creative commons
COMMONS DEED

저작자표시-비영리-동일조건변경허락 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.
- 이차적 저작물을 작성할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:

저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.

비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.

동일조건변경허락. 귀하가 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공했을 경우에는, 이 저작물과 동일한 이용허락조건하에서만 배포할 수 있습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 이용허락규약(Legal Code)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

Disclaimer

dCollection

이학석사학위논문

fMRI를 통한 시각적 감각기억의 신경기제 연구

Dissociable Neural Mechanisms For Iconic Memory : fMRI study

2014년 8 월

서울대학교 대학원

협동과정 인지과학전공

조 현 정

fMRI를 통한 시각적 감각기억의 신경기제 연구

Dissociable Neural Mechanisms

For Iconic Memory : fMRI study

지도 교수 이 경 민

이 논문을 이학석사 학위논문으로 제출함

2014년 7월

서울대학교 대학원
협동과정 인지과학전공
조 현 정

조현정의 이학석사 학위논문을 인준함
2014년 7월

위 원 장 _____ 정 민 화 (인)

부위원장 _____ 이 경 민 (인)

위 원 _____ 김 청 택 (인)

초 록

일반적으로 시각적 감각기억은 하나의 단순한 저장소형태일 것으로 생각되었지만 여러 행동실험을 통해 시각적 감각기억이 최소한 2개 이상의 multi-stages로 구성된다는 결과를 보였다. 시각적 감각기억은 짧은 시간동안 시각체계에 존재되는 것으로 시각체계가 multichannel이라는 점을 고려했을 때 시각적 감각기억 역시 시간적, 공간적으로 분리되는 하부요소들로 구성될 것으로 생각된다. 따라서 본 연구는 시각적 감각기억이 자극의 특성에 따라 뇌에서 공간적으로 분리되어 처리될 것으로 생각하였다. 이를 확인해 보기 위해 cueing paradigm을 사용하여 색을 선택하여 보고할 때와 숫자를 보고할 때 행동실험결과와 fMRI실험 결과를 확인해 보았다. 실험결과 숫자에 대한 시각적 감각기억의 소멸속도가 색에 비해 빠르고 ventral occipital cortex, fusiform gyrus와 lingual gyrus에서 자극에 따른 반응이 구분되었다. ROI분석결과에서는 수행하는 과제에 따라서 일차시각피질, fusiform gyrus, lingual gyrus, SPL과 IFG에서 다른 반응패턴을 보였다. 따라서 색에 대한 감각기억과 숫자에 대한 감각기억이 서로 구분되는 영역들에서 처리되고 같은 영역들을 사용해도 다르게 반응한다는 것을 보여주었다. 이것은 시각적 감각기억이 단일한(homogeneous) 특성을 지니지 않음을 보여준다. 이러한 결과는 이전 행동실험들에서 보여준 결과들과 일치하며 그동안 거의 연구되지 않았던 시각적 감각기억에 대한 신경기제연구라는 의의를 가진다.

주요어 : 시각적 감각기억, 신경기제, cueing paradigm, fMRI.
학 번 : 2012-20071

목 차

서 론 1

실험 및 분석 6

결 과 12
행동실험 결과 12
영상분석 결과 14

논 의 24
행동실험 결과 논의 24
기능영상 결과 논의 25
전체적인 결과 논의 27
본 연구의 장점 및 한계 29

참고문헌 31

Abstract 35

표 목차

표 1. 행동실험의 평균 정확도와 표준오차, 평균 반응시간(msec)과 표준오차 13
표 2. 과제 수행에 영향을 미치는 영역들(ROI)에 대한 t값 비교 23

그림 목차

그림 1. Cue 조건간 과제수행을 위한 인지적 구성성분들 5
그림 2. 실험절차 7
그림 3. ROI(region of interest) 위치 11
그림 4. 행동실험의 평균정확도와 평균반응시간의 조건간 비교 13
그림 5. 행동실험의 전체 trial수에 대한 반응시간의 히스토그램 13
그림 6. Block디자인의 conjunction 분석결과 14
그림 7.색선택과 숫자선택과제간의 conjunction분석결과 15
그림 8. Pre-와 postcue조건간 conjunction 분석결과 16
그림 9.일차시각피질에서의 postcue조건의 수행의 수준비교 17
그림 10.숫자에 대한 선택적 주의에 의해 반응이 강화된 영역 18
그림 11.색에 대한 선택적 주의에 의해 반응이 강화된 영역 19
그림 12.하향주의(top-down attention)와 관련된 영역들간 비교 20
그림 13.IFG영역 중 BA44에서의 색선택과 숫자선택간의 반응비교 21
그림 14.시각자극과 하향식 주의가 모이는 곳인 IFG영역에서의 비교 23
그림 15.시각적 감각기억에 대한 신경적 기제 모형 30

서 론

시각적 감각기억이란 잠깐 본 자극들을 짧은 시간동안 유지할 수 있는 기억으로 시지각 모델의 중요한 요소(Keysers, C., Xiao, D. K.et al.,2005)이다. 일반적으로 시각적 감각기억(iconic memory)은 하나의 단순한 저장소형태일 것으로 생각되어 왔다. 하지만 시각적 감각기억이 masking에 강한 형태와 약한 형태로 구분되고 친숙한 문자자극을 사용한 실험에서는 intrusion error가 감소하지만 mislocation error는 변화가 없었다는 결과에 의해 시각적 감각기억이 범주화가 이루어진 형태와 범주화이전 형태로 나뉠 수 있음을 보여주었다. 이러한 결과들에 의해 시각적 감각기억이 여러 단계로 구성(multistage model)된다고 보았다(e.g. Di Lollo, 1980; Campbell & Mewhort,1981,1984; Irwin & Yeomans,1986 ; Dixon & Di Lollo, 1991). 이러한 모델들의 공통점은 Coltheart(1980)가 제안한 대로 시각적 감각기억이 서로 다른 특성들을 가지는 visible persistence와 informational persistence로 크게 구분할 수 있다는 점이다.

물리적 자극이 사라진 뒤에도 잔상과 구분되면서 시각적 특성을 유지하는 것을 visible persistence(자극제시~200ms)라고 부른다. 이것은 시각자극에 의해 발생하는 신경적 반응의 결과이며 물리적 자극의 원래 형태로 범주화가 되기 전의 특징을 가진다. 이와 달리 물리적 자극이 사라진 뒤 짧은 시간 동안에 실제 자극에서 정보를 얻는 방식과 같이 정보를 추출할 수 있는데 이를 informational persistence(200~1000ms)라고 한다. 이것은 범주화가 일어난 뒤이며 자극 제시시간에 영향을 받지 않고 짧게 유지되는 특성을 가진다(Irwin, D. E., & Thomas, L. E. 2008). 행동실험들에서는 시각적 감각기억의 특성들을 연구하고 모델들도 제안하였지만 그에 대한 신경적 기제에 대해서는 여전히 거의 알려진 것이 없다. Ruff et al., (2007)은 fMRI를 이용하여 시각적 감각기억과 주의가 동일한 네트워크에서 이루어진다는 결과를 보고하였고 Saneyoshi et al.,(2011)는 temporal integration을 사용한 fMRI연구에서 시각적 감각기억을 읽는 역할을 parietofrontal network가

담당하고 시각적 단기기억과 구분되는 특정한 영역들에서 반응이 없었다는 결과를 보고하였다. 그러나 Ruff et al.,(2007)연구는 선택적 주의에 의해 강화되는 영역들을 찾기 위한 패러다임을 사용하였고 단순히 precue조건은 선택적 주의와 관련되고 postcue조건은 시각적 감각기억에 관련된다고 이분법적으로 구분하였다는 한계가 있고 Saneyoshi et al.,(2011)연구는 visible persistence측정하는 temporal integration을 사용하여 시각적 감각기억에서 가장 많이 사용되는 부분 보고법에서의 결과에 대해 알 수 없다는 점과 선택적 주의패러다임의 결과인 Ruff et al.,(2007)에서 언급한 parietofrontal network가 시각적 감각기억을 읽는다는 결론만을 확인했다는 한계가 있다.

또한 시각적 감각기억은 짧게 시각체계에 존재되는 것으로 시각체계가 multiple pathways라는 점을 고려했을 때 시각적 감각기억은 시간에 따라 여러 단계로 구성될 뿐만 아니라 처리되는 곳의 공간적인 하부요소들로 구성될 것으로 생각된다. 이것은 색과 모양(숫자 또는 문자) 둘 다 ventral pathway에서 처리된다고 알려졌지만 두 자극이 occipitotemporal cortex에서 안쪽과 바깥영역으로 분리되어 처리된다는 결과(Cavina-Pratesi, C. et al., 2010)에 의해 지지된다.

최근에 신경반응이 제시된 자극자체보다 실험참가자들의 지각상태와 더 강한 상관을 보인다는 결과들(Grill-Spector et al., 2000; Bar et al., 2001)이 있고 fMRI를 통해 자극 제시시간에 의한 반응정도와 자극제시 주파수에 따른 시각처리 영역들간의 반응 정도를 비교하여 시각체계의 비선형성에 대한 결과들이 발표되었다(Grill-Spector et al., 2000; Mukamel et al.,2004). 이러한 혈류역동적 반응의 비선형성은 BOLD(Blood oxygenation level dependent)신호의 특성에 의한 것이 아니라(Wan, et al., 2006) 시각체계내의 비선형성에 대한 결과로 해석된다. 행동실험에서는 precue조건은 자극탐지(detection)나 식별(identification)정도를 측정하고 postcue조건은 시각적 감각기억을 측정하는 것으로 구분되지만(Lu, Z. L. et al., 2005) fMRI실험결과에서는 자극제시 순서만 다른 두 조건이 혈류역동적 반응에서 차이가 있을지는 단언하기 어렵다.

우리는 한 물체에서 색이나 모양 등에 선택적으로 주의를 기울일 수 있고(Pashler, H. E.1999) 주의를 기울인 자극과 관련된 시각연합영역들에서 그 신호가 증가한다는 결과들이 있다(Zanto, T. P.et al., 2010). 주의에 의해 선택된 자극과 관련된 영역들에서 반응강도가 증가하여 더 빠르고 깊은 처리가 이루어져서 행동반응에 영향을 주게 된다.

이러한 내용들을 바탕으로 본 연구에서는 시각적 감각기억이 선택적 주의(또는 하향식 주의)에 의해 선택하는 자극 특성에 따라 뇌에서 분리된 반응을 보이는지와 시각체계내의 비선형성을 확인하기 위해 precue와 postcue조건간 반응 영역들에서 차이가 있는지를 확인하고자 두 가지 가설을 세워 보았다.

첫 번째 가설은 시각적 감각기억이 자극 특성에 따라 처리되는 영역이 달라지는 복합적인 요소들(multi-components)로 이루어질 것이다. 이를 확인하기 위해 행동실험을 통해 반응시간과 정확도를 측정하였다. 만약 시각적 감각기억이 단일한 요소들로 구성된다면 색을 선택할 때와 숫자를 선택할 때 반응시간과 정확도에서 차이가 없을 것이다. 또한 fMRI실험 결과에서도 수행하는 과제에 따른 반응영역들간 차이가 없을 것이다.

두 번째 가설은 시각체계(visual system)가 선형시스템(linear temporally invariant system)이라면 cue제시와 자극 제시 순서가 바뀌더라도 precue와 postcue조건일 때 동일한 반응시간과 정확도를 보일 것이며 fMRI 실험결과에서도 동일한 영역에서 비슷한 정도의 반응(activation)을 보일 것이다.

이러한 가설들을 확인해 보기 위해 행동실험과 fMRI실험을 실시하였다. 일반적으로 시각적 감각기억은 Sperling(1960)의 부분보고방법을 사용하여 연구하지만 본 연구는 자극판의 모든 자극들의 이심률(retinal eccentricity)을 동일하도록 하여 잠재된 오염효과를 줄일 수 있는 cueing paradigm을 사용하였다(Pashler, H. E.1999). Cueing paradigm이란 자극들을 둥근 형태로 배열하고 작은 막대모양의 cue를 보고해야 될 자극옆에 제시(Yantis, S. 2000))하는 것으로 Lu, Z. L.et al.,(2005)실험에서 사용한 방법을 변형하여 두 조건(precue와 postcue)에서 색을 가지는 숫자 자극을 사용하여 선택적 주의에 의해 색을 선택하는 과제와 숫자를

선택하는 과제를 수행하도록 했다. 동일한 자극을 보고 선택적 주의에 의해 과제목적에 맞게 수행(Yantis, S. 2000)한 결과로 정확도와 반응시간을 측정하였다. 이것은 정확도와 반응시간이 전체적인 난이도와 주의력 부하(attentional load)를 볼 수 있는 지표이기 때문이다(Wickelgren, W. A. 1977). 또 고전적으로 precue조건은 선택적 주의와 관련되고 postcue조건은 시각적 감각기억을 읽는 것과 관련된다고 생각(Ruff et al., 2007)하지만 본 연구에서는 postcue조건도 cue에 의해 목표물이 선택되기 때문에 이 조건도 선택적 주의가 사용되며 단지 두 조건간 차이는 cue와 자극판의 제시순서차이에 있다고 보았다.

또한 두 가지 가설들을 확인하기 위한 실험에서 몇 가지 가정을 하였다. 첫 번째 가정은 모든 실험 참가자들은 선택적 주의에 의해 연구자의 지시에 따라 목적에 맞는 수행을 한다. 동일한 자극을 보았지만 색을 선택할 때는 색에 대해 반응하고 숫자를 보고할 때는 숫자에 대해 반응한다. 두 번째 가정은 색을 보고할 때와 숫자를 보고할 때 동기나 주의 수준이 동일하며 두 자극은 동일한 수준으로 참가자들에게 친숙하다. 즉 둘 중 하나의 자극이 더 친숙하여 정확도나 반응시간에 영향을 주지 않는다. 이 두 가정은 실험결과에서 precue조건의 정확도(accuracy)가 90%이상인 것과 precue조건에서 반응시간의 차이가 없는 것으로 확인하였다. 세 번째 가정은 precue와 postcue조건 둘 다 다섯 가지 성분들(attention, perceptual coding, readout, response selection 그리고 response execution)로 구성된다(그림1). 네 번째 가정은 색과 숫자는 서로 독립적이기 때문에 선택적 주의에 의해 하나의 자극 특성을 보고하는데 간섭이 없다. 서로 다른 특성들을 가지는 한 물체는 간섭을 피할 수 있기 때문에(Pashler, H. E.1999) 색과 숫자를 함께 제시하더라도 수행결과에 영향주지 않는다. 마지막으로 매우 짧은 시간(100ms)동안 자극을 제시하고 빠르게 수행하는 과제의 특성상 수(數:)가 지니는 양(quantity)적 개념의 처리가 일어나기 보다는 단지 숫자를 모양 또는 문자로 처리할 것이다.

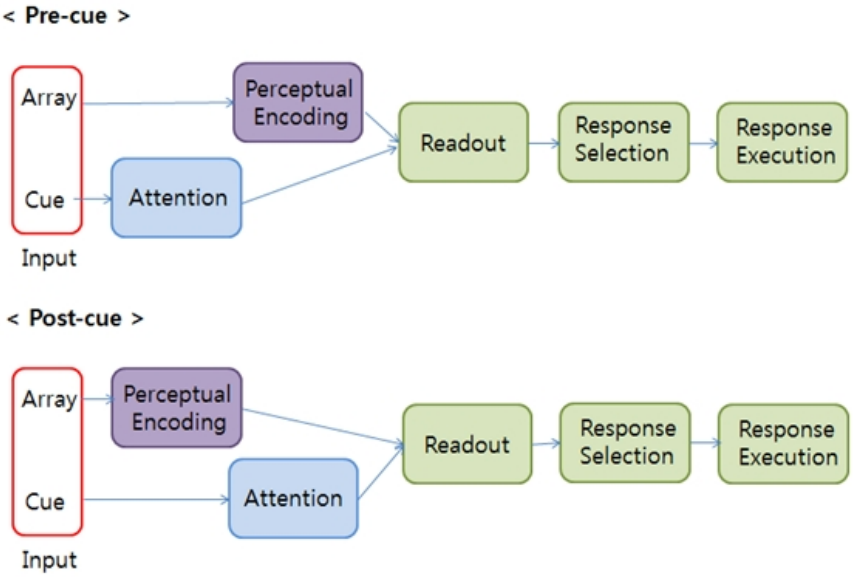

그림 1. Cue 조건간 과제수행을 위한 인지적 구성성분들.

실험 및 분석

실험참가자

1. 행동실험 : 정상시력을 가진 9명이 실험에 참여했으며 반응은 오른손을 사용하였다. 모두 색과 숫자를 구분할 수 있는 정상 성인들로 평균나이는 22.6세(20~30세, 여자는 5명)이다. 모든 참가자들은 실험 참여전에 충분한 실험 설명을 들었으며 실험 참가를 위해 시간을 내어 준 것에 대한 소정의 참여비를 받고 확인서에 서명하였다.
2. fMRI 실험 : 참가자는 총 19명으로 오른손을 사용하여 반응하였고 색과 숫자를 구분할 수 있는 정상시력의 성인들로 평균나이는 22.1세(19~28세, 여자는 4명)이다. 모든 참가자들은 실험참여이전에 충분한 실험 설명과 함께 fMRI 실험수행이 가능한지를 확인 받았다. 장시간의 실험 참가를 위해 시간을 내어 준 것에 대한 소정의 참여비를 지급받았으며 확인서에 서명하였다.

자극과 행동과제

본 연구는 Matlab Psychophysics toolbox를 사용하여 시각적 자극을 제시하고 참가자의 반응을 숫자 키패드를 통해 선택한 번호와 반응시간을 수집하였다. fMRI실험 역시 행동실험과 동일한 프로그램을 사용하여 동일한 시각자극을 제시하였고 반응은 MRI전용 키패드로 스캐너속에서 수행한 행동결과(선택 반응과 반응시간)를 저장하였다.

제시되는 자극은 빨강, 파랑, 초록 그리고 노랑으로 이루어진 숫자(2,4,7,8)들로 색과 숫자들이 랜덤으로 선택되어 응시점으로부터 5도 떨어진 위치에 8개씩 원형으로 배열되었고 cue위치는 응시점으로부터 3도 떨어진 곳에 나타났다. 실험 참가자들은 미리 색을 선택하여 반응할지 숫자를 선택해야 되는지 지시를 받았고 cue가 나오는 위치의 숫자나 색을 선택하여 반응하였다. Cue는 두 가지 조건으로 제시되었으며 precue일 때는 자극판보다 cue가 200ms 빨리 제시되었고 postcue일 때는 자극판이 먼저 제시되고 cue는 자극판 시작시점보다 200ms뒤에

제시되었다. 자극판 제시시간은 100ms로 두 cue조건 모두 동일하였다(그림2).

행동실험은 각 과제별로 3번씩 총 6번 시행(6runs)되었으며 한 번의 시행은 120trials이며 실험시간은 연습시행을 포함하여 40분이었다. fMRI 실험은 block디자인(2runs)과 event-related 디자인(4runs)으로 각 run마다 270초간 모두 6번의 run으로 구성되었고 색선택과 숫자선택에 대한 각 한번씩의 연습시행을 실시하여 총 45분간 이루어졌다. RT측정은 버튼을 누른 시점에서 fixation-offset 시간을 뺀 값으로 cue onset이 fixation offset보다 500ms 빠르기 때문에 cue조건에 따라 보정(precue:+300ms, postcue:+500ms)을 하였다.

.

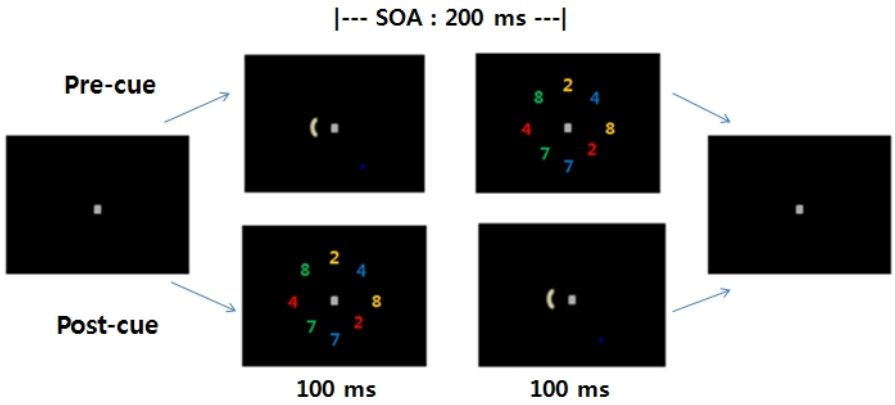

그림 2. 행동실험과 fMRI실험의 cueing paradigm을 사용한 실험절차.

fMRI 실험

fMRI실험은 크게 block과 event-related 디자인으로 구성되었다. Block디자인의 경우 민감도(sensitivity)가 좋기 때문에 상대적으로 신호가 강하여 중요한 반응이 나타난 voxel들을 탐지하여 어느 영역에서 제시된 자극에 의한 반응이 있는지를 확인하기 좋은 장점이 있으나 비교하고자 하는 조건을 세분화하여 볼 수 없다는 한계가 있다. 이와 달리 event-related디자인은 block디자인에 비해 신호의 강도(magnitude)가 약하지만 조건별로 비교적 정확하게 시간에 의한 변화를 추정(time-course estimation)할 수 있다는 장점이 있다(Poldrack, R. A.et al.,2011). 모든 피험자들은 두 run의 block 디자인 실험과 네 run의 event-related 디자인 실험을 하였다. 각 run들은 counter-balancing되었다. 각 run에서 cue조건은 random으로 제시되었고 block과 event-related 디자인 모두 한 run은 270초이다. Block디자인 실험은 270초에서 수행을 하지 않고 30초간 응시점(fixation)만 보는 block후에 30초동안 자극제시와 과제 수행을 하는 block이 9번으로 구성되며 네 번의 과제수행 block에서 58~66 trials로 구성된다(평균자극제시 간격은 2초). Event-related디자인은 하나의 run 270초 동안 65~74trials로 이루어졌고 ISI(interstimulus interval)가 2초로 random jittering되어 평균 자극제시 간격은 4초였다.

자극의 제시와 참가자의 반응은 행동실험과 동일한 방식으로 실험자의 지시에 따라 참가자들은 과제를 수행하였고 처음 과제를 수행하기 전에 참가자들이 반응해야 될 규칙을 잘 이해했는지 확인하는 연습 시행을 가졌다. 또한 실제 실험에서 참가자들이 수행하는 과제조건에 따른 수행여부를 확인하기 위해서 pre-cue조건을 기준으로 수행하는 참가자들이 과제목적에 따라 색을 선택하는지 숫자를 선택하는지 run동안 확인하였으며 반응결과에서 precue조건의 정확도가 90%이상임을 확인하였다.

기능영상

Gradient Echo Planar Imaging(EPI)를 얻기 위해 Siemens Verio 3T 12 channel head coil의 스캐너를 사용하였다(카이스트, 대전).

fMRI 촬영에 사용된 Gradient Echo Planar Imaging(EPI)의 연속 촬영 변수는 TR=3초, TE=30ms, field of view=220x220mm, flip angle=90도, 영상 획득수=90, 슬라이스수는 56장이며 단편두께는 3mm, voxel size=3x3x3이다. fMRI실험전에 T1-weighted structural image(MPRAGE, voxel size=1x1x1mm) 먼저 촬영하였으며 이 때 참가자에게 수행할 과제를 연습하도록 하였다. T1촬영후 참가자에게 수행할 과제에 대해 알려준 뒤 스캐너에서 trigger를 입력 받아서 자동으로 시각자극이 시작되도록 하였으며 자동으로 앞의 세 volumes은 버리고 네번째 volume부터 저장하여 gradient echo T2*weighted echo-planar(EPI)를 얻었다(voxel size=3x3x3mm, gap=1.5mm). T1-equailibration을 확보하기 위해 스캐너에서 자동으로 앞의 세 volumes은 버리고 그 네번째 volume부터 분석에 사용하였다. T1-weighted structural image(MPRAGE, voxel size=1x1x1mm)도 촬영했으나 실험분석에는 사용하지 않았다.

영상분석

실험을 통해 얻어진 영상은 MATLAB(Mathworks,Inc., USA)를 통해 SPM8(Wellcome Trust, London,UK)소프트웨어를 사용하여 전처리(pre-processing)와 통계적 분석을 하였다.

Block 디자인과 event-related디자인 둘 다 동일한 전처리 과정을 거쳤으며 단지 차이는 temporal filtering에서 block디자인은 high-pass filtering(1024초)를 적용하였고 event디자인은 low-pass filtering(128초)를 사용하였다. 전처리 과정은 참가자들의 머리 움직임을 보정하기 위해 realignment을 한 후 SPM에서 제공하는 T1 template으로 공간 표준화 후 8mm의 FWHM(Full Width at Half Maximum)의 Gaussian Kernel filter로 공간적 smoothing을 하였다.

Conjunction 분석과 ROI 분석

Conjunction분석은 두 조건에서 반응간 공통 영역과 서로 다른 영역간 비교를 하나의 이미지로 확인할 수 있다는 장점이

있다(Friston et. al.,1999; 2004). 따라서 본 연구와 같이 여러 조건들이 사용된 실험에서 비교하고자 하는 조건들간 비교를 하기에 적합한 방법이다. Conjunction 분석에서 block($p<0.001$, uncorrected)디자인과 event-related($p<0.01$,uncorrected)에서 다른 기준을 사용하였다.

ROI(region of interest)분석은 여러 조건이 사용된 실험에서 비교하고자 하는 조건들을 직접 비교할 수 있는 방법으로 결과를 일으킨 패턴의 특징을 기술할 수 있게 해준다(Poldrack, R. A.et al.,2011). ROI는 이전 연구결과들(e.g. Hopfinger et al., 2000; Corbetta & Shulman, 2002; Shomstein, 2012)을 바탕으로 색과 숫자 선택과제수행과 관련된 영역들에 대한 모델(해부학적 영역, 그림3)을 만들고 실제 실험자료에서 peak가 큰 영역들을 중심으로 MRIcron(Rorden, C. 2008)을 사용하여 t값이 큰 영역들을 기준으로 하여 반지름이 5mm인 구를 mask로 만들어 사용하였다.

SPL(superior parietal lobule)과 IPL(inferior parietal lobule)은 하향식 주의에 관여하고 시각자극에 의한 반응은 occipital lobe이 관여하고 IFG(inferior frontal gyrus)와 IFJ(inferior frontal junction)는 시각자극과 하향식 주의통제가 결합되는 곳으로 알려져 있다(Corbetta & Shulman, 2002; Shomstein, 2012). 이렇게 예상되는 기능들을 바탕으로 한 ROI는 6개로 하향주의(오른쪽 SPL), 시각자극 처리(V1), 색과 숫자(모양 또는 문자)처리와 관련된 영역(fusiform gyrus, lingual gyrus)과 정보를 읽는 역할(왼쪽 IFG)을 할 것으로 생각되는 영역들이다. 오른쪽 SPL을 선택한 이유는 환자연구와 기능성 영상 이미지 연구간 차이가 있기는 있지만 대체로 기능성 영상 이미지 연구에서는 cue위치와 무관하게 양쪽 두정엽이 모두 시공간주의에 관여(Vandenberghe, R. et al., 1997; Kastner et al.,1998b)하는 것으로 알려졌고 오른손을 사용하여 반응하였기 때문에 운동기능과 관련된 왼쪽 SPL은 ROI에서 제외하였다. 이렇게 정한 6개의 ROI에서 1)precue와 postcue조건, 2)선택적 주의에 의한 반응강화(modulatory effect)여부, 3)postcue조건에서 correct수행과 incorrect수행간 혈류역동적반응과 그 강도(magnitude)를 비교해 보았다. 통계적 비교는 R을 통해 two sample t-test를 하였으며 통계적

유의성검증은 p-vaule<0.0001을 기준으로 하였다.

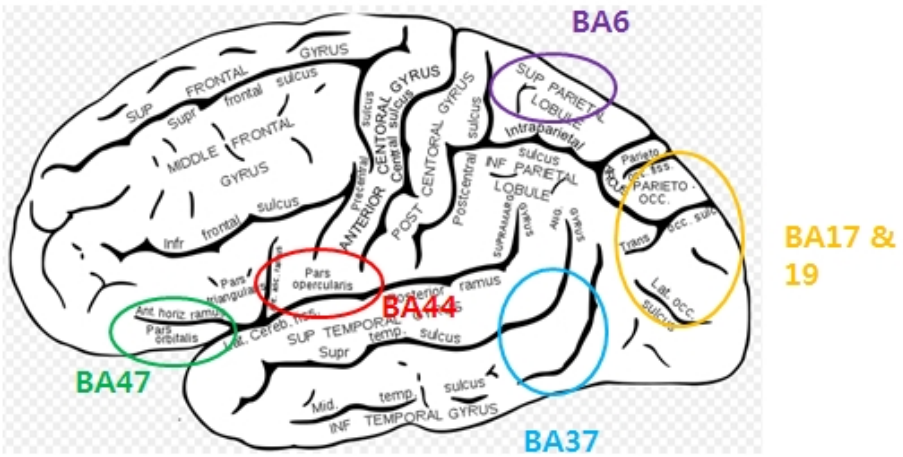

그림 3. ROI(region of interest) 위치.
총 6개의 ROI들로 해부학적 위치와 브로드만 영역(BA)들 (오른쪽 SPL=BA6, V1=BA17, lingual gyrus=BA19, fusiform gyrus=BA37, 왼쪽 IFG=BA44와 BA47).

결 과

행동실험결과

각 참가자들로부터 색선택과제와 숫자선택과제에 대한 정확도와 반응시간을 얻어 R(http://www.r-project.org/)을 통해 정확도와 반응시간 각각 Repeated Two Way ANOVA(function ezANOVA, R package ez, Lawrence,2012)를 이용하여 검증하였다. 정확도의 경우 cue에 의한 주요효과($F(1,8)=66.48$, $p<0.001$, effect size=0.80)와 수행하는 과제의 의한 주요효과($F(1,8)=161.40$), $p<0.001$, effect size=0.51)가 있었으며 cue와 수행하는 과제간의 상호작용($F(1,8)=134.35$, $p<0.001$, effect size=0.53) 역시 존재하였다. 주요효과에 영향을 미치는 상호작용에 대해 확인하기 위해 상호작용 도표를 그려 보았고 이를 통해 postcue에서 수행과제에 따른 차이를 볼 수 있었다. 좀 더 확인하기 위해서 paired t-test($t=-6.34$, $p<0.001$)를 통해 postcue에서 색 선택과 숫자선택간 정확도에서 차이가 컸다. 반응시간의 경우 cue에 의해서만 주요효과($F(1,8)=42.99$, p-value<0.01, effect size=0.47)를 확인할 수 있었다. 따라서 반응시간에서는 수행하는 과제와는 무관하게 precue와 postcue간의 반응시간에서 차이만 확인할 수 있었다.

fMRI 행동실험 결과는 오염효과로 인해 행동실험결과를 전체 실험결과해석에 사용하지는 않았지만 행동실험과의 관련성을 확인하기 위해서 그 결과를 확인해 보았다. 색 선택과제에서 precue조건의 정확도=0.94, postcue조건의 정확도=0.81, 숫자 선택과제에서 precue조건의 정확도=0.95, postcue조건의 정확도=0.66으로 행동실험에 비해 postcue조건의 정확도가 낮았지만 행동실험 결과에서 보여준 대로 색 선택이 숫자 선택보다 더 큰 정확도를 보였으며 두 과제 모두 precue조건의 정확도가 90%이상으로 참가자들이 스캐너 속에서 제대로 과제를 수행했음을 확인할 수 있었다.

표1. 행동실험의 평균 정확도와 표준오차, 평균 반응시간(msec)과 표준오차

과 제	Cue 조건	정확도 (1.0=100%)	표준오차	반응시간(ms)	표준오차
색 선택	Pre-cue	0.97	0.017	660	0.133
	Post-cue	0.91	0.192	876	0.17
숫자 선택	Pre-cue	0.98	0.014	572	0.071
	Post-cue	0.76	0.051	881	0.153

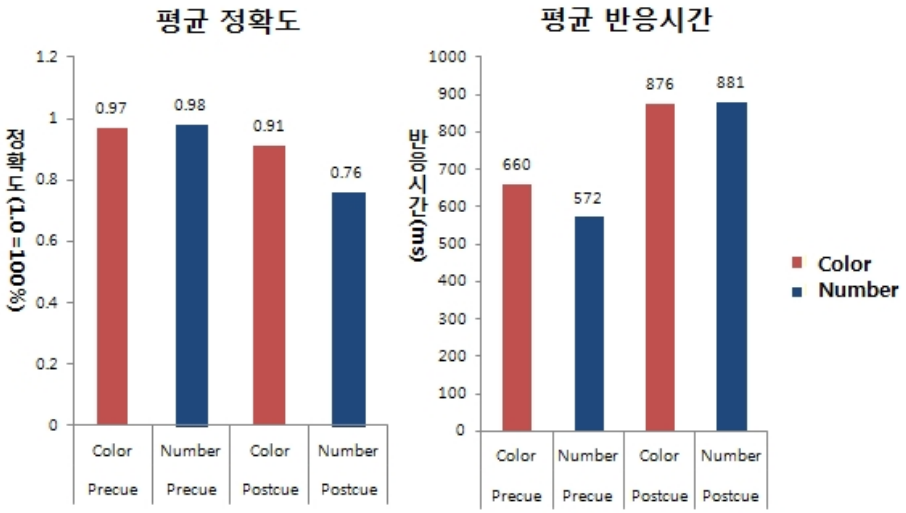

그림 4. 행동실험의 평균정확도와 평균반응시간의 조건간 비교.

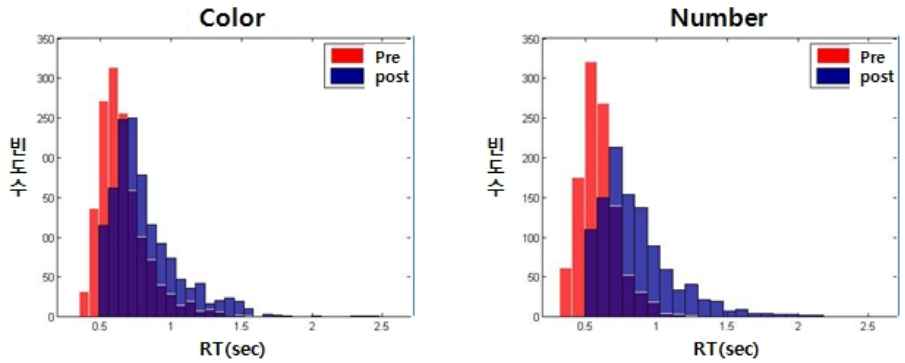

그림 5. 행동실험의 전체 trial수에 대한 반응시간의 히스토그램.

영상 분석 결과

(1)Conjunction Analysis 결과

Block 디자인

전체적으로 양쪽 ventral occipital 영역, pre-supplementary motor area(preSMA), superior parietal lobule(SPL)와 inferior frontal gyrus(IFG)에서 색선택과 숫자선택할 때 공통된 반응을 보였다. 숫자를 선택할 때는 모양이나 문자처리를 하는 곳인 lingual gyrus(LiG)에서 색처리할 때보다 더 큰 반응을 보였다. 그러나 색을 선택할 때는 선택적 주의에 의한 효과가 상대적으로 분명하지 않지만 fusiform gyrus(FuG)에서 t값은 색을 선택할 때 더 크게 나타났다(그림6).

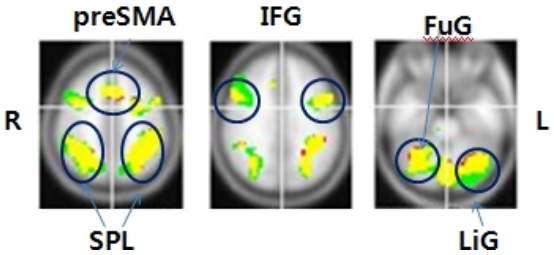

그림 6. Block디자인의 conjunction 분석결과. 색선택과제(빨강), 숫자선택과제(초록), 공통(노랑)으로 표시(p<.001, uncorrected).

Event-related 디자인

1. 색선택 과제 vs. 숫자선택 과제

전체적으로 색을 선택할 때가 숫자를 선택할 때보다 반응강도(magnitude)가 더 크게 나타났으며 두 과제 모두 preSMA, 양쪽SPL과 왼쪽IFG 그리고 시각피질에서 공통적인 반응을 보였다. 색을 선택할 때와 숫자를 선택할 때 사용되는 영역들을 비교해 보기위해 두 가지 cue조건(precue와 postcue)간의 conjunction분석결과이다(그림7). 색을 선택할 때(그림7-a)에는 cue에 상관없이 일차시각영역(BA17:-3,-82,-2), 시상(thalamus)과 베개핵(pulvinar) 그리고 오른쪽 fusiform

gyrus(BA37:24,-49,-26)에서 공통된 반응을 보였다. 특히 precue조건일 때 양쪽 ventral-occipital region에서 postcue조건보다 더 큰 반응을 보였는데 이 곳은 cue에 의해 미리 주의가 주어져서 반응이 강화(modulation)된 것으로 보인다.

숫자를 선택할 때(그림7-b)에는 색을 선택할 때보다 반응이 작았고 cue에 상관없이 일차시각피질(BA17:0,-82,-8)과 왼쪽 lingual gyrus(BA19:-36,-73,-14)에서 공통된 반응을 보였다. .

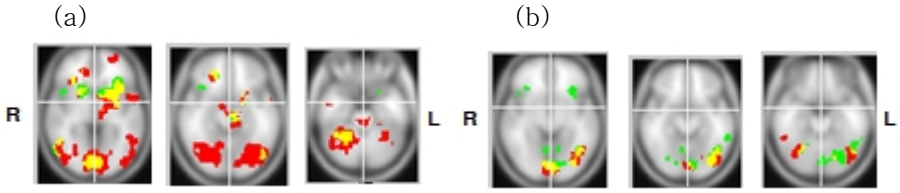

그림 7. 색선택과 숫자선택과제간의 conjunction분석결과. Precue(빨강), Postcue(초록),공통영역(노랑)으로 표시. (a)색 선택 과제에서 양쪽 ventral-occipital region에서 precue일 때 postcue보다 더 큰 반응을 보였다. (b)숫자 선택과제에서는 ventral-occipital region에서 색 선택할 때와 다르게 두 cue조건 모두 상대적으로 더 작은 반응을 보였다.(p<.01, uncorrected)

2.Precue조건 vs. Postcue조건

시각시스템의 선형성에 대해 알아보기 위해서 precue와 postcue조건간 색과 숫자선택할 때의 conjunction 분석결과이다(그림8).

과제와 상관없이 precue조건일 때가 postcue조건일 때보다 더 큰 반응을 보였으며(a와 b비교) precue조건일 때는 색을 선택할 때가 숫자를 선택할 때보다 양쪽 ventral-occipital region, 시상과 기저핵에서 숫자선택보다 뚜렷한 반응을 보였다. BA17(-3,-82,-2)에서는 색선택과 숫자선택에서 공통된 반응을 보였지만 t값은 색을 선택할 때가 더 크게 나타났다. 또 색을 선택할 때는 오른쪽 V4로 추정되는 영역(BA37:24,-49,-26)인 fusiform gyrus에서 반응을 보였고 숫자를 선택할 때에는 왼쪽 ventral occipital area(-42,-67,-20)에서 상대적으로 더 큰 반응을 보였다. 이 두 영역은 과제에 따라 선택적으로 강화된 곳으로 보인다(그림 8-a).

그림 8-(b)는 postcue조건으로 precue조건에 비해 ventral-

occipital region에서 더 적은 영역들이 반응을 보였지만 precue조건과 같이 과제에 선택적인 영역들(색=fusiform gyrus; BA37:24,-49,-26)에서 반응이 나타났다. 또한 약하지만 숫자를 선택할 때에는 왼쪽 lingual gyrus(BA19:-42,-67,-26)에서 반응을 보였다.

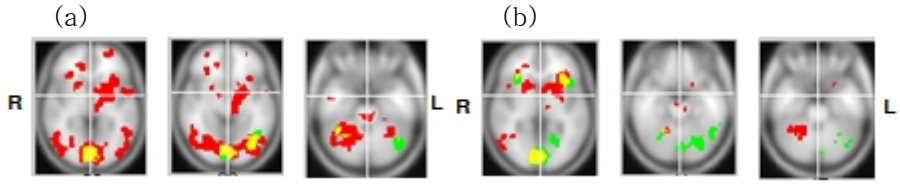

그림 8. Precue조건과 postcue조건간 conjunction 분석결과. 색선택과제(빨강), 숫자선택과제(초록), 공통(노랑)으로 표시. (a)Precue조건의 색선택과 숫자선택간의 conjunction분석결과이다. (b)Postcue조건에서 색선택과 숫자선택간의 conjunction분석결과이다 (p<.01, uncorrected).

(2)ROI(region of interest) Analysis 결과

결과 그림은 위계적 순서에 따라 배열하였으며 그 순서에 따라 결과를 살펴보았다. 우선 conjunction분석에서 색을 선택할 때와 숫자를 선택할 때 공통된 영역인 V1이다. 시각자극을 사용하였으므로 V1에서 가장 큰 반응이 있을 것으로 예상되었으며 결과에서도 가장 큰 t값을 보였다.

그림9의 (a)는 postcue조건에서 색을 선택할 때와 숫자를 선택할 때의 conjunction분석결과로 두 과제간 공통된 영역(표시된 영역) 중에서 t값이 가장 큰 영역을 선정하여 시간에 따른 cue조건간 혈류반응의 비교해 보았다. 그림 9-(b)는 색을 선택할 때는 postcue조건의 correct 수행에서 반응이 크게 나타났지만 incorrect수행에서는 반응이 낮게 나타났다(correct-incorrect수행간 통계적 차이, p<0.0001; 표2). 그러나 숫자 선택일 때에는 correct와 incorrect간에 차이가 없었다(그림9-b). 따라서 V1 수준에서 색을 선택할 때는 correct와 incorrect반응크기로 수행의 정도(정확도)가 결정되지만 숫자를 선택할 때는 V1수준에서 수행의 결과에 영향을 미치지 못하며 더 상위 수준에서 결정될 것으로 생각되었다. 특히 이

영역은 색을 선택할 때(t-value=3.86)와 숫자를 선택할 때(t=3.7) 공통으로 반응을 보인 곳으로 t값은 비슷하지만 correct와 incorrect에서 색을 선택할 때와 숫자를 선택할 때 다른 패턴을 확인할 수 있다.

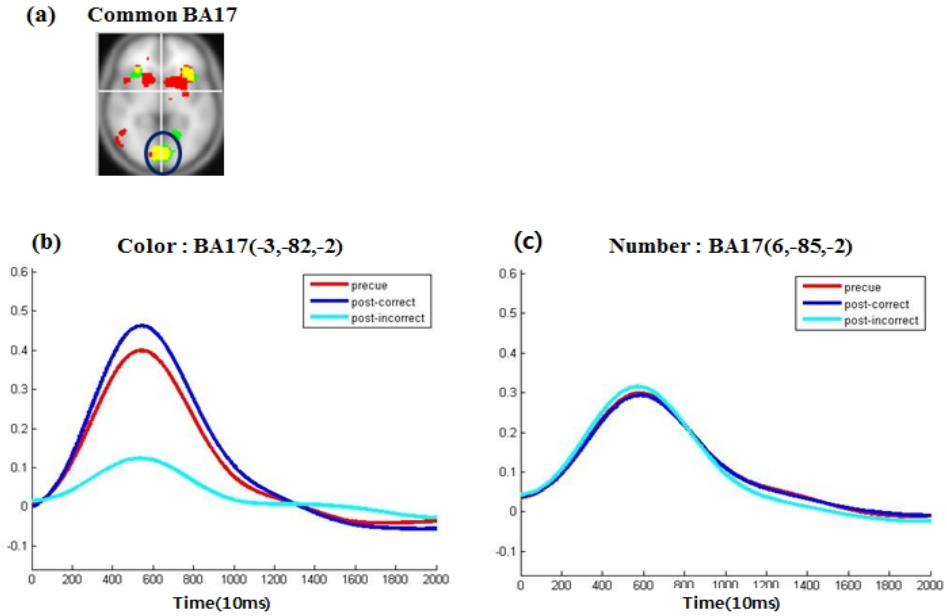

그림 9. 일차시각피질에서의 postcue조건의 수행의 수준(correct vs. incorrect)을 비교. (a)Postcue조건에서 공통영역(z=-2)인 BA17(p<.01, uncorrected), (b)색선택과제에서의 cue조건간 혈류역동적 반응변화, (c)숫자선택과제에서 시간에 따른 cue조건간 혈류반응.

그림 10와 11의 (a), (b)와 (c)는 실험디자인(block과 event-related)과 상관없이 일관되게 자극특성과 관련된 영역들로 이곳은 선택적 주의에 의해서 반응이 강화(modulation)된 곳으로 생각된다.

일차시각피질에서는 색을 선택할 때가 숫자를 선택할 때보다 더 큰 강도(magnitude)를 보였지만 왼쪽 ventral occipital area(BA19:-42,-64,-26)에서는 숫자를 선택할 때 상대적으로 더 큰 강도를 보였다. 이곳은 왼쪽 lingual gyrus로 문자 자극처리와 관련되는 곳으로 알려졌다(Mechelli,et al.,2000). 따라서 선택적 주의에 의해 반응이 강화(modulation)된 것으로 보이며 숫자가 문자로 처리된 것으로 추정된다. 또한 이 곳은

block디자인 결과에서도 일관되게 숫자를 선택할 때 큰 강도를 보인 곳으로 본 실험의 내적 일관성을 보이는 증거이기도 하다(그림10).

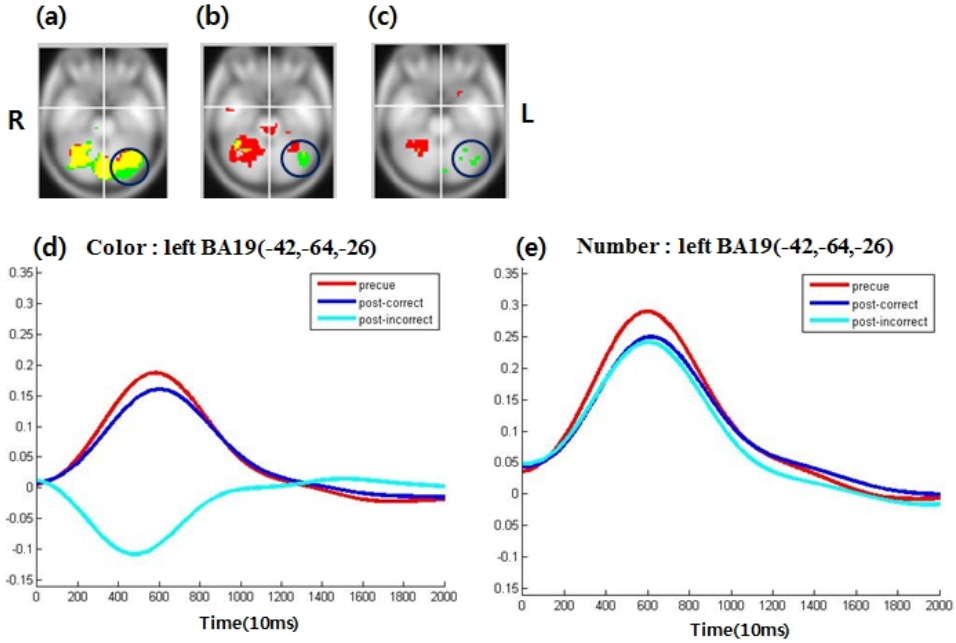

그림 10. 숫자에 대한 선택적 주의에 의해 반응이 강화된 영역(왼쪽 lingual gyrus; BA19:−42,−64,−26). 색 선택(빨강), 숫자선택(초록), 공통영역(노랑)으로 표시. (a)Block 디자인(p<.001, uncorrected), (b)Precue조건(p<.01, uncorrected), (c)Postcue조건(p<.01, uncorrected), 시간에 따른 (d)색선택시 혈류역동적 반응, (e)숫자선택시 혈류역동적 반응.

Block디자인과 event-related디자인에서 색을 선택할 때 상대적으로 큰 반응크기(absolute magnitude)를 보인 곳은 오른쪽 fusiform gyrus(BA37:24,−49,−26)로 이 영역은 색처리와 관련(Zeki, S., & Marini, L. 1998)되기 때문에 색에 대한 선택적 주의에 의해 반응이 강화(modulation)된 것으로 보인다. 또한 이 영역에서는 postcue조건의 correct수행일 때가 incorrect수행일 때보다 더 큰 강도를 보이고 있다(two sample t-test, p<0.0001). 따라서 V1과 함께 색 선택할 때의 수행 정도에 영향을 미치는 곳으로 생각되며 숫자 선택할 때는 V1과 마찬가지로 차이를 보이지

않고 있다(그림11).

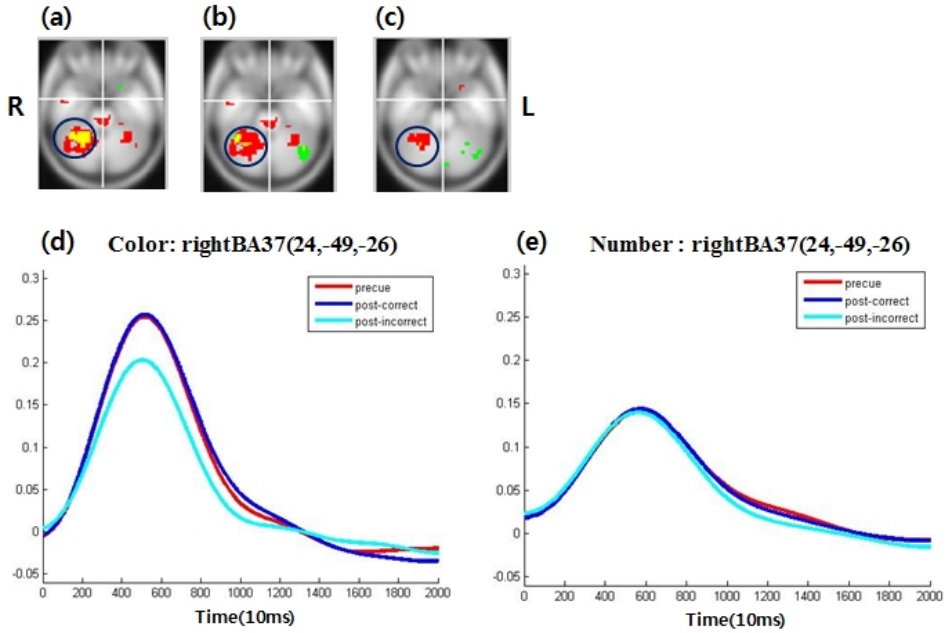

그림 11. 색에 대한 선택적 주의에 의해 반응이 강화된 영역.
색 선택과제(빨강), 숫자 선택과제(초록), 공통(노랑)으로 표시. (a)Block디자인(p<.001, uncorrected), (b)Precue조건(p<.01, uncorrected), (c)Postcue조건(p<.01, uncorrected), 시간에 따른 (d)색 선택시 혈류역동적 반응,(e)숫자선택할 때의 혈류역동적 반응.

오른쪽SPL(superior parietal lobule)은 하향식주의(top-down attention)와 관련된 곳으로 앞선 결과들과 일관되게 색을 선택할 때는 correct수행일때가 incorrect수행일 때보다 더 큰 강도를 보였고 숫자를 선택할 때는 둘 간 차이가 없었다(표2). 따라서 색을 선택할 때는 SPL이 중요한 곳으로 V1수준에서 SPL까지 색을 선택할 때의 수행결과에 영향을 미치는 것으로 보인다. 이와 달리 숫자를 선택할 때는 SPL에서도 수행결과에 영향을 주지 못한다(그림12).

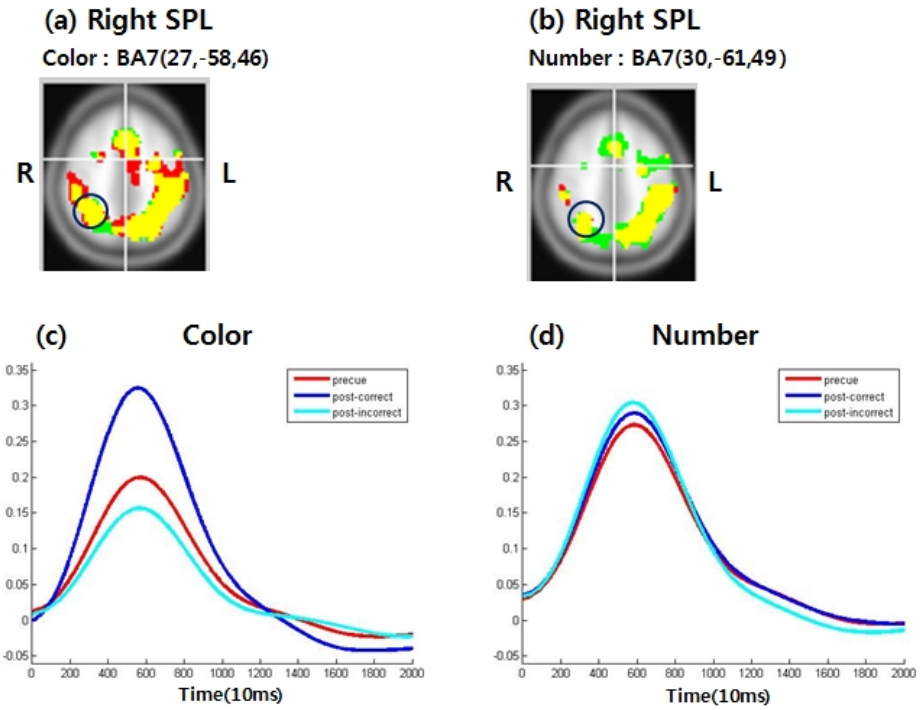

그림 12. 하향주의(top-down attention)와 관련된 영역들간 비교. Precue(빨강), postcue(초록), 공통(노랑)으로 표시. (a)색선택과제(p<.01, uncorrected), (b)숫자선택과제(p<.01, uncorrected), 시간에 따른 (c)색선택과제에서 혈류역동적 반응과 (d)숫자선택과제에서 혈류역동적 반응.

IFG(inferior frontal gyrus)는 Pars opercularis(BA44), Pars triangularis(BA45)와 Pars orbitalis(BA47)로 구성되며 BA44는 BA45와 함께 브로카 영역(Broca's area)으로 의미과제와 관련된 것으로 알려져 있다. 이와 달리 anterior VLPFC(BA47)은 task-set과 자극을 부호화하는 역할(Bode, S., & Haynes, J. D. 2009)을 하며 특히 의미기억을 하향식방법으로 인출하는 역할(Badre, D., Wagner, A.D., 2007)을 한다고 알려져 있다.

이 중에서 BA44와 BA47이 색 선택과제와 숫자 선택과제와 관련된 반응을 보였다. IFG(inferior frontal gyrus)의 뒤쪽영역인 BA44에서도 실험디자인과 상관없이 일관되게 큰 반응을 보였다(그림13-a,b,c). Event-related디자인에서는 두 과제 모두 postcue조건에서 더 큰 반응을 보였고 특히 색을 선택할 때(그림13-a)보다 숫자를 선택할 때(그림 13-b)가 더 큰 반응크기를 보였다.

이것은 block디자인에서는 양쪽IFG영역에서 큰 반응이 나온 것과

다른 점이지만 두 디자인 모두 숫자를 선택할 때 상대적으로 더 큰 반응크기를 보임으로써 실험들간 내적일관성을 보여주고 이 영역이 과제간 차이를 보여주는 곳으로 생각된다. 색선택과제에서는 SPL까지 보인 결과와 일관되게 correct수행이 incorrect수행보다 큰 반응을 보였지만 숫자선택과제에서는 correct수행의 반응크기가 감소하고 상대적으로 incorrect수행의 반응이 더 크게 나타났다(two sample t-test, $p<0.0001$, 표2).

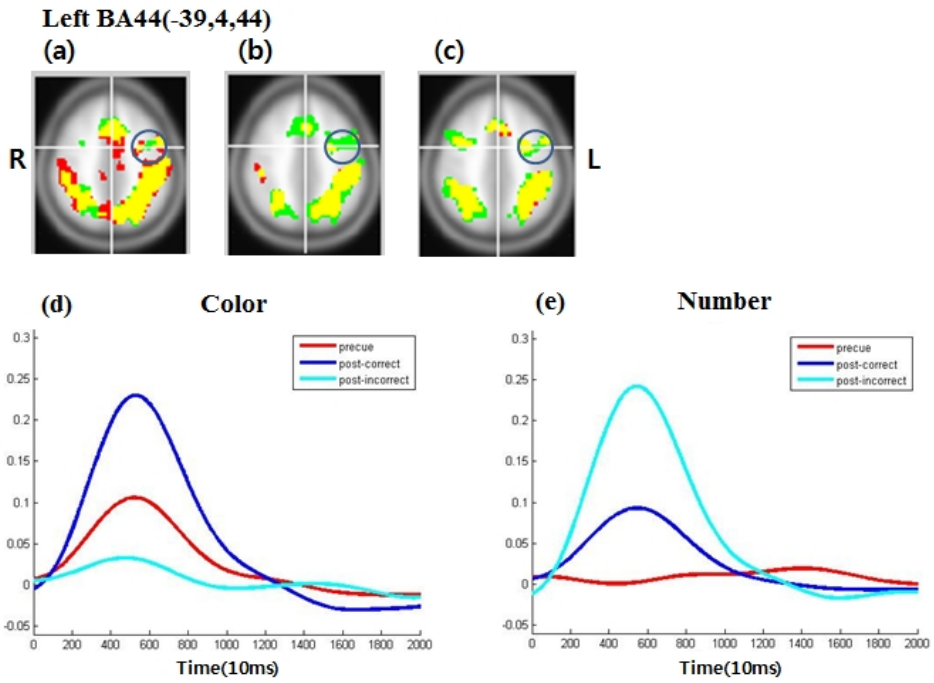

그림13. IFG영역 중 BA44에서의 색선택과 숫자선택간의 반응비교. (a)와 (b)는 precue(빨강), postcue(초록), 공통(노랑)으로 표시. (a)색선택과제($p<.01$, uncorrected), (b)숫자선택과제($p<.01$, uncorrected), (c)block디자인에서 색 선택(빨강)과 숫자 선택(초록)간 conjunction분석 결과로 공통영역은 노랑으로 표시, 시간에 따른 (d)색선택과제에서의 혈류역동적 반응과 (e)숫자선택과제에서의 혈류역동적 반응.

IFG(inferior frontal gyrus)의 앞쪽영역인 BA47(Pars orbitalis)에서는 correct수행과 incorrect수행에서 반응 크기패턴이 앞선 영역들과 다르게 나타났다. 앞선 결과들에서는 일관되게 수행결과(정확도)에서 구분되었던 색선택에서 correct수행과 incorrect수행간 차이가 없었고 숫자를 선택할 때에는 수행의 결과(정확도)와 관련된 결과를 보였기 때문이다(그림14). 숫자를 선택할 때는 incorrect수행일 때 큰 강도(magnitude; long latency)를 보이는데(그림14.b, d) 이것은 precue조건보다 수행을 위해 정보를 읽기(readout)위해 더 많은 노력(effort)를 필요로 하는 것으로 생각되며 precue조건이 자극이 있을 때 그 자극에 대한 탐지로 반응하는 것이라면 postcue조건(correct & incorrect)일 때는 물리적 자극이 사라진 뒤 소멸단계(decay phase)에서 보고를 위해 정보를 읽을 때 더 많은 노력이 필요하다는 것을 보여준다. 이와 다르게 색을 선택할 때는 correct와 incorrect간 차이가 없었고 precue조건보다 postcue(correct와 incorrect)조건에서 더 큰 강도를 보였다(그림14.a, c). 또 BA44(Pars opercularis)와 달리 이 영역에서는 postcue조건에서 과제와 무관하게 오른쪽IFG에서도 작지만 반응이 보였다. 이 영역은 부적절한 반응을 억제(Aron, A. R.,et al., 2004)하는 곳으로 precue조건과 다르게 postcue조건에서는 간섭이 있는 것으로 보인다.

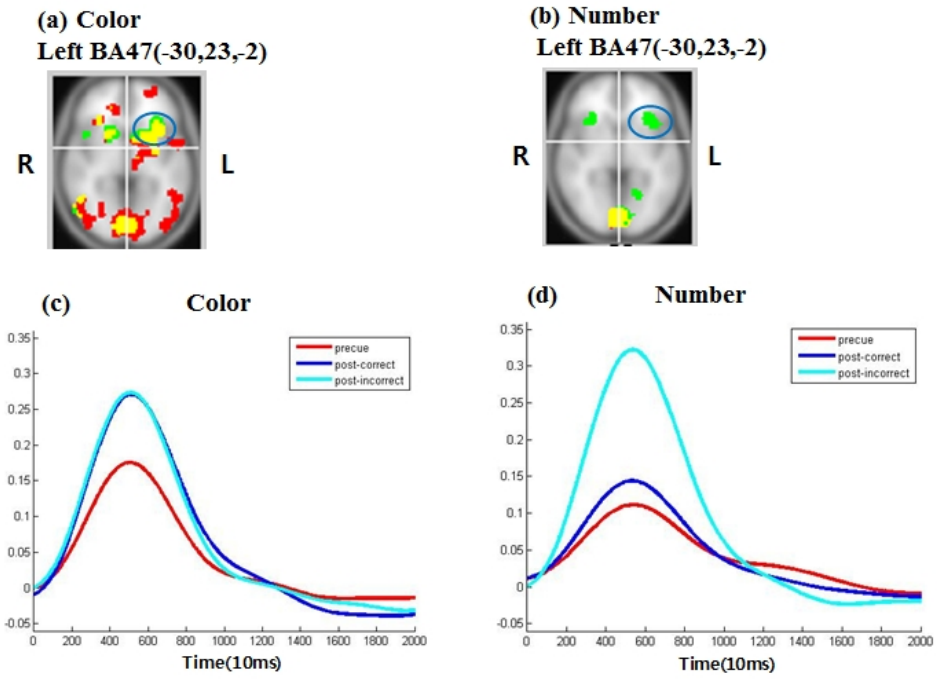

그림 14. 시각자극과 하향식 주의가 모이는 곳인 IFG영역(BA47;−30,23,−2)에서의 비교. Precue(빨강), postcue(초록), 공통(노랑)으로 표시. (a)색 선택과제와 (b)숫자 선택과제에서의 precue조건과 postcue간 conjunction분석결과, 시간에 따른 (c)색선택과제에서 혈류역동적 반응, (d)숫자선택과제에서의 혈류역동적 반응.

표 2. 과제 수행에 영향을 미치는 영역들(ROI)에 대한 t값 비교

Area	BA	t	C/C t	C/I t	t	N/C t	N/I t	x y z
Left OCG	17	47.53*	147.31	20.91	-2.30	51.32	47.57	-42, 64,-26 / 6,-85,-2
Left LG	19	3.57*	8.10	-0.06	0.87	40.49	33.78	-3, -82, -2
Right ITG	37	15.91*	174.03	68.69	0.94	51.69	43.93	24, -49, -26
Right SPL	7	34.42*	149.33	41.12	-1.69	54.09	49.37	27,-58, 46 / 30,-61,49
Left IFG	44	64.06*	172.90	11.80	-49.71*	50.77	111.96	-39, 4, 44
Left IFG	47	-0.83	188.33	94.59	-51.51*	67.72	129.76	-30, 23, -2

C/C t=color correct t−value, C/I t=color incorrect t−value, N/C t=number correct t−value, N/I t=number incorrect t−value. OCG=occipital gyrus, LG=lingual gyrus, ITG=inferior temporal gyrus,SPL=superior parietal lobule,IFG=inferior frontal gyrus. Two sample t−test, *p<.0001.

논 의

행동실험결과에 대한 논의

행동실험을 통해 색을 선택하는 수행에서는 precue와 postcue조건간에 정확도에서는 통계적 차이가 없었지만 숫자를 선택할 때에는 두 조건간 정확도에서 통계적으로 유의미한 차이가 났다. 반응시간은 과제간 차이가 없었으며 주의이동시간에 따른 cue조건간 차이만 통계적으로 유의미하였다. 정확도와 반응시간을 같이 고려할 때 비교적 안정적으로 과제의 난이도에 대한 결론을 내릴 수 있다(Wickelgren, W. A.1977). 따라서 숫자선택과제에서 정확도가 낮고 반응시간이 길어진 postcue조건이 precue조건보다 더 어려운 과제로 생각되지만 색선택과제에서는 정확도에서 조건간 차이가 없고 반응시간만 더 길어졌기 때문에 과제난이도가 달라졌다기 보다는 postcue조건에서 나중에 제시된 cue에 의한 내적주의이동 시간이 더 필요했기 때문으로 해석된다. 특히 색선택과제의 precue조건과 같이 정확도가 95%이상인 경우에는 반응시간 결과가 해석에 도움을 주며 두 조건간 차이에 대한 민감한 지표가 될 수 있다(Wickelgren, W. A.1977). 또한 precue와 postcue조건에서 반응시간이 대략 110~200msec차이가 나는 것은 눈을 응시점에 고정하고 있어도 내적주의(covert attention)가 이동하는데 100~300msec정도의 시간이 필요하다는 이전연구결과(Yantis, S. 2000)와도 일치된다. 그러나 표본크기(n=9)가 작기 때문에 실제로 postcue조건에서 과제간 차이가 없었는지는 확신하기가 어렵다.

따라서 숫자선택과제는 precue조건에 비해 postcue조건에서 정확도와 반응속도가 같은 방향으로 감소하므로 과제난이도가 증가된 것으로 보인다. 일반적으로 과제 난이도 증가는 상대적으로 속도와 정확도가 감소하는 것으로 이러한 난이도 증가는 cognitive control processes의 부하(load)가 증가하는 것과 관련된다(Lavie, N. 2005). 이와 달리 색선택과제는 postcue조건에서도 정확도가 비슷한 수준으로 유지되고 반응시간 증가량만 내적주의가 이동한 시간만큼 증가되었으므로 두 조건간 난이도 증가는 없는 것으로 생각된다. 그러나 두 과제간 난이도 차이에 따라 postcue조건에서

숫자가 표상되지 못해서 정확도가 낮아졌다기 보다는 숫자정보의 소멸속도가 더 빨라서 두 과제간 차이가 생긴 것으로 생각된다. Becker et al.,(2000)연구에서 변화탐지과제를 통해 변화맹이 장면에 대한 정보를 표상하지 못해서가 아니라 두가지 표상정보를 유지할 수 없기 때문에 발생되는 것으로 보았는데 이것은 시각적 감각기억이 표상은 되지만 빠르게 소멸되었기 때문으로 설명된다.

기능영상 결과에 대한 논의

Block과 event-related 디자인 fMRI실험결과에서는 색 선택과제와 숫자선택과제간의 하향식주의(top-down attention)에 의해 색을 선택할 때에는 색 처리에 민감한 fusiform gyrus에서 상대적으로 더 큰 반응을 보였고 숫자를 선택할 때에는 문자처리와 관련된 영역인 lingual gyrus에서 색 보고할 때와 달리 더 큰 반응(modulatory effect)을 보였다. 이러한 결과는 이전 선택적 주의(또는 하향식 주의)연구 결과들과 일관된다(Zanto et al., 2009; 2010).

Event-related디자인 결과에서는 색을 선택할 때에 precue조건에서 양쪽 ventral-occipital region의 반응이 postcue조건에 비해 크게 나타났다. 이것은 postcue조건과 달리 precue조건에서는 cue에 의해 주의(visual attention)가 미리 주어져서 반응이 더 촉진되었기 때문인 것으로 해석된다. 특히 postcue와 달리 precue조건일 때 시상(thalamus)과 베개핵(pulvinar nuclei)에서 반응이 크게 나타났는데 이 영역들은 시각체계(visual pathway)로 선조외피질(extra-striate cortex)과 연결되어 있어 주의(attention)에 의해 반응이 촉진되었기 때문으로 생각된다. 이와 달리 숫자를 선택할 때에는 precue와 postcue조건 둘 다 ventral-occipital region의 반응이 비슷한 결과를 보였다. 이것은 색을 선택할 때와 다르게 이 영역에서 두 조건 모두 반응이 크지 않다는 것으로 행동실험결과의 정확도에서는 확연한 차이가 있지만 신경활성정도(neural activity)에서는 그 차이가 뚜렷하지 않다는 것을 보여준다. 아마도 색이 낮은 수준의 자극이기 때문에 주의(attention)에 의해 쉽게 촉진되어 V1수준의 반응 증가로도 수행(정확도)에 도움이 되지만 숫자는 이와 달리 precue와

postcue 두 조건 모두 행동수행에서 ventral-occipital region의 반응 크기가 수행에 크게 영향을 주지 않는 것으로 생각된다.

ROI분석결과에서 색을 선택할 때에는 IFG 영역중 BA47을 제외하고 V1에서부터 SPL, IFG의 BA44영역까지 정확도와 관련하여 correct수행일 때가 incorrect수행일 때보다 더 큰 강도를 보였으며 아마도 이러한 결과들이 수행의 correct와 양적 상관(positive correlation)이 있을 것으로 생각된다.

이와 달리 숫자를 선택할 때에는 IFG의 BA44와 BA47영역에서 incorrect의 강도가 correct일 때보다 크게 나타났으며 이를 통해 색을 선택할 때와 다르게 상위 수준에서 정확도가 결정된다고 추정할 수 있다. 특이한 점은 IFG의 두 영역인 BA44와 BA47이 수행하는 과제에 따라 다른 패턴을 보임으로써 시각적 감각기억에서 이 두 곳이 기능상 다른 역할을 하는 것으로 추정된다. 특히 BA47에서 숫자 선택할 때 incorrect의 강도가 가장 큰데 여기에 대한 해석은 다양하게 할 수 있다. 첫 번째로 BA47의 신경활성(neural activity)이 높았기 때문에 틀린 반응을 할 수 있는데 이것은 BA47의 반응이 수행의 정도(정확도)에 원인이 된 것으로 보는 것이다. 두 번째로는 정보자체의 부족으로 인해 수행수준이 낮을(incorrect)때 정보를 읽기 위한 노력이 커서 큰 신경활성을 보인 것으로 해석할 수 있다. 이것은 수행에 의한 결과로 해석하는 것이다. 따라서 숫자를 선택할 때 BA47에서 incorrect일 때 강도가 큰 것이 수행의 결과인지 원인인지 이 결과만으로는 알 수 없으며 검증을 하기 위해서는 TMS로 BA47을 자극했을 때 수행이 좋아지는지 또는 나빠지는지로 인과성을 확인할 수 있다. 이와 다른 해석으로는 모든 자극들을 표상하여 인식한 결과를 인출(또는 정보를 읽는 것)하는 것(Pashler, H. E.1999)이 시각적 감각기억이라면 IFG의 BA44(Pars opercularis)가 정보를 인출하는 역할을 담당하며 BA47(Pars orbitalis)은 불분명한 정보를 추측하는 역할을 담당하는 것으로 생각된다. 그 근거로 과제 난이도와 무관하게 왼쪽IFG가 시각적 감각기억으로부터 정보를 읽는(readout) 역할(Saneyoshi, et al., 2011)을 하고 IFG의 BA44는 일반적인 주의 통제와 의식에 관여(Asplund, C. L.et al.,2010)하지만 BA47은 정보가 불분명할

경우 의식화를 위한 "추측"에 관여(Bar, M. 2003)한다는 연구들이 있다. 특히 precue조건에서 색선택과 숫자선택간의 반응시간에서 차이가 없는 것은 자극을 식별(identification)하는데 걸리는 시간이 동일하다는 것을 의미(Pashler, H. E.1999)하며 postcue조건 역시 내적주의(covert attention)이 이동하는 시간만큼 반응시간이 증가하였으므로 시각적 감각기억에서 정보를 읽는 기제는 동일한 것으로 생각된다. 따라서 정보를 읽는 역할을 크게 IFG가 담당하지만 IFG에서도 세분화된 영역들인 BA44와 BA47이 다른 역할을 하는 것으로 보인다.

색을 선택할 때는 SPL과 BA44간 비슷한 패턴을 보이는데 이것은 PFC(prefrontal cortex)와 PC(parietal cortex)사이에 방향은 알 수 없지만 서로 연결되어 있는 것으로 보이고 숫자를 선택할 때는 SPL의 패턴과 다르게 IFG에 위치한 BA44와 47이 비슷한 패턴을 보인다. 특히 PFC와 PC영역들(SPL, BA44와 BA47)에서 색을 선택할 때는 correct일 때 비슷한 수준의 강도로 증가하지만 숫자를 선택할 때는 incorrect일 때 비슷하게 증가하는 경향을 보인다. 이러한 결과들로 볼 때 색은 inferior temporal gyrus수준에서 인식된 후 반응할 때까지 정보가 유지되지만 숫자는 인식단계까지 정보가 유지되지 못하기 때문에 반응을 하기 위한 추측이 필요하게 된다. 인식에서 정보가 불분명할 때 추측은 빠른 반응을 필요로 하는 환경에서 생존에 도움이 되지 때문이다(Bar, M. 2003). 따라서 BA44는 정보를 인출(또는 readout)하고 BA47은 전달받은 정보를 바탕으로 추측할 것으로 생각된다.

따라서 시각적 감각기억의 관련영역이 시각관련영역들(visual sensory areas)에만 한정된 것이 아니라 PFC영역까지 포함하는 것으로 보인다. 그러나 PFC영역의 반응이 시각적 감각기억에 의한 것인지 보고라는 행위에 의한 것인지는 구분할 수 없다.

전체적인 결과 논의

전체적인 결과들을 볼 때 색과 숫자에 대한 시각적 감각기억(postcue조건)은 정보 소멸속도 차이에 의해 구분되고 시각적 감각기억에서 정보를 읽어서 반응하는 영역들(SPL, IFG, & preSMA)은 비슷하지만 색과 숫자간의 perceptual encoding되는

곳(양쪽 ventral-occipital region)과 이후 처리되는 영역들(temporal cortex)이 다른 것으로 나타났다. 특히 ROI분석에서 보여준 IFG의 BA44와 BA47의 역할이 과제간 차이를 반영하는 것으로 생각된다. IFG에서의 반응정도가 물체인식수준과 과제난이도를 반영(Bar, M. et al., 2001)하므로 색과 숫자를 선택할 때 postcue조건에서 correct수행과 incorrect수행의 반응정도(magnitude)와 반응패턴(haemodynamic response)으로 보아 색과 숫자과제간에 load차이가 있는 것으로 생각된다. 이것은 행동실험결과에서도 일관되게 나타난 것으로 두 과제가 동일한 자극을 보고 과제를 수행하였지만 자극특성에 따라 정확도가 달라진 것은 지각된 load가 다르기 때문이고 이것은 감각정보의 한계, 즉 반응하기 위해 사용해야하는 정보자체가 유지되지 못하고 빠르게 소멸되었기 때문이다(Lavie, N. 2005). 이것은 보고하는 자극의 특성에 따라서 다른 신경적 기제를 사용하는 것으로 이전 행동실험들에서 보여준 것처럼 시각적 감각기억은 하나의 단순한 형태라기 보다는 좀 더 복합적인 형태로 구성되었으리라고 생각된다. 또 fMRI실험의 conjunction분석 결과에서 과제에 상관없이 cue조건이 달라지면 반응하는 영역들이 달라지는 결과를 보였다. 이러한 결과들을 바탕으로 시각체계가 선형시스템이라기 보다는 비선형시스템이라는 것을 확인할 수 있었다.

또한 선택적 주의 연구들에서 확인된 바와 같이 어떤 자극에 주의를 기울이느냐에 따라 동일한 자극을 보았더라도 다른 신경활성의 강도를 보이는데 이러한 결과가 시각적 감각기억에도 적용된다는 점을 확인할 수 있었다. 특히 block과 event-related디자인 실험 모두에서 수행하는 과제에 따라 modulation되는 영역(색=fugiform gyrus, 숫자=lingual gyrus)이 달라지는 것을 확인할 수 있었고, 이러한 결과는 실험디자인에 상관없이 일관되게 나타났다. 따라서 본 연구의 내적 일관성(internal-consistency)을 보여준다.

이러한 결과들을 바탕으로 행동실험에서 구분된 시각적 감각기억을 본 연구결과에도 적용해 보았다. visible persistence는 물리적 자극은 없지만 자극을 보는 것처럼 느끼며 서서히

사라진다고 느끼는 주관적인 현상이다(Keysers et al., 2005). 이러한 현상은 실제 자극제시동안 뉴런들에서 반응이 일어나서 잠깐동안 그러한 반응이 지속되는 현상으로 생각된다. 이와 달리 informational persistence는 자극 소멸 이후에도 계속 정보 처리된 결과로 실제자극이 시각적이라도 이와 다른 형태로 변환된 정보이다(e.g. Keysers et al., 2005; Irwin, D. E., & Thomas, L. E. 2008).

본 연구에서 사용한 부분 보고법은 visible persistence와 informational persistence 둘다 측정가능하며 시각적 감각기억 중 visible persistence는 실제 자극판이 사라지고 없지만 물리적으로 존재하는 자극판에서 '보는' 것과 같은 처리과정으로 볼 수 있다(Irwin, D. E., & Thomas, L. E. 2008). 만약 색선택과 숫자선택이 실제 자극판에서 선택하는 것이라면 두 자극에 대한 postcue조건의 정확도와 반응시간이 동일해야 할 것이다. 색은 실제 자극판을 보고 반응하는 precue조건과 postcue조건이 비슷한 수행결과를 보이므로 visible persistence이며 숫자는 실제자극이 다른 형태로 처리된 범주화이후의 informational persistence로 생각할 수 있다.

따라서 본 연구에서 측정한 색과 숫자에 대한 시각적 감각기억은 뇌에서 공간적으로 구분되어 처리되고 시간적으로도 구분되는 형태인 것으로 생각된다. 이것은 시각적 감각기억이 이전에 알려진 대로 단일한(homogeneous) 특성을 가지지 않는다는 것을 보여준다.

본 연구의 장점 및 한계

본 연구의 장점으로는 행동실험을 통한 시각적 감각기억연구는 많았지만 시각적 감각기억의 신경기제에 대한 연구(e.g. Keysers et al., 2005; Ruff et al., 2007; Saneyoshi et al., 2011)가 많이 이루어지지 않았고 특히 부분 보고법을 사용하여 서로 다른 특성을 가지는 숫자와 색에 대한 연구는 그 동안 없었다.

본 연구는 동일한 자극을 보았지만 선택적 주의에 의해 보고하는 자극이 달라지면 뇌에서 처리하는 영역들도 구분된다는 결과를 보여 주었다. 행동실험에서 시간에 따른 multi-stage model을 제시한 것과 다르게 보고하는 자극 특성에 따라 공간적으로 구분될 수 있고 이로써 시각적 감각기억이 여러 하부요소들로 구성된다는 것을 확인할 수 있었다. 더불어 작업기억에서 확인되었던 선택적 주의에

의한 modulation효과가 시각적 감각기억에서도 확인되었고 precue와 postcue조건을 비교함으로써 fMRI를 통해 시각처리 영역이 비선형성 특성을 가진다는 것을 보여주었다.

그러나 시각적 감각기억과 관련된 영역들(그림15)에 대한 방향성 있는 connectivity분석을 통해 좀 더 분명하게 각 영역들간 연결을 확인해 보아야 할 것이다. 또한 ROI분석에서 보여준 수행결과와 혈류역동적 반응과의 관계에서 fMRI실험이 가지는 한계인 인과성을 설명하지 못한다는 점과 본 실험으로는 추정만 할 뿐 visible persistence와 informational persistence를 구분할 수 없다는 한계점들이 있다. 이것은 심리학에서 사용되는 개념들(visible persistence & informational persistence)로 인간 행동을 바탕으로 만들어진 개념들이기 때문에 뇌를 바탕으로 신경기제를 연구하는 신경과학분야에서도 그러한 용어들을 사용할 수 있는지에 대한 분석과 기초연구들이 필요하다(이정모, 2008). 따라서 행동실험들에서 사용된 개념과 결과들을 본 연구의 결과해석에 직접 사용할 수 있는지에 대한 깊은 생각과 시각적 감각기억(visible persistence & informational persistence)에 대한 신경과학적 관점에서의 정의와 관련된 특성연구가 필요하겠다.

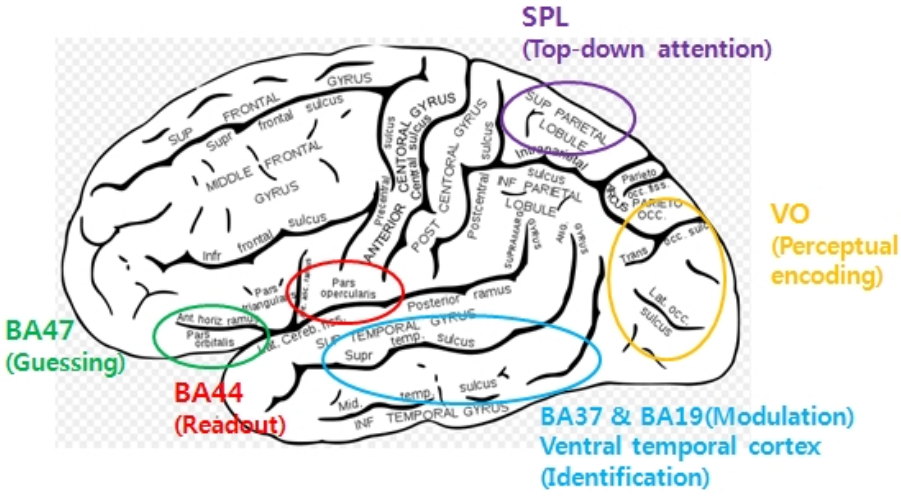

그림 15. 행동실험과 fMRI실험을 통한 시각적 감각기억에 대한 신경기제 모형(뇌그림 출처 Wikimedia Commons).

참고 문헌

Aron, A. R., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. Trends in cognitive sciences, 8(4), 170-177.

Asplund, C. L., Todd, J. J., Snyder, A. P., & Marois, R. (2010). A central role for the lateral prefrontal cortex in goal-directed and stimulus-driven attention. Nature neuroscience, 13(4), 507-512.

Badre, D., Wagner, A.D.(2007). Left ventrolateral prefrontal cortex and the cognitive control of memory. Neuropsychologia 45, 2883–2901.

Bar, M., Tootell, R., Schacter, D., Greve, D., Fischl, B., Mendola, J., Rosen, B., & Dale, A. (2001). Cortical mechanisms of explicit visual object recognition. Neuron, 29, 529–535.

Bar, M. (2003). A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. Journal of cognitive neuroscience, 15(4), 600-609.

Becker, M. W., Pashler, H., & Anstis, S. M. (2000). The role of iconic memory in change-detection tasks. Perception-London, 29(3), 273-286.

Bode, S., & Haynes, J. D. (2009). Decoding sequential stages of task preparation in the human brain. Neuroimage, 45(2), 606-613.

Cavina-Pratesi, C., Kentridge, R. W., Heywood, C. A., & Milner, A. D. (2010). Separate channels for processing form, texture, and color: evidence from fMRI adaptation and visual object agnosia. Cerebral cortex, 20(10), 2319-2332.

Coltheart, M. (1980). Iconic memory and visible persistence. Perception & psychophysics, 27(3), 183-228.

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. Nature reviews neuroscience, 3(3), 201-215.

Friston, et. al.,(1999). Multi-subject fMRI studies of conjunction analyses. NeuroImage 10, 385- 396.
Friston ,et.al.,(2004).Conjunction revisited, NeuroImage 25, 661- 667.
Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., & Malach, R. (2000). The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans. Nature neuroscience, 3(8), 837-843.
Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H., & Mangun, G. R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. Nature neuroscience, 3(3), 284-291.
Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. science, 282(5386), 108-111.
Kastner & Ungerleider(2000).Mechanisms of visual attention in the human cortex, Annu.Rev.Neurosci.23:315-341.
Keysers*, C., Xiao, D. K., Földiák, P., & Perrett, D. I. (2005). Out of sight but not out of mind: The neurophysiology of iconic memory in the superior temporal sulcus. Cognitive Neuropsychology, 22(3-4), 316-332.
Irwin, D. E., & Thomas, L. E. (2008). Visual sensory memory. Visual memory, 1(9), 9-43.
이정모. (2009). 인지 과학: 학문 간 융합 의 원리 와 응용. 성균관 대학교 출판부.
Lamme, V. A. (2003). Why visual attention and awareness are different. Trends in cognitive sciences, 7(1), 12-18.
Lawrence MA(2012). ez: Easy analysis and visualization of factorial experiments. R package version 4.1-1. http://CRAN.R-project.org/package=ez.
Lavie, N. (2005). Distracted and confused?: Selective attention under load. Trends in cognitive sciences, 9(2), 75-82.
Lu, Z. L., Neuse, J., Madigan, S., & Dosher, B. A. (2005). Fast

decay of iconic memory in observers with mild cognitive impairments. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(5), 1797-1802.
Mechelli, A., Humphreys, G. W., Mayall, K., Olson, A., & Price, C. J. (2000). Differential effects of word length and visual contrast in the fusiform and lingual gyri during. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 267(1455), 1909-1913.
Michael A. Lawrence(2013).Easy analysis and visualization of factorial experiments. URL http://github.com/mike-lawrence/ez.
Mukamel, R., Harel, M., Hendler, T., & Malach, R. (2004). Enhanced temporal non-linearities in human object-related occipito-temporal cortex. Cerebral Cortex, 14(5), 575-585.
Pashler, H. E. (1999). The psychology of attention. MIT press.
Poldrack, R. A., Mumford, J. A., & Nichols, T. E. (2011). Handbook of fMRI Data Analysis.
Pulvermüller, F., & Hauk, O. (2006). Category-specific conceptual processing of color and form in left fronto-temporal cortex. Cerebral Cortex, 16(8), 1193-1201.
Rorden, C. (2008). MRIcron. version beta, 12.
Ruff, C. C., Kristjánsson, A., & Driver, J. (2007). Readout from iconic memory and selective spatial attention involve similar neural processes. Psychological Science, 18(10), 901-909.
Saneyoshi, A., Niimi, R., Suetsugu, T., Kaminaga, T., & Yokosawa, K. (2011). Iconic memory and parietofrontal network: fMRI study using temporal integration. Neuroreport, 22(11), 515-519.k
Shomstein, S. (2012). Cognitive functions of the posterior parietal cortex: top-down and bottom-up attentional control. Frontiers in integrative neuroscience, 6.
Sperling, G.(1960).The information available in brief visual presentations. Psychological monographs: General and applied, 74(11), 1.

Stephen Monsell Jon Driver(2000).Control of Cognitive Processes. chapter3,The MIT Press.
Steven J. Luck & Hollingworth(2008). Visual Memory. Oxford University Press.
Vandenberghe, R., Duncan, J., Dupont, P., Ward, R., Poline, J. B., Bormans, G., ... & Orban, G. A. (1997). Attention to one or two features in left or right visual field: a positron emission tomography study. The Journal of neuroscience, 17(10), 3739-3750.
Wan, X., Riera, J., Iwata, K., Takahashi, M., Wakabayashi, T., & Kawashima, R. (2006). The neural basis of the hemodynamic response nonlinearity in human primary visual cortex: Implications for neurovascular coupling mechanism. Neuroimage, 32(2), 616-625.
Wickelgren, W. A. (1977). Speed-accuracy tradeoff and information processing dynamics. Acta psychologica, 41(1), 67-85.
Yantis, S. (2000). Goal-directed and stimulus-driven determinants of attentional control. Attention and performance, 18, 73-103.
Zanto, T. P., & Gazzaley, A. (2009). Neural suppression of irrelevant information underlies optimal working memory performance. The Journal of Neuroscience, 29(10), 3059-3066.
Zanto, T. P., Rubens, M. T., Bollinger, J., & Gazzaley, A. (2010). Top-down modulation of visual feature processing: the role of the inferior frontal junction. Neuroimage, 53(2), 736-745.
Zeki, S., & Marini, L. (1998). Three cortical stages of colour processing in the human brain. Brain, 121(9), 1669-1685.

Abstract

Dissociable neural mechanisms for iconic memory : fMRI study

Visual stimuli remain visible for some time after the visual array disappears and information extracted from the visual stimulus persists. These phenomena is called “iconic memory”. Here we investigated the neural substrates for iconic memory using functional magnetic resonance imaging through colored number stimuli. We adopted cueing paradigm. Subjects were instructed to identify the cued target(color or number) as rapidly as possible. We found that iconic memory for number decayed much faster than it for color. The results showed that patterns of neural activity associated with iconic memory for color and number are different. We also found different bilateral activation of the ventral occipital cortex for precue and postcue trials and significant feature specific modulatory effects in the fusiform gyrus and lingual gyrus. These neuroimaging data suggest that some different neural mechanisms underlie iconic memory for color and number.

Keywords : iconic memory, neural mechanism, cueing paradigm, fMRI.

Student Number : 2012 – 20071