터 도출하여 DMN과 비교하였다(Cole & Schneider, 2007; Niendam et al., 2012; Sridharan, Levitin, & Menon, 2008). CCN과 DMN은 제한된 자원을 두고 서로 경쟁한다고 알려져 있다(Anticevic et al., 2012; Fox et al., 2005). 만약 DMN이 SF 효과를 주도한다면, CCN에 속하는 뇌 영역들은 SF 효과를 보이지 않을 것이다. 마지막으로, 본 연구는 단어 대신 장면과 얼굴 자극을 기억 항목으로 사용함으로써 선행 연구들의 결과가 비언어적인 조건으로 일반화될 수 있는지 검토하였다. 또한 장면과 얼굴에 각각 선택적으로 반응하는 시각 영역들을 관심 영역으로 설정하여 통계적인 검증력을 높이고자 하였다. 더 나아가, 학습 직후에 추가로 촬영한 휴지기 영상에서 장면 및 얼굴 관심 영역과 휴지기 관심 영역들의 시계열 상관을 분석하여 기억을 공고화하는 과정에서 발생하는 기능적 연결성의 변화를 추적하였다(Tambini, Ketz, & Davachi, 2010).

방 법

참가자. 연세대학교와 고려대학교의 온라인 학생 커뮤니티에서 20명의 건강한 참가자들을 모집하였다(여자 6명, 평균 연령 22.7세). 이들

은 모두 오른손잡이였고 교정 혹은 나안 시력이 정상이었다. 참가자들은 실험 참여 전에 MRI 작동 원리와 안전 수칙에 관해 설명을 듣고 참가 동의서에 서명하였으며, 실험 종료 후에는 소정의 참가비를 받았다.

도구 및 자극. 이미지 검색 엔진과 온라인 데이터베이스를 통해 수집한 128개의 장면 사진과 128개의 얼굴 사진을 기억 항목으로 사용하였다. 장면 사진은 다양한 건축물의 내부 및 외부 장면과 자연 풍경이었으며, 실내와 실외 장면이 각각 절반을 차지하였다. 얼굴 사진은 다양한 인종과 연령의 인물들로 구성되었으며, 절반은 남성이고 나머지 절반은 여성이었다. 모든 사진들은 흰색으로서 회색 배경 화면의 중앙에 제시되었다. 크기는 가로와 세로 각각 15°였다. 학습 단계에서는 기억 항목이 제시된 후에 왼쪽이나 오른쪽을 가리키는 화살표('<' 또는 '>')가 화면 중앙에 제시되었다(그림 1). 화살표의 크기는 가로와 세로 각각 1.1°였고 색상은 짙은 회색이었다. 응시 점은 지름 .5°의 검은 테두리를 가진 흰 원이었다. 검사 단계에서는 기억 항목 아래에 4점 척도가 함께 제시되었다. 4점 척도에서 1점과 4점 아래에는 각각 'Sure New'와 'Sure Old'가 적혀있었다. 스캐너 안에서는 고글을 통해 모든 실험 자극을 제시하였고 버튼 박스를 통해 참가자들의 반응을 수집하였다. 스캐너 밖에서는 휴대용 컴퓨터로 자극을 제시하고 반응을 수집하였다. 전체 실험의 자극 제시 및 반응 수집은 MATLAB과 Psychophysics Toolbox 3으로 작성된 스크립트로 제어하였다(Brainard, 1997).

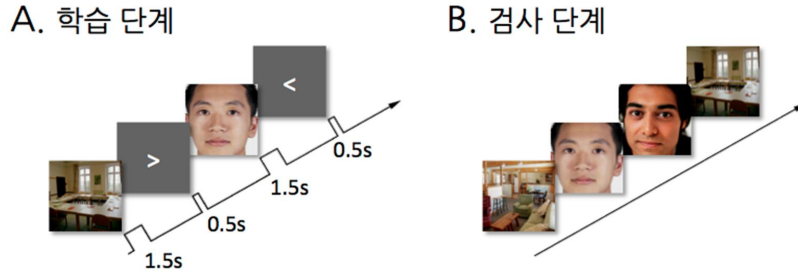


그림 1. 실험 절차. 학습 단계에 제시된 장면 사진과 얼굴 사진은 검사 단계에서 새로운 사진들과 함께 다시 제시되었다.

실험 절차. 참가자들은 뇌 영상 촬영실에 입장하기 전에 학습 단계의 네 시행을 미리 연습하였다. 과제가 비교적 간단하여 적은 수의 시행만으로도 본 실험의 절차를 충분히 숙지할 수 있었다. 연습 시행에서 사용된 각각 두 개씩의 장면 및 얼굴 사진은 이후 어떤 단계에서도 다시 사용되지 않았다. 연습 시행 후, 참가자들은 뇌 영상 촬영실에 입장하여 스캐너 안에 누운 후 고글, 버튼 박스 및 안전장치의 기능을 숙지하였다. 준비 영상 촬영이 끝나면 학습전 휴지기, 학습, 학습후 휴지기 단계의 기능 영상을 순서대로 촬영한 후, 고해상도 구조 영상을 촬영하였다. 모든 촬영이 끝나면, 참가자들은 옆방으로 이동하여 기억 검사를 수행하였다. 각 단계는 구체적으로 다음과 같이 진행되었다.

학습전 휴지기 단계. 첫 번째 기능 영상으로서 휴지기 영상을 6분 간 얻었다. 화면에는 회색 배경에 응시점만 제시되었다. 참가자들은 눈을 뜬 상태로 휴식을 취하되 특정 대상을 체계적으로 사고하거나 의식하지 않도록 지시받았다. 촬영 시간 부족으로 인해 두 명

의 참가자는 학습전 휴지기 촬영을 생략하였다.

학습 단계. 총 여섯 회기(각 5분 54초)의 학습 단계를 진행하는 동안 두 번째 기능 영상을 촬영하였다. 한 회기는 29개 시행으로 구성되었다. 각 시행은 1.5초 간 장면 사진이나 얼굴 사진이 제시되면서 시작되었다(그림 1A). 사진이 사라지고 나면 4.5초 간 응시점이 제시된 후, 화살표가 0.5초 간 제시되고 다시 응시점이 출현하였다. 참가자들은 장면이나 얼굴 사진이 제시되었을 때는 아무 반응을 할 필요 없이 사진을 주의 깊게 관찰하였고, 화살표가 제시될 때마다 화살표가 가리키는 방향에 해당하는 버튼을 눌렀다. 한 시행의 길이는 총 12초였다. 다음 시행이 시작되기 0.8초 전에는 응시점이 0.4초 간 사라졌다가 다시 출현함으로써 새로운 시행의 시작을 알렸다. 각 회기의 첫 번째 시행에서는 사진 자극이 제시되지 않았다. 나머지 28개 시행에서는 동일한 범주가 3회 이상 연달아 출현하지 않는 제약 하에서 서로 다른 14개의 장면 사진과 14개의 얼굴 사진이 무작위 순서로 제시되

었다. 참가자들은 학습 단계에서 총 84개의 얼굴과 84개의 장면을 관찰하였다.

학습후 휴지기 단계. 세 번째이자 마지막 기능 영상으로서 6분 간 휴지기 영상을 다시 획득하였다. 모든 참가자들이 촬영에 임하였고, 방법과 절차는 학습전 휴지기 촬영과 같았다.

검사 단계. 모든 촬영이 종료되면 참가자는 별도의 검사실로 이동하여 기억 검사를 수행하였다. 사전에 기억 검사에 관한 예고는 없었다. 학습 단계 종료 후 검사 단계가 시작되기까지 걸린 시간은 약 15분이었다. 참가자들은 각 시행마다 화면 중앙에 제시된 장면이나 얼굴 사진을 보고, 그 사진을 학습 단계에서 보았는지 판단하였다(그림 1B). 사진 아래에는 4점 척도가 함께 제시되었다. 각 시행에서 참가자들은 사진을 본 적이 없다고 확신하면 1점, 덜 확신하면 2점, 사진을 본 적이 있다고 덜 확신하면 3점, 확신하면 4점에 해당하는 버튼을 눌렀다. 사진 자극은 참가자가 반응을 할 때까지 계속 화면에 남아있었고, 반응 후에는 700ms 동안 응시점이 제시된 후에 새로운 시행이 시작되었다. 기억 검사에서는 총 126개의 장면과 126개의 얼굴 사진들이 제시되었다(총 252시행). 이 중, 84개 장면 사진들과 84개 얼굴 사진들은 학습 단계에서 제시된 적이 있었고 나머지는 처음 출현한 사진 자극들이었다. 모든 사진 자극은 무작위 순서로 한 번씩 제시되었다.

fMRI 획득. 고려대학교 뇌영상센터의

Siemens MAGNETOM Trio 3.0 Tesla MRI 스캐너를 사용하였다. 구조 영상으로 1 x 1 x 1mm의 T1-weighted 영상을 촬영하였고, 기능 영상으로서 경사자장 에코 시퀀스(gradient echo sequence)를 이용하여 2000ms TR, 30ms TE, 전위각(flip angle) 90°, 영상 영역(field of view) 240 x 240mm, 행렬 크기(matrix size) 80 x 80, 부피소 크기(voxel size) 3 x 3 x 4mm의 영상을 촬영하였다. 학습 단계에서는 회기 당 177개의 삼차원 기능 영상을 촬영하였고, 휴지기 촬영 단계에서는 각각 180개의 영상을 촬영하였다. 개별 영상 볼륨은 대뇌 피질 전체를 포함하는 36장의 절편으로 구성되었다. 고해상도 구조 영상은 모든 기능 영상 촬영이 종료된 후 촬영하였다.

fMRI 분석. Statistical Parametric Mapping 소프트웨어(SPM8, Wellcome Department of Cognitive Neurology, London UK)를 이용하여 뇌 영상을 분석하였다.

전처리. 먼저 각 기능 영상 내 절편 간 획득 시간차를 보정한 후(slice timing correction), 머리 움직임에 기인한 효과를 제거하였다(motion correction). 그 다음, 고해상도 구조 영상을 기능 영상에 정합하고(coregistration), Montreal Neurological Institute(MNI) 좌표 체계에 표준화하였다(normalization). 이어서 구조 영상을 표준화하는 과정에서 도출된 매개변수들을 활용하여 기능 영상을 표준화하였다. 표준화된 구조 영상과 기능 영상을 각각 1 x 1 x 1mm와 3 x 3 x 3mm의 부피소 크기로 재편하였다(reslicing).

휴지기 단계 영상 분석. REST 툴박스(Song et al., 2011)를 사용하여 휴지기 기능 영상을 분석하였다. CCN과 DMN을 정의하기 위한 준비 단계로서 먼저 두 벌의 휴지기 영상으로부터 시계열 잡신호를 제거하였다. 선형적 추세를 제거하고, 0.009Hz보다 낮거나 0.08Hz보다 높은 시계열 신호를 제거하였다(Cordes et al., 2001). 전체 대뇌 영역 및 백질과 뇌실의 평균 시계열 신호, 그리고 전처리 과정에서 도출된 여섯 개의 움직임 매개변수와 공변하는 신호도 각각 제거하였다(Fox, Zhang, Snyder, & Raichle, 2009). 그 다음, 학습전 휴지기 영상을 대상으로 순차적 시드-부피소 상관 매핑 절차를 실시하였다(Andrews-Hanna, Reidler, Sepulcre, Poulin, & Buckner, 2010; Andrews-Hanna et al., 2007). 이 절차는 선행 연구에서 얻은 시드(seed)를 사용하여 기능적 연결성 영상을 구한 후, 평균한 연결성 영상에서 다시 시드를 정의하고 새로 기능적 연결성 영상을 구하는 과정을 반복한다. 이 절차를 통해 현 자료를 정확히 반영하는 기능적 연결성 영상과 관심 영역을 도출할 수 있다.

일차 매핑에서는 Fox 등(2005)이 설정한 여섯 개 시드를 사용하였다.²⁾ 이 가운데 세 개는 CCN에 속하는 하두정간구(intraparietal sulcus, IPS MNI 좌표 $x = -25, y = -61, z = 47$), 전두안구운동야(frontal eye field, FEF 25, -16, 54), 중측두영역(middle temporal region, MT+ -45, -71, -6)에 각각 위치하였다. 나머지 세 개는 DMN에 속하는 측두정피질(lateral

parietal cortex, LPC -45, -71, 35), 내전전두피질(medial prefrontal cortex, MPFC -1, 49, -2), 그리고 후대상피질(-5, -53, 41)에 각각 위치하였다. 각 시드의 좌표를 중심으로 반지름 3mm인 구형의 시드를 정의한 후, 각 시드에 속한 부피소들의 평균 시계열 신호를 추출하였다. 그 다음, 각 시드별 평균 시계열 신호와 나머지 대뇌 부피소들의 시계열 신호 간 상관을 계산하여 상관 영상을 계산하였다. 상관 영상의 Pearson r 값들은 z 값으로 Fisher 변환하여 사용하였다. 이 과정을 통해 CCN 시드의 상관 영상 54개(= 3개 시드 x 18명)와 DMN 시드의 상관 영상 54개를 획득하였고, 이들을 평균하여 CCN 평균 상관 영상과 DMN 평균 상관 영상을 도출하였다. 두 평균 상관 영상에서 역치 $z = 0.3095(\rho = 0.3)$ 를 넘는 덩이소(cluster)들의 최대값 좌표를 중심으로 반지름이 6mm인 구형의 시드들을 새롭게 정의하여 이차 매핑을 실시하였다.³⁾ 이차 매핑에서 얻은 CCN 및 DMN 평균 상관 영상(그림 2)으로부터 9개의 CCN 시드와 12개의 DMN 시드를 최종적으로 얻었다(표 1). 이 시드 영역들을 후속 통계 분석을 위한 관심 영역으로 사용하였다.

학습 단계 영상 분석. 학습 단계에서 획득한 기능 영상을 일반 선형 모형(general linear model, GLM)으로 분석하였다. 먼저 기억 항목

2) Fox 등(2005)은 Talairach 좌표 체계를 사용하였으므로, 이들이 보고한 좌표를 MNI 좌표 체계의 값으로 변환하여 사용하였다.

3) Andrews-Hanna 등(2010)은 일차 매핑에서 반지름 2mm 크기의 시드를, 이차 매핑에서는 반지름 8mm인 시드를 사용하였다. 본 연구의 기능 영상은 전처리에서 3mm 크기의 정육면체로 재편 되었으므로, 일차 매핑과 이차 매핑에서 각각 반지름 3mm와 6mm 크기의 시드를 사용하였다.

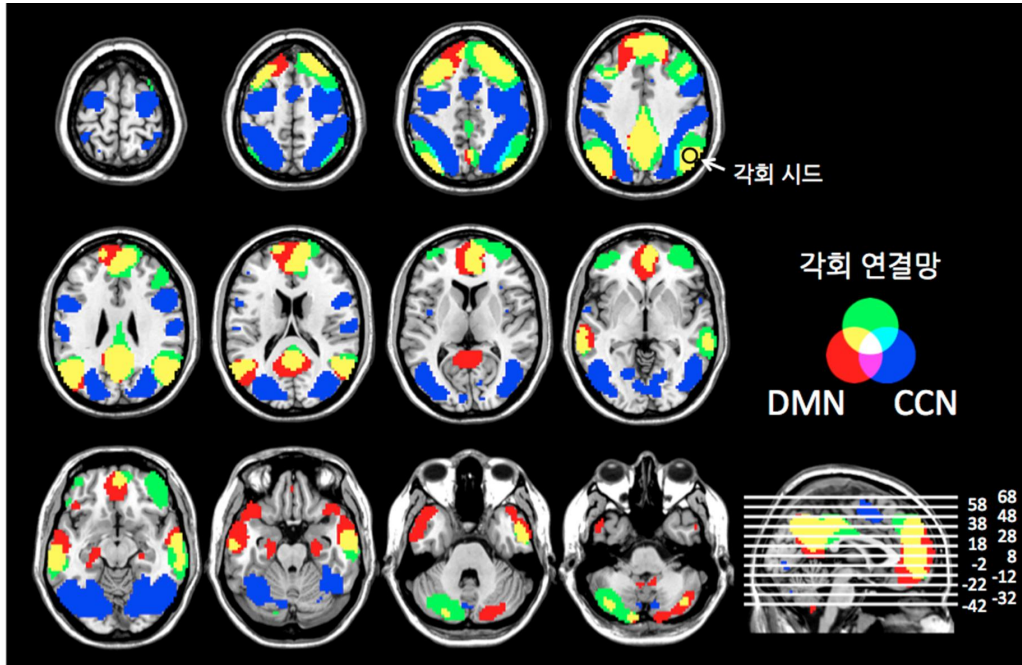


그림 2. 학습전 휴지기 영상에서 도출한 기능적 연결망. DMN, 디폴트 모드 연결망. CCN, 인지 조절 연결망. DMN과 CCN을 찾는 데 사용한 시드들은 Fox 등(2005)에서 얻었고, 각회(angular gyrus) 연결망을 찾는 데 사용한 시드는 집합 분석(본문 및 표 2)을 통해 정의하였다.

의 범주(‘장면’과 ‘얼굴’)와 후속 기억 여부(‘기억’과 ‘망각’)에 따라 학습 단계 시행들을 네 가지 조건(장면 기억, 장면 망각, 얼굴 기억, 얼굴 망각)으로 분류하였다. 검사 단계에서 기억 반응을 수집하기 위해 4점 척도를 사용하였지만, 조건 당 시행 수를 충분히 확보하기 위해 참가자들이 3점이나 4점을 부여한(즉, ‘학습 단계에서 봤다’) 시행들은 ‘기억’ 조건에 할당하였고 1점이나 2점을 부여한(즉, ‘본 적이 없다’) 시행들은 ‘망각’ 조건에 할당하였다. 이 절차를 통해 확보한 조건 당 평균 시행 수는 장면 기억 조건 40.7시행(참가자별 최소 19 ~ 최대 59시행), 장면 망각 조건 43.4 시행(25~65시행), 얼굴 기억 조건 46.2시행(22~71

시행), 얼굴 망각 조건 37.8시행(13~62시행)이었다. 조건 간 시행 수의 차이는 통계적으로 유의미하지 않았다($p's > .1$).

네 조건들은 각각 해당 시행의 출현 시점을 기준으로 표준 혈류역학반응 함수(canonical hemodynamic response function 표준 HR 함수)와 시간 및 분산 파생(time & dispersion derivatives) 함수로 설계 행렬(design matrix)에 반영되었다. 화살표 방향 판단 반응의 혼입 효과를 제거하기 위해 왼쪽 및 오른쪽 방향의 화살표가 출현한 시점도 같은 방식으로 설계 행렬에 반영되었다. 이 밖에 움직임 보정 과정에서 얻은 여섯 개의 매개변수 및 촬영 회기가 공변인으로 포함되었다. 마지막으로, fMRI 신호에

표 1. 휴지기 연결망 하위 영역과 관심 영역 위치

영역 이름	x	y	z
인지 조절 연결망(Cognitive Control Networks, CCN)			
하전두회(IFG)	51	8	31
	-54	5	37
내전두회(MFG)	0	8	52
전두안구운동아(FEF)	24	-16	55
	-30	-7	52
하두정구(IPS)	30	-58	49
	-24	-61	46
하측두회(ITG)	48	-55	-14
	-45	-70	-5
디폴트 모드 연결망(Default Mode Networks, DMN)			
내전전두피질(MPFC)	0	50	-2
상전두회(SFG)	21	38	46
	-21	29	52
측두극(TP)	45	23	-29
	-42	23	-29
중측두회(MTG)	60	-4	-20
	-60	-1	-20
해마(Hipp), 해마방피질(PHC)	24	-19	-20
	-24	-22	-17
후대상피질(PCC), 설부(PCu)	-3	-52	34
각회(ANG)	48	-67	34
	-45	-70	34

주. x, y, z 값은 MNI 좌표 체계를 따름.

혼입된 잡신호를 통계적으로 제거하기 위해 rWLS(robust weighted least square) 절차를 사용하여 GLM 추정을 실시하였다(Diedrichsen & Shadmehr, 2005). 이 절차는 전체 시계열 평균에 비해 각 영상 볼륨이 가지는 변량을 계산

하고, 통계 추정 과정에서 변량의 역수에 해당하는 가중치를 해당 볼륨에 부여함으로써 잡신호의 효과를 효과적으로 상쇄한다. 각 볼륨의 변량을 정확히 계산하기 위해 편평화(smoothing)를 실시하지 않은 영상들을 대상으

로 통계 추정을 실시하였다.

두 단계로 구성된 요약 통계 방법을 사용하여 2(기억 항목 범주: 장면 대 얼굴) x 2(후속 기억 여부: 기억 대 망각) 참가자내 변량 분석을 실시하였다(two-stage summary statistics; Penny & Holmes, 2004). 고정 효과를 추정하기 위한 첫 단계 분석에서는 표준 HR 함수의 진폭 추정값으로 구성된 베타 영상으로부터 기억 항목의 주효과[(장면 기억 + 장면 망각) - (얼굴 기억 + 얼굴 망각)]와 후속 기억의 주효과[(장면 기억 + 얼굴 기억) - (장면 망각 - 얼굴 망각)], 그리고 이원 상호작용[(장면 기억 - 장면 망각) - (얼굴 기억 - 얼굴 망각)]에 해당하는 대비 영상을 각각 계산하였다. 그 다음, 신호 대 잡음 비를 개선하기 위해 모든 대비 영상을 6mm FWHM(full-width half-maximum) 가우시안 커널로 중첩적분(convolution)하여 편평화(smoothing)하였다. 무선 효과를 추정하기 위한 두 번째 단계 분석에서는 각각의 주효과 및 상호작용에 해당하는 대비 영상들에 대하여 단일 표본 t 검증을 실시하였다.

전체 뇌 분석(whole-brain analyses) 결과에서 개별 부피소의 보정 전 역치(p)가 .001보다 작고 연결된 부피소의 개수(k)가 73보다 큰 덩이소(cluster)만을 통계적으로 유의하다고 판단하였다. 이는 전체 뇌 수준에서 보정 후 역치 $p < 0.05$ 에 해당하는 역치로서 AFNI 3dClustSim의 몬테카를로 시뮬레이션 10,000 회를 통해 도출하였다(Cox, 1996).

결 과

행동 반응. 학습 단계에서 화살표 방향 판단 과제에의 평균 반응 시간은 621ms($SD = 239$ ms)이었고 정확율은 99%($SD = 1.3$)%였다.

후속 기억의 정확성을 파악하기 위해 4점 척도로 측정된 기억 반응에 수신자 조작 특성(receiver operating characteristics, ROC) 곡선을 대응하여 자극 범주별 기억 민감도(d')를 측정하였다(Prins & Kingdom, 2009). 그 결과, 후속 기억 민감도는 장소 사진에 대해 평균 $d' = .816$ ($SD = .436$)이었고 얼굴 사진에 대해 평균 $d' = .699$ ($SD = .338$)이었다. 범주 간 민감도의 차이는 통계적으로 유의미하지 않았다, $t(19) = 1.266, p > .2$. 그러나 장면 기억과 얼굴 기억은 결정 기준(criterion, C)에서 서로 유의미하게 달랐다, $t(19) = 3.918, p < .001$. 장면 기억의 기준은 평균 $C = .347$ ($SD = .220$)이었고, 얼굴 기억의 기준은 평균 $C = .080$ ($SD = .338$)이었다. 학습 단계의 기능 영상은 자극 범주별 시행들을 반응에 따라 두 조건으로 구분하여 분석하였다(‘학습 단계 영상 분석’ 참조). 같은 절차를 사용하여 기억 반응을 분석하면, 장면과 얼굴 기억의 적중율(hit rate)은 각각 평균 .484($SD = .140$)와 .550($SD = .135$)으로서 통계적으로 다르지 않았다, $t(19) = 1.732, p = .100$. 그러나 오경보율(false alarm rate)은 장면 기억이 평균 .152($SD = .085$), 얼굴 기억이 .298($SD = .150$)으로서 유의미하게 달랐다, $t(19) = 4.847, p < .0005$. 따라서 민감도(d')와 결정 기준(C)을 함께 고려하여 후속 기억의 정확성을 분석해보면, 본 연구의 참가자들이 장면보다 얼굴을 기억하는데 상대적으로 어려움을 겪었음을 알 수 있다. 참가자들은 얼굴 기억에 대한 확신이 낮았기

때문에 높은 수준의 오경보(false alarm)를 감수 하면서라도 적중(hit) 가능성을 높이려 했을 가능성이 있다.

학습전 휴지기 단계 영상

학습전 휴지기 영상의 분석 결과를 그림 2에 제시하였다. CCN은 두정엽과 후두엽의 배측 시각 경로와 하두정간구와 전구안구운동을 연결하는 전두정 주의 연결망에 주로 분포되어 있었다(그림 2, 파란색; Corbetta & Shulman, 2002; Dosenbach et al., 2007). CCN은 중대상피질(middle cingulate cortex)의 덩이소를 제외하면 주로 양반구의 바깥쪽 측면에서 발견되었다. 그에 비해, DMN은 양반구 측면과 안쪽에 골고루 분포되어 있었다(그림 2, 빨간색). 안쪽으로는 내측 전전두피질과 후대상피질 및 설부를 포함하는 피질 중앙선 구조와 해마가 있었고, 바깥쪽으로는 내측 전전두피질에 연결된 상전두회와 측두극(temporal pole)에 연결된 중측두회 및 각회에서 발견되었다(Andrews-Hanna et al., 2010).

학습 단계 영상.

전체 뇌 분석. 기억 항목 범주(장면 vs. 얼굴)와 후속 기억 여부(기억 vs. 망각)를 두 요인으로 하는 변량분석 결과를 그림 3과 표 2에 제시하였다. 기억 항목 범주의 주효과에 따르면, 장면 사진은 해마방피질에서 시작하여 후뇌량팽대피질(retrosplenial cortex, RSC)과 중후두회에 연결되는 넓은 영역을 하나의 덩이소로 활성화시켰다(그림 3A, 파란색). 이 영역은 시각적 장소 정보에 선택적으로 반응하는 것으로 알려진 해마방 장소 영역

(parahippocampal place area, 이하 PPA)과 후두 장소 영역(occipital place area, 이하 OPA)을 포함하였다(Dilks, Julian, Paunov, & Kanwisher, 2013; Epstein & Kanwisher, 1998). 그에 비해, 얼굴 사진은 대뇌 전반에 걸쳐서 분포된 덩이소들을 활성화시켰다. 이 덩이소들은 중측두회 및 하측두회, 하후두회, 내전전두피질과 중전두회, 그리고 편도체를 비롯한 기저핵 영역에서 발견되었다(그림 3A, 연두색). 이 영역들은 시각적 얼굴 정보에 선택적으로 반응하는 것으로 알려진 방추상 얼굴 영역(fusiform face area, 이하 FFA)과 후두 얼굴 영역(occipital face area, 이하 OFA)을 포함하였는데, 특히 선행 연구들과 마찬가지로 FFA는 우반구에서만 발견되었다(Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; Pitcher, Walsh, Yovel, & Duchaine, 2007).

후속 기억 여부의 주효과에서는 후속 기억 검사에서 기억에 성공한 시행보다 실패한 시행인 경우에 상대적으로 더 많은 영역이 활성화된 것으로 나타났다. 즉, SF 효과가 SM 효과보다 두드러졌다. SF 효과는 양반구 각회, 후대상피질과 우반구 중전두회에서 발견되었다(그림 3B, 빨간색). 반면, SM 효과는 양반구 중후두회에서만 발견되었다(그림 3B, 파란색).

SM 효과는 주로 장면 시행에 의해 주도되었다. 장면 시행과 얼굴 시행을 구분하여 분석한 SM 및 SF 효과를 그림 3C에 제시하였다. 장면의 SM 효과는 양반구의 중전두회와 우반구 PPA에서 발견되었지만(그림 3C, 파란색), 얼굴의 SM 효과는 찾을 수 없었다. 장면 기억과 얼굴 기억의 개인차를 공변인으로 포함하여 분석해도 결과는 변함이 없었다. 이에 비해, 장면의 SF 효과는 양반구의 각회와 우반구

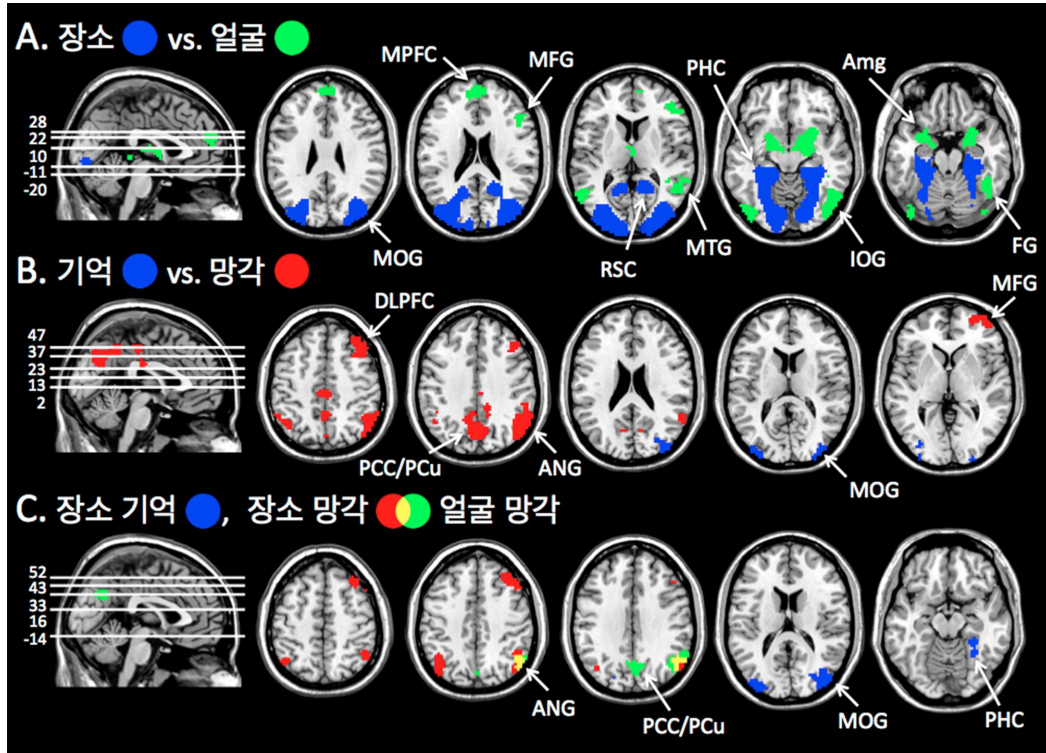


그림 3. 학습 단계의 전체 뇌 영상 분석 결과. A. 기억 항목 범주의 주효과. B. 후속 기억 여부의 주효과. C. 자극 범주별 후속 기억 여부의 효과. Amg, 편도체. ANG, 각회. DLPFC, 배외측전두피질. FG, 방추회. IOG, 하후두회. MOG, 중후두회. MPFC, 내전전두피질. MFG, 중전두회. MTG, 중측두회. PCC, 후대상피질. PCu, 설부. PHG, 해마방피질. RSC, 후내량팽대피질.

배외측전두피질(dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC)에서 발견되었고(그림 3C, 빨간색), 얼굴의 SF 효과는 설부와 우반구 각회에서 관찰되었다(그림 3C, 연두색). 이러한 결과에 따르면 우반구 각회만 유일하게 자극 범주에 상관없이 일관적으로 SF 효과를 보였다. 이는 접합 분석(conjunction analysis)을 통해서도 재확인할 수 있었다. ‘장소 망각 - 장소 기억’ 대비와 ‘얼굴 망각 - 얼굴 기억’ 대비에서 동시에 활성화되는 영역을 분석했을 때, 유일하게 우반구 각회에서만 덩이소를 발견할 수 있었다(표

2).

그림 3을 그림 2에 비교해보면 SF 효과를 보이는 영역들이 대부분 DMN에 속한다. 관찰 결과를 재확인하기 위해, 이번에는 SF 효과가 가장 두드러진 각회의 기능적 연결성을 분석하였다. 접합 분석에서 최대 통계치를 보인 부피소에 반지름 6mm 구형 시드를 정하고, 이 시드와 전체 대뇌 부피소들과의 시계열 상관관계를 계산하였다(시드-부피소 상관 절차). 그림 2에서 알 수 있듯이 우반구 각회의 기능적 연결망은 DMN과 상당히 겹쳤다(그림 2, 노란

표 2. 전체 뇌 분석에서 관찰된 최대 활성화 부피소 위치와 덩이소 크기

영역 이름	x	y	z	최대 t	K _E
기억 항목 범주의 주효과					
장면 - 얼굴					
해마방피질(PHC)	27	-46	-11	13.66	4674
얼굴 - 장면					
방추상회(FG)	45	-46	-20	10.72	700
중측두회(MTG)	-57	-64	10	9.26	314
편도체(Amg)	21	-1	-14	9.23	625
내전전두피질(MPFC)	-9	56	22	6.18	160
중전두회(MFG)	45	29	19	5.72	94
소뇌(cerebellum)	-18	-88	-32	5.64	82
후속 기억 여부 주효과					
기억 - 망각 (SM 효과)					
중후두회(MOG)	-36	-91	10	6.04	91
	42	-88	16	5.11	112
망각 - 기억 (SF 효과)					
배외측전전두피질(DLPFC)	42	29	49	6.43	187
중전두회(MFG)	48	53	1	4.94	92
후대상피질(PCC), 설부(PCu)	6	-64	31	6.33	398
중대상피질(MCC)	-6	-25	46	6.06	91
각회(ANG)	51	-61	37	5.99	428
	-42	-58	49	4.53	75
장면 기억 - 장면 망각 (장면 SM 효과)					
중후두회(MOG)	-36	-91	7	6.99	247
	36	-85	16	5.66	228
해마방피질(PHC)	27	-40	-14	5.21	81
장면 망각 - 장면 기억 (장면 SF 효과)					
각회(ANG)	-39	-64	43	7.00	117
	45	-52	49	5.66	214
중전두회(MFG)	36	29	49	6.11	144
얼굴 망각 - 얼굴 기억 (얼굴 SF 효과)					
각회(ANG)	60	-55	34	5.85	186
후대상피질(PCC), 설부(PCu)	6	-64	31	5.07	118
(장면 망각 - 장면 망각) ∩ (얼굴 망각 - 장면 망각) (장면 SF 효과와 얼굴 SF 효과의 결합 분석)					
각회(ANG)	51	-61	37	4.91	164
기억 항목 범주와 후속 기억 여부 이원 상호작용					
(장면 기억 - 장면 망각) - (얼굴 기억 - 얼굴 망각)					
중후두회(MOG)	-39	-79	19	5.28	88

주. x, y, z 값은 MNI 좌표 체계를 따르며 무선 효과를 검증한 t 분석에서 최대값을 보인 부피소(maxima)의 위치. K_E는 최대값 부피소와 연결된 부피소들의 개수.

색). 그에 비해 CCN이 각회 연결망과 겹치는 부위는 하두정간구와 각회 덩이소가 서로 접하는 부위에서만 미세하게 보이고 다른 영역에서는 관찰할 수 없었다.

관심 영역 분석. 관심 영역을 정의하기 위해 먼저 개인 참가자별로 장면 시행과 얼굴 시행을 비교하여 각 시각 범주에 선택적으로 반응하는 시각 영역을 탐색하였다. 얼굴에 선택적으로 반응하는 시각 영역으로서 FFA와 OFA를 탐색했을 때, 우반구 FFA가 유일하게 모든 참가자의 영상에서 발견되었다(최대 통계치 부피소의 MNI 좌표 평균±표준편차: $x = 43 \pm 3$, $y = -53 \pm 6$, $z = -20 \pm 4$). 좌반구 FFA와 좌우 반구의 OFA는 통계역을 낮추어도(무보정 $p < .01$, $k = 0$) 최소 5명 이상의 참가자들에 게서 관찰할 수 없었으므로 분석에서 제외하였다. 그에 비해, 장소에 선택적으로 반응하는 시각 영역으로서 PPA와 OPA 관심 영역을 모든 참가자들의 좌우 반구에서 정의할 수 있었다(우반구 PPA 30 ± 3 , -43 ± 6 , -11 ± 3 좌반구 PPA -27 ± 3 , -44 ± 3 , -11 ± 3 우반구 OPA 36 ± 7 , -83 ± 6 , 16 ± 7 좌반구 OPA -33 ± 6 , -85 ± 4 , 17 ± 8). 참가자별로 각 관심 영역(반지름 6mm 구형)에서 추출한 평균 시계열 신호에 표준 HR 함수를 대응하여 조건별 fMRI 신호 변화값(%)을 계산하였고, 이 값에 대해 기억 항목 범주(장면 대 얼굴)와 후속 기억 여부(기억 대 망각)를 두 요인으로 하는 변량분석을 실시하였다. 예비 분석에서 좌우 반구의 PPA 신호는 서로 다르지 않았고 다른 요인들과도 상호작용하지 않았으므로, 양쪽 반구의 신호를 평균하여 분석하였다. OPA는 좌반구보다 우반구 관심 영역

에서 신호 변화가 더 컸지만($p < .05$), 그 차이는 다른 요인들과 상호작용하지 않았다. 따라서 OPA도 양쪽 반구의 신호를 평균하여 분석하였다. 분석 결과는 전체 뇌 분석 결과와 일치하였다. PPA 관심 영역에서는 후속 기억 여부의 주효과뿐만 아니라 이원 상호작용이 통계적으로 유의미하였다, 각각 $F(1, 19) = 13.241$, $p < .005$, $F(1, 19) = 18.670$, $p < .001$ (그림 4A). OPA 관심 영역에서도 후속 기억 여부의 주효과와 이원 상호작용이 유의미하였다, 각각 $F(1, 19) = 30.088$, $p < .001$, $F(1, 19) = 12.614$, $p < .005$ (그림 4B). 반면, 우반구 FFA에서는 후속 기억 여부의 주효과와 이원 상호작용이 모두 유의미한 수준에 미치지 못했다, p 's $> .1$ (그림 4C).

두 번째 관심 영역 분석은 휴지기 영상 분석을 통해 얻은 9개 CCN 시드와 11개 DMN 시드를 대상으로 실시하였다. 각 시드에서 반지름 6mm 구형 관심 영역을 설정한 후, 평균 시계열 신호의 fMRI 신호 변화값(%)을 계산하여 변량분석을 실시하였다. 얼굴 및 장소 선택 영역의 관심 영역을 분석할 때와 달리 주효과와 상호작용에 관한 선험적 가설이 분명하지 않았으므로 통계적 유의도를 결정하기 위해 Bonferroni 보정을 실시하였다($p = .05 / (21 \text{ ROI's} \times 3 \text{ 변량분석 효과}) = .0008$). 그 결과, 우반구 각회의 SF 효과만이 유일하게 통계적으로 유의미한 것으로 나타났다, $F(1, 19) = 29.841$, $p < .00003$ (그림 4D). 나머지 관심 영역 및 다른 효과들은 낮은 유의도 수준에서도 통계역을 넘지 못했다, p 's $> .005$.

학습 전후 휴지기 영상 비교. 앞서 기술한

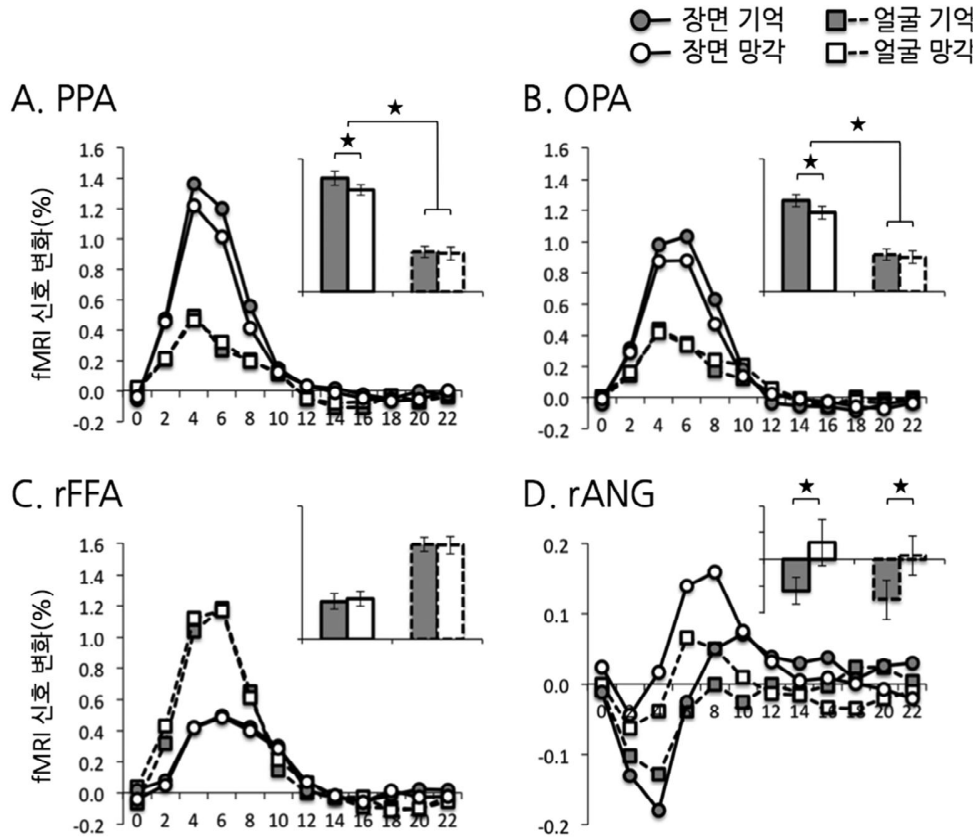


그림 4. 관심 영역 분석 결과. A. 양반구 해마방 장소 영역, B. 양반구 후두 장소 영역, C. 우반구 방추상 얼굴 영역, D. 우반구 각회. 선 그래프는 기억 항목이 제시된 시간부터 시작된 관심 영역의 신호 변화를 조건별로 제시한다. 막대 그래프는 각 신호 변화의 진폭을 조건별로 제시한다. 오류 막대는 95% 신뢰 구간을 가리키고, 별표는 통계적으로 유의미한 차이를 뜻한다.

학습 단계 영상 분석 결과에서 SM 효과는 얼굴 선택 영역들에서는 나타나지 않았지만 장면 선택 영역인 PPA와 OPA에서는 뚜렷하게 관찰되었다. 만약 PPA와 OPA가 장면에 관한 시각 정보를 기억으로 공고화하는 과정에 관여한다면, 이 영역들과 내측두엽의 기능적 연결성이 강화될 것으로 예상할 수 있다. 특히 후속 기억 검사에서 정확하게 장면들을 기억했던 참가자일수록 얼굴 선택 시각 영역과 내

측두엽의 연결성이 높았을 것이다.

이러한 가능성을 검증하기 위해 먼저 좌우 반구의 PPA 및 OPA 관심 영역과 DMN에서 정의한 좌우 반구 해마 관심 영역(표 1)의 시계열 신호를 학습 전후의 휴지기 영상에서 추출하였다(그림 5A). 그 다음, 참가자별로 각 반구의 해마 시계열 신호에 네 가지 장면 선택 관심 영역의 시계열 신호를 차례로 대응하여 Spearman 상관을 계산하였다(Kriegeskorte, Mur,

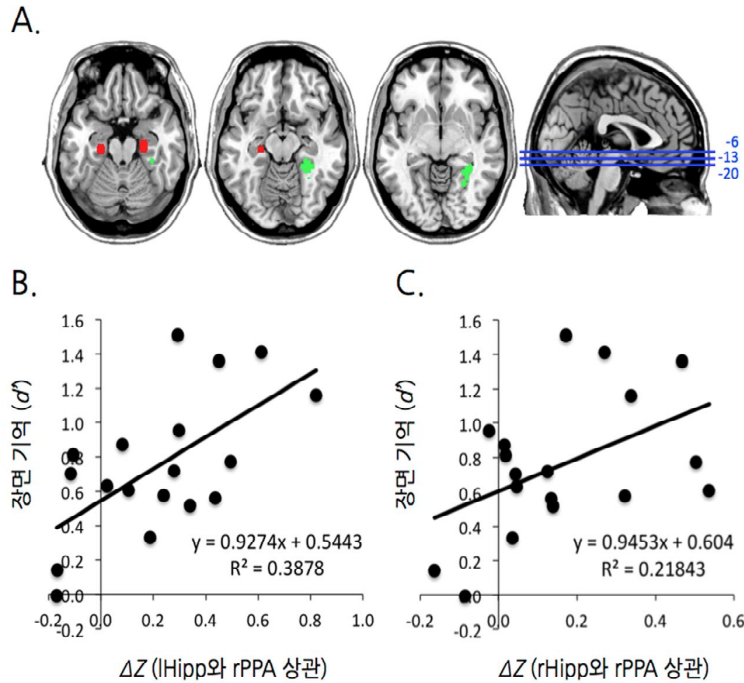


그림 5. 휴지기 해마-PPA 기능적 연결성과 장면 기억의 관계. A. 관심 영역. 양반구 해마 관심 영역(빨간색)은 전체 참가자의 평균 DMN에서 설정했고, PPA는 각 참가자별로 기억 항목 범주의 주 효과에서 정의했다. B와 C. 좌우 반구 해마와 우반구 PPA의 기능적 연결성과 장면 기억의 관계. 가로축은 두 관심 영역의 시계열 상관이 학습 전후에 변화한 양을 표준화한 값을 나타낸다.

& Bandettini, 2008). 그 후, 모든 상관값을 Fisher 변환하고, 학습후 휴지기 상관값에서 학습전 휴지기 상관값을 빼서 학습 효과를 도출하였다. 마지막으로 이 학습 효과와 장면 기억 민감도(d')의 상관 분석을 실시하였다. 총 여덟 개 상관값의 통계적 유의도를 결정하기 위해 Bonferroni 보정을 실시하였다($p = .05/8 = .00625$). 분석 결과, 장면 기억이 정확했던 참가자일수록 좌반구 해마와 우반구 PPA의 학습후 기능적 연결성이 강화되었던 것으로 나타났다, $r(18) = .623, p < .006$ (그림 5B). 우반구 해마와 우반구 PPA는 비슷한 경향성을 보였다, $r(18) = .467, p = .051$ (그림 5C).

나머지 상관 분석도 유의 수준에 도달하지 못했다, $p's > .1$

이밖에 범주 선택적 시각 피질 관심 영역들 간의 기능적 연결성, 시각 피질과 CCN 관심 영역들의 기능적 연결성, 우반구 각회와 CCN 및 DMN 관심 영역의 기능적 연결성을 후속 기억 민감도와 비교한 분석에서는 유의미한 결과를 관찰할 수 없었다.

논 의

본 연구는 후속 기억 패러다임과 휴지기 기능적 연결성 분석을 통해 기억 부호화에 관여

하는 시각 피질 및 휴지기 연결망의 신경 활동을 분석하였다. 참가자들이 장면과 얼굴을 학습하는 동안 뇌 영상을 촬영하였고, 후속 검사 결과에 따라 기억된 시행과 망각된 시행을 나누어 뇌 영상을 분석하였다(그림 1). 두 조건에서 유발된 fMRI 신호를 대조함으로써 후속 기억 효과('SM 효과')를 보이는 뇌 영역과 후속 망각 효과('SF 효과')를 보이는 뇌 영역들을 보고하였다(그림 3, 4). 선행 연구들은 SF 효과를 보이는 뇌 영역의 분포와 디폴트 모드 연결망(DMN)이 상당히 겹친다는 점을 보고해왔다(Daselaar et al., 2004; de Chastelaine & Rugg, 2014; Mailliet & Rajah, 2014; S. L. Miller et al., 2008; Otten & Rugg, 2001; Shrager et al., 2008; Turk-Browne et al., 2006). 그러나 DMN이 학습에 어떻게 공헌하는지에 대해 알려진 바는 많지 않다. DMN 하위 영역들이 기억을 부호화하는 동안 각기 어떠한 역할을 담당하고, 이 역할들이 어떻게 통합되는지를 밝히는 것은 기억뿐만 아니라 정신 작용 전반을 이해하기 위해 필요한 단서를 제공할 것이다.

본 연구의 중요한 특징은 학습 단계와는 별도의 영상으로부터 미리 DMN을 설정했다는 것이다(그림 2). 대부분의 선행 연구들은 SF 효과가 나타난 영역들을 먼저 찾은 후, 그 결과를 이미 알려진 DMN과 비교하였다(Daselaar et al., 2004; Mailliet & Rajah, 2014; S. L. Miller et al., 2008; Otten & Rugg, 2001; Shrager et al., 2008; Turk-Browne et al., 2006). 그러나 이런 분석 방식은 순환 논리의 오류에 취약하다. SF 효과의 정의('기억 항목을 학습할 때 활성화가 감소한다.')와 DMN의 정의('외부 자극을 처리할 때 활성화가 감소한다.')가 같기 때문이다.

따라서 최근의 연구들은 기억 항목이 제시된 시행과 응시점만 제시된 시행을 대조함으로써 후속 기억 분석과 독립적으로 DMN을 설정하려 하였다(de Chastelaine, Mattson, Wang, Donley, & Rugg, 2014; de Chastelaine & Rugg, 2014). 그러나 이 연구들조차도 DMN 하위 영역들의 SF 효과를 비교하지는 않았다. 그에 반해, 본 연구는 독립적으로 획득한 휴지기 영상을 보편적인 시드-부피소 상관 절차로 분석함으로써 DMN과 인지 조절 연결망(CCN)을 정의하였다(Andrews-Hanna et al., 2010; Fox et al., 2005). 미리 정의한 DMN과 CCN의 관심 영역에서 기억 부호화 신호를 관찰함으로써 소위 '이중 헤택(double dipping)'이 발생할 가능성을 최소화하였다(Kriegeskorte, Simmons, Bellgowan, & Baker, 2009; Vul, Harris, Winkielman, & Pashler, 2009).

학습 및 휴지기 단계의 영상 분석을 통해 얻은 주요 결과 중 하나는 가장 안정적인 SF 효과를 우반구 각회(ANG)에서 발견했다는 것이다. 열 한 개의 DMN 하위 영역들 중 이 영역만 자극 범주별 접합 분석에서 덩이소를 산출했고(표 2), 관심 영역 분석에서 유의미한 SF 효과를 보였다(그림 4D). 이와 더불어, 각회의 기능적 연결망은 거의 대부분 DMN에 속하였다(그림 2). 각회는 세 개의 엷이 만나는 곳에 위치하여 주의, 기억, 언어를 비롯한 다양한 인지 과정에 참여한다(Uddin et al., 2010). 위쪽으로는 후두정피질(posterior parietal cortex, PPC)에 참여하여 적절하게 주의 자원을 배분하고, 앞쪽으로는 연상회(supramarginal gyrus)와 함께 측두정접합부(temporoparietal junction, TPJ)를 구성하여 독특하고 기대를 벗어난 신호를 탐

지함으로써 주의 전환을 돕는다(Corbetta & Shulman, 2002; Geng & Vossel, 2013). 이 두 가지 기능은 기억 부호화 과정에서 상반되는 결과를 낳는다. 목적 지향적인 하향 정보처리가 강화될수록 기억 항목에 주의를 집중하여 선택적 부호화가 촉진될 것이고, 자극 주도적인 상향 정보처리가 강화될수록 다른 신호에 관심을 빼앗겨 부호화를 방해할 것이다(Cabeza et al., 2008; Uncapher & Wagner, 2009). 본 연구에서 관찰한 우반구 각회의 SF 효과는 두 번째 상황과 일치한다. 이 해석은 측두정접합부의 ‘회로 종결자(circuit breaker)’ 기능이 우반구로 편재되어 있다는 견해와도 부합한다(Corbetta & Shulman, 2002).

각회가 억제될수록 선택적 부호화가 촉진된다면, 각회에서 측정된 SF 효과와 후속 기억의 정확성이 정적 상관을 가질 것으로 기대할 수 있다. 실제로 선행 연구에서는 SF 효과가 큰 참가자일수록 후속 기억의 정확성이 높다는 결과를 보고한 바 있다. 그러나 이 증거는 모두 노인 참가자들을 대상으로 했을 때 발견되었고 젊은 참가자들에게서는 얻을 수 없었다(de Chastelaine et al., 2014; Duverne, Motamedinia, & Rugg, 2009; Mattson, Wang, de Chastelaine, & Rugg, 2014; S. L. Miller et al., 2008). 본 연구에서도 SF 효과와 후속 기억 정확성 간의 상관은 유의미하지 않았다($p > .2$). 후속 연구에서는 부호화 과제의 난이도를 조절함으로써 젊은 참가자들의 SF 효과와 후속 기억의 관계를 재검토해볼 수 있을 것이다. 노인들은 젊은이들보다 해마의 연합 기능이 떨어지므로, 어려운 연합 학습 과제를 부여함으로써 젊은 참가자들에게서 DMN 억제

부호화 이득을 관찰할 수 있을 지도 모른다(Addis, Wong, & Schacter, 2008; Chalfonte & Johnson, 1996).

본 연구는 주로 단어를 사용한 선행 연구들과 달리 비단어 자극만을 사용하여 기억 부호화 신호를 관찰하였다. SM 효과는 기억 항목의 종류(예, 단어와 그림)와 부호화 방식(예, 항목 기억과 연합 기억)에 의존하는 것으로 알려져 있으나, SF 효과도 그러한지는 확실하지 않다(Kim, 2011). 본 연구에서 전체 뇌 분석을 장소와 얼굴 범주별 실시한 결과를 보면, 장소 시행은 좌반구 각회와 우반구 배외측전전두피질에서, 얼굴 시행은 후대상피질/설부에서 SF 효과를 추가로 드러냈다(그림 3C). 그러나 각 범주별로 발견된 영역들은 모두 전체 뇌 분석에서 기억 항목 범주와 후속 기억 여부의 이원 상호작용을 보이지 않았으므로, SF 효과가 자극 종류에 의존하지 않았다고 볼 수 있다.⁴⁾

후대상피질/설부와 배외측전전두피질이 SF 효과를 보인 이유는 이 영역들이 몽상(mind wandering) 또는 잡생각(stimulus-independent thought, TUT)을 유지하는 데 데 관여하기 때문일 것이다(Christoff, Gordon, Smallwood, Smith, & Schooler, 2009; Mason et al., 2007). 이와 관련하여 최근 보고된 Maillat과 Rajah(2014)의 연구 결과가 흥미롭다. 이들은 참가자가 단어를 학습하는 동안 간헐적으로 ‘사고 탐침(thought probe)’을 제시하였다. 탐침이 출현할 때마다 참가자는 그 직전에 과제에 집중하고 있었는

4) 각 덩이소의 최대 통계치를 중심으로 관심 영역 분석을 실시했을 때에도 상호작용은 찾아볼 수 없었다($F's < 1$).

지, 아니면 잡생각을 하고 있었는지 응답해야 했다. 뇌 영상 분석 결과, 잡생각은 후대상피질과 배외측전전두피질의 활성화를 동반하였다. 사고 탐침 자체가 갑작스러운 자극이었기 때문에 잡생각을 유발한 일시적인 신경 활동(예, 각회의 주의 전환 신호)을 측정하기는 어려웠을 것이다. 따라서 후대상피질/설부와 배외측전전두피질의 덩이소는 몽상에 동반된 지속적 신경 활동을 반영할 가능성이 있다.

본 연구는 위의 결과와 함께 학습후 휴지기 기억 공고화 관련 신호를 보고하였다(Tambini et al., 2010). 학습이 종료된 후에 촬영한 휴지기 영상에서 PPA와 해마의 기능적 연결성이 높은 참가자일수록 후속 기억 검사에서 장면 기억의 정확성이 높았다(그림 5). 해마는 신피질과의 긴밀한 정보 교류를 통해 기억을 재현하고 공고화하는 과정을 반복하여 기억 표상을 완성해나간다(신맹식, 2010; 정주연, 민수정, 한상훈, 이도준, 2012; Eichenbaum, Yonelinas, & Ranganath, 2007; O'Reilly & Rudy, 2001; Squire, 1992). 이러한 부호화 이후의 해마-신피질 동기화는 수면을 취하거나 쉼 때, 심지어는 학습 내용과 상관이 없는 다른 과제를 수행하는 중에도 관찰되었다(Hoffman & McNaughton, 2002; Peigneux et al., 2006; Qin, McNaughton, Skaggs, & Barnes, 1997; Wilson & McNaughton, 1994). 그러나 인간의 휴지기 fMRI 영상에서 해마-신피질 동기화 신호를 검증할 수 있다는 사실은 최근에 와서야 Tambini와 Davachi(2010)에 의해 증명되었다. 이들의 실험은 해마 의존도가 높은 연합 기억 과제를 사용했고 짧은 학습 단계와 휴지기 단계를 반복함으로써 해마-신피질 동기화를 발견할 가

능성을 높였다. 그에 비해, 본 연구는 우연 학습 과제를 사용한 항목 기억을 검사했고 비교적 긴 학습 단계를 사용했다는 점을 주목할 만하다. 추후 연구에서는 기억의 종류와 학습 과제, 부호화와 파지 간격의 효과를 검토할 수 있을 것이다(Vilberg & Davachi, 2013). 휴지기 영상 분석을 통한 연구는 일시적인 학습 단계를 넘어 지속적으로 일어나는 기억 생성 과정을 추적할 수 있다는 장점이 있어서 앞으로 더욱 넓게 활용될 것으로 예상된다.

마지막으로 본 연구에서 관찰한 인지 조절 연결망(CCN)의 기능에 대해 고려해볼 필요가 있다. 전두엽-대상피질-두정엽을 잇는 CCN의 역할은 다양하다. 복잡한 목표 지향적 행위를 개시하고 경쟁 반응을 억제하며 목표 상태를 융통성 있게 전환하거나 목표 달성에 필요한 단계를 계획하는 데 관여한다(E. K. Miller, 2000). 만약 선택적 부호화를 위해 시각 피질을 준비시키고 DMN을 억제해야 한다면, 그 조절 신호의 출처는 CCN 중에서 발견될 가능성이 높다. 이미 선행 연구에서는 전두정 연결망의 SM 효과를 발견하여 이를 증명한 바 있다(Cabeza et al., 2008). 그와 달리, 본 연구에서는 CCN을 비롯하여 뇌 영역 전반에 걸쳐서 SM 효과를 발견할 수 없었다. 그 까닭은 아마도 학습 단계의 과제(‘화살표 방향 변별’)가 참가자로 하여금 기억 항목을 적극적으로 학습하도록 요구하지 않았기 때문일 것이다. 많은 연구자들이 CCN과 DMN의 경쟁 관계를 가정하지만 경쟁이 발생하는 상황은 아직 충분히 알려지지 않다(Anticevic et al., 2012; Fox et al., 2005). 본 연구와 달리 참가자가 항목들을 기억하기 위해 의식적으로 노력해야하는 상황

에서는 CCN의 SM 신호를 관찰하기가 더 수월할 것이다.

참고문헌

- 신맹식 (2010). 시스템 응고화 이론에 의한 내측 측두엽 손상 환자들의 기억 인출 또는 실패에 대한 역동적 해석. *한국심리학회지: 인지 및 생물*, 22(4), 549-571.
- 정주연, 민수정, 한상훈, 이도준 (2012). 장기 기억 과제에서 연합 항목의 범주 관계가 해마 활동에 미치는 영향. *한국심리학회지: 인지 및 생물*, 24(4), 453-470.
- Addis, D. R., Wong, A. T., & Schacter, D. L. (2008). Age-related changes in the episodic simulation of future events. *Psychological Science*, 19(1), 33-41.
- Andrews-Hanna, J. R., Reidler, J. S., Sepulcre, J., Poulin, R., & Buckner, R. L. (2010). Functional-anatomic fractionation of the brain's default network. *Neuron*, 65(4), 550-562.
- Andrews-Hanna, J. R., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Lustig, C., Head, D., Raichle, M. E., & Buckner, R. L. (2007). Disruption of large-scale brain systems in advanced aging. *Neuron*, 56(5), 924-935.
- Anticevic, A., Cole, M. W., Murray, J. D., Corlett, P. R., Wang, X. J., & Krystal, J. H. (2012). The role of default network deactivation in cognition and disease. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(12), 584-592.
- Binder, J. R., Frost, J. A., Hammeke, T. A., Cox, R. W., Rao, S. M., & Prieto, T. (1997). Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 17(1), 353-362.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433-436.
- Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, 281(5380), 1185-1187.
- Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(2), 49-57.
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moscovitch, M. (2008). The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(8), 613-625.
- Chalfonte, B. L., & Johnson, M. K. (1996). Feature memory and binding in young and older adults. *Memory and Cognition*, 24(4), 403-416.
- Christoff, K., Gordon, A. M., Smallwood, J., Smith, R., & Schooler, J. W. (2009). Experience sampling during fMRI reveals default network and executive system contributions to mind wandering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(21), 8719-8724.
- Cole, M. W., & Schneider, W. (2007). The cognitive control network: Integrated cortical regions with dissociable functions. *Neuroimage*, 37(1), 343-360.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of

- goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Cordes, D., Haughton, V. M., Arfanakis, K., Carew, J. D., Turski, P. A., Moritz, C. H., Quigley, M. A., & Meyerand, M. E. (2001). Frequencies contributing to functional connectivity in the cerebral cortex in “resting-state” data. *American Journal of Neuroradiology*, 22(7), 1326-1333.
- Cox, R. W. (1996). AFNI: software for analysis and visualization of functional magnetic resonance neuroimages. *Computers and Biomedical Research*, 29(3), 162-173.
- Daselaar, S. M., Prince, S. E., & Cabeza, R. (2004). When less means more: deactivations during encoding that predict subsequent memory. *Neuroimage*, 23(3), 921-927.
- de Chastelaine, M., Mattson, J. T., Wang, T. H., Donley, B. E., & Rugg, M. D. (in press). Sensitivity of negative subsequent memory and task-negative effects to age and associative memory performance. *Brain Research*.
- de Chastelaine, M., & Rugg, M. D. (2014). The relationship between task-related and subsequent memory effects. *Human Brain Mapping*, 35(8), 3687-3700.
- Diedrichsen, J., & Shadmehr, R. (2005). Detecting and adjusting for artifacts in fMRI time series data. *Neuroimage*, 27(3), 624-634.
- Dilks, D. D., Julian, J. B., Paunov, A. M., & Kanwisher, N. (2013). The occipital place area is causally and selectively involved in scene perception. *Journal of Neuroscience*, 33(4), 1331-1336.
- Dosenbach, N. U., Fair, D. A., Miezin, F. M., Cohen, A. L., Wenger, K. K., Dosenbach, R. A., Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Raichle, M. E., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2007). Distinct brain networks for adaptive and stable task control in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(26), 11073-11078.
- Duverne, S., Motamedinia, S., & Rugg, M. D. (2009). The relationship between aging, performance, and the neural correlates of successful memory encoding. *Cerebral Cortex*, 19(3), 733-744.
- Eichenbaum, H., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). The medial temporal lobe and recognition memory. *Annual Review of Neuroscience*, 30, 123-152.
- Epstein, R. A., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392(6676), 598-601.
- Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(27), 9673-9678.
- Fox, M. D., Zhang, D., Snyder, A. Z., & Raichle, M. E. (2009). The global signal and observed anticorrelated resting state brain networks.

- Journal of Neurophysiology*, 101(6), 3270-3283.
- Geng, J. J., & Vossel, S. (2013). Re-evaluating the role of TPJ in attentional control: contextual updating? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(10 Pt 2), 2608-2620.
- Hoffman, K. L., & McNaughton, B. L. (2002). Coordinated reactivation of distributed memory traces in primate neocortex. *Science*, 297(5589), 2070-2073.
- Jackson, O., 3rd, & Schacter, D. L. (2004). Encoding activity in anterior medial temporal lobe supports subsequent associative recognition. *Neuroimage*, 21(1), 456-462.
- Jung-Beeman, M. (2005). Bilateral brain processes for comprehending natural language. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(11), 512-518.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
- Kim, H. (2011). Neural activity that predicts subsequent memory and forgetting: a meta-analysis of 74 fMRI studies. *Neuroimage*, 54(3), 2446-2461.
- Kriegeskorte, N., Mur, M., & Bandettini, P. (2008). Representational similarity analysis - connecting the branches of systems neuroscience. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 2, 4.
- Kriegeskorte, N., Simmons, W. K., Bellgowan, P. S., & Baker, C. I. (2009). Circular analysis in systems neuroscience: the dangers of double dipping. *Nature Neuroscience*, 12(5), 535-540.
- Maillet, D., & Rajah, M. N. (2014). Dissociable roles of default-mode regions during episodic encoding. *Neuroimage*, 89, 244-255.
- Mason, M. F., Norton, M. I., Van Horn, J. D., Wegner, D. M., Grafton, S. T., & Macrae, C. N. (2007). Wandering minds: the default network and stimulus-independent thought. *Science*, 315(5810), 393-395.
- Mattson, J. T., Wang, T. H., de Chastelaine, M., & Rugg, M. D. (2014). Effects of age on negative subsequent memory effects associated with the encoding of item and item-context information. *Cerebral Cortex*, 24(12), 3322-3333.
- Miller, E. K. (2000). The prefrontal cortex and cognitive control. *Nature Reviews Neuroscience*, 1(1), 59-65.
- Miller, S. L., Celone, K., DePeau, K., Diamond, E., Dickerson, B. C., Rentz, D., Pihlajamaki, M., & Sperling, R. A. (2008). Age-related memory impairment associated with loss of parietal deactivation but preserved hippocampal activation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(6), 2181-2186.
- Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitivecontrol network subserving diverse executive functions. *Cognitive Affective & Behavioral Neuroscience*, 12(2), 241-268.
- O'Reilly, R. C., & Rudy, J. W. (2001).

- Conjunctive representations in learning and memory: principles of cortical and hippocampal function. *Psychological Review*, 108(2), 311-345.
- Otten, L. J., & Rugg, M. D. (2001). When more means less: neural activity related to unsuccessful memory encoding. *Current Biology*, 11(19), 1528-1530.
- Paller, K. A., & Wagner, A. D. (2002). Observing the transformation of experience into memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 93-102.
- Peigneux, P., Orban, P., Baetens, E., Degueldre, C., Luxen, A., Laureys, S., & Maquet, P. (2006). Offline persistence of memory-related cerebral activity during active wakefulness. *PLoS Biology*, 4(4), e100.
- Penny, W. D., & Holmes, A. (2004). Random-effects analysis. In W. D. Penny, A. Holmes & K. J. Friston (Eds.), *Human brain function* (pp. 843-850). San Diego: Elsevier.
- Pitcher, D., Walsh, V., Yovel, G., & Duchaine, B. (2007). TMS evidence for the involvement of the right occipital face area in early face processing. *Current Biology*, 17(18), 1568-1573.
- Prins, N., & Kingdom, F. A. A. (2009). *Palamedes: Matlab routines for analyzing psychophysical data.*, from <http://www.palamedestoolbox.org>
- Qin, Y. L., McNaughton, B. L., Skaggs, W. E., & Barnes, C. A. (1997). Memory reprocessing in corticocortical and hippocampocortical neuronal ensembles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 352(1360), 1525-1533.
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(2), 676-682.
- Shrager, Y., Kirwan, C. B., & Squire, L. R. (2008). Activity in both hippocampus and perirhinal cortex predicts the memory strength of subsequently remembered information. *Neuron*, 59(4), 547-553.
- Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. (2009). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: a quantitative meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(3), 489-510.
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, 99(2), 195-231.
- Sridharan, D., Levitin, D. J., & Menon, V. (2008). A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(34), 12569-12574.
- Staresina, B. P., & Davachi, L. (2009). Mind the gap: binding experiences across space and time in the human hippocampus. *Neuron*, 63(2), 267-276.
- Tambini, A., Ketz, N., & Davachi, L. (2010). Enhanced brain correlations during rest are

- related to memory for recent experiences. *Neuron*, 65(2), 280-290.
- Turk-Browne, N. B., Yi, D.-J., & Chun, M. M. (2006). Linking implicit and explicit memory: common encoding factors and shared representations. *Neuron*, 49(6), 917-927.
- Uddin, L. Q., Supekar, K., Amin, H., Rykhlevskaia, E., Nguyen, D. A., Greicius, M. D., & Menon, V. (2010). Dissociable connectivity within human angular gyrus and intraparietal sulcus: evidence from functional and structural connectivity. *Cerebral Cortex*, 20(11), 2636-2646.
- Uncapher, M. R., & Wagner, A. D. (2009). Posterior parietal cortex and episodic encoding: insights from fMRI subsequent memory effects and dual-attention theory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 91(2), 139-154.
- Vilberg, K. L., & Davachi, L. (2013). Perirhinal-hippocampal connectivity during reactivation is a marker for object-based memory consolidation. *Neuron*, 79(6), 1232-1242.
- Vul, E., Harris, C., Winkielman, P., & Pashler, H. (2009). Puzzlingly High Correlations in fMRI Studies of Emotion, Personality, and Social Cognition. *Perspectives on Psychological Science*, 4(3), 274-290.
- Wagner, A. D., Maril, A., & Schacter, D. L. (2000). Interactions between forms of memory: when priming hinders new episodic learning. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, Suppl 2, 52-60.
- Wagner, A. D., Schacter, D. L., Rotte, M., Koutstaal, W., Maril, A., Dale, A. M., Rosen, B. R., & Buckner, R. L. (1998). Building memories: remembering and forgetting of verbal experiences as predicted by brain activity. *Science*, 281(5380), 1188-1191.
- Whitfield-Gabrieli, S., & Ford, J. M. (2012). Default mode network activity and connectivity in psychopathology. *Annual Review of Clinical Psychology*, 8, 49-76.
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679.
- 1 차원고접수 : 2014. 09. 02
수정원고접수 : 2014. 12. 23
최종게재결정 : 2014. 12. 26

Memory Encoding and Consolidation in the Default Mode Networks

Kyung-Jin Tark¹⁾

Hongmi Lee²⁾

Do-Joon Yi¹⁾

¹⁾Department of Psychology, Yonsei University

²⁾Department of Psychology, New York University

The current study analyzed the neural signals from the default mode networks (DMN) using the subsequent memory paradigm and a resting-state functional connectivity (rsFC) analysis. Participants learned a number of scenes and faces during functional magnetic resonance imaging (fMRI) and later performed a recognition test. To define the DMN and track the changes in rsFC, resting-state scans were acquired before and after the learning phase. Based on subsequent recognition performance, trials in the learning phase were categorized into either subsequently remembered or subsequently forgotten trials. Here are two main findings: First, DMN subregions showed greater activation for subsequently forgotten than remembered trials. Such subsequent forgetting (SF) effects were most reliable in the right angular gyrus. Second, greater functional connectivity between the hippocampus and the parahippocampal place area (PPA) during the post-learning resting scan predicted better memory for the scenes in the subsequent recognition test. These findings provide information about memory encoding and consolidation functions in the DMN and support the necessity of network-level approaches to understand human memory.

Key words : encoding, consolidation, default mode network, resting-state functional connectivity, subsequent memory paradigm