

Nonlinear Effect of Prediction Error on Reconsolidation-based Episodic Memory Updating*

Tae-hoon Kim¹, Do-Joon Yi^{1†}

¹Department of Psychology, Yonsei University

The reactivation of memories can transiently render them vulnerable to and updated with newly learned information. Recent evidence implicates prediction error as necessary to trigger such reconsolidation processes. However, it is unknown how the prediction error level relates to memory updating. Using a 3-day object learning paradigm, we tested the updating of memories as a function of prediction error during reactivation. On Day 1, participants learned the first list of objects divided into a few subsets. On Day 2, the experimental group was reminded of the first list and then learned the second list while the control group went through reverse order. Notably, when the memories of the first list were reactivated, different levels of prediction error occurred for the subsets. On Day 3, the experimental group was more likely to misattribute the source of objects from the second list as being from the first list, the extent of which was prominent with a moderate level of prediction error. No such pattern was observed for the control group. These results indicate that only a moderate prediction error is required for memory updating and that a new memory may be formed when there is too much prediction error. The current study suggests that prediction error is a necessary but not sufficient condition for memory updating.

Keywords: episodic memory, reconsolidation, memory updating, prediction error

1차원고접수 21.10.19; 수정본접수: 22.02.05; 최종게재결정 22.02.14

우리는 은연중에 기억을 고정된 상태로 취급할 때가 있다. 가령, 기억이 한 번 저장되면 여러 번 인출되어도 그 내용이 바뀌지 않는다고 가정하는 경우가 그렇다. 그러나 기억은 역동적인 과정이고, 그 내용은 항상 변한다. 이미 굳어진 기억도 인출 과정에서 약해지거나(Anderson et al., 2000), 강해지고(Roediger & Karpicke, 2006), 새로운 경험 때문에 변형될 수 있다(Loftus, 2005). 기억의 가변성은 인지 시스템에 생태적인 가치를 부여한다. 변화하는 환경에 맞추어 기억을 갱신함으로써 행위의 결과를 예측하고 적응적인 판단을 내릴 수 있기 때문이다. 따라서 기억갱신의 절차와 요건을 규명하는 것은 기억 자체에 관한 이해뿐만 아니라 인지조절과 의사결정 전반에서 중요한 이론적 함의를 가진다(Alberini &

LeDoux, 2013; Merlo et al., 2015).

재활성화된 기억은 간섭에 취약하다. Misanin 등(1968)은 쥐에 대한 공포 조건형성 실험을 통해 이를 처음 증명하였다. 조건형성 직후에 전기경련충격(electroconvulsive shock, ECS)을 가하면, 나중에 쥐는 조건자극에 대해 공포반응을 보이지 않는다. ECS가 공포기억의 응고(consolidation)를 방해하기 때문이다(Kopp et al., 1966). Misanin 등은 '이미 응고된' 공포기억에도 ECS가 효과를 발휘할 수 있는지 검증하였다. 이들은 조건형성 후 24시간이 지난 다음, 실험집단에 조건자극을 제시한 후 ECS를 가했고, 통제집단에는 조건자극 없이 ECS만 가했다. 그 결과, 실험집단만 이후 조건자극에 공포반응을 보이지 않게 되었다. 즉, 이미 응고된 공포

* 본 연구는 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행되었음(NRF-2017R1D1A1B03028539).

† 교신저자: 이도준, 연세대학교 심리학과, (03722) 서울 서대문구 연세로 50, E-mail: dojoon.yi@yonsei.ac.kr

기억도 재활성화된 상태에서는 ECS에 의해 약해질 수 있었다. 후속 연구에서 Nader 등(2000)은 편도체에 단백질 합성 억제제인 아노소마이신(anisomycin)을 주입함으로써 ECS의 효과를 재현하였다. 조건자극을 제시하지 않고 약물을 주입하거나, 조건자극을 제시한 후 6시간이 지나 약물을 주입하면 쥐의 공포기억이 줄어들지 않았다. 이러한 연구들은 이미 응고된 기억도 재활성화된 후에는 불안정해지고, 다시 응고될 때까지(재응고, reconsolidation) 일정한 시간 동안 갱신될 수 있다는 신경생리학적 증거를 제공하였다(Eisenberg et al., 2003; Nader et al., 2000; Przybylski et al., 1999).

사람은 다른 동물보다 더 복잡하고 정교한 기억체계를 활용한다. 특히 일화기억을 통해 사람은 지나간 시공간적 맥락을 마음속에 재현하고 과거를 재경험할 수 있다(Wheeler et al., 1997). 재활성화에 의한 갱신 효과를 일화기억에서도 관찰할 수 있을까? 이를 검증하기 위해 Hubbach과 동료들(2007, 2008, 2009)은 3일간 진행되는 ‘물체 학습’ 절차를 고안하였다. 한 실험(Hubbach et al., 2009)에서 참가자들은 첫째 날에 일련의 물체들(‘List 1’)을 학습하고, 둘째 날에 새로운 물체들(‘List 2’)을 추가로 학습하였다. 핵심적인 실험조건은 첫째 날에 관한 기억을 둘째 날에 재활성화시키는 방법에 따라 결정되었다. 실험집단은 첫째 날과 같은 장소에서 같은 실험자를 만났고 첫째 날의 경험을 상기하는 질문에 답한 후 새로운 학습을 시작했다. 이와 달리, 통제집단은 새로운 장소에서 새로운 실험자와 만났고 첫째 날에 관한 질문 없이 새로운 학습을 시작했다. 셋째 날에는 출처기억 검사가 진행되었다. 모든 참가자는 각 검사항목을 첫째 날과 둘째 날 중에서 언제 학습했는지 판단하였다.

Hubbach 등(2009)의 결과를 ‘비대칭적 오귀인 분포’로서 요약할 수 있다. 출처기억 검사에서 실험집단은 List 1의 물체를 둘째 날에 봤다고 판단하는 오류(‘List 1 오귀인’)보다 List 2의 물체를 첫째 날에 봤다고 판단하는 오류(‘List 2 오귀인’)를 더 많이 범했다. 양방향의 오귀인이 모두 단순한 출처혼동(source confusion) 때문에 발생할 수 있지만, List 2 오귀인에는 새로운 경험(List 2)이 이전의 기억(List 1)을 침범한(intruding) 효과가 포함된다. 즉, 인출된 List 1 기억이 List 2 물체를 포함하여 재응고될수록 List 2 오귀인 비율이 List 1 오귀인보다 커진다. 실험집단과 달리 통제집단은 List 1 오귀인과 비슷한 비율의 List 2 오귀인을 범했다. 통제집단에게 둘째 날에 인출단서가 제시되지 않았으므로, List 1 기억이 인출되지 않아 List 1 기억이 재응고될 필요가 없었고 List 2 학습이 List 1 기억을 침범할 이유도 없었다. 이러한 발견은 선행 동물연구의 결론에 부합한다. 공포 조건형성

과 마찬가지로, 일화기억의 재활성화는 기억표상을 일시적으로 간섭에 취약하게 만들어 재응고 과정을 촉발할 수 있다.

재활성화가 기억 재응고를 유도하는 이유를 명확히 할 필요가 있다. 이 절차를 사용한 연구들이 기억갱신 효과를 관찰하는 데 항상 성공한 것은 아니었기 때문이다(Biedenkapp & Rudy, 2004; Bos et al., 2014; Hardwicke et al., 2016; Klingmüller et al., 2017). 연구자들은 예측오류(prediction error)의 효과에 주목하고 있다(Exton-McGuinness et al., 2015; Fernández et al., 2016; Sevenster et al., 2013, 2014). 예측오류는 기억과 현실의 차이를 반영하고, 학습이 충분하지 않거나 환경이 변하여 새로운 학습이 필요한 상황을 나타낸다(Rescorla & Wagner, 1972). 재활성화에 의한 기억갱신 현상을 관찰한 연구들은 리마인더로서 목표 기억의 일부를 제시했다는 공통점을 가진다. 가령, Misanin 등(1968)은 무조건자극 없이 조건자극만 제시했고, Hubbach 등(2009)은 List 1의 물체들을 노출하지 않은 상태에서 학습 맥락만 제시했다. 부분적으로 활성화된 기억은 예측오류를 발생시킬 수 있다. 신경 시스템이 예측오류를 최소화하는 방향으로 작동한다는 점을 고려할 때(Dayan & Hinton, 1996; Rao & Ballard, 1999), 예측오류를 동반한 재활성화 절차는 기억을 점검하고 보수하는 과정을 유발했을 것이다. 이러한 해석은, 불완전하게 활성화된 기억이 완전히 활성화된 기억에 비해 역행간섭에 취약하다는 경험적 증거들에 의해 뒷받침된다(Forcato et al., 2010, 2016; Simon et al., 2017; Sinclair & Barense, 2018).

선행연구들은 부분 리마인더(partial reminder)를 사용한 인출 조건에서만 기억갱신이 관찰된다는 점을 들어 예측오류의 중요성을 강조하였다. 그러나 이 결과들은 예측오류가 기억갱신에 필요하다는 점을 증명할 뿐, 예측오류가 있을 때 항상 기억이 갱신된다는 것을 의미하지는 않는다. 오히려 예측오류는 제한된 범위의 크기일 때만 기억 재응고를 유도할 것으로 예상된다. 기억을 효율적으로 관리하기 위해 인지 시스템은 예측오류의 크기에 따라 기존의 기억을 수정하거나 새로운 기억을 생성할 것이다. 환경 변화가 크지 않고 예측오류가 적을 때는 기존의 기억을 수정하는 것만으로도 변화에 대응할 수 있다. 그러나 완전히 다른 환경에 처하여 큰 예측오류가 발생했을 때는 해당 맥락을 반영하는 새로운 기억을 생성하는 것이 더 적응적인 선택일 것이다. 이러한 점들을 고려하면, 예측오류의 크기에 따라 기억갱신은 선형적으로 증가하는 것이 아니라 역U자 형태의 비단조적인(nonmonotonic) 양상으로 변할 것으로 예상된다. 즉, 예측오류는 일정 수준으로 발생한 경우에만 기억의 재응고를 유

도할 것이다. 예측오류가 너무 적거나 너무 크면 기억갱신이 일어나지 않을 것이다.

이 가설에 대한 간접적인 증거가 보고된 바 있다. Sevenster 등(2014)은 공포기억을 소거하는 과정에서 예측오류의 발생 횟수가 중요하다는 점을 발견하였다. 이들은 재활성화 단계에서 부분 리마인더(즉, 조건 자극)로 예측오류를 발생시킨 후 베타 아드레날린 차단제 프로프라놀롤(propranolol)을 참가자들에게 투여하였다. 그 결과, 공포는 예측오류를 단 한 번 경험한 집단에서만 소거되었고, 두 차례 예측오류를 경험한 집단에서는 소거되지 않았다. 한편, Simon 등(2017)은 기능성 자기공명영상(functional magnetic resonance imaging, fMRI) 기법과 Hupbach 등(2009)의 패러다임을 활용하여 예측오류를 반영하는 신경 반응과 기억갱신 효과의 관계를 관찰하였다. 참가자들은 둘째 날에 List 1 재활성화와 List 2 학습 단계를 스캐너 안에서 수행하였다. 연구자들은 측후두접합부(temporoparietal junction, TPJ)의 활동이 예측오류의 크기를 반영한다고 가정하였다. 실험 결과, TPJ가 재활성화 단계에서 높은 수준으로 활성화되었을 때 기억갱신 효과(‘침범 반응’)는 오히려 감소하였다. 이를 근거로 연구자들은 예측오류가 크면 기존 기억이 갱신되는 대신 새로운 기억이 형성된다고 결론을 내렸다. 즉, 둘째 날에 예측오류가 적절한 수준일 때에만 재응고 과정이 촉발된다는 것이다. 두 연구 결과는 모두 예측오류 크기와 기억갱신의 관계가 비선형적일 가능성을 시사하지만, Sevenster 등(2014)은 일화기억이 아닌 공포 조건형성을 다루었고 Simon 등(2017)은 예측오류의 크기를 직접 조작하지 않았다는 제한점을 가진다.

본 연구는 부분 리마인더가 불완전 인출을 통해 여러 수준의 예측오류를 유발하도록 조작함으로써 예측오류가 일화기억 갱신에 미치는 영향을 분석하였다. 구체적 연구 목적은 두 가지였다. 첫째, 예측오류가 수반된 재활성화가 일화기억의 갱신에 필요하다는 선행연구의 결과를 재현하고자 하였다 (Forcato et al., 2010, 2016; Simon et al., 2017; Sinclair & Barense, 2018). 둘째, 참가자 내 요인으로서 예측오류 수준을 조작함으로써 예측오류가 기억갱신의 충분조건인지 검토하였다(Sinclair & Barense, 2019).

이를 위해, Hupbach 등(2009)의 3일 물체 학습(3-day object learning) 패러다임을 보완한 실험을 수행하였다. 학습 항목으로 두 목록의 물체-색상 짝이 사용되었고, 각 목록은 다시 여러 물체가 한 가지 색상과 짝을 이루는 하위목록들로 구성되었다. 참가자들은 첫째 날에 첫 번째 목록을 학습하고(‘List 1 학습’), 둘째 날에 두 번째 목록을 학습하였다

(‘List 2 학습’). 재활성화 절차로서 일부 참가자들에게는 List 2 학습 직전에 List 1에 관한 리마인더를 제시하였고(‘실험 집단’), 나머지 참가자들에게는 List 2 학습 직후에 List 1 리마인더를 제시하였다(‘통제 집단’). 이때, List 1의 하위목록별로 서로 다른 수준의 예측오류가 발생하도록 물체-색상 짝이 제시되는 시행과 색상만 제시되는 시행의 비율을 하위목록별로 다르게 조절하였다. 마지막으로 셋째 날에는 출처기억(source memory) 검사를 하여, List 1 하위목록별 기억갱신 효과를 측정하였다.

예상 결과는 다음과 같았다. 첫째, 예측오류를 수반한 List 1 재활성화 후 List 2를 학습한 실험집단은 출처기억 검사에서 비대칭적 출처 오귀인 분포를 보일 것이다. 재활성화된 List 1의 기억이 List 2 기억을 통합하여 재응고되기 때문이다. 그에 비해, List 2 학습 후 List 1 재활성화를 경험한 통제집단은 비대칭적 오귀인 분포(List 1 오귀인 < List 2 오귀인)를 보이지 않을 것이다. 이러한 예상 결과는 선행연구(Gershman et al., 2013; Hupbach et al., 2007, 2009)의 결과가 물체-색상 연합 맥락에서 재현되었음을 의미한다. 둘째, List 2 물체가 List 1에 오귀인하는 ‘침범 반응’ 비율은, List 1 재활성화 단계에서 중간 수준의 예측오류가 발생했던 하위목록에서 가장 높을 것이다. 예측오류 수준이 가장 낮거나 가장 높았던 하위목록에서는 침범 반응이 덜 나타나거나 나타나지 않을 것이다. 또한, 만약 예측오류가 간접 학습 전에 발생하는 것이 중요하다면, 역U자 형태의 기억갱신 양상은 실험집단에서만 두드러지고 통제집단에서는 나타나지 않아야 한다. 본 연구는 두 건의 실험을 통해 이 가설들을 검증하였다.

실험 1

수정된 ‘3일 물체 학습(3-day object learning)’ 절차의 타당성을 검증하기 위한 예비실험으로서 실험 1을 수행하였다. 본 연구의 실험환경에서 기억갱신을 반영하는 비대칭적 오귀인 분포를 재현하고, List 2 물체의 침범 비율(proportion intrusion)이 재활성화 단계의 예측오류 크기에 따라 달라지는지 관찰하였다.

방 법

참가자

총 16명(여성 8명, 평균 25.6세)을 모집하였다. 기관윤리위원회가 사전 승인한 절차에 따라 모든 참가자는 실험 전에 참

가동의서를 작성했고 실험 종료 후 사례비를 받았다. 참가자 중 절반은 실험집단에, 나머지 절반은 통제집단에 무작위로 배정되었다.

장치와 자극

Psychophysics Toolbox 함수를 활용하는 Matlab 환경에서 자극 제시와 반응 수집을 진행하였다(Brainard, 1997). 참가자는 LCD 모니터에서 자극을 관찰하였고 버튼상자를 사용하여 반응을 입력하였다. 기억항목은 한국인들에게 익숙한, 회색 톤의 물체 사진 240개로서 Brady 등(2008)의 자극에서 선별되었다(그림 1 참조). 물체 사진들은 참가자마다 80개씩 무작위로 나뉘어 세 개의 목록(list)에 할당되었다. List 1과 List 2는 학습 항목으로 사용되었고, List 3은 셋째 날의 기억검사에서 사용되었다. List 1과 List 2의 물체들은 다시 무작위로 20개씩의 하위목록으로 나뉘어 파랑, 초록, 노랑, 주황색과 짝지어졌다. 학습 절차에서 물체들은 각기 짝지어진 색상과 함께 제시되었다.

설계와 절차

두 수준의 ‘집단’ 요인(group; 실험집단, 통제집단)과 네 수준의 ‘예측오류’ 요인(prediction error; 0%, 30%, 70%, 100%)으로 실험을 설계하였다. 각 참가자는 3일 동안 24~48시간 간격으로 세 차례 실험실에 방문하여 과제를 수행하였다(그림 1A).

첫째 날에는 ‘List 1 학습’이 진행되었다(그림 2A). List 1

에 속하는 80개의 물체가 각기 짝지어진 색상과 함께 제시되었다. 참가자는 물체-색상 짝을 학습하고 검사받는 단계를 네 번 반복했다. 학습 시행에서는 단색의 정사각형이 0.5초 먼저 제시된 후, 물체가 그 안에 등장했다. 참가자는 2.5초 동안 정사각형의 색상과 물체를 짝지어 외워야 했다. 이어서 응시점이 제시되고, 0.5초가 지나면 새로운 시행이 시작되었다. 학습 단계가 끝나면, 곧바로 검사 단계가 시작되었다. 각 시행에서 물체와 네 가지 색상 선택지가 등장하면, 참가자는 그 물체와 짝지어졌던 색상을 선택해야 했다(4원강제선택, 4-alternative forced choice; 4AFC). 참가자가 응답했거나 2초가 지나면 피드백이 1초간 제시되었다. 기억검사가 끝나면, 1분간 휴식 후 다시 처음부터 학습 시행이 시작되었다. 모든 시행은 무작위 순서로 제시되었다.

둘째 날에는 ‘List 1 재활성화’와 ‘List 2 학습’이 진행되었다. List 1 재활성화 단계는 첫째 날에 학습된 물체-색상 짝의 전체 혹은 일부를 제시함으로써 실험조건에 따라 하위목록에 차등적으로 예측오류를 유도하였다(그림 2B). 각 시행은 단색의 정사각형이 1초간 등장하면서 시작되었다. 참가자는 정사각형의 색상을 인출단서로 활용하여, 첫째 날에 그 색상과 짝지어졌던 물체들을 상기해야 했다. 곧이어, 물체 사진이나 백색잡음(white noise) 영상이 2.5초간 정사각형 안에 제시되었다. 정사각형의 색상에 따라, 물체와 백색잡음이 출현할 확률이 달랐다(그림 1B). 가령, 파란색은 항상 첫째 날에 짝지어졌던 물체와 함께 제시되었지만, 주황색은 항상 백색잡음과 함께 제시되었다. 초록색과 노란색의 경우에는

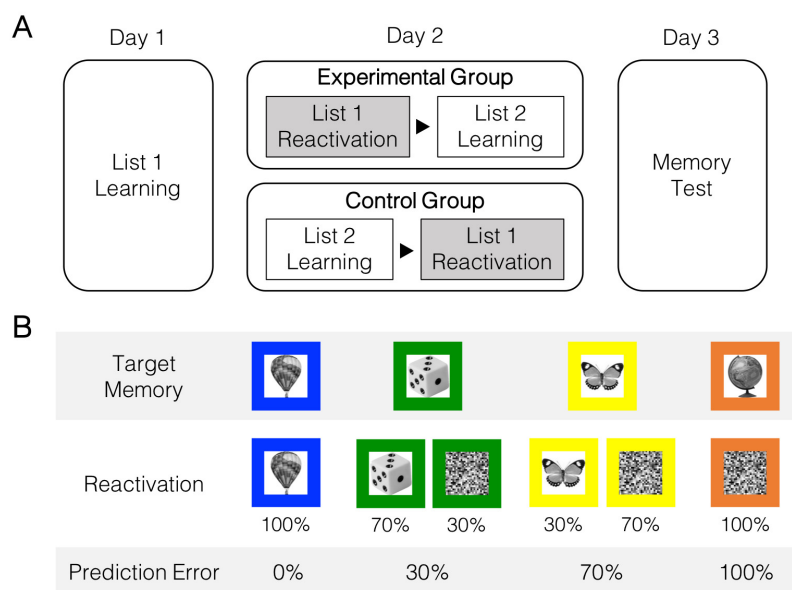


Figure 1. Procedure and design of Experiment 1. A. Overview of the 3-day object learning paradigm. B. Conditions and example stimuli. The 30% and 70% conditions were merged into a single 50% condition in Experiment 2.

첫째 날에 짝지어졌던 물체가 각각 14회와 6회씩(즉, 백색잡음은 각각 6회와 14회씩) 등장하였다. 결과적으로, 예측오류는 파랑, 초록, 노랑, 주황색 순으로 점차 크게 발생하였다(각각 0%, 30%, 70%, 100%). 색상과 예측오류 수준의 연합은 참가자별 무작위로 결정되었다. 모든 시행은 무작위 순서로 제시되었다(총 320초 = 80시행 x 4초).

실험집단은 List 1 재활성화가 끝나면 5분 동안 주의전환 과제(filler task)를 수행하였다. 참가자는 화면에 등장한 다섯 자리의 수를 암송하고, 이어서 1부터 5까지의 숫자 중 하나가 등장하면, 해당 자릿수의 숫자가 홀수인지 짝수인지 보고 해야 했다. 주의전환 과제는 시각적 암송을 방지하고, 시냅스 불안정화가 진행될 때까지 시간을 벌기 위해 삽입되었다(Monfils et al., 2009; Schiller et al., 2010; Sinclair & Barense, 2018). 주의전환 과제가 끝나면, List 2 학습 단계가 시작되었다. 이 단계는 List 1 학습과 같은 절차로 진행되었다. 참가자는 네 가지 색상에 물체 20개씩을 새롭게 연

합하였다. 통제집단은 실험집단과 반대 순서로 단계를 수행하였다. 즉, 통제집단의 경우에는 List 2 학습, 주의전환 과제, List 1 재활성화 순서로 둘째 날 실험이 진행되었다.

마지막인 셋째 날에는 기억검사가 진행되었다(그림 2C). 이미 제시된 List 1과 List 2의 물체 160개와 새로운 List 3의 물체 80개가 무작위 순서로 제시되었다. 물체가 출처기억 질문("When?")과 함께 등장하면 참가자는 그 물체를 첫째 날이나 둘째 날에 보았는지, 아니면 처음 보았는지 판단해야 했다("첫째 날 - 둘째 날 - 본 적 없음"). 이어서 두 번째 질문("Confidence?")이 등장하면 참가자는 출처기억 판단의 확신도에 1점('매우 불확실')부터 4점('매우 확실') 사이의 점수를 부여해야 했다. 참가자가 출처기억 질문에 대해 '첫째 날'이나 '둘째 날'로 응답한 경우에는, 해당 물체와 짝지어졌던 색상을 묻는 연합기억 질문이 추가로 제시되었다. 연합기억에 대한 확신도 역시 4점 척도에서 수집되었다.

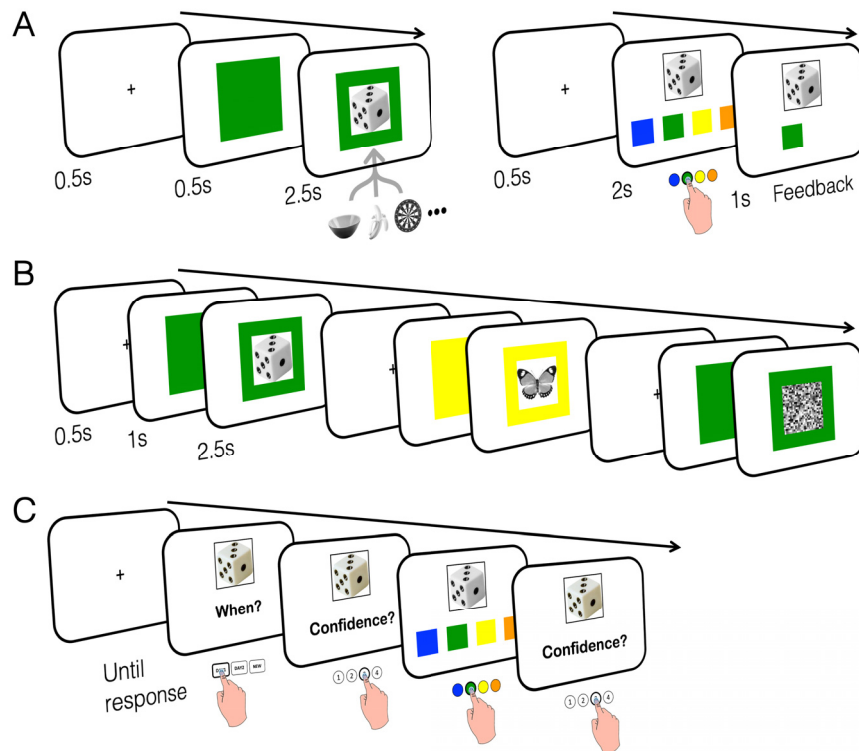


Figure 2. The tasks and example trials. A. A learning trial and a test trial in the Day 1 and 2 learning phase. Participants associated each color with a set of objects (left) and performed an associative memory test (right). B. Three reminder trials in the Day 2 reactivation procedure. Depending on prediction error, each color cue preceded either its associated objects or white noise images. C. A memory test trial in the Day 3 test phase. Upon seeing an object, participants decided when they had seen it and subsequently rated their confidence on the decision. Only if they reported that the object had been presented in Day 1 or 2, their color-object associative memory and corresponding confidence were probed.

통계 분석

R 환경에서 분석을 진행하였다(R Core Team, 2020). 반복측정 변량분석에서 자료가 구형성 가정을 위배하면 Greenhouse-Geisser(1959) 방법으로 자유도를 보정하였다. 사후검정에서는 Bonferroni 절차에 따라 유의도 수준을 보정하였다.¹⁾

결 과

List 1과 List 2 학습

첫째 날과 둘째 날에 각각 네 차례씩 진행된 4AFC 연합 기억 검사의 정확도(proportion correct)를 분석하였다. 집단(실험집단, 통제집단)과 목록(List 1, List 2), 반복(학습 단계와 검사 단계의 순환 회기; 1~4회)을 요인으로 하는 삼원 변량 분석에서 목록의 주효과($F_{1, 14} = 29.04, p < .001, \eta_p^2 = .68$), 반복의 주효과($F_{1, 25, 17.44} = 166.33, p < .001, \eta_p^2 = .92$), 목록과 반복의 상호작용($F_{1, 81, 25.33} = 13.97, p < .001, \eta_p^2 = .50$)이 유의미하였다. 첫째 날과 둘째 날의 학습 절차가 같았으므로, List 1의 첫 번째 학습-검사 회기보다 List 2의 학습-검사 회기의 정확도가 14.1% 더 높았다(각각 49.4%, 63.5%). 그러나 학습이 반복될수록 두 목록의 정확도는 모두 상승하였고, 마지막 기억검사에서는 정확도의 차이가 1.3%로 감소하였다(List 1 = 97.8%, List 2 = 99.1%). 한편, 집단의 주효과 및 관련 상호작용들은 모두 유의미하지 않았다($F_s < 1$). 이러한 결과는 두 집단이 비슷한 수준으로 물체와 색상을 연합하여 학습했다는 것을 의미한다.

출처기억

마지막 날에 실시한 기억검사에서 출처기억 반응('첫째 날 - 둘째 날 - 본 적 없음')과 그에 대한 확신도 점수(1~4 점)를 분석하였다. 참가자들은 학습한 물체(List 1과 List 2)와 학습하지 않은 물체(List 3)를 성공적으로 구분하였다. List 1과 List 2의 물체를 '본 적 없다'고 잘못 답한 비율(누락율)은 3% 이하였다(List 1, 실험집단 3.0%, 통제집단 3.0%; List 2, 실험집단 2.3%, 통제집단 2.8%). 누락율에 대한 2(집단) × 2(목록) 변량분석에서는 어떠한 주효과와 상호작용도 통계적으로 유의하지 않았다($p's > .4$). List 3의 물체를 첫째 날이나 둘째 날에 보았다고 잘못 답한 비율(오경보)도 매우 낮았다(실험집단 3.1%, 통제집단 1.7%; 집단

간 차이, $p > .5$).

List 1과 List 2에 대한 출처기억 반응 분포를 그림 3A에 제시하였다. 실험조건에 따른 기억갱신 효과를 분석하기 위해 각 집단의 출처기억 오류를 비교하였다. 실험집단에서는 List 1의 물체를 둘째 날에 봤다고 잘못 응답한 비율(List 1 오귀인, 18.6%)보다 List 2의 물체를 첫째 날에 봤다고 잘못 응답한 비율(List 2 오귀인, 31.6%)이 더 높았다. 통제집단에서는 두 방향의 오귀인 반응 비율이 비슷했다(List 1 오귀인, 18.8%; List 2 오귀인, 23.0%). 집단과 오귀인(List 1 오귀인, List 2 오귀인)의 2 × 2 변량분석을 수행한 결과, 오귀인의 주효과는 유의했지만($F_{1, 14} = 15.67, p < .005, \eta_p^2 = .53$), 집단의 주효과는 유의하지 않았다($F_{1, 14} = 1.90, p > .1, \eta_p^2 = .12$). 이원 상호작용은 경향성만 보였다($F_{1, 14} = 4.06, p = .064, \eta_p^2 = .23$). 사후검정에 따르면, 실험집단은 List 1 오귀인보다 List 2 오귀인을 많이 범했지만($p < .005$), 통제집단은 그러한 차이를 보이지 않았다($p > .5$). 실험집단에서만 List 2 오귀인 비율이 List 1 오귀인보다 높았다는 점('출처기억 오귀인의 비대칭성')은 이 집단에서만 첫째 날의 기억이 둘째 날의 경험을 반영하여 갱신되었음을 의미한다(Hupbach et al., 2009). 출처기억 확신도를 추가로 분석하였다. 만약 실험집단이 출처혼동(source confusion)으로 인해 List 2 오귀인을 많이 범하게 되었다면, 이 집단에서 List 2 오귀인 반응의 확신도는 다른 오귀인 반응에 비해 낮았을 것이다. 그러나, 분석 결과는 이러한 설명에 부합하지 않았다. 두 집단 모두 List 1 오귀인 반응(실험집단 3.06, 통제집단 2.59)보다 List 2 오귀인 반응(실험집단 3.23, 통제집단 3.09)에 더 높은 확신도를 부여하였다. 집단과 오귀인(List 1 오귀인, List 2 오귀인)의 2 × 2 변량분석을 수행한 결과, 오귀인의 주효과는 유의미하였지만($F_{1, 14} = 11.63, p < .005, \eta_p^2 = .45$), 집단의 주효과와 이원 상호작용은 유의미하지 않았다($p's > .1$). 따라서 실험집단이 출처혼동으로 인해 List 2의 물체를 List 1으로 오귀인했다고 볼만한 증거는 없었다.

예측오류와 침범 비율

List 2 오귀인은 List 2 학습이 List 1 기억을 침범한 후, List 1 기억이 재응고된 결과를 반영한다(Gershman et al., 2013; Hupbach et al., 2009). 이에 List 2 오귀인 반응을 집단별 예측오류의 크기에 따라 분류하여 조건별(0%, 30%, 70%, 100%) 침범 비율을 계산하였다(그림 3B). 그 결과, 실험집단에서만 역U자 형태의 침범 비율이 두드러졌다(조건별

1) 본 논문의 원자료와 분석 코드를 Github에 공개하였다. (<https://cogneuro.github.io/MemUpdatingPE>).

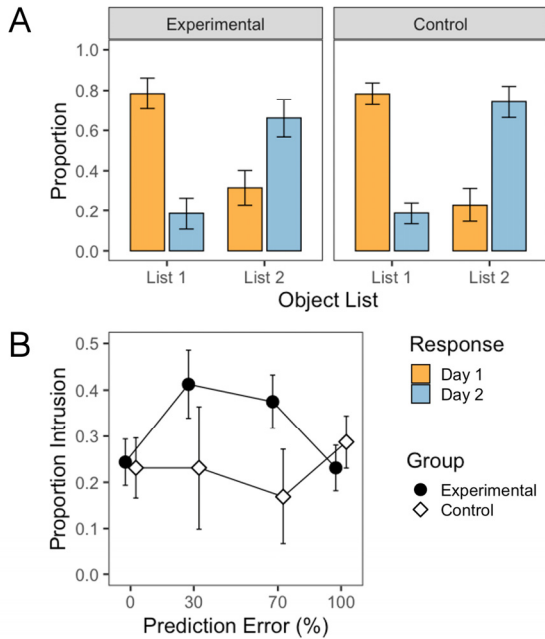


Figure 3. Results of Experiment 1. A. Mean proportions of objects on the source memory test attributed to List 1 or List 2 for each list. B. Mean proportions of intrusion as a function of prediction error. Error bars represent 95% within-subject confidence intervals.

침범 비율 24.4%, 41.2%, 37.5%, 23.4%; 통제집단은 23.1%, 23.1%, 16.9%, 28.8%). 추세 분석에서도 이러한 이차 추세(quadratic trend)가 집단 요인과 상호작용하였다($t_{14} = 7.535, p < .0001$). 선형(linear) 및 삼차(cubic) 추세는 둘 다 집단 요인과 상호작용하지 않았다($p's > .8$). 구체적으로, 실험집단에서 역U자 형태의 이차 추세가 유의미했지만($t_{14} = -7.722, p < .0001$), 선형 및 삼차 추세는 유의하지 않았다($p's = 1$). 통제집단에서는 오히려 정U자 형태의 양상이 보였지만 모든 추세가 통계적으로 유의미하지 않았다($p's > .06$). 한편, 집단과 예측오류의 2×4 이원 변량분석에서는 이원 상호작용이 유의미하였다($F_{1,8, 24,8} = 7.44, p < .005, \eta_p^2 = .35$). 집단의 주효과는 경향성만을 보였고($F_{1, 14} = 4.43, p = .054, \eta_p^2 = .24$), 예측오류의 주효과도 유의하지 않았다($p > .12$). 확신도에 대해 같은 분석을 적용했을 때는 통계적으로 유의미한 결과가 관찰되지 않았다($p's > .2$).

List 1과 List 2의 연합기억

마지막 날에 실시한 물체-색상 연합기억 검사의 정확도와 확신도를 분석하였다. 정확도에 대한 집단과 목록의 2×2 이원 변량분석에서 목록의 주효과는 유의하였다($F_{1, 14} = 13.13, p < .005, \eta_p^2 = .48$). List 2의 연합기억이 List 1보

다 더 정확했기 때문이었다(List 1, 실험집단 90.3%, 통제집단 83.6%; List 2, 실험집단 94.2%, 통제집단 90.6%). 그러나 집단의 주효과와 이원 상호작용은 통계적으로 유의하지 않았다($p's > .1$). 확신도 분석에서도 같은 결과를 얻었다. List 2의 확신도가 List 1보다 높았으므로(List 1, 실험집단 3.73, 통제집단 3.47; List 2, 실험집단 3.76, 통제집단 3.56), 목록의 주효과가 유의하였다($F_{1, 14} = 5.07, p < .05, \eta_p^2 = .27$). 집단의 주효과와 이원 상호작용은 유의하지 않았다($p's > .1$).

논 의

실험 1의 목표는 수정된 실험 패러다임의 타당성을 확인하고, 본 연구 환경에서 기억갱신 효과를 재현하며, 예측오류의 크기가 기억갱신에 반영되는 양상을 관찰하는 것이었다. 이를 위해서는 먼저 참가자들이 두 목록의 물체와 물체-색상 연합에 관해 견고한 기억을 형성해야 한다. 첫째 날과 둘째 날에 네 번 반복된 연합학습과 검사 절차에서 참가자들의 연합기억 정확도는 꾸준히 향상되었으며, 네 번째 검사에서 집단간 정확도 차이도 관찰되지 않았다. 두 목록의 연합기억은 마지막 날까지 유지되어서 실험집단과 통제집단 모두 80% 이상의 정확도를 보였다. 학습 단계에서 물체 자체에 관한 항목기억 검사를 진행하지는 않았다. 그러나 마지막 날의 출처기억 검사 결과에서 나타나듯이 참가자들은 학습하지 않은 물체와 학습한 물체를 정확히 구분하였다. 이러한 결과들은 본 실험의 학습 절차가 견고한 연합기억을 형성하기에 충분했음을 알려준다.

셋째 날에 검사한 출처기억에서는 비대칭적 출처 오귀인 분포가 나타났다. 선행연구(Gershman et al., 2013; Hupbach et al., 2007, 2009)와 마찬가지로, 실험집단은 List 1의 물체를 List 2에 귀인하는 오류보다 List 2의 물체를 List 1에 귀인하는 오류를 더 많이 범했다. 이러한 오귀인 양상이 실험집단에서만 관찰되고 통제집단에서는 관찰되지 않았다는 사실은 재활성화 절차가 List 1에 관한 기억을 불안정하게 만들었음을 의미한다. 불안정해진 List 1 기억은 재응고되면서 List 2을 포함하도록 갱신되었을 것이다. 본 실험의 핵심 가설은 이러한 기억갱신과 예측오류의 크기가 역U자형의 함수 관계를 가진다는 것이다. 예상대로, 실험집단의 침범 비율은 예측오류가 30%에서 70%일 때 높았고, 0%와 100%에서는 낮았다. 재활성화 절차보다 List 2 학습을 먼저 수행한 통제집단에서는 이러한 패턴이 나타나지 않았다. 종합하여 볼 때, 실험 1의 결과는 예측오류를 수반한 재

활성화가 이미 응고된 기억의 재응고와 갱신을 이끌 수 있다는 것을 시사한다.

실험 2

일부 선행연구들은 재활성화 절차에서 기억갱신을 유도하는데 실패한 바 있다(Biedenkapp & Rudy, 2004; Bos et al., 2014; Hardwicke et al., 2016; Klingmüller et al., 2017). 그 이유는 이 연구들의 재활성화 절차가 예측오류를 수반하지 않았기 때문이라는 것이 본 연구의 가정이다. 그러나 단순히 기억갱신 효과 자체가 약해서 안정적으로 재현되기 어려운 것일지도 모른다. 이에 실험 2는 조건 비율에 변화를 주고 참가자 수를 늘려서 실험 1의 결과를 재현하였다. 실험 1은 각 목록의 물체들을 네 가지 예측오류 조건에 20개씩 배정하였다. 실험 2는 더욱 안정적인 결과를 얻기 위해 조건당 물체 수를 30개로 늘렸다. 그 대신 실험 1에서 차이를 보이지 않았던 30%와 70% 예측오류 조건을 50% 예측오류 조건으로 대체하고, 0%, 50%, 100% 예측오류 조건들을 비교하였다. 세 조건의 시행 수는 같았다(즉, 1:1:1 비율). 이에 따라, 목록 당 물체 수는 80개에서 90개로 소폭 상승하였다. 또한, 세 회기의 시간 간격을 24시간으로 고정하였다. 실험 1에서 회기 간격은 참가자별로 24시간에서 48시간으로 다양하였다. 기억은 시간 흐름에 따라 천천히 응고되므로, 세 차례의 실험 회기가 일정한 간격으로 진행되는 것이 바람직하다(Dudai & Eisenberg, 2004). 기억갱신의 효과는 기억이 처음 생겨난 시점과 재활성화 시점의 간격에 따라 달라질 수 있기 때문이다(Scully et al., 2017). 마지막으로, 실험 1의 효과 크기를 근거로 실험에 필요한 참가자 수를 추정하였다. 그 결과, 실험 1보다 더 많은 참가자를 모집하여 실험 결과의 신뢰성을 재고하였다.

방 법

실험 2의 방법은 다음의 사항들을 제외하고 실험 1의 방법과 같았다.

참가자

학부생 38명(여 18명, 평균 24.8세)을 모집하였다. 과제 수행에 어려움을 겪어서 실험을 중단한 두 명이 분석에서 제외되었다. 총 36명의 참가자 중 절반은 실험집단에, 나머지 절반은 통제집단에 무작위로 할당되었다. 참가자 수는 실험 1의 결과에 대한 검증력 분석과 선행연구에 근거하여 결정되

었다. 실험 1에서 출처 오귀인의 비대칭적 반응 분포와 비선형적 기억갱신 효과의 집단 차이는 각각 $\eta_p^2 = .23$ 과 $\eta_p^2 = .35$ 의 효과크기를 보였다. 검증력이 80%일 때 G*Power를 사용하여 추정된 참가자 수는 각각 32명과 18명이었다(Faul et al., 2007). 본 실험에서는 세 수준의 예측오류를 비교했으므로 세 가지 배경색을 역균형화하기 위해 집단별 최소 여섯 명이 필요하다. 따라서 집단별 18명씩 총 36명의 참가자를 모집하였다.

장치와 자극

실험 1에서 사용했던 물체 사진에, 한국인에게 친숙한 물체 사진 30개를 새로 추가하여 총 270개의 물체 사진을 활용하였다. 참가자별로 물체 사진을 90개씩 무작위로 나누어 세 개의 목록(list)에 할당하였다. List 1과 List 2는 학습 항목으로 사용되었고, List 3은 마지막 날의 검사 단계에서만 사용되었다. List 1과 List 2의 물체 사진들은 다시 무작위로 30개씩 하위목록으로 나뉘어 파랑, 노랑, 초록색에 각각 찍지어졌다.

실험와 절차

실험 설계는 두 수준의 '집단' 요인(group; 실험집단, 통제집단)과 세 수준의 '예측오류' 요인(prediction error; 0%, 50%, 100%)으로 구성되었다. 각 목록에 물체가 30개씩 추가됨에 따라, 과제별 시행 수도 그만큼 증가하였다. 본 실험에서 3일간의 절차는 24시간 간격으로 진행되었다.

결 과

List 1과 List 2 학습

첫째 날과 둘째 날에 각각 네 차례씩 실시한 4AFC 연합기억 검사의 정확도를 분석하였다. 집단(실험집단, 통제집단)과 목록(List 1, List 2), 반복(1~4회)을 요인으로 하는 삼원 변량분석에서 목록의 주효과($F_{1, 34} = 35.86, p < .001, \eta_p^2 = .51$), 반복의 주효과($F_{1,96, 66.56} = 289.63, p < .001, \eta_p^2 = .90$), 목록과 반복의 상호작용($F_{2,17, 73.89} = 17.37, p < .001, \eta_p^2 = .34$)이 유의미하였다. 항상 List 1의 학습이 선행되었기 때문에, 첫 번째 기억검사에서 List 1보다 List 2의 정확도가 8.5% 더 높았다(각각 62.7%, 71.2%; $p < .001$). 그러나 학습이 반복될수록 두 목록의 정확도는 모두 상승하였고, 마지막 기억검사에서는 정확도의 차이가 거의 사라졌다(List 1 = 97.7%, List 2 = 97.9%; $p > .8$). 한편, 집단의 주효과

와 집단이 관련된 상호작용들은 모두 유의미하지 않았다(F 's < 1). 이러한 결과는 두 집단이 모두 List 1과 List 2의 물체와 색상을 정확히 연합하여 학습했음을 뜻한다.

출처기억

마지막 날에 실시한 기억검사에서 참가자들은 학습한 물체(List 1과 List 2)와 학습하지 않은 물체(List 3)를 성공적으로 구분하였다. List 1과 List 2의 물체를 본 적이 없다고 오인한 비율(누락율)은 5% 이하였다(List 1, 실험집단 3.3%, 통제집단 4.6%; List 2, 실험집단 2.2%, 통제집단 3.6%). 누락율에 대한 2(집단) × 2(목록) 변량분석에서는 어떤 효과도 통계적으로 유의미하지 않았다(p 's > .1). List 3의 물체를 첫째 날이나 둘째 날에 보았다고 오인한 비율(오정보)도 낮았다(실험집단 2.7%, 통제집단 4.4%). 오정보의 집단간 차이 역시 유의미하지 않았다(p > .3).

List 1과 List 2에 대한 출처기억 반응 분포를 그림 4A에 제시하였다. 실험조건에 따른 기억갱신 효과를 분석하기 위해 각 집단의 출처기억 오류를 비교하였다. 실험집단에서는 List 1의 물체를 둘째 날에 봤다고 잘못 응답한 비율(List 1 오귀인, 21.3%)보다 List 2의 물체를 첫째 날에 봤다고 잘못 응답한 비율(List 2 오귀인, 31.7%)이 더 높았다. 통제집단에서는 두 유형의 오귀인 반응 비율이 비슷했다(List 1 오귀인,

24.0%; List 2 오귀인, 25.7%). 집단과 오귀인(List 1 오귀인, List 2 오귀인)의 2 × 2 변량분석을 수행한 결과, 오귀인의 주효과는 유의했지만($F_{1, 34} = 6.56, p < .05, \eta_p^2 = .16$), 집단의 주효과는 유의하지 않았다($F < 1$). 이원 상호작용은 경향성만 보였다($F_{1, 34} = 3.28, p = .079, \eta_p^2 = .09$). 사후검정 결과, List 1 오귀인과 List 2 오귀인의 차이는 실험집단에서는 유의미했으나($p < .05$), 통제집단에서는 유의미하지 않았다($p = 1$). 이 결과는 실험 1의 결과와 일치하며, 실험집단에서 첫째 날의 기억이 둘째 날의 경험을 반영하여 갱신되었음을 의미한다(Hupbach et al., 2009). 한편, 출처기억 확신도를 추가로 분석하였다. 실험 1에서와 마찬가지로, 두 집단 모두 List 1 오귀인 반응(실험집단 2.73, 통제집단 2.76)보다 List 2 오귀인 반응(실험집단 3.09, 통제집단 3.06)에 더 높은 확신도를 부여하였다. 집단과 오귀인(List 1 오귀인, List 2 오귀인)의 2 × 2 변량분석을 수행한 결과, 목록의 주효과는 유의미하였지만($F_{1, 34} = 32.43, p < .001, \eta_p^2 = .49$), 집단의 주효과와 이원 상호작용은 유의미하지 않았다(F 's < 1). 이러한 결과는 출처혼동(source confusion)만으로는 실험집단이 List 2 오귀인을 많이 범한 이유를 설명할 수 없다는 것을 의미한다.

예측오류와 침범 비율

List 2 오귀인 반응을 집단별 예측오류의 크기에 따라 분류하여 조건별(0%, 50%, 100%)로 침범 비율(proportion intrusion)을 계산하였다(그림 4B). 그 결과, 실험집단에서만 역U자 형태의 침범 비율이 나타났다(조건별 침범 비율 26.7%, 36.5%, 32.0%; 통제집단은 25.2%, 24.3%, 27.8%). 추세 분석에서도 이차 추세(quadratic trend)가 집단 요인과 상호작용하였다($t_{34} = 2.763, p < .05$). 선형(linear) 추세는 집단 요인과 상호작용하지 않았다($p = 1$). 구체적으로, 실험집단에서 역U자 형태의 이차 추세는 유의미했지만($t_{34} = -2.979, p < .05$), 선형 추세는 유의하지 않았다($p > .3$). 통제집단에서는 선형 및 이차 추세가 모두 통계적으로 유의미하지 않았다(p 's = 1). 한편, 집단과 예측오류의 2 × 3 이원 변량분석에서는 이원 상호작용이 유의미하였다($F_{1,98, 67.46} = 3.73, p < .05, \eta_p^2 = .10$). 집단과 예측오류의 주효과는 모두 경향성만 보였다(각각 $F_{1, 34} = 2.94, p = .095, \eta_p^2 = .08$; $F_{1,98, 67.46} = 2.87, p = .064, \eta_p^2 = .08$). 확신도에 대해 같은 분석을 적용했을 때는 통계적으로 유의미한 결과가 관찰되지 않았다(p 's > .4).

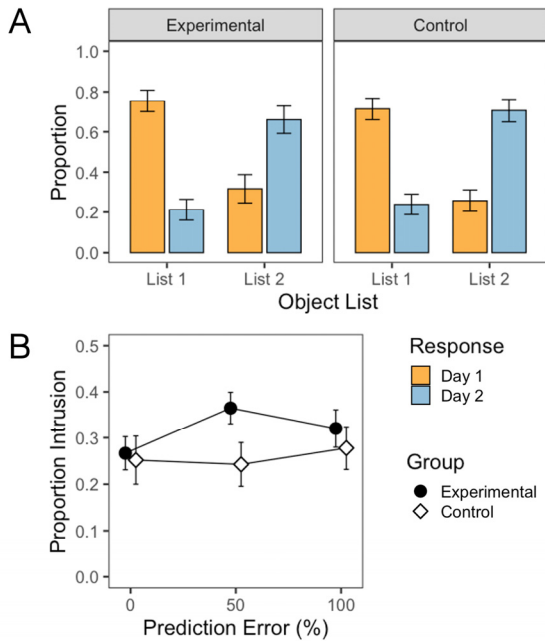


Figure 4. Results of Experiment 2. A. Mean proportions of objects on the source memory test attributed to List 1 or List 2 for each list. B. Mean proportions of intrusion as a function of prediction error. Error bars represent 95% within-subject confidence intervals.

List 1과 List 2의 연합기억

마지막 날에 실시한 물체-색상 연합기억 검사의 정확도와 확신도를 분석하였다. 정확도에 대한 집단과 목록의 2×2 이원 변량분석에서 목록의 주효과가 유의하였다($F_{1, 34} = 8.68, p < .01, \eta_p^2 = .20$). List 2의 연합기억이 List 1보다 더 정확했기 때문이었다(List 1, 실험집단 86.2%, 통제집단 85.2%; List 2, 실험집단 89.9%, 통제집단 87.5%). 그러나 집단의 주효과와 이원 상호작용은 유의미하지 않았다($p's > .4$). 한편, 동일한 이원 변량분석을 확신도에 적용했을 때는 통계적으로 유의미한 주효과나 상호작용을 발견할 수 없었다($p > .1$).

논 의

본 실험은 실험 1의 결과를 재현하였다. 이번에도 참가자들은 학습 단계에서 정확한 물체-색상 연합기억을 획득하였다. 목록이나 집단에 상관없이, 물체-색상 연합기억의 정확도는 학습 직후에 97%에 달하였고, 마지막 날에도 85%를 상회하였다. 마지막 날의 출처기억 검사에서도 참가자들은 학습했던 물체와 처음 본 물체를 비교적 정확히 구분하였다. 따라서 물체-색상 연합기억이나 항목기억은 재활성화 절차의 영향을 받지 않는다는 결론을 내릴 수 있다.

재활성화의 효과는 출처기억에서 드러났다. 실험집단은 List 2의 물체를 List 1으로 귀인하는 오류를 반대 방향의 귀인 오류보다 더 많이 범했지만, 통제집단은 그러한 차이를 보이지 않았다(Gershman et al., 2013; Hupbach et al., 2007, 2009). 비대칭적 오귀인 분포는 재활성화 단계에서 발생한 하위목록별 예측오류 수준에 따라 달랐다. 실험집단의 침범 비율은 예측오류가 50%일 때 가장 높았다. 추세 분석 결과는 실험집단에서만 통계적으로 유의미한 이차 추세(quadratic trend)가 있음을 증명하였다. 따라서 본 실험의 결과는 전반적으로 실험 1과 일치한다고 볼 수 있다.

종합논의

본 연구는 재활성화에 수반된 예측오류가 일화기억 갱신에 미치는 비선형적 효과를 검증하였다. Hupbach 등(2007, 2008, 2009)의 절차를 수정하여, 학습 단계에서 한 가지 색상에 다수의 물체가 연합된 기억단위를 여럿 만들고, 재활성화 단계에서 불완전 리마인더 비율을 조절함으로써 각 기억 단위에 서로 다른 크기의 예측오류가 발생하게 하였다. 실험 집단은 재활성화 직후 색상-물체 연합을 추가 학습하였고,

통제집단은 추가 학습 후 재활성화 단계를 경험하였다. 기억검사 결과, 추가 학습한 물체가 먼저 학습한 물체로 오인될 가능성이 실험집단에서만 증가했다. 특히, 이러한 침범(intrusion) 오류의 빈도는 예측오류 크기에 따라 역U자 형태를 띠었다. 불완전 리마인더 비율이 너무 낮거나 높을 때보다 중간 수준이었을 때 침범 오류가 더 자주 발생하였다.

재응고 이론은 재활성화된 기억이 다시 고정되는 과정에서 새로운 정보와 통합될 수 있다고 제안한다(Lee et al., 2017; Nader & Hardt, 2009). 이에 근거한 선행연구들은 인간의 일화기억도 재응고 과정에서 갱신되는지 검토하였다. 대표적으로 Hupbach 등(2007, 2008, 2009)은 학습 맥락을 리마인더로 활용함으로써 일화기억 갱신을 유도할 수 있었다. 또한, Sinclair 등(2018)은 불완전하게 인출된 기억만 갱신되는 현상을 관찰함으로써 예측오류의 중요성을 확인하였다. 따라서 본 연구의 첫 번째 목표는 이러한 선행 결과를 재현하는 것이었다. 두 실험 모두에서 재활성화가 추가 학습을 선행했을 때, 두 번째 회기의 물체 목록이 첫 번째 회기에 통합되는 기억갱신 효과가 관찰되었다. 이 효과는 재활성화 과정에 예측오류가 포함된 조건에서 두드러지게 나타났다. 추가 학습 후 재활성화를 진행하면 기억갱신의 증거를 찾을 수 없었다. 이는 예측오류가 재응고 과정과 상호작용하여 선택적으로 기억을 갱신할 수 있다는 점을 시사한다.

두 번째 목표는 예측오류와 기억갱신의 관계를 구체적으로 살펴보는 것이었다. 지금까지 예측오류의 크기를 조작한 연구들은 일화기억이 아닌 조건화된 공포를 다뤘다(Sevenster et al., 2014). 일화기억 갱신을 다룬 연구들은 예측오류 유무에만 초점을 두었고 예측오류의 크기를 직접 조작하지 않았다(Forcato et al., 2016; Simon et al., 2017; 2018). 이에 본 연구는 일화기억의 맥락에서 예측오류의 크기를 조작하고, 예측오류와 기억갱신의 비선형적 관계를 검증하였다. 추세 분석 결과, 실험집단의 침범 비율에서 이차 추세(quadratic trend)만 통계적으로 유의미했고 선형 추세(linear trend)는 관찰되지 않았다. 통제집단에서는 어떠한 추세도 유의미하지 않았으므로, 예측오류는 재활성화가 선행된 경우에만 기억 재응고의 조절 요인이 될 수 있음을 알 수 있다.

예측오류와 기억갱신의 비선형적 관계는 기억 재응고가 적응적 기능을 가진다는 입장에 부합한다(Exton-McGuinness et al., 2015; Simon et al., 2017; Sinclair & Barense, 2019). 당면한 환경이 과거 경험과 유사하면 과거 경험에 비추어 형성된 예측으로 적절한 행위를 선택할 수 있다. 그러나 환경이 이전과 일부 달라지면 기존의 기억을 그대로 활용할 수 없고, 환경 변화에 맞추어 기억을 수정할 필요성이 생

긴다. 여기서 기억 기반 예측과 현재 결과 간의 불일치가 예측오류 신호로 부호화되어 기억을 갱신하는 재응고가 촉발될 수 있다(Sinclair & Barense, 2018). 한편, 예측오류가 항상 재응고를 촉발한다면 안정적인 기억체계가 유지될 수 없을 것이다. 가변적인 환경을 고려할 때, 기존의 경험을 활용하면서도 새로운 환경에 유연하게 적응하기 위해서는 이전 환경이 변화된 것인지, 새로운 환경을 접한 것인지 판단하는 기준이 필요하다. 이전의 환경이 변화된 경우, 기존 기억의 정보 가치가 유지되기 위해서는 변화에 맞추어 수정되어야 한다. 그러나 새로운 환경을 접하였을 때는 기존 기억은 그대로 두고 새로운 기억을 형성하는 것이 효과적이다. 예측오류의 크기는 기존 기억을 갱신할지 새로운 기억을 형성할지를 결정하는 기준으로 작용할 수 있다. 적정 수준의 예측오류가 재응고를 유발하고 기억이 수정될 수 있도록 하는 것이다.

이 과정은 두 가지 신경 기체에 의해 뒷받침될 수 있다. 첫째는 참신성 탐지기(novelty detector)로 알려진 해마(hippocampus)의 기능이다(Tulving et al., 1994; Knight, 1996). 해마는 새로운 자극이 제시되거나, 친숙한 자극들이 낯선 시공간적 조합으로 출현한 경우에 반응한다(Brown & Aggleton, 2001; Kumaran & Maguire, 2007). 이때 주목할 만한 점은 해마가 참신성 자체보다 '기대에 어긋난' 참신성에 반응한다는 것이다. 가령, 참가자가 일정한 시간 순서의 물체 시퀀스(예: A-B-C-D)에 익숙해진 상태에서, 해마는 뒷부분이 재배열된 시퀀스가 제시되었을 때(예: A-B-D-C)만 활성화되었고, 전체가 재배열된 시퀀스(예: C-A-D-B)에 대해서는 활성화되지 않았다(Kumaran & Maguire, 2006). 즉, 인출단서('A-B')에 의해 먼저 기대('C-D')가 형성된 후에 감각입력('D-C')이 기대와 일치하지 않는 경우에만 해마가 반응하였다. 계산신경모형들은 이 과정에서 해마와 주변부의 하위영역들이 담당하는 역할을 제시하고 있다. 구체적으로, 치상회(dentate gyrus)와 CA3가 인출단서로부터 과거 경험을 재구성하면(패턴완성, pattern completion), CA1은 이 기억표상을 내비피질(entorhinal cortex)을 통해 입력 받은 감각표상과 비교하여 불일치 정도를 반영하는 신호를 생성한다. 이러한 불일치 신호(mismatch signals)를 근거로 해마는 중뇌 도파민 시스템과 연계하여 기존 기억을 갱신하거나 완전히 새로운 기억을 저장하는(패턴분리, pattern separation) 기능을 수행하게 된다(Duncan et al., 2012; Fernández et al., 2016; Lisman & Grace, 2005).

최근 Long 등(2016)은 fMRI를 활용하여 해마의 불일치 신호가 예측과 결과의 불일치 정도에 비선형적으로 반응한다

는 증거를 제시하였다. 이들은 단어-사진 연합학습 패러다임에서 해마의 불일치 신호가 초기 예측의 강도 및 예측-결과 불일치의 정도에 어떻게 반응하는지 조사하였다. 참가자들은 학습 단계에서 단어와 세 범주의 사진(얼굴, 장면, 물체) 간의 연합을 학습하였다. 그리고 갱신 단계에서는 학습했던 연합을 재학습하였다. 이때, 단어-사진이 기존 연합과 똑같이 제시되는 조건, 기존 연합과 동일 범주의 다른 사진이 제시되는 조건, 기존 연합과 완전히 다른 범주의 사진이 제시되는 조건으로 구분되어 예측-결과 불일치 수준이 조절되었다. 동시에, 각 범주에 대한 신경 활성화가 다변량 패턴 분석으로 분석되어 갱신 단계에서의 예측 강도로 수량화되었다. 측정된 예측 강도와 불일치 신호 간의 관계를 조사한 결과, 예측이 어긋난 조건에서 예측 강도가 강할수록 불일치 신호가 강하게 나타났다. 특히, 이 효과는 예측과 결과가 완전히 일치하지 않는 조건보다 일부가 불일치할 때 더 크게 나타났다.

이와 유사하게, 일화기억 갱신 연구에서도 기억단서가 부분적으로 예측에 일치하지 않는 방식으로 제시되었을 때 해마의 활성화가 증가하며, 기억갱신이 증가한다는 것이 발견되었다(Forcato et al., 2016). 또한 후속 기억 패러다임(subsequent memory paradigm; Wagner et al., 1998)을 통해 재활성화에 의한 기억갱신을 살펴본 fMRI 연구에서는 재활성화 과정에서 후측 부해마(posterior parahippocampus), 후뇌량팽대 피질(retrosplenial cortex), 후측 하두정 피질(posterior inferior parietal cortex) 등의 기억 관련 네트워크가 정확한 반응과 기억갱신 반응에서 비슷하게 활성화되는데 비해, 해마는 기억갱신 반응에서 더욱 활성화되는 것이 관찰되었다(St Jacques et al., 2013). 이러한 결과들은 해마가 적정 수준의 예측오류에 반응하여 재응고를 유도하는 과정을 지원할 수 있으며, 해마의 불일치 신호가 기억갱신 과정을 추적하는 지표로 활용될 수 있다는 것을 암시한다. 후속 연구는 해마의 불일치 신호를 바탕으로 예측오류에 반응할 것으로 여겨지는 다른 영역(예를 들어, 측두정접합부; Simon et al., 2017)과 기억 부호화 및 인출 네트워크 간의 상호작용을 살펴볼 수 있을 것이다.

둘째로, 시냅스의 비단조적 가소성이 예측오류와 기억갱신의 관계를 뒷받침할 수 있다. 기억의 비단조적 가소성 가설(nonmonotonic plasticity hypothesis)은 기억 재활성화의 강도와 기억 표상의 변화 간의 비선형적인 관계를 제안한다(Ritvo et al., 2019). 이에 따르면 연합기억 표상의 변화에는 신경망의 활성화 확산 및 시냅스 연결 조절을 통한 비지도 학습 과정이 관여할 수 있다. 연합기억에서 한 기억 요소의

활성화는 연결된 다른 요소들로 활성화 확산을 일으키며 헤비안 학습(Hebbian learning)과 같은 신경 가소성 원리를 바탕으로 연결 강도를 변화시킬 수 있다. 요소의 활성화 강도가 연결된 요소들로 충분히 확산될 정도로 강하면, 연결된 요소들의 활성화도 강해지고 요소의 연합이 강화된다. 한 요소가 다른 요소들로 약하게 확산될 정도로 적당히 활성화된다면, 요소 간 활성화 강도의 불일치가 발생하고 연합이 약화된다. 활성화가 약하여 다른 요소로 확산되지 않는다면 기억 연합이 영향을 받지 않는다. 따라서 약한 활성화는 연합 표상을 변화시키지 않으며, 적당한 활성화는 연합 표상을 약화하고, 강한 활성화는 연합 표상을 강화시킨다.

이 모형은 장기 기억과 작업 기억을 다룬 여러 연구에서 지지받았다(Detret et al., 2013; Lewis-Peacock & Norman, 2014). 기억갱신 맥락을 직접적으로 다룬 연구는 아직 없으나, 연합의 활성화 강도 조절과 새로운 정보의 통합에 예측 오류가 중요한 역할을 수행할 수 있다. 예측오류가 거의 없거나 지나치게 클 때는 기억표상이 약화되지 않고 새로운 기억 요소가 통합되지 못한다. 이와 달리 적당한 수준의 예측 오류는 적당한 활성화 확산을 유발하고 연합기억 표상의 불안정화를 유발할 수 있다. 이 경우, 재활성화 후에 주어지는 간접 학습으로 새로운 정보가 기존 연합에 통합될 수 있다. 따라서 비단조적 가소성 가설은 예측오류 정도에 의해 유발된 재활성화 강도 변화가 비선형적 기억갱신 효과를 지원할 수 있다는 것을 암시한다. 여기서 예측오류는 재활성화의 강도를 조절하는 간접적인 역할을 수행하며, 갱신 효과 자체는 재활성화의 강도에 의존할 수 있다. 만약 그렇다면 예측오류 없이 능동적인 재활성화를 유도하는 실험 패러다임을 통해서도 기억갱신 효과를 관찰할 수 있을 것이다. 이를 확인하기 위해서는 추가적인 연구가 필요하다.

이 두 기제는 상호 배타적이지 않으며, 서로 다른 층위에서 예측오류에 의한 기억갱신 효과를 뒷받침할 수 있다는 것에 유의할 필요가 있다. 해마의 불일치 신호를 중심으로 하는 기억 네트워크의 상호작용은 시스템 수준에서 기억갱신 효과를 지원할 수 있으며, 시냅스의 비단조적 가소성에 기반을 둔 연합 표상의 변화는 뉴런들의 연결 관계에서의 갱신 과정을 지원할 수 있다. 이를 검증하기 위해서는 예측오류를 명시적으로 조작하는 실험 패러다임에서 해마와 기억 네트워크 간의 연결성 분석과 다변량 패턴 분석 기법을 활용한 표상 변화 추적이 종합적으로 이루어져야 할 것이다.

본 연구는 재응고에 의한 기억갱신과 예측오류의 비선형적 효과를 보여주었으나, 다음과 같은 한계를 가진다. 첫째, 예측오류나 재활성화의 강도를 직접적으로 반영하는 측정치를

측정하지 않았다. 대신 예측오류 시행의 비율을 조절하여 예측오류의 강도가 선형적으로 증가하도록 조작하고자 하였다. 오류시행이 포함되지 않은 조건에서는 예측오류와 재활성화가 약하게 발생하고, 오류 시행이 30%, 50%, 70% 포함된 조건에서는 중간 수준의 예측오류와 재활성화가 발생하며, 오류 시행이 100% 포함된 조건에서는 가장 강한 예측오류와 재활성화가 발생할 것으로 가정하였다. 현상학적으로 볼 때, 참가자들은 각 조건에서 서로 다른 비율로 물체를 보았기 때문에 예측오류와 재활성화의 정도가 선형적으로 조작되었을 것이라는 가정이 타당할 수 있다. 그러나 비선형적 효과를 직접적으로 검증하기 위해서는 예측오류 또는 재활성화가 유도한 대로 발생했다는 것을 보여주는 보완적인 측정치가 필요하다. 이를 위해 참가자의 놀라움이나 기억 활성화 정도를 반영하는 신경생리학적 측정치를 수집하는 것이 적절할 수 있다. 예를 들어, 동공 반응은 예측오류나 기억 재활성화 정도를 간접적으로 반영하는 측정치로 활용될 수 있다 (Braem et al., 2015; Montefinese et al., 2013). 또는 직접적인 방법으로 기억 회상 정도나 불일치 탐지를 반영하는 사건관련전위를 측정할 수도 있다(Murray et al., 2015; Winkler & Czigler, 2012). 후속 연구에서 이런 측정치를 활용한다면 실험 조작의 타당성을 확보하고 예측오류에 반응하는 신경 기제를 탐구할 수 있을 것이다.

둘째, 본 연구는 임의의 물체-색상 연합을 통해 하위 기억 단위를 형성하였다. 이러한 조작은 단서 자체의 특성이 결과에 혼입되는 것을 방지하기 위해 이루어졌다. 그러나 현실은 임의의 연합보다는 의미적, 시간적으로 관련된 연합이나 이야기 전개(narrative)가 존재하는 연속적인 경험으로 구성되어 있다. 이러한 차이를 고려할 때, 예측오류의 비선형적 효과가 일상에서도 적용되는 일반적 원리인지를 확인하기 위해서는 추가적인 연구가 필요하다. 따라서 후속 연구는 현실적으로 타당한 학습 연합을 구성할 필요가 있다. 한 가지 방법으로 현실적인 공간 맥락(예를 들어, 집 또는 거리)에서 의미적으로 관련된 물체들이 시간적 흐름에 따라 제시되는 연합 자극을 구성할 수 있다. 이렇게 구성된 자극은 영상 자극보다 실험적으로 통제하기 쉬우며, 단순한 물체-색상 연합보다는 더 현실에 가까운 특성을 가진다. 또한 이 방법은 새로운 질문을 검증할 기회를 제공해준다. 예를 들어, 시간 흐름에 따른 연합 자극은 예측오류의 효과가 시간적 맥락의 어느 시점에 나타나는지 살펴볼 수 있도록 해줄 수 있다. 이처럼 실험 패러다임을 보완한다면 내적 타당도와 일반화 가능성의 균형을 유지하면서 새로운 가설을 검증할 수도 있을 것이다. 결론적으로, 본 연구는 재응고에 의한 일화기억 갱신에서

예측오류가 가진 비선형적 효과를 보여주었다. 이는 해마의 불일치 신호를 바탕으로 한 기억 네트워크의 상호작용, 시냅스의 비단조적 가소성에 지원받을 가능성이 있다. 후속 연구에서는 실험 패러다임을 보완하고 기억갱신의 핵심적인 신경 기제를 탐구할 수 있을 것이다. 이러한 연구를 통해 기억의 적응적 본질에 대해 한 걸음 더 접근하고, 임상과 교육 등 응용 장면에서 유용한 전략을 구성하는 데 도움을 제공할 수 있을 것으로 기대한다(Kim & Lee, 2018).

References

- Alberini, C. M., & LeDoux, J. E. (2013). Memory reconsolidation. *Current Biology*, 23(17), R746-R750.
- Anderson, M. C., Bjork, E. L., & Bjork, R. A. (2000). Retrieval-induced forgetting: evidence for a recall-specific mechanism. *Psychonomic Bulletin & Review*, 7(3), 522-530.
- Biedenkapp, J. C., & Rudy, J. W. (2004). Context memories and reactivation: constraints on the reconsolidation hypothesis. *Behavioral Neuroscience*, 118(5), 956-964.
- Bos, M. G. N., Beckers, T., & Kindt, M. (2014). Noradrenergic blockade of memory reconsolidation: a failure to reduce conditioned fear responding. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8, 412.
- Brady, T. F., Konkle, T., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2008). Visual long-term memory has a massive storage capacity for object details. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(38), 14325-14329.
- Braem, S., Coenen, E., Bombeke, K., van Bochove, M. E., & Notebaert, W. (2015). Open your eyes for prediction errors. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 15(2), 374-380.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433-436.
- Bramão, I., & Johansson, M. (2017). Benefits and Costs of Context Reinstatement in Episodic Memory: An ERP Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(1), 52-64.
- Brown, M. W., & Aggleton, J. P. (2001). Recognition memory: What are the roles of the perirhinal cortex and hippocampus? *Nature Reviews. Neuroscience*, 2(1), 51-61.
- Dayan, P., & Hinton, G. E. (1996). Varieties of Helmholtz Machine. *Neural Networks*, 9(8), 1385-1403.
- Detre, G. J., Natarajan, A., Gershman, S. J., & Norman, K. A. (2013). Moderate levels of activation lead to forgetting in the think/no-think paradigm. *Neuropsychologia*, 51(12), 2371-2388.
- Dudai, Y., & Eisenberg, M. (2004). Rites of passage of the engram: reconsolidation and the lingering consolidation hypothesis. *Neuron*, 44(1), 93-100.
- Duncan, K., Ketz, N., Inati, S. J., & Davachi, L. (2012). Evidence for area CA1 as a match/mismatch detector: a high-resolution fMRI study of the human hippocampus. *Hippocampus*, 22(3), 389-398.
- Eisenberg, M., Kobil, T., Berman, D. E., & Dudai, Y. (2003). Stability of retrieved memory: inverse correlation with trace dominance. *Science*, 301(5636), 1102-1104.
- Exton-McGuinness, M. T. J., Lee, J. L. C., & Reichelt, A. C. (2015). Updating memories-The role of prediction errors in memory reconsolidation. *Behavioural Brain Research*, 278, 375-384.
- Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, 39(2), 175-191.
- Fernández, R. S., Boccia, M. M., & Pedreira, M. E. (2016). The fate of memory: Reconsolidation and the case of Prediction Error. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 68, 423-441.
- Forcato, C., Bavassi, L., De Pino, G., Fernández, R. S., Villarreal, M. F., & Pedreira, M. E. (2016). Differential Left Hippocampal Activation during Retrieval with Different Types of Reminders: An fMRI Study of the Reconsolidation Process. *PLoS ONE*, 11(3), e0151381.
- Forcato, C., Rodríguez, M. L. C., Pedreira, M. E., & Maldonado, H. (2010). Reconsolidation in humans opens up declarative memory to the entrance of new information. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(1), 77-84.
- Gershman, S. J., Schapiro, A. C., Hupbach, A., & Norman, K. A. (2013). Neural context reinstatement predicts memory misattribution. *The Journal of Neuroscience*, 33(20), 8590-8595.
- Greenhouse, S. W., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 24(2), 95-112.
- Hardwicke, T. E., Taqi, M., & Shanks, D. R. (2016). Postretrieval new learning does not reliably induce human memory updating via reconsolidation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

- America*, 113(19), 5206-5211.
- Hupbach, A., Gomez, R., Hardt, O., & Nadel, L. (2007). Reconsolidation of episodic memories: a subtle reminder triggers integration of new information. *Learning & Memory*, 14(1-2), 47-53.
- Hupbach, A., Gomez, R., & Nadel, L. (2009). Episodic memory reconsolidation: updating or source confusion? *Memory*, 17(5), 502-510.
- Hupbach, A., Gomez, R., & Nadel, L. (2011). Episodic memory updating: the role of context familiarity. *Psychonomic Bulletin & Review*, 18(4), 787-797.
- Hupbach, A., Hardt, O., Gomez, R., & Nadel, L. (2008). The dynamics of memory: context-dependent updating. *Learning & Memory*, 15(8), 574-579.
- Kim, M., & Lee, H. (2018). Memory Consolidation or Reconsolidation for the Treatment of Posttraumatic Stress Disorder. *Korean Journal of Cognitive and Biological Psychology*, 30(1), 1-14.
- Klingmüller, A., Caplan, J. B., & Sommer, T. (2017). Intrusions in episodic memory: reconsolidation or interference? *Learning & Memory*, 24(5), 216-224.
- Knight, R. (1996). Contribution of human hippocampal region to novelty detection. *Nature*, 383(6597), 256-259.
- Kopp, R., Bohdanecky, Z., & Jarvik, M. E. (1966). Long temporal gradient of retrograde amnesia for a well-discriminated stimulus. *Science*, 153(3743), 1547-1549.
- Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2006). An unexpected sequence of events: mismatch detection in the human hippocampus. *PLoS Biology*, 4(12), e424.
- Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007). Which computational mechanisms operate in the hippocampus during novelty detection? *Hippocampus*, 17(9), 735-748.
- Lee, J. L. C., Nader, K., & Schiller, D. (2017). An Update on Memory Reconsolidation Updating. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(7), 531-545.
- Lewis-Peacock, J. A., & Norman, K. A. (2014). Competition between items in working memory leads to forgetting. *Nature Communications*, 5, Article 5768.
- Lisman, J. E., & Grace, A. A. (2005). The hippocampal-VTA loop: controlling the entry of information into long-term memory. *Neuron*, 46(5), 703-713.
- Loftus, E. F. (2005). Planting misinformation in the human mind: a 30-year investigation of the malleability of memory. *Learning & Memory*, 12(4), 361-366.
- Long, N. M., Lee, H., & Kuhl, B. A. (2016). Hippocampal Mismatch Signals Are Modulated by the Strength of Neural Predictions and Their Similarity to Outcomes. *The Journal of Neuroscience*, 36(50), 12677-12687.
- Merlo, E., Milton, A. L., & Everitt, B. J. (2015). Enhancing cognition by affecting memory reconsolidation. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 4, 41-47.
- Misanin, J. R., Miller, R. R., & Lewis, D. J. (1968). Retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock after reactivation of a consolidated memory trace. *Science*, 160(3827), 554-555.
- Monfils, M.-H., Cowansage, K. K., Klann, E., & LeDoux, J. E. (2009). Extinction-reconsolidation boundaries: key to persistent attenuation of fear memories. *Science*, 324(5929), 951 - 955.
- Montefinese, M., Ambrosini, E., Fairfield, B., & Mammarella, N. (2013). The &subjective & pupil old/new effect: Is the truth plain to see? *International Journal of Psychophysiology*, 89(1), 48-56.
- Murray, J. G., Howie, C. A., & Donaldson, D. I. (2015). The neural mechanism underlying recollection is sensitive to the quality of episodic memory: Event related potentials reveal a some-or-none threshold. *NeuroImage*, 120, 298-308.
- Nader, K., & Hardt, O. (2009). A single standard for memory: the case for reconsolidation. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3), 224-234.
- Nader, K., Schafe, G. E., & Le Doux, J. E. (2000). Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval. *Nature*, 406(6797), 722-726.
- Nairne, J. S. (2002). The myth of the encoding-retrieval match. *Memory*, 10(5-6), 389-395.
- Poirier, M., Nairne, J. S., Morin, C., Zimmermann, F. G. S., Koutmeridou, K., & Fowler, J. (2012). Memory as discrimination: a challenge to the encoding-retrieval match principle. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 38(1), 16-29.
- Przybylski, J., Roulet, P., & Sara, S. J. (1999). Attenuation of emotional and nonemotional memories after their reactivation: role of adrenergic receptors. *The Journal of Neuroscience*, 19(15), 6623-6628.
- Rao, R. P. N., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neuroscience*, 2(1), 79-87.

- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current theory and research* (pp. 64-99). Appleton-Century-Crofts.
- Ritvo, V. J. H., Turk-Browne, N. B., & Norman, K. A. (2019). Nonmonotonic Plasticity: How Memory Retrieval Drives Learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 23(9), 726-742.
- Roediger, H. L., 3rd, & Karpicke, J. D. (2006). The Power of Testing Memory: Basic Research and Implications for Educational Practice. *Perspectives on Psychological Science*, 1(3), 181-210.
- Schiller, D., Monfils, M.-H., Raio, C. M., Johnson, D. C., LeDoux, J. E., & Phelps, E. A. (2010). Preventing the return of fear in humans using reconsolidation update mechanisms. *Nature*, 463(7277), 49-53.
- Scully, I. D., Napper, L. E., & Hubach, A. (2017). Does reactivation trigger episodic memory change? A meta-analysis. *Neurobiology of Learning and Memory*, 142, 99-107.
- Sevenster, D., Beckers, T., & Kindt, M. (2013). Prediction error governs pharmacologically induced amnesia for learned fear. *Science*, 339(6121), 830-833.
- Sevenster, D., Beckers, T., & Kindt, M. (2014). Prediction error demarcates the transition from retrieval, to reconsolidation, to new learning. *Learning & Memory*, 21(11), 580-584.
- Simon, K. C. N. S., Gómez, R. L., Nadel, L., & Scalf, P. E. (2017). Brain correlates of memory reconsolidation: A role for the TPJ. *Neurobiology of Learning and Memory*, 142, 154-161.
- Sinclair, A. H., & Barense, M. D. (2018). Surprise and destabilize: prediction error influences episodic memory reconsolidation. *Learning & Memory*, 25(8), 369-381.
- Sinclair, A. H., & Barense, M. D. (2019). Prediction Error and Memory Reactivation: How Incomplete Reminders Drive Reconsolidation. *Trends in Neurosciences*, 42(10), 727-739.
- St Jacques, P. L., Olm, C., & Schacter, D. L. (2013). Neural mechanisms of reactivation-induced updating that enhance and distort memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(49), 19671-19678.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F. I., Moscovitch, M., & Houle, S. (1994). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(6), 2016-2020.
- 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.
- Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological Bulletin*, 121(3), 331-354.
- Winkler, I., & Czigler, I. (2012). Evidence from auditory and visual event-related potential (ERP) studies of deviance detection (MMN and vMMN) linking predictive coding theories and perceptual object representations. *International Journal of Psychophysiology*, 83(2), 132-143.

재응고를 통한 일화기억 갱신에서 예측오류의 비선형적 효과

김태훈¹, 이도준¹

¹연세대학교 심리학과

재활성화된 기억은 일시적으로 불안정해지고 새로 경험된 내용을 반영하여 변하기 쉬운 상태가 된다. 최근 연구들은 이러한 기억갱신이 시작되려면 기억이 불완전하게 인출되어 예측오류가 유발되어야 한다는 증거를 제공하였다. 그러나 기억갱신과 예측오류의 관계는 아직 분명하지 않다. 이에 본 연구는 3일간의 물체 학습 절차를 통해 예측오류 크기에 따른 기억갱신의 변화를 관찰하였다. 참가자들은 첫째 날에 물체 목록을 학습하고, 둘째 날에 새로운 목록을 학습하였다. 실험집단은 두 번째 목록을 학습하기 전에 이전 학습에 관한 단서를 제시받았다. 이때, 하위목록마다 서로 다른 크기의 예측오류가 발생하도록 단서의 양을 조작하였다. 그 결과, 셋째 날의 출처기억 검사에서 실험집단은 두 번째 목록을 첫째 날에 학습했다고 오귀인하는 실수를 자주 범했으며, 그 정도는 예측오류 크기가 중간 수준일 때 가장 두드러졌다. 그에 비해, 첫 번째 목록에 관한 기억은 예측오류 크기의 영향을 받지 않았다. 또한, 두 번째 목록 학습 후 리마인터를 제공받은 통제집단에서도 재응고의 증거를 찾을 수 없었다. 이러한 결과는 예측오류가 적정한 수준일 때에만 기억갱신이 일어나고, 예측오류가 클 때는 기억이 수정되기보다 새로운 기억이 형성된다는 것을 뜻한다. 결론적으로 본 연구는 예측오류가 기억갱신의 필요조건이지만 충분조건은 아니라는 점을 시사한다.

주제어: 일화기억, 재응고, 기억갱신, 예측오류