

학습의 진행과 두뇌 피드백 정보처리의 변화*

김 수 현 김 진 회 강 은 주[†]

강원대학교 심리학과

자극에 대한 반응에 주어지는 긍정적 또는 부정적 피드백(예, 보상, 처벌)은 동기적/쾌락적 속성뿐만 아니라 피드백의 현저성의 측면에서도 달라질 수 있다. 행동 변화의 인지 통제를 위해서는 이 두 가지 특성에 대한 정보처리가 모두 요구될 가능성이 있다. 본 연구는 피드백 현저성을 처리하는 두뇌 영역을 확인하고자 수행되었으며, 이를 위해 학습의 초기와 후기 정적 피드백과 부정적 피드백의 활성화를 비교하였다. 조건적 연합학습(conditional associative learning) 과제를 이용하여 자극-반응 연합 규칙이 피드백에 근거한 시행착오를 통해 학습되도록 하였다. 자극에 대한 반응을 4개로 하여 학습자가 부정적 피드백을 통해 직전 반응이 오류 반응임을 확인하여도 정답 반응을 바로 유추하기 어렵게 만들었다. 이는 학습 초에는 정적 피드백이 높은 비율로 경험되는 부정적 피드백에 비하여 경험 빈도가 낮으면서 동시에 행동 조절에 더 유용하여 현저성이 높은 피드백으로 간주될 수 있는 반면, 학습이 진행된 후에는 부정적 피드백이 낮은 빈도로 주어지면서 행동 변화와의 관련성이 높아 현저성이 높은 피드백이 될 수 있게 하기 위해서였다. 각각의 피드백에 대한 반응이 연속되는 4개의 run 동안에 변화하는 두뇌 영역을 확인하기 위하여, 정상 성인($n = 29$)으로부터 학습과제 중에 fMRI 자료를 획득, 분석하였다. 그 결과, 전측 두, 전대상회를 포함한 배내측 전전두 피질, 하전전두 영역, 하 두정피질, 소뇌 등에서 관찰된 정적 피드백에 대한 활성화가 학습이 진행하면서 감소하는 반면, 부정적 피드백에 대한 활성화는 증가함을 발견하였다. 이런 활성화의 변화는 학습 과제의 초기에서 말기로 가면서 정적 피드백의 현저성 처리는 감소하고 부정적 피드백의 현저성 처리는 증가한 것을 반영함을 시사한다고 볼 수 있다. 이와 대조적으로 쾌락가 정보처리와 관련된 것으로 알려진 복측 선조체와 복내측 전전두 피질의 활성화 양상(정적 > 부정적 피드백)은 run에 따라 변화하지 않았다. 이런 결과는 학습에서 피드백의 쾌락가를 처리하는 신경망과 독립적으로, 피드백의 현저성 정보가 별개의 신경망에서 처리됨을 시사한다.

주제어 : 피드백, 학습, 현저성, 과제관련성, 보상, 도, 배내측 전두영역, 전측 대상회

* 본 연구는 한국연구재단을 통해 미래창조과학부의 뇌과학원천기술개발사업으로부터 지원받아 수행되었습니다(NRF-2006-2005112).

[†] 교신저자 : 강은주, 강원대학교 심리학과, (200-701) 강원도 춘천시 강원대학길 1

E-mail : ekang@kangwon.ac.kr

도구적 조건형성(instrumental conditioning)이나 S-R 연합 학습(Stimulus-Response association learning)에서 특정 행동에 대해서 쾌락적인 또는 바람직한 결과인 긍정적인 결과물(positive outcome)이 얻어질 경우에는 해당 행동(성공적인 행동 또는 목표행동)이 발생하는 빈도가 증가하고, 이 결과물을 강화물이라고 한다(Mackintosh, 1983; Skinner, 1938; Thorndike, 1911). 소위 강화학습(reinforcement learning)이라고도 불리는 학습 유형에서는 자극과 자극 사이의 수반성(contingency)을 학습하는 고전적 조건형성이나 관찰학습과 달리, 유기체가 특정 자극에 대한 자신의 행동(S-R 연합)과 그 결과물(outcome) 사이의 수반성을 학습하는 과정이 포함된다. 특히 최근에는 인간의 강화학습은 미래의 보상물(reward)을 최대화하기 위하여 상위수준의 목표에 맞춘 의사결정 과정이 일어나는 것으로 보고, 이 목표 지향적, 적응적 의사결정 과정에 관여하는 정보처리 과정에 대한 내적 모델을 제시하며, 관련된 신경기제를 모델에 근거하여 이해하려는 시도가 활발하다(Delgado, 2007; 신연순 & 한상훈, 2013). 이때 강화물, 즉 행동의 결과물로 주어지는 사건은 피드백(feedback, 되먹임)이라고도 불리는데, 이는 행동의 결과물이 이후 그 행동을 다시 통제(조절/변화/유지)하는 역할을 하기 때문이다.

각각의 행동선택 뒤에 나오는 피드백(정확한 반응 선택에 따르는 정적 피드백, 부정확한 반응 선택에 이어지는 부적 피드백)을 분석하는 과정에는 여러 가지 종류의 정보처리가 관여할 것이며, 이런 정보 처리가 두뇌의 어디에서 일어나는지도 역시 중요한 인지신경과학적 연구 주제이다. 강화인자로서의 피드

백은 쾌락(유쾌/불쾌)이나 동기(접근/회피)라는 측면에서 반대이다. 인간에게 행동을 유지하도록 역할을 하는 결과물인 정적 강화인자로서의 피드백은 보상(예, 금전적 획득, 맛있는 음식)처럼 동기적인 사건일 수도 있고, 단순히 맛있다는 상징적 신호일 수도 있는데, 이를 모두 정적 피드백(positive feedback)이라 부른다. 반면, 그 결과물을 야기한 행동의 발생 빈도를 감소시키고 다른 행동을 탐색하게 하는 행동의 결과물은 부적 피드백(negative feedback)이라 불리며, 처벌(예, 금전적 손실)과 같은 부정적 동기 사건일 수도 있고, 또는 단순히 틀렸다는 것을 알려주는 상징적 신호일 수도 있다. 인간을 대상으로 한 기능영상법은 피드백 사건의 유형(보상, 처벌, 상징적 신호)에 따라, 선택적으로 신경활동의 변화를 보이는 다양한 두뇌 영역을 보고하고 있다(Elliott, Friston, & Dolan, 2000; Liu et al., 2007; Nieuwenhuis, Slagter, von Geusau, Heslenfeld, & Holroyd, 2005). 보상에 반응하는 것으로 알려진 중뇌의 도파민 영역, 이로부터 입력을 받는 측핵을 포함한 복측 선조체(ventral striatum), 내측 안와전두피질(medial orbitofrontal cortex; mOFC)을 포함한 복내측 전전두 영역(ventromedial prefrontal cortex; vmPFC)에서 정적 피드백에 대한 반응으로 활성화 증가와 부적 피드백에 활성화 감소가 보고되었다(Elliott, Newman, Longe, & Deakin, 2003). 특히 보상의 쾌락가(hedonic valence) 또는 동기가(motivational valence)를 부호화하는 신경회로가 행동의 적응적 변화를 가져오는 인지적 통제에 영향을 미치는 두뇌 영역으로 중요시되는데, 이는 해당 신경 구조물들이 보상 관련 결과물에 대한 예측과

실제 결과물의 불일치(보상 예측 오류: reward prediction error) 정도에 민감하게 반응하고 (Haruno & Kawato, 2006; O'Doherty et al., 2004; Seymour et al., 2004; Yacubian et al., 2006), 이러한 불일치/차이에 대한 신호가 행동 조절/변화에 사용된다고 보기 때문이다(Baird, 1993; Sutton & Barto, 1998).

반면, 부정 피드백에 대해서는 배내측 전전두엽(dorsomedial frontal cortex; dmPFC), 배측의 전측 대상회(dorsal anterior cingulate; dACC)를 포함하는 영역(본 논문에서는 'dmPFC/dACC'로 표기), 전측 도(anterior insula), 그리고 외측 안와전두피질(lateral orbitofrontal cortex; IOFC)과 같은 영역에서 높은 활성화가 자주 보고되고 있다(Kringelbach & Rolls, 2004; Mars et al., 2005; O'Doherty, Kringelbach, Rolls, Hornak, & Andrews, 2001; Ullsperger, Harsay, Wessel, & Ridderinkhof, 2010). 특히 dmPFC/dACC이 부정 피드백에 높은 활성화를 보이는 것에 대하여, 이 영역이 오류 정보처리와 관련성이 있을 것이라는 논의가 오랫동안 제기되었다(Bischoff-Grethe, Hazeltine, Bergren, Ivry, & Grafton, 2009; Holroyd & Coles, 2002; Holroyd et al., 2004; Wheeler & Fellows, 2008). 그러나 연구에 따라서는 dmPFC/dACC 영역에서도 정적 피드백에 대해서 높은 반응(Knutson, Westdorp, Kaiser, & Hommer, 2000)이, 또는 부정 피드백 보다 정적 피드백에 더 높은 반응(Jung et al., 2010; Tricomi & Fiez, 2012)이 관찰되기도 한다. 이처럼 동기가/쾌락가가 반대인 두 가지 피드백에 대한 반응을 연구한 인지신경과학적 연구 결과들이 일치하지 않는 이유는 이들 피드백의 동기적, 쾌락적 가치(정적/부정)만으로 설명할

수 없는 피드백의 다른 유형의 정보처리 과정 때문일 것이라는 견해가 제기되고 있다(Alexander & Brown, 2011, 2014; Bromberg-Martin, Matsumoto, & Hikosaka, 2010). 그 하나는 dmPFC/dACC가(피드백이 긍정적인지 부정적인지 상관없이) 학습자의 행동에 따르는 예상되는 결과물과 실제 결과물을 평가하는 과정에 관여할 가능성이 있다(Alexander & Brown, 2011, 2014). 학습을 통하여 예측되는 결과물(예, 강화학습에서 예상되는 피드백)과 실제로 얻어진 결과물이 같을 경우는 dmPFC/dACC의 두뇌 활동이 억제 되는 반면, 예측하였던 결과가 얻어지지 않았을 때 높은 활동이 관찰되기 때문이다. 이런 '반응-결과물 예측 모델(predicted response-outcome model, PRO model)' 가설은 다음에 논의하려는 피드백의 현저성(saliency) 정보처리 개념과도 무관하지 않다.

학습에서 현저성을 어떻게 개념화하는가는 연구자마다 다르지만, 일반적으로 현저성이란 주어진 자극 또는 사건이 얼마나 후속 정보처리를 촉진시킬 수 있도록 주의를 끄는가, 또는 얼마나 각성(arousal)을 유발하는가로 본다(Lang & Davis, 2006; S. C. Lin & Nicolelis, 2008). 연구자에 따라서는 보상과 처벌과 같은 피드백의 양(Kahnt, Park, Haynes, & Tobler, 2014), 피드백이 제시될 확률(Esber & Haselgrove, 2011)로 피드백의 현저성의 변화를 논의하기도 한다. 그러나 더 중요한 개념은 보상(정적 피드백)과 처벌(부정 피드백)이 쾌락가는 반대이지만, 두 피드백(강화인자) 모두 동기적인 측면의 현저성(saliency)이 높은 사건(motivationally salient event)이라는 가정에서 출발한다. 동물 연구에서도 보상이나 처벌과 같은 쾌락 관련

속성과 무관하게, 두 피드백에 모두 흥분하는 도파민 뉴런이 발견되었는데 이러한 뉴런의 특성도 피드백의 현저성 정보처리와 관련이 있을 것이라는 견해를 지지한다(Lammel, Ion, Roper, & Malenka, 2011; Matsumoto & Hikosaka, 2009).

피드백 학습에서 피드백의 현저성 정보처리란, 해당 피드백이 과제에서 중요한 행동 조절에 얼마나 관련성(relevance)을 가지는가와도 상관이 있다고 보기 때문에, 쾌락의 가치(valence)가 어느 방향인가(정적/부적)에 따라 반응하는 것(Haruno & Kawato, 2006; O'Doherty et al., 2004; Seymour et al., 2004; Yacubian et al., 2006)이 아니라, 예측하지 못한 정적 피드백(보상과 상징적 정답 피드백), 또는 예측하지 못한 혐오적 사건(처벌이나 상징적 오류 피드백)과 같은 현저성 예측 오류(salient prediction error) 신호에 반응하는 것으로도 볼 수 있다. 즉, 예측한 결과와 실제 결과의 차이가 현저성 신호로 작용한다고 보는 점에서 위에 논의한 ‘반응-결과 예측 모델’(Alexander & Brown, 2011, 2014)과 무관하지 않다. 이렇게 현저성 정보처리의 개념이나 ‘반응-결과물 예측’가설 등은 피드백 처리를 보상예측 오류신호에 대한 정보처리로 보는 기존의 개념(Baird, 1993; Sutton & Barto, 1998)을 넘어선다는 점에서 공통된다.

이런 현저성 처리 신경망의 주요 핵심 두뇌 구조물로 dmPFC/dACC영역과 전측 도를 들 수 있다(Menon & Uddin, 2010; Metereau & Dreher, 2013). 어떤 행동 결정에서 얻어진 결과물(피드백)에 대한 축적된 경험은 현재의 행동 선택을 유도하도록 미래의 결과물에 대한 예측

을 가능하게 한다. 지금의 결과물이 이런 결정에 얼마나 관련이 있는가를 평가하는 과정이 바로 피드백이 얼마나 현저한가(salient)를 평가하는 과정이라고 볼 수 있는데, dmPFC/dACC에서 그러한 특성과 일치하는 두뇌 활동의 변화가 관찰되기 때문이다(Behrens, Woolrich, Walton, & Rushworth, 2007; Quilodran, Rothe, & Procyk, 2008). 휴식기 자기공명영상(resting fMRI)을 이용한 내재적 신경망(intrinsic network) 연구에 의하면, 이 영역은 배외측 전두엽과 두정 피질을 연결하는 중앙 집행 신경망(central executive network)(Goulden et al., 2014)과 연결되어 있기 때문에, 과제 수행에서 현저성 정보처리에 관여하는 핵심 영역 중의 하나로 간주된다(Seeley et al., 2007). 이렇게 dmPFC/dACC가 행동의 결과물(피드백)과 그 행동의 관련성을 감시하면서 활동의 가치를 평가(action valuation)하는 기제에 관여하는 두뇌 영역이라면, 학습의 진행에 따라 각 피드백의 과제 관련성이 변화함과 동시에 이런 영역에서 피드백 관련 두뇌 반응 변화를 예측할 수 있게 된다.

전측 도는 수행을 감시(monitoring)하고, 오류에 대한 각성에 의해 그 활동이 조절되는 특성을 보여, 오류 지각과 관련된 자율신경 반응의 지각 또는 생성과 관련이 있다고 논의되어 왔다(Ullsperger et al., 2010). 그러나 최근에는 해부학적 연결성과 휴식기 자기공명영상을 이용한 결과들을 근거로 신경망의 특성을 고려하게 되면서, 전측 도가 dmPFC/dACC와 더불어 이런 현저성 탐지 후, 다른 두뇌 영역이 적절한 주의 및 행동 통제를 수행하도록 신호를 보내는 허브(hub) 역할을 할 가능성이 제기

되고 있다. 특히 배외측 전전두 피질(dorsolateral prefrontal cortex; dlPFC)을 포함한 전두엽 및 후두엽과 밀접한 연결을 가지고 있는 전측도가 현저성이 높은 사건에 반응하여 상향적(bottom-up) 정보처리를 시작한 후, 적절한 정보처리(관련 정보처리 결과로 후속 행동을 수정하는 하향적(top-down) 정보처리)를 개시하고 통제할 수 있게 하는 영역으로 보인다. 즉, dmPFC/dACC가 현저성에 대한 탐지로서, 어떻게 행동 조절이 이루어지는가를 설명할 수 있는 정보처리 과정에 관여할 가능성이 있는 반면, 전측 도는 외부/내부 환경속에서 현저성이 높은 사건에 민감하게 반응하는 두뇌 영역으로, 초기의 현저성 신호탐지에 관여한다고 보인다(Menon & Uddin, 2010). 이런 가정에 근거하면 전측 도 또한, 단순한 보상 또는 오류 피드백에 대한 선택적 반응을 보이기보다는 학습의 진행에 따라 현저성이 높은 피드백에 선택적으로 반응할 것으로 예측된다.

본 연구는 인간의 S-R연합 과제에서 활동의 결과물로 주어지는 피드백의 현저성 정보처리에 관여하는 두뇌 영역들을 확인하고자 수행되었다. 이를 위해 조건적 감각-운동 연합 학습(conditional sensori-motor association learning)을 이용하였다. 피드백의 현저성에 영향을 미칠 수 있는 요인으로 동기적으로 상반되는 두개의 피드백의 현저성이 학습의 진행에 따라 변화할 것이라는 예측을 하였다. 이는 정상적인 학습과정에서 학습이 진행됨에 따라 시간적으로 어떤 피드백이 다수 또는 소수로 경험되면서 피드백 맥락이 달라지기 때문이다. 이를 위해 방법론적으로 다음의 두 가지 과제 특성을 고려하였다. 첫째, 본 연구에서는 4개 반응

목록에서 정답 반응을 탐색하는 연합과제를 사용하여 학습의 진행에 따라 주변 피드백 맥락이 현재 피드백의 현저성 정보처리에 영향을 미치는 효과가 증폭될 수 있도록 하였다. 일반적으로는, 특정 자극과 특정 반응 사이의 인위적 연합을 학습해야 하는 인간의 조건적 연합 학습과제에서 선택할 수 있는 반응은 2개가 사용된다. 이럴 경우, 학습 초에 정적 또는 부적 피드백을 경험할 확률이 각각 50% 정도라고 볼 수 있다. 그러나 4개의 가능한 반응 중(4개 반응 option)에 목표 반응 하나를 시행 착오적으로 탐색하여야 과제에서는 75%의 우연 확률로 부적 피드백을 경험할 수밖에 없어 학습 초기의 부적 피드백은 주변 시간적 맥락에서 현저성이 낮은 피드백이 된다. 반면 우연 수준 25%의 비율로 경험될 정적 피드백은 그만큼 저빈도로 경험되는 현저성이 높은 사건이 된다. 이렇게 한 학습 장면에서 동시에 다수의 여러 쌍(예, 본 연구의 경우 24쌍)에 대한 학습이 진행되는 인간 연합 학습의 경우, 피드백의 현저성의 강도는 시간적으로 같은 맥락(주로 몇몇 직전 시행들)에서 경험되는 피드백의 유형이 달라진다(예: 정적 피드백이 소수로 경험되는 학습 초기 vs, 부적 피드백이 소수로 경험되는 학습 후기). 이렇게 다수 반응목록 과제는 시간적 맥락이라는 측면에서 두 피드백 유형의 현저성 차이를 증폭시켜 관찰할 수 있는 기회를 부여하게 될 것이다. 둘째, 피드백의 현저성을 행동 조절의 개념에서 보았을 때 피드백이 높은 과제 관련성의 차이를 크게 할 수 있도록 결정적 수반성(deterministic contingency)을 사용한 연합과제를 사용하였다. 학습 초에 제시되는 부적 피드백

은 특정 S-R이 틀렸다는 것만을 알려주는 신호일 뿐, 요구되는 목표 S-R 연합을 오류 피드백에 근거하여 유추할 수 없어 과제 관련성이 높은 피드백이 아니다. 이에 반해 정적 피드백(본 연구의 경우, 보상)은 결정적 수반성으로 제시되어, 목표 S-R연합이 무엇인가를 알게 해 준다. 이는 달리 말하면, 한 번 정적 피드백과 함께 경험한 S-R연합에 근거하여 후속 시행에서 반응할 경우 100%의 확률로 정적 피드백을 획득하게 될 것을 예측할 수 있게 해준다. 즉 과제 관련성이 매우 높은 피드백이 된다. 일반적으로 대부분의 기능영상 연구들(Poldrack et al., 2001; Poldrack, Prabhakaran, Seger, & Gabrieli, 1999)이 보상 예측성을 연구하기에 좋고, 인간의 절차기억을 연구하기 유리하도록 확률적 수반성(probabilistic contingency)을 이용한 학습 패러다임을 사용하여 피드백을 제시하는 것과 다른 학습 과제이다. 이런 결정적 수반성에 의한 피드백 과제는 오히려 전통적인 인간 학습 패러다임에 더 가깝다는 장점이 있다. 자극-결과물의 수반성이 결정적 수반성에 근거한 피드백 정보처리와 확률적 수반성에 근거한 피드백의 정보처리가 다를 가능성은 이미 관련 두뇌 영역이 반응이 다를 것을 밝힌 이전 연구에서 이미 보고되고 있기에 (Seger & Cincotta, 2005), 본 연구는 결정적 수반성 패러다임 하에서 피드백의 현저성 정보처리를 연구하고자 하였다. 이런 결정적 수반성에 근거한 피드백 제시가 이루어질 경우 이 연합규칙을 활용하여 예측되는 정적 피드백을 획득하는 전략만 유지하면 된다. 학습 후기 시점에서는 대부분의 연합 쌍들에 대한 학습이 이미 이루어져 있으며, 이때의 정적 피드

백은 예측한 그대로 주어져 현저성이 낮은 피드백이 된다. 반면 아직도 답을 모르는 연합 쌍이 소수로 존재하는 학습 후기에 빈번하지 않게 제시되는 부적 피드백은 이전 시행의 오류경험으로 부적절한 반응이 제거되고 있을 가능성이 있어, 이후 시행에서 필요한 행동 조절/변화를 반응 선택이 가능해지기 때문에 적극적으로 정보처리를 처리할 필요가 있는 피드백으로 될 수밖에 없다.

본 연구는 이런 조건적 감각-운동 연합과제 중에 획득한 fMRI(functional MRI) 두뇌 영상 분석을 통하여 피드백의 쾌락가에 근거한 반응을 보이는 신경망과 현저성 변화와 관련된 두뇌 반응을 보이는 신경망, 이 두 가지 신경망을 구별하고자 피드백 제시 시점과 관련된 두뇌 활성화를 분석하였다. 피드백의 동기가 또는 쾌락가를 처리하는 신경망은 학습 내내 일관되게 부적 피드백에 비하여 정적 피드백, 즉 보상에 대하여 상대적으로 높은 활성화를 보일 것이라고 예측하였다. 반면, 현저성의 정보처리에 관여하는 두뇌 영역은 피드백 유형과 학습의 진행에 모두 영향을 받아 이원 변량분석(repeated measure ANOVA: 피드백 유형, Run 두 요인)을 사용하였을 때, 피드백 유형(정적 피드백, 부적 피드백: 2수준)과 학습의 진행요인(Run 요인: 4수준)에 상호작용을 보일 것이라고 가정하였다. 특히 학습 초에는 정적 피드백에 높은 활성화를 보이다가 학습 후기로 가면서 감소하는 반면, 동시에 학습 초에는 부적 피드백에 반응을 보이지 않다가 학습 후기로 가면서 높은 반응을 보이는 양상을 보이는 두뇌 영역이 현저성 정보처리에 관여하는 두뇌의 특성으로 가정하고, ROI(관심영역;

Region of Interest) 분석을 통하여 현저성의 가정과 일치하는 반응 양상(학습 전기 = Run1: 정적 피드백 > 부적 피드백, 학습 후기 = Run4: 부적 피드백 > 정적 피드백)의 상호작용을 보이는가를 확인하였다. 마지막으로 본 연구에서는 부적 피드백으로 금전적 손실의 크기를 달리한 처벌(약처벌 = -100원, 강처벌 = -500원)과 상징적 오류 피드백(무처벌 = 0원 손실)을 모두 오류 반응에 대한 결과물로 제시하여, 부적 피드백의 외적 현저성(external saliency)에 따라 두뇌 반응이나 학습률에 차이가 나타나는가를 보았다. 그러나 본 보고에서 사용한 통계적 유의성 준거에서는 부적 피드백의 처벌 강도에 따른 차이가 관찰되지 않아 세 종류의 부적 피드백을 하나로 통합하여 분석/보고하였음을 밝힌다.

방 법

참가자 강원대학교에 재학 중인 29명(여자 16명, 남자 13명, 평균연령 22.10±1.99세)이 캠퍼스 커뮤니티를 통한 fMRI 연구 모집에 자발적으로 참가하였으며, 이 참가자들로부터 fMRI 자료가 획득되었다. 모든 참가자들은 한국어를 모국어로 사용하고, 정상시력을 가지며, 정신과나 신경과의 병력이 없는 오른손잡이였다. 본 연구는 강원대학교 생명의학연구윤리심의위원회(2012-11-006-004)의 승인을 받아 진행되었으며, 참가자들은 실험 전 참가동의서에 서명하였고, 실험이 종료된 후 소정의 참가비와 각 참가자마다 과제 수행 중 획득한 보너스 금액이 추가로 지급되었다. 참가자들은 기능자기공명영상 실험 최소 일주일 전에 연구실

에 방문하여 동의서를 작성하고, 다양한 성격 관련 설문지를 통한 성격 평가를 받았고, 자극-반응 연습을 통해서 버튼 누르기 반응과 피드백 자극에 대해서 익숙해지도록 하였다. 성격관련 설문지 조사와 관련된 연구 결과는 본 연구에는 포함시키지 않았으며, 그 결과 분석은 별도의 연구로 보고될 것이다.

실험 재료 및 장치 자기공명영상 촬영 동안 피드백 학습과제에서 사용되는 자극이 제시되었으며 행동자료가 수집되었다(E-prime, version 2.0, Psychology Software Tools, Inc., Pittsburgh, PA). 학습 자극으로 영어 알파벳이 사용되었으며, 이때 맞았다거나 틀렸다는 상식적인 의미가 될 수 있는 O와 X가 제외된 나머지 24개의 글자(검정 바탕에 하얀색 글씨)가 MRI 스캐너와 연동된 장치(형식: SVGA, 800x600 pixels, 재생률(refresh rate): 85Hz, FOV: 30°horizontal, 23°vertical, 화면 비율(aspect ratio): 4:3, 색상: 16,700,000 색상)를 통해서 시각적으로 제시되었다. 버튼반응장치는 양 손의 검지와 중지에 하나씩 누를 수 있도록 하여 모든 참가자에게 왼손과 오른손이 각각 2개씩, 모두 4개의 반응키에 동일하게 놓일 수 있도록 하였다. 선택한 반응이 해당 자극에 인위적으로 짝지어진 목표반응인지에 따라, 정답피드백으로 금전적인 보상(+200원)이, 오답피드백으로 금액을 달리한 금전적인 처벌(-100원, -500원) 또는 상징적 오답 피드백(-0원)이 제시되었다(Figure 1A). 정답 피드백이나 오답 피드백 모두 방향을 달리한 원뿔 도형으로 표시(정답: 상향 원뿔, 오답: 하향 원뿔)되었으며, 해당 원뿔 위에 금액이나 오류표시(X)가 겹쳐

서 제시되어, 원뿔의 모양으로 정답/오답 피드백 여부를 알 수 있을 뿐 아니라 함께 제시된 숫자나 상징으로 금전적 획득/상실 여부를 알 수 있게 하였다. 정답에는 모두 금전적 보상(+200원)이 주어지지만, 오답에는 세 가지 종류의 다른 부정 피드백이 제시되었다. 24개의 알파벳 시각 자극은 세 가지 강도의 오답피드백(상징적 오답표시, -100원의 손실, -500원의 손실)에 무선적으로 배치되었으며, 참가자마다 역균형화되어 할당되었다. 행동 분석 결과(정답률, 반응시간)와 두뇌 활성화 분석에서 세 종류의 오답 피드백에 따른 유의미한 차이가 발견되지 않았기 때문에 본 논문에 제시하는 결과 분석에서는 이를 구분하지 않고 통합하여 분석하였다.

실험 절차 피드백 학습회기는 기능자기공명 영상 촬영이 진행되는 동안 실시한 4개의 run에서 제시되었다. 한 run내에 24개의 알파벳이 두 번씩 반복되어 제시되었다. 즉 학습해야

할 자극-반응 쌍은 24개로, 모든 자극에 대해서 4개의 run으로 이루어진 전체 회기 동안 8회의 반복을 거치면서 학습할 기회가 주어졌다. 각 알파벳 자극은 0.5초의 짧은 빨간색의 고정점(fixation)이 사라진 직후 2초 동안 제시되었고, 그 2초 동안 4개 중 하나의 반응키에 반응하도록 요구되었다. 알파벳 자극 제시가 종료된 0.5초 후(inter stimulus interval)에 보상/부정피드백이 1.5초 동안 시각적으로 제시되었다(Figure 1A). 피드백은 학습 과제 수행에 따라서 모든 정답반응에 +200원이 보상으로 주어진 반면, 오답반응에 대해서는 상징적인 오답표시(X), 혹은 -100원(약 처벌)이나 -500원(강 처벌)의 금전적 손실이 주어졌다 (Figure 1B). 이로 인하여 학습 과제 중 발생한 금전적인 획득과 손실의 총 합산금액이 참가비 이외의 보너스로 제공될 것임을 참가자들에게 사전에 알려주었다. 피드백 제시 후 효율적인 혈역학적 반응의 추정을 위해서 평균 6초(4~16초)의 시행 간 간격(inter trial interval)이

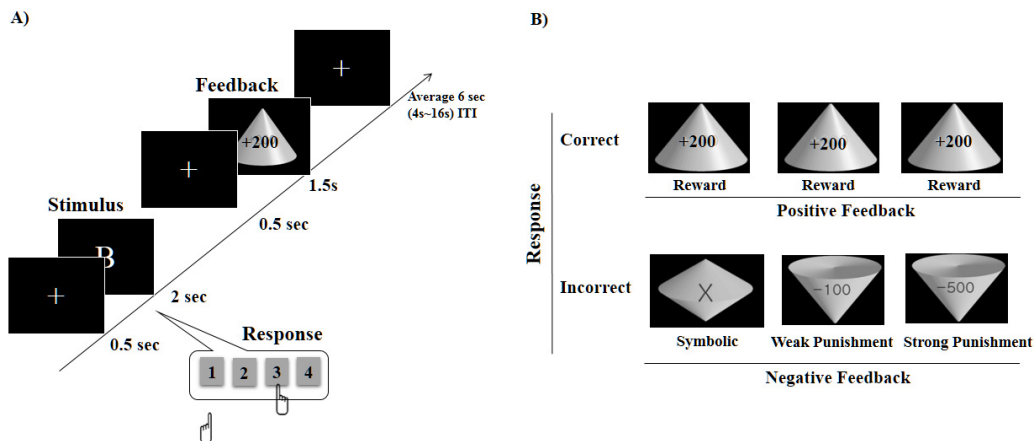


Figure 1. A) Conditional sensory-motor association learning task.
B) Types of feedbacks for correct and incorrect responses.

제시되어(Optseq2: Dale, 1999), 하나의 시행이 평균 약 10.5초마다 제시되었고 각 run에는 총 9분이 소요되었다.

행동 분석 정확 반응률(correct response rate)은 전체 시행에서 정확한 반응을 보인 시행의 비율로, 과제 중 Run반복에 따른 평균 정확 반응률의 변화는 Run요인의 일원변량분석(one-way ANOVA)으로 확인하였으며, 각 연속적인 Run간의 차이는 t 검증을 이용하였다. 반응시간은 정확 반응 시행(정적 피드백 시행)과 부정확 반응 시행(부적 피드백 시행)을 각 Run마다 구분하여 시행 유형(정답 시행 vs. 오답 시행)과 Run (Run: 1st vs. 2nd vs. 3rd vs. 4th) 요인의 2x4 이원변량분석(two-way ANOVA)을 실시하였다.

영상 획득 자기공명영상 획득은 3-T Siemens Trio(Siemens AG, Erlangen, Germany) 자기공명 영상 스캐너를 통해 이루어졌다. 모든 참가자에게서 고해상도의 해부학 영상(T1-weighted: TR=1900ms, TE=2.52ms, voxel size= 1.0 x 1.0 x 1.0 mm, flip angle=9°) 촬영 후, 기능영상(T2-weighted single-shot gradient echoplanarimaging (EPI): TR=2s, TE=30ms, flip angle=90°, voxel size=3.0 x 3.0 x 3.0mm, 1mm gap, FOV=240mm, 36 slices, descending sequential, 254 volumes)이 획득되었다.

모든 영상 분석에 SPM8(Statistical Parametric Mapping; Wellcome Department of Cognitive Neurology, London, UK)이 사용되었으며, 머리 움직임 보정(realignment), 부피 영상의 시간 보정(slice timing), 표준 공간(Montreal Neurological

Institute(MNI) template)으로의 정규화(normalization, resampling voxel size=3mm), 평편화(smoothing, FWHM=6mm) 순서로 사전처리(preprocessing)를 실시하였다. 사전처리를 마친 영상은 일반 선형 모델(general linear model)을 이용하여, 두 가지 시행유형(정답/오답)을 각 Run 마다(Run1 ~ Run4) 구분하여 8개(2 시행 유형 x 4 Run)의 사건을 각각 regressor로 피드백 제시 시점을 기준으로 분석이 이루어졌다. 각 사건마다 혈액 역학 반응의 진폭 대비영상(contrast image)이 산출되었으며, 이렇게 1차 개인분석 결과로 얻은 대비 영상을 근거로 피드백 유형(정적 피드백 vs. 부적 피드백)과 Run (4 수준의 Run 요인)의 2x4 이원변량분석(two-way ANOVA)이 2차 분석인 그룹 분석으로 수행되었다. 이때 일반화를 위하여 참가자를 무선 변인으로 간주하는 무선 변인 모델을 사용하였다. 이를 통해서 다음과 같은 두뇌 영역을 확인하였다. 첫 번째로, 학습 진행과 상관없이 정적 피드백 시행(정답 시행)과 부적 피드백 시행(오답 시행)에 대해 활성화 차이를 보이는 영역, 즉 피드백 유형 주효과를 보이는 영역(Table 1)을 확인하였다. 두 번째로는 피드백 유형과 Run에 따라서 상호작용을 보이는 영역으로 구분하여(Table 2) 보고하였다. 집단 분석 결과는 두뇌 전체(whole brain-wise)의 부피소들에 대한 다중비교 통계 처리에 대한 오류를 보정하기 위해서 추천되는 family-wise error(FWE) $p < .05$ 보다 훨씬 엄격한 FWE $p < .00001$ 를 높이 준거(height threshold)로, 연속 부피소(voxels) 개수 30($k = 30$)개를 범위 준거(extent threshold)로 하여, 이 두 가지 통계적 준거를 넘어서는 덩이소(cluster)를 보인 두뇌 영역만을

결과 보고에 포함시켰다. 각 유의미한 덩이소의 최대 활성화 부피소의 MNI 좌표를 보고하였다. 또 다른 주효과인 Run에 따른 주효과는 본 연구의 조사 범위에 포함되지 않을 뿐 아니라, 위의 통계 준거를 넘은 덩이소가 발견되지 않아 본 보고에서는 제외되었다.

ANOVA 분석에서 유의미한 활성화가 관찰된 덩이소에 대해서 관심영역(Region of Interest, ROI) 분석이 수행되었다. ROI는 각 덩이소의 최고점(peak)을 기준으로 피질구조에 대해서는 10mm, 피질하 구조에 대해서는 5mm의 구(sphere)로 정의하고, 피드백 제시 시점과 관련된 BOLD신호 증가 비율(percent signal change)을, 매 Run마다 각각의 피드백 유형에 대하여 추출하였다(MarsBaR software, <http://marsbar.sourceforge.net>). 첫 번째, 피드백 유형 주효과로 발견된 ROI영역들에 대해서는 다음과 같은 사전비교가 수행되었다. 1) Run1과 Run4 간에 피드백 반응크기의 변화가 있었는지 각 피드백 유형별로 비교하였다(대응표본 t-검증, $p < .05$). 이런 비교를 통하여, 피드백 반응의 Run 요인 주효과가 통계적으로 유의미하지 않아도 대략적인 감소/증가 추세를 조사할 수 있게 하였다. 2) 각 피드백 유형에 대하여 매 Run마다 활성화 반응과 비활성화 반응의 크기가 유의미 한지를 확인하였다(단일 표본 t-검증, $p < .03$). 이는 두 피드백 간의 차이를 보이는 두뇌 영역에서 피드백의 반응이 유의미한 수준인지, 그리고 유의미한 반응이 있었다면 이 피드백 관련 반응이 활성화인지 비활성화인지를 확인하기 위해서 이루어졌다. 3) 두 피드백 유형 간 활성화의 차이가 유의미한지 매 Run마다 확인하였다. 두 번

째 ROI 분석은 피드백 유형과 Run의 상호작용 효과를 보인 ROI에 대해서 이루어졌다. 이 ROI에는 다음과 같은 사전 비교가 이루어졌다. 1) 매 Run마다 두 피드백 유형의 차이가 유의미한지 비교하였다. 그리하여 두 피드백 간에 반응 크기의 차이가 있는 Run과 차이가 없는 Run을 구별하였다(대응표본 t-검증, $p < .05$). 2) 각 피드백 유형마다 Run1과 Run4의 크기에 유의미한 변화가 있었는지 비교하였다(대응표본 t-검증, $p < .05$). 이는 역시 정적 피드백이나 부적 피드백 중 학습의 진행에 따라 반응의 크기가 변화하는 피드백과 변화하지 않는 피드백 유형을 구별하기 위해서였다. 마지막으로, 모든 참여자의 fMRI영상에 대하여 자극 제시 시점을 중심으로 1차 분석을 수행한 후, 그 개인 분석 결과에서 본 연구의 중요한 연구 영역인 dmPFC/dACC영역, 전측도, 그리고 미상핵의 ROI들(양 반구 중, 더 높은 통계값을 보인 ROI로 선택)로부터 자극 제시 시점을 중심으로 매 TR 마다의 BOLD신호값을 얻는 시간-경과 분석(time-series analysis)을 수행하였다. 이로 인해 BOLD신호의 시간적 변화를 Run1과 Run4에서 각 피드백에 대한 반응 변화 그래프로 제시할 수 있게 하였다. 또한, 그 결과의 4th SOA(4th stimulus-onset asynchrony: 시각 자극 제시로부터 8초 후, 피드백 제시로부터 5.5초 후에 해당하는 시점)에서 피드백 관련한 BOLD 신호값의 크기에 대하여 위와 동일한 사전 비교, 즉 1) 두 피드백 반응에 유의미한 차이가 Run1(정적 피드백 > 부적 피드백)과 Run4(부적 피드백 관련 BOLD 신호 > 정적 피드백 관련 BOLD신호)에서 발견되었는지, 2) 각각의 피드백 유형 관련 BOLD

신호의 크기는 Run1과 Run4사이에 유의미한 감소(정적 피드백의 경우)나 증가(부적 피드백의 경우)를 보였는지를 통계적으로 비교하였다.

결 과

행동결과 4개의 Run에 걸쳐 학습이 진행되는 동안 평균 정확 반응률이 점차 증가하여 Run 요인에 따른 정확 반응률의 차이가 유의미하였다, $F(3,84) = 14.17$, $p < .0001$; Run1 = $.33 \pm .01$; Run2 = $.46 \pm .01$; Run3 = $.57 \pm .02$; Run4 = $.69 \pm .02$, (Figure 2A). 연속되는 Run에서 각 Run과 직후 Run의 평균 정확 반응률의 증가가 모두 유의미하였다, 대응 표본 t 검증; $p < .0001$. 학습이 진행되는 동안 정확 반응 시행의 RT는 첫 Run에 비해 후속 시행으로 갈수록 감소하는 반면 부정확 시행의 RT는 증가하여, 시행 유형(정답 vs. 오답)과 Run(1st~4th) 요인의 상호작용 효과가 유의미하였다, $F(3,84) = 67.42$, $p < .0001$, (Figure 2B). 대응 표본 t

검증으로 RT를 비교해 보면 시행착오적으로 자극과 반응의 관계를 탐색하는 Run1에서는 정확 반응시행과 부정확 반응 시행의 RT에 차이가 없었으나, $t(28) = 1.00$, $p = .33$, 이후 Run들(Run2~, Run4)에서는 정반응 시행과 부정확 반응 시행간의 RT차이가 모두 유의미하였다, $p < .0001$. 정확 반응 시행의 평균 RT가 Run1에 비해 Run4에서 유의하게 감소하였으며, $t(28) = 3.41$, $p < .005$, 부정확 반응 시행의 RT 경우는 유의미하게 증가하였다, $t(28) = -6.571$, $p < .0001$. 즉 학습이 진행될수록 답을 모르는 시행에서는 4개의 반응 중 하나를 결정할 때에 더 많은 시간이 소요됨을 시사한다.

기능영상결과 각 피드백마다 부적 피드백의 강도 수준을 일원변량분석(3수준)으로 분석을 시도 하였으나, 분석 결과 부적 피드백의 강도에 따른 행동이나 두뇌 활성화의 차이가 발견되지 않아 부적 피드백의 외적 동기강도가 부적 피드백의 현저성에 미칠 가능성은 지지

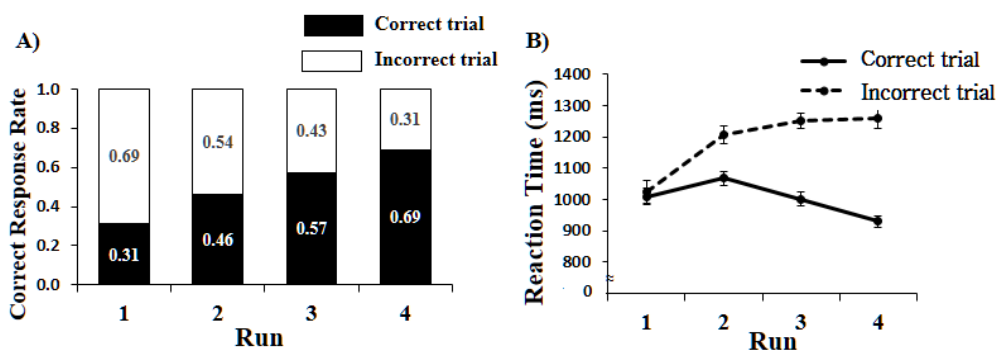


Figure 2. Behavioral results. A) Accuracy rates increased across the four consecutive runs. B) The average RT for correct trials got shorter across the runs, while the RT for incorrect trials did not.

되지 않았다. 따라서 본 연구에서는 최종적으로 부정 피드백의 강도 차이를 구별하지 않고 통합한 분석결과를 보고하였다.

피드백 유형에 따른 활성화의 차이를 보이는 두뇌 영역. 피드백 유형에 따른 주효과를 보이는 것으로 확인된 모든 두뇌 영역들은

Table 1에 제시되었다. 내측의 중양선 구조물인 복측 선조체(Figure 3A), vmPFC(Figure 3B)와 상후두 피질의 시각영역이 양반구에서 유의미한 덩이소가 관찰되는 것을 제외하고는, 피드백 유형 효과를 보이는 두뇌 영역들은 모두 좌반구에서 발견되었다. ROI분석이 피드백 유형 주효과를 보인 모든 영역에 적용되었는데,

Table 1. Brain regions showing differences in activation between two Feedback-types.

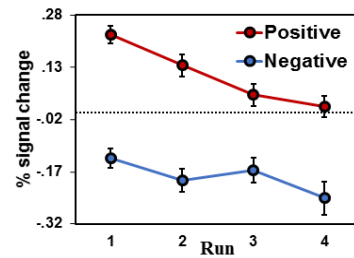
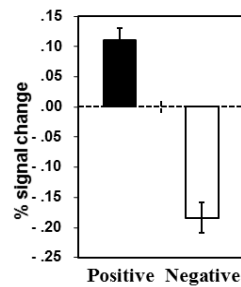
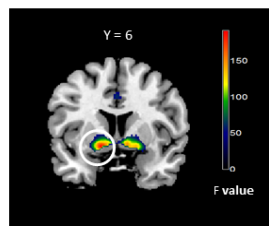
Regions Positive > Negative	L/R	BA	Cluster Size	F value	MNI coordinates (mm)			ROI analysis*	
					x	y	z	Positive R1 > R4	Negative R1 > R4
Ventral striatum (복측 선조체)	L		1308	204.44	-14	6	-10	***	*
	R			175.36	10	8	-6	***	†
Ventromedial PFC (vmPFC: 복내측전전두피질)	L	10,11	1465	169.55	-6	54	2	-	***
Superior occipital cortex (상후두피질)	L	17,18	731	151.25	-10	-96	10	***	-
	R	17,18	702	91.78	12	-94	6	***	-
Angular gyrus (각회)	L	39	532	91.23	-44	-72	26	*	**
Posterior cingulate cortex (후측대상피질)	L	31	191	76.89	-2	-34	50	*	-
Midcingulate cortex (중양대상피질)		23,24	151	73.42	0	10	36	***	-
Inferior parietal cortex (하두정피질)	L	40	47	71.94	-56	-44	44	***	-
Lateral orbitofrontal cortex (LOFC: 외측 안와전두피질)	L	47	54	61.94	-34	42	-14	***	**
Middle temporal gyrus (중측두회)	L	21	46	54.15	-62	-48	0	***	***
Regions Negative > Positive									
N/A									

FWE $P < .00001$, $F = 46.68$, $k = 30$; *Results of ROI Analyses: a priori comparison between R1(run1) and R4(run4): (not significant), †($P < .10$), *($P < .05$), **($P < .01$), ***($P < .001$)

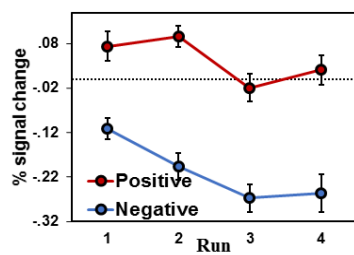
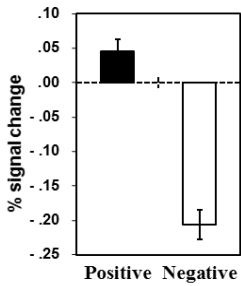
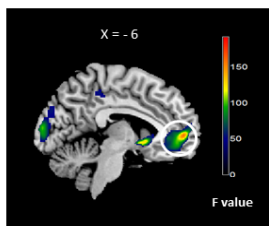
피드백 유형간의 활성화 차이는 주로 정적 피드백에 대해서 높은 활성화(정적 피드백 활성화)를 부정 피드백에 대해서는 높은 비활성화(부정 피드백 비활성화)를 보였기 때문임이 확인되었다. 예외는 상후두 영역의 시각 피질 (Figure 3C)로서 두 피드백에 대하여 모두 활성

화를 보이는 가운데 정적 피드백에 대한 반응이 더 컸다. 사전 비교에 의하면 다음과 같다. 1) 피드백 유형에 따른 주효과를 보인 모든 두뇌 영역들은 vmPFC를 제외하고는 정적 피드백과 관련하여 활성화 감소(Run1 > Run4)가 모두 유의미 하였다. 부정 피드백에 대한 반

A) Ventral Striatum



B) vmPFC



C) Superior Occipital Cortex

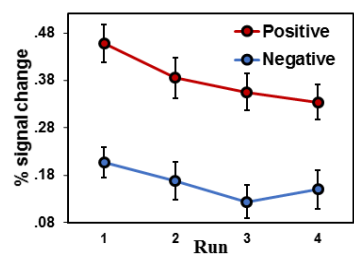
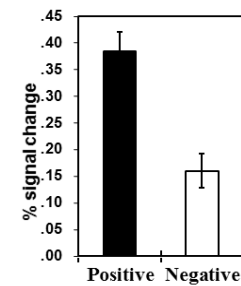
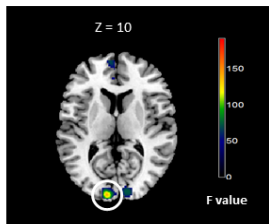


Figure 3. Brain regions showing significant difference in activation between positive and negative feedback types. A) Bilateral ventral striatum. B) vmPFC. C) Superior Occipital Cortex. The size of BOLD signals (% signal change) for each feedback type is shown in the middle column. The changes of BOLD signal across runs are shown in the right column.

응도 학습의 진행에 따라 감소하는 경향이 있었으나, 일부 영역들에서는 이런 감소는 유의미하지 않았다. 예를 들어 상후두 피질, 후측 대상피질, 중앙 대상피질에서 부정 피드백의 반응 크기는 Run1과 Run4사이에서 큰 차이가 없었다(Table 1의 우측 열 참조). 물론 Run1과 Run4의 비교는 ROI 사후 분석에서 차이가 발견된 것일 뿐, 뇌 전체의 다중비교 보정을 통한 통계적 준거(FWE $p < .00001$, $k = 30$)에서는 Run의 주효과로 발견되지 않은 정도의 적은 변화일 뿐이다. 2) 두 가지 피드백 유형에 모두 활성화를 보인 좌우 반구 상후두 피질의 시각 영역을 제외하고는, 대부분 정적 피드백에는 활성화가 계속 감소하여 후기 Run으로 갈수록 정적 피드백 활성화가 유의미하지 않았다. 후두 피질의 시각 영역을 제외하고, Run4까지 정적 피드백 활성화가 유의미한 두뇌 영역은 좌측의 IOFC뿐이었다. 그 밖에도 후측 하두정피질은 대부분의 Run(Run1~3)에서 정적 피드백 활성화만 보일 뿐, 부정 피드백 비활성화를 전혀 보이지 않았다. 반면 후 대상피질은 모든 Run에서 부정 피드백 비활성화만 보일 뿐 유의미한 정적 피드백 활성화를 보이지 않았다. 3) 조사된 ROI들은 모두 4개의 Run에서 두 피드백 간의 활성화에 차이가 유의미하였으나, 후 대상피질에서만 Run4에서 정적 피드백 활성화가 감소하고, 부정 피드백 비활성화도 감소하여 결국 두 피드백에 대한 활성화의 크기 사이에 아무런 차이가 없게 되었다.

Run에 반응하는 두뇌 영역들. 현재의 통계적 준거에서는 어느 두뇌영역도 Run의 주효

과가 유의미하지 않았다.

피드백과 Run에 모두 반응하는 두뇌 영역들. 예측한 상호작용 양상, 즉 피드백 유형과 Run에 따른 변화가 여러 두뇌 영역에서 발견되었다(Table 2). dmPFC/dACC(Figure 4A)에서 유의미한 상호작용이 발견되었으며, 특히 양 반구의 전측 도(Figure 4B)에서 가장 큰 상호작용 효과가 관찰되었다. 이 외에도 미상핵(Figure 4C)과 하전두 피질 및 하두정 피질, 그리고 소뇌와 배내측 시상(mediodorsal thalamic nucleus, MDN) 등의 다양한 영역에서 유의미한 피드백 유형 x Run 상호작용이 발견되었다.

Table 2에 제시한 모든 두뇌 영역에서 ROI 분석을 수행한 결과는 다음과 같았다. 첫째, 매 Run에서 두 피드백 간의 비교 결과, 학습 초에는 정적 피드백에 높은 반응을 보였으나, 학습이 진행됨에 따라 부정 피드백에 더 큰 반응을 보이기 시작하였음이 확인되었다. 단, 어느 학습 단계부터 한 피드백에 더 선택적인 반응을 보이는 가는 두뇌 영역마다 다소 달랐다. 예를 들어 Run1에서는 모든 ROI영역들이 정적 피드백에 부정 피드백보다 높은 반응($p < .0001$)을 보인 반면, Run2에서는 일부 영역(예, MDN, 미상핵, 우측 소뇌 crus2, 소뇌 6, 소뇌 7b, 8 영역)만이 PSC(percent signal changes) 차이가 유의미하였다. Run3에서는 미상핵을 제외한 모든 영역에서 반전(부정 피드백 > 정적 피드백)이 관찰되었다. 특히, 일부 영역(예, 양반구의 전측 도, dmPFC/dACC, 좌측 소뇌 crus2, 설소엽, 소뇌 7b, 8 영역)에서 그 차이(부정 피드백 > 정적 피드백의 활성화)가 유의미하였으며, 특히 우측 전측 도에서는 그

Table 2. Brain regions showing a significant interaction of Feedback-type by Run.

Regions	L/R	BA	Cluster Size	F value	MNI coordinates (mm)		
					x	y	z
Anterior insula (전측 도)	L	47	299	36.68	-30	22	-4
	R	47	155	36.34	30	24	-2
Posterior inferior prefrontal/ Precentral cortex (후측 하전전두/중심전회)	L	44/6	712	32.22	-40	14	28
Inferior/Superior parietal cortex (하/상 두정피질)	L	7/40	320	30.84	-30	-58	42
dmPFC/Anterior cingulate (배내측 전두영역/전대상회)	L	32/24	529	30.06	-2	14	54
Cerebellum crus2 (소뇌)	L		87	29.99	-10	-78	-28
	R		96	28.10	10	-76	-24
Mediodorsal thalamic nucleus (배내측 시상핵)	L		61	27.29	-10	-16	12
Precuneus (설소엽)	L	7	80	25.89	-6	-66	46
Caudate (미상핵)	R		35	24.61	12	4	2
Cerebellum 6 (소뇌)	R		65	24.22	30	-62	-28
Cerebellum 7b, 8 (소뇌)	R		58	23.65	32	-68	-50

FWE $P < .00001$, $F=18.78$, $k = 30$

차이가 매우 컸다($t = -4.61$, $p < .001$). 그에 비해, 미상핵에서는 정적 피드백에 대한 PSC 크기가 부정 피드백에 대한 크기보다 높은 경향($p < .10$)이 여전히 관찰되었다. 마지막으로 Run4에서는 거의 모든 ROI영역에서 부정 피

드백 시행의 활성화 크기가 정적 피드백보다 유의미하게 컸지만, 예외적으로 그 차이가 통계적 준거에 도달하지 못한 영역은 역시 미상핵과 소뇌6 영역뿐이었다($p < .10$). 둘째, 조사한 모든 영역의 정적 피드백에 대한 PSC는

Run1 > Run4의 방향으로, 부적 피드백의 변화는 Run1 < Run4의 방향으로 변화양상을 보였으며, 그 변화 차이가 모두 유의미하였다. 마지막으로 모든 ROI에 대해 수행된 시간-경과 분석 결과도 피드백 관련 반응(4th SOA의 BOLD 신호 값)의 크기에 대해서 역시 위와 동일한 결과를 재확인하였다. 미상핵과 우측 소뇌6 ROI에서는 Run4에서 두 피드백 유형에 대한 피드백-관련 BOLD신호의 크기 차이가 유의미하지 않았으며, 미상핵 ROI에서는 오답

시행의 부적 피드백 관련-BOLD신호의 크기에 Run1과 Run4 사이의 차이가 없었다.

시간-경과 분석의 결과는 Figure 4에 소개한 3개 ROI에 그래프로 제시하였다. 예를 들어 이 세 영역 모두에서 Run 1에서는 정적 피드백에 대한 반응과 달리 부적 피드백에 대한 반응이 존재하지 않음을 볼 수 있었다. 부적 피드백이 제시되었던 시행(Negative)에서는 시각 자극에 대한 BOLD 반응으로 2nd SOA에서 최고점이 관찰된 이후 부적 피드백이 제시에

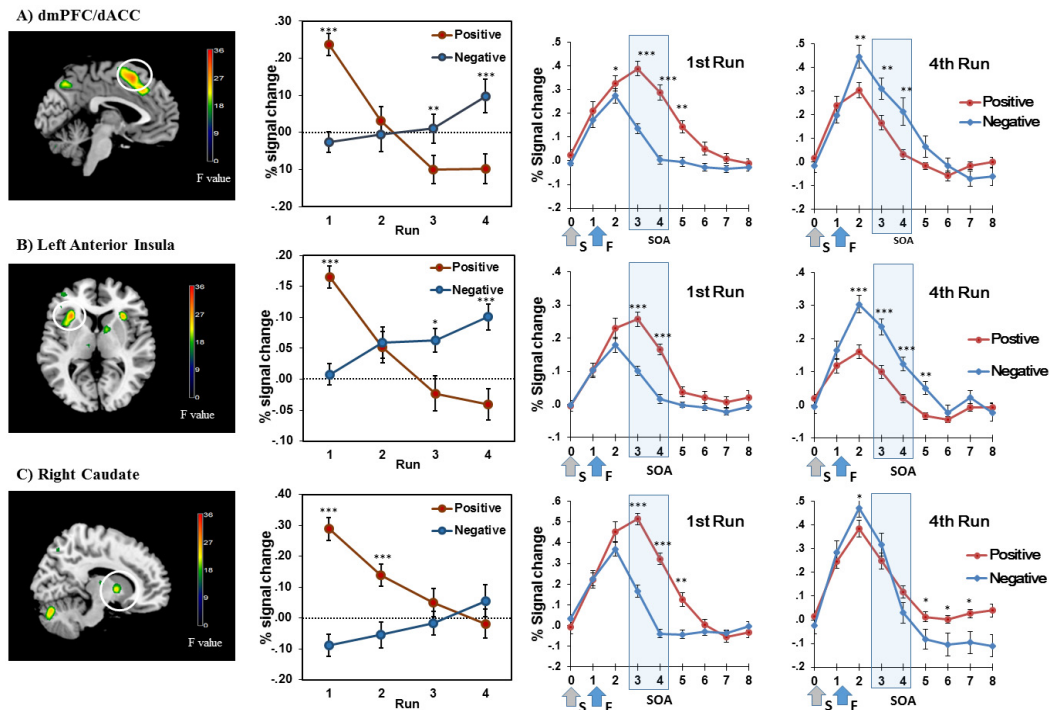


Figure 4. Brain regions showing interactions between feedback type (positive or negative) and run (1~4): A) dorsomedial frontal and anterior cingulate region (dmPFC/dACC). B) Left Anterior Insula. C) Right Caudate. Changes in average BOLD signal across runs are displayed in the second column. The third and fourth columns show time-series data from stimulus-onset for Run1 and Run4, respectively. The blue box brackets the feedback-related response. SOA = TR 2 sec. Stimulus-onset (S) is marked with gray arrows, and Feedback-onset (F) with blue arrows; * ($p < .05$); ** ($p < .01$); *** ($p < .001$).

도 불구하고, 더 이상의 BOLD신호의 증가가 없이 감소 양상을 보인다. 반면 정적 피드백이 제시되었던 시행(Positive)은 3rd, 4th SOA까지 BOLD신호가 계속 증가되었다가 감소하는 양상을 보여, 시각 자극에 이어 피드백에 대한 반응이 3rd, 4th SOA에서 관찰될 수 있음을 확인할 수 있었다. 그러나 Run 4에서는 답을 모르는 시행(부적 피드백 시행, Negative)의 자극 제시/반응 선택 시점부터(2nd SOA: 자극 제시부터 6초) 활성화 증가가 나타나며, 답을 아는 시행(Positive)보다 BOLD신호의 크기가 더 크다. 즉 피드백 제시 시점(Figure 4의 우측 panel의 그래프의 청색 box 시점) 이전부터, 두 피드백 유형의 시행 간 차이가 있음을 보여준다.

논 의

본 연구는 자극-반응-결과 사이에 결정적 수반성이 유지되면서 주어진 자극에 다수의 반응 중에 하나의 목표 반응을 시행착오적으로 탐색하도록 구성된 조건적 연합 학습 장면을 사용하였다. 이 때, 부적 피드백의 현저성이 학습 초기보다 후기에 높을 것이라는 가정으로, 전측 도나 dmPFC/dACC 영역이 피드백의 현저성 정보처리에 관여하는가, 아니면 오류 처리 자체에 관여하는가를 조사하였다. 그 결과 양 반구의 전측 도와 dmPFC/dACC영역에서 현저성이 높은 피드백의 정보처리에 관여하는 것으로 추정할 수 있는 두뇌 활성화 양상이 관찰되었다. 이런 영역에서 학습 초기에는 전적으로 정적 피드백에만 반응하고, 이런 정적 피드백에 대한 반응이 학습 후기로 가면서 감소하는 반면, 부적 피드백에 대한 반응

이 학습의 진행에 따라 후기로 갈수록 증가하는 현저성 정보 처리 관련 변화 양상을 보였다. 그리고 이런 특성을 보이는 두뇌 영역으로 전측 도와 dmPFC/dACC이외에도 하 전두영역, 하 두정영역, 소뇌를 포함한 광범위한 두뇌 영역들이 포함됨이 발견되었다.

학습의 진행과 피드백의 현저성 본 연구에서 얻어진 결과를 이해하기에 앞서, 본 연구의 학습 피드백이 기존 대부분의 피드백 연구에서 사용된 피드백과 어떻게 다른지를 이해하는 것이 중요하다. 첫째, 우연히 획득되거나 또는 특정 시행의 수행(performance)이 준거를 넘는가의 여부에 따라 피드백이 주어지는 도박과제나 추측과제, 속도과제의 피드백과 달리 본 연구에서는 학습 피드백이 연구되었다는 점이다. 학습 피드백은 매 피드백의 경험을 근거로 후속 행동 규칙을 유지 혹은 변화시킬 수 있도록 피드백의 역사를 최신화(update)하는 정보처리가 필수적이다. 둘째, 피드백이 결정적 수반성에 근거하여 제시될 때 연합 규칙을 학습한 이후의 모든 정적 피드백은 예측 가능한 피드백이며, 부적 피드백을 후속 시행에서 회피하기 위해서는 행동 변화가 반드시 필요하다. 이는 학습 내내 동일한 반응에 대해서 어느 정도의 비율로 예측/기대와 다른 피드백이 제시되는 확률적 수반성(probabilistic contingency) 피드백 조건과는 다른 학습장면이다. 인간의 피드백 학습에서 자극-반응 연합 간의 고정된 규칙을 알아가야 하는 조건적 연합 학습과제에서는, 해당 자극에 대해 처음으로 기대하지 않았던 보상, 즉, 정적 피드백이 주어진 경우, 이후에도 보상을

받기 위해 같은 반응을 유지할 수 있도록 해당 자극-반응 간의 연합을 장기기억으로 형성할 것이라는 것을 쉽게 예측할 수 있다. 그렇기 때문에 학습이 진행된다면 이전에 학습한 S-R 연합 규칙을 적용한 반응선택 후, 예측된 결과(정적 피드백)와 실제 결과(정적 피드백)간의 불일치를 경험하는 경우는 절대 없다. 즉, 정적 피드백(보상)의 현저가(현저성 예측오류 신호)는 물론 보상 예측 오류도 학습의 진행에 따라 꾸준히 감소하게 된다. 물론 정적 피드백(보상)이 따랐던 자극-반응의 규칙에 대한 장기기억 처리의 성공여부는 후속 연구로 추적해 볼 가치가 있을 것이다. 본 연구에서처럼 다수의 연합쌍(24개)을 동시에 학습(concurrent learning)해야 할 때 제한된 정신 자원(mental resource)의 배분에 병목 현상이 나타날 가능성이 있기 때문이다. 셋째, 일반적인 조건적 연합 학습에서 주어진 자극에 대해 일반적인 2개의 반응목록(우연 정답 확률 50%)에서 반응을 선택할 경우 부정 피드백을 받을 확률이 50%이며, 그 부정 피드백을 이용하여 정확반응을 유추할 수 있어 본 학습 과제와는 다른 상황이다. 본 연구처럼 4개(우연 정답 확률 25%)의 반응키 중에서 하나의 반응을 시행착오적으로 선택하였을 때, 그 반응에 부정 피드백을 받아 이후 특정 반응을 배제한다고 하여도 이후 시행에서 정적 피드백을 받을 확률은 여전히 $1/(4-1)=0.33$ 의 비율밖에 되지 않는다. 반면 정적 피드백을 받고 그 연합을 기억하여 반복하면, 이후에 다시 정적 피드백을 받을 확률은 1.0이 된다. 주어진 정신적 자원에서 작업 기억을 사용해야 한다면, 학습 초기에는 정적 피드백의 정보처리에 주의를 기

울이는 것이 효율적인 학습 전략이 될 것이다. 즉, 학습 초기에는 부정 피드백이 흔하게 경험되어 물리적 현저성이 낮을 뿐 아니라, 후속 시행에서 행동을 조절하는 데도 유용한 피드백이 아니기 때문에 주의 정보처리가 낮은 수준으로 일어날 가능성을 시사한다. 또한, 본 과제의 4개 반응 선택의 특성상, 정적 피드백은 학습 초기에 낮은 비율로 경험되다가 이후 자주 경험되고, 부정 피드백은 학습 초기에 자주 경험되다 후기에 드물게 경험될 것을 예측할 수 있다. 특히 학습 초기에는 반응이 2개인 조건적 연합학습에 비하여 부정 피드백의 우연적 경험 비율이 정적 피드백 경험 비율의 3배나 될 것을 고려해야 한다. 본 연구에서 연속되는 4개의 Run에서 각각 얻어진 집단 평균 정확 반응률에 의하면, Run1(2번의 반복)에서는 33%의 시행에서, Run4에서는 69%의 시행에서 정적 피드백인 금전적 보상이 주어졌음을 확인할 수 있었다. 달리 말하면 Run1에서는 약 67%의 시행에서, Run4에서는 31% 정도의 시행에서만 부정 피드백이 제시된 것을 확인할 수 있었다. 이는 본 연구의 가정대로 학습 초기에는 정적 피드백이, 학습 말기에는 부정 피드백이 해당 시점의 학습 맥락에서 드물게 경험되는 피드백, 즉 현저성이 높은 피드백으로 경험되었음을 지지하는 행동결과이다.

반응을 선택하는 과정에서 정보처리 변화는 반응을 선택하는데 걸리는 RT 행동결과에서 잘 반영되었다. 정답을 안다면 의사결정에 확신이 있을 것이고, 당연히 RT가 빨라질 가능성이 있기 때문이다. Run1에서는 정적 피드백을 받았던 시행이든지 부정 피드백을 받았던

시행이든지 두 시행 유형 간의 평균 RT에 차이가 없었다. 이는 초기 반응 결정에서는 의사결정에 있어서 별다른 정보처리 없이 무선택적으로 반응 선택이 이루어졌음을 시사한다. 그러나 각각의 피드백에 대한 두뇌 반응은 Run1에서부터 큰 차이를 보였다는 것을 주목해야 한다. Run1에서 Run4로 학습이 진행하면서 정확반응 시행의 RT는 유의미하게 감소하는 반면, 부정확 반응 시행의 RT는 오히려 증가하였다. 이는 답(목표 반응)을 모를 때(결국 부정 피드백을 받게 된 오류 시행)는 부정 피드백을 받을 수도 있는 불확실성(uncertainty)에 대하여 참여자들이 학습 초기보다 학습이 진행될수록 더 민감해졌음을 시사한다. 즉, 만일 반응 선택의 의사결정 과정에 불확실성의 탐지, 갈등 감시(conflict monitoring)가 일어나거나 갈등을 해결(resolving)하려는 정보처리 과정이 포함되어 RT가 증가하였다면, 이런 갈등 감시와 같은 정보처리 과정은 반응선택 이전에, 즉 피드백 제시 시점 이전에 이미 일어나고 있을 가능성을 시사한다. 이와 관련된 추가 뇌 영상 분석 결과는 시간-경과 자료 분석결과에 근거하여 아래에 논의되었다.

피드백에 따른 활성화 차이 본 연구에서는 학습의 진행에 따라 피드백 유형과 Run의 상호작용을 보이지 않으면서 특정 피드백 유형에만 선택적으로 더 활성화를 보이는 두뇌 영역은 피드백의 쾌락가(보상, 즉 정적 피드백 > 부정 피드백)나 오류 피드백(부정 피드백 > 정적 피드백) 관련 정보처리와 관련이 있다고 가정하였다. 본 연구 결과는 정적 피드백, 즉 보상에 반응한 활성화가 부정 피드백(처벌

포함)에 비해 높은 영역으로 복측 선조체, vmPFC, 그리고 후두 피질의 시각영역을 포함한 다수의 영역을 확인하였다. 본 연구에서 정적 피드백이 금전적 보상임을 고려하면, 금전적 손실은 없어도 오류임을 신호하는 상징적 오류 피드백은 물론, 금전적 손실(처벌)을 포함하는 신호까지 포함하고 있는 부정 피드백에 비하여 복측 선조체 영역에서 차별적인 활성화가 나오는 것은 이 영역이 보상신호를 처리하는 두뇌 영역임을 고려하였을 때 이미 예측할 수 있던 결과이다. 특히 이 복측 선조체 영역에서 정적 피드백에는 활성화가 관찰된 반면, 부정 피드백에는 비활성화(deactivation, 기저선 보다 활동 감소)가 관찰되는 것(Figure 3A)은 보상 관련 변별적 반응(정적 피드백 > 부정 피드백)을 보고하였던 기존의 기능 영상 결과(Delgado, 2007; Knutson, Adams, Fong, & Hommer, 2001; O'Doherty et al., 2004)와 일치하는 것이다. 또한, 원숭이의 단일세포기록연구(single cell recording)를 통해 복측 선조체 뉴런이 설탕물 보상에 발화 증가를 보이는 것도 확인되었다(Schultz, Apicella, Scarnati, & Ljungberg, 1992). 본 연구에서 mOFC를 포함하는 vmPFC 영역에서도 이러한 특성이 발견되었으나, 이는 정적 피드백(보상)에 대한 활성화라기보다는 부정 피드백에 대한 비활성화가 증가된 것임이 ROI분석(Figure 3B) 결과에서 확인되었다. 이는 vmPFC영역이 자극의 가치를 평가하는 영역으로 제안되고 있는 기존의 증거들(Chib, Rangel, Shimojo, & O'Doherty, 2009; Hare, Camerer, & Rangel, 2009; A. Lin, Adolphs, & Rangel, 2012)과도 일치하는 결과로서, 선호가 높은 사건인 정답 피드백에

활성화가 증가하기보다는 선호가 낮은 사건인 오답피드백에 비활성화(deactivation)가 증가한 것으로 본다. 이렇게 혐오적인 사건(부적 피드백)에 대한 변화가 비활성화(deactivation)의 증가로 나타나는 것은 보상에 대한 쾌락가에는 변화가 없지만, 부적 피드백에 대한 비선호 정도는 학습이 진행될수록 증가될 가능성을 시사한다. 반면 후두 시각피질에서 관찰되는 피드백 유형에 따른 활성화 차이는 예측하지 못하였던 결과이지만, 피드백도 일종의 시각 자극임을 고려하면 가능한 발견이다. 즉, 상후두 피질의 시각 영역에서 정적 피드백과 부적 피드백 모두에서 정보처리가 이루어지지만, 정적 피드백에 더 높은 정보처리가 이루어질 가능성을 시사한다. 즉, 시각영역도 피드백 학습에서 피드백으로 제시된 시각자극의 쾌락가/동기가를 처리하는데 관여하고 있음을 시사 하는 결과이다. 이는 상위 시각 영역이 암묵적으로 연합된 금전적 가치(value)와 같은 시각 자극의 추상적 차원에 반응하고 있음을 보여준 최근의 보고(Persichetti, Aguirre, & Thompson-Schill, 2014)와도 일치하는 결과이다. 또한, 시각 자극으로 피드백이 주어지는 본 과제 특성 상, 정적 피드백이 보상 자체에 관한 쾌락가 정보처리 외에도 시각적인 하향적(top-down) 주의통제가 발생했기 때문에 이런 활성화 차이가 관찰되었을 가능성(Kastner & Ungerleider, 2000; Li, Piech, & Gilbert, 2004)을 고려해 볼 수 있다.

그 외에도 논의할 필요가 있는 영역으로 후측 IOFC를 포함할 수 있다. IOFC 영역이 동기가에 반응하는 영역이라는 보고(Rothkirch, Schmack, Schlagenhaut, & Sterzer, 2012)도 있

나, 처벌에 반응하여 활성화를 보이는 영역(O'Doherty et al., 2001)으로도 보고되며, 성난 얼굴을 볼 때(Blair, Morris, Frith, Perrett, & Dolan, 1999)나 위험스런 결정(risky decision)(Elliott, Rees, & Dolan, 1999)을 수행할 때에도 활성화가 증가한다고 보고되는 영역이기 때문에 보다 심도 있는 논의가 필요하다. 연구자에 따라서는 이 영역이 행동변화에 관련된 의사결정(Kringelbach, 2005)이나, 이전에 보상과 관련되었던 반응의 억제에 관여한다는 견해(Elliott, Dolan, & Frith, 2000)도 제기하고 있다. 본 연구에서 발견된 외측 OFC영역이 보다 후측(posterior)의 외측 OFC(BA 47)(MNI x, y, z = -32, 36, -11)임을 고려하면, 이 영역이 이전의 행동 전략을 바꾸어야 하는 단서를 처리하는데 관여한다는 설명과 일치한다고 볼 수 도 있다. 전측(anterior)의 OFC에 비해, 후측의 외측 OFC는 정서적 경험이나 표현에 관여하는 편도체나 도, 측두영역으로 입력을 받으면서 활성화가 증가하기 때문에 Elliott, Dolan, et al. (2000)는 이 영역의 기능을 ‘처벌을 피하고 싶은 바람을 새롭게 경험한 보상 경험으로 각각’해 가는 과정에 관여하는 것으로 제안하고 있다. 본 과제에서 4개의 반응 가능성을 시행착오적으로 탐색하는 중에 보상 경험 이전에는 처벌을 포함한 부적 피드백을 우연히 경험할 확률이 3배나 높은 것을 고려한다면, 보상이 이전에 부적 피드백(처벌 포함)받았던 경험을 기각하고 행동전략을 변경하는 과정의 정보처리와 관련하여 IOFC에서 활성화가 관찰되었을 가능성도 고려할 수 있다.

본 연구에서는 학습회기 내내 정적 피드백에 비하여 부적 피드백에 더 높은 활성화를

일관성 있게 보이는 두뇌 영역은 발견되지 않았다. 오류 처리에 관여한다고 알려진 전대상회나, 혐오적 자극에 활성화를 보인다고 알려진 전측 도(Paulus, Rogalsky, Simmons, Feinstein, & Stein, 2003)에서도 그러한 특성은 관찰되지 않았다. 물론 학습 초기의 부정 피드백이 자신의 학습 능력과 관련이 없는 시행착오적인 피드백이며, 동시에 부정 피드백보다 3배의 비율로 더 흔하게 기대/경험되는 흔한 피드백임을 고려하면, 이 영역들이 사회정서적인 부정 자극이 아닌 피드백에 반응하지 않은 것으로 볼 수도 있다. 그러나 이런 영역들이 적어도 초기 Run 동안, 오히려 정적 피드백에 더 높은 활성화를 보였음을 고려하면, 전측 도나 dmPFC/dACC 등과 같은 두뇌 영역의 활성화조차도 부정 피드백(처벌 포함)에 특정한 오류 처리나 혐오적 정서사건 처리와 관련시켜 설명할 수 없음을 의미한다.

학습의 진행에 따라 두 피드백 유형에 대한 반응의 변화를 보이는 두뇌 영역

dmPFC/dACC. 본 연구에서 dmPFC/dACC와 전측 도 등 다수의 영역에서 어느 한 특정 피드백이 반응하는 것이 아니라, 학습의 진행에 따라 해당 시점에서 현저성이 높은 피드백에 선택적으로 활성화를 보이는 양상이 관찰되었다. 예를 들어, dmPFC/dACC는 학습 초기에는 부정 피드백에 대한 반응은 낮고, 정적 피드백인 보상에 대한 반응은 높았지만 학습 후기에 가면서 활성화 양상이 반전되어 부정 피드백에 더 높은 활성화를 보였다. 이 영역에서 부정 피드백에 선택적으로(부정 피드백 > 정적 피드백) 유의미한 활성화가 학습회기 내내 관

찰된 것은 아니었다. 따라서 dmPFC/dACC가 보상에 대한 예측뿐만 아니라 반응선택, 오류 감지, 갈등반응에 대한 감시(conflict monitoring), 또는 수행감시(performance monitoring) 등에 관여한다는 기존의 가설(Botvinick, Cohen, & Carter, 2004; Hester, Foxe, Molholm, Shpaner, & Garavan, 2005; Ridderinkhof, Ullsperger, Crone, & Nieuwenhuis, 2004; Turken & Swick, 1999)로는 설명할 수 없다. 특히 학습 초기에는 dmPFC/dACC에서 오히려 정적 피드백에 대한 높은 활성화가 관찰되지만 부정 피드백에 대한 반응이 관찰되지 않았음(Figure 4A, Run1의 시간-경과 그래프 참조)을 고려하면 더욱 그러하다. 또 다른 설명으로 고려해 볼 수 있는 것은 이 영역이 갈등반응 감시(conflict response monitoring)기능에 관여한다는 것이다(Botvinick, Braver, Barch, Carter, & Cohen, 2001; Braver, Barch, Gray, Molfese, & Snyder, 2001; Weissman, Giesbrecht, Song, Mangun, & Woldorff, 2003). 스트룹 과제(Stroop task)에서 색깔과 단어가 일치하지 않는 상황이나, 플랭커 과제(Flanker task)에서 주변 자극이 목표 자극과 불일치하는 경우와 같이 반응경쟁으로 인한 갈등반응 감시가 필요한 상황에서 dmPFC/dACC영역의 활성화가 관찰되기 때문이다. 이런 설명에 의하면, 학습 초기에는 상대적으로 부정 피드백을 이용해서 목표행동을 탐색하기 어렵지만, 학습이 진행되면 사전에 부정 피드백/처벌을 받았던 S-R 쌍의 수도 많아지기 때문에 목표반응을 선택하기 위해서 억제해야 하는 갈등(conflict)도 높아진다. 때문에 오답 시행에서도 특히 후기로 갈수록 갈등반응과 인지적 통제가 증가하고, 이로 인해 dmPFC/dACC의 활성

화가 증가하였다고 설명할 수 있을 것이다. 그리고 갈등반응에 대한 인지적 통제는 반응 선택 단계, 즉 피드백 제시 전에 일어날 가능성이 있다. 그러나 역시 이런 설명만으로는 본 연구에서 갈등 반응에 대한 인지적 통제가 요구되지 않은 학습 초기에 정적 피드백에 특정적으로 dmPFC/dACC의 반응이 높게 관찰된 결과를 설명할 수 없다는 문제점이 있다.

dmPFC/dACC 영역이 현저성이 높은 사건의 정보처리에 관여한다고 보는 가설은 피드백의 정서(정적 대 부정)와 무관하게 주의를 끌만큼 드물게 나타나는 사건이나 과제 관련성 측면에서 평가과정(evaluation)이 요구되는 사건에 관여한 것으로 설명할 수 있다는 장점이 있다. 본 연구에서 학습 초기(탐색기)의 정적 피드백과 학습 후기의 부정 피드백이 더 드물게 경험되는, 즉 현저성이 높은 피드백이라는 가정과 일치하는 결과이다. 행동의 적응(behavioral adaptation)과 관련된 피드백을 평가(evaluation)하는 기능에 중요한 역할을 한다고 보는 해석, 즉 피드백의 과제 관련 현저성 정보처리에 관여한다고 보는 기존의 연구들(Amiez, Sallet, Procyk, & Petrides, 2012; Behrens et al., 2007)과도 잘 일치하는 결과이기도 하다. 본 연구의 초기 학습 구간의 관찰은 Amiez, Sallet, et al. (2012)의 연구에서 지속적으로 현재 행동과 비교하면서 목표 반응을 탐색하는 탐색기(exploratory period)에 대응되는 기간인 반면, 학습의 후기는 이들 연구에서 이전에 연합한 자극-반응 연합에 대해서 반복해서 활용하는 활용 구간(exploitative period)에 대응한다고 볼 수 있기 때문이다. 그러나 본 연구에서 Run과 피드백 유형에 따른 상호작용을 보인 dmPFC/

dACC 영역(MNI x, y, z = -2, 14, 54)이 Amiez, Sallet, et al. (2012)에서 피드백의 현저성에 따른 차이(탐색기 피드백 > 활용기 피드백)를 보이는 영역으로 보고된 dmPFC(MNI x, y, z = 3, 32, 41)나 문축 전대상회(MNI x, y, z = 9, 34, 22)보다는 해부학적으로 다소 후측임은 주목해야 할 것이다. 이 위치는 오히려 Behrens et al.(2007)의 연구 결과의 좌표와 유사한데, 이들의 연구에서는 피드백의 제시 이후(feedback monitor)가 아니라, 장차 피드백을 받게 될 반응을 결정하는 시점(decision)에서 dmPFC/dACC의 높은 활성화가 관찰되었다. 이는 본 연구의 학습 후기에 관찰된 현상과도 일치하는 결과이다. 본 연구에서도 시간-경과 자료 분석에서 얻어진 학습 후기의 활성화 최고점(peak point)을 보면(Figure 4A, Run 4의 시간-경과 그래프 참조), 정답을 아는 시행보다 모르는 시행의 자극 제시/반응 선택 시점에서 더 높은 활성화 최고점이 관찰되었다.

전측 도. 전측 도가 정서관련 학습에 중요한 역할을 한다는 것은 잘 알려져 있다 (Critchley, Wiens, Rotshtein, Ohman, & Dolan, 2004; Palminteri et al., 2012; Singer, Critchley, & Preuschoff, 2009). 전측 도의 활성화 양상은 심장박동 증가나 동공크기 변화와 같은 자율신경계의 흥분과 정적 상관관계가 있으며, 이런 자율신경계에 따른 신체적 변화에 대한 내부 수용기 정보처리(interoceptive process)와 관련을 보인다(Critchley et al., 2004). 예를 들어, 목표 행동 탐색 중에 오류 행동을 자각했을 때 발생하는 자율신경계의 반응은 자동적인 각성을 만들고, 이후 행동의 변화를 촉진시키며, 이러

한 기능에 전측 도가 관여할 가능성이 있다고 보는 것이다. 최근 전기생리학적인 Jung et al. (2010)의 연구는 인간에게서 정적 피드백과 부정적 피드백에 대한 두뇌 반응을 전기생리학적으로 측정하였는데, 전측 도가 두 유형의 피드백에 모두 반응하지만, 부정적 피드백에 대해 더 강하게 반응할 뿐 아니라 빠른 잠재기를 가진 흥분을 보인다는 것을 관찰할 수 있었다. 즉, 이 영역이 정서적 반응과 관련되어 있다는 주장을 제기하고 있다. 본 연구에서도 학습 후기에 부정적 피드백에 대한 반응으로 자율신경계의 흥분과 관련된 각성이 있었음은 물론이고, 학습 전기에는 보상이 제시되는 정적 피드백에 이런 자율신경계 각성이 매개되었을 가능성이 있다. 또한, 전측 도는 위험예측 오류(risk prediction error)에 반응하는 것으로도 알려져있다(d'Acremont, Lu, Li, Van der Linden, & Bechara, 2009; Preusschoff, Quartz, & Bossaerts, 2008). 위험 예측오류신호란 위험(risk)의 측면에서 실제 주어진 위험과 예측한 위험의 차이를 의미하는 개념이다. 위험 예측을 잘못 판단하면 오류가 증가하고, 이것은 위험 예측오류가 발생함을 의미한다. 예측된 위험은 시행마다 위험 예측오류와 학습률에 근거해서 계속 갱신되므로 충분한 시행이 반복되고 학습률이 증가하면 예측된 위험과 실제 위험이 비슷해지게 된다. 이런 설명에 따르면, 학습의 진행에 따라 정적 피드백에는 위험예측 오류가 감소하지만, 부정적 피드백에는 위험예측 오류가 증가한다고 보아야 한다. 전측 도의 반응 크기 변화는 피드백에 대한 반응이라기보다는 반응을 선택할 때 두뇌 활동에 관여하는 것이라고 보는 설명이다. 본 연구에서도 예측

하였던 dmPFC/ACC영역보다 전측 도에서 더 민감하게 피드백 유형과 Run의 상호작용하는 활성화 양상이 관찰되었다. 특히 학습 후기에 발견된 전측 도의 활성화의 최고점이 자극 제시시점으로 이동한 것(Figure 4B, 4th Run의 우측 시간-경과 그래프 참조)은 전측 도가 불확실성에 반응하는 것으로 설명할 수도 있을 것이다. 그러나 학습 초기에 무선적으로 선택했던 반응에서 주어졌던 정적 피드백에 대하여 전측 도가 높은 반응을 보인 것은 위험예측 오류 정보처리로 설명하기 어렵다는 문제가 있다.

또 다른 설명은 전측 도가 현저성이 높은 사건을 탐지하고, 후속 정보처리 과정을 촉진시키는 과정에서 당연히 각성 증가가 수반된다는 것이다(Menon & Uddin, 2010). ROI분석에 의하면, 전측 도는 Run1에서 부정적 피드백보다 정적 피드백에 더 높은 반응을 보였으나, Run3에서부터 부정적 피드백에 대해 정적 피드백보다 유의미하게 높은 반응성을 보여(Figure 4B, 중간 그래프 참조) 학습 후에 오류 피드백에 민감하게 반응하고 있음을 보였다. 오류 피드백은 학습 전략에서 중요한 피드백이며, 동시에 현저성이 높은 피드백이다. dmPFC/dACC와 마찬가지로 전측 도가 현저성 관련 처리에 관여한다면, 피드백뿐 아니라 학습 자극인 시각자극이라는 사건에 대해 현저성 관련 정보처리가 일어났을 가능성도 고려해 볼 수 있다. 학습 후기로 가면 답을 알지 못하는 학습자극이 부정적 피드백을 수반할 가능성이 높은 자극이며, 특히 부정적 피드백이 자주 일어나는 시기가 아닐 때는 부정적 피드백을 예측하게 하는 시각 자극 자체가 이미 현저성이

높은 사건일 가능성이 있다. 실제로 시각 자극 제시 시점을 중심으로 한 시간-경과 자료 분석 결과(Figure 4B, 우측 그래프)에 의해 지지된다. 학습 초기(예 Run1)에는 현저성이 높은 피드백(정적 피드백)에, 학습 후기(예, Run4)에는 자극 제시/반응 선택 시점에서, 전측 도의 활성화의 크기가 답을 아는 시행보다(정적 피드백 시행) 답을 모르는 시행(부적 피드백 시행)보다 컸다.

미상핵. 전측 미상핵에서도 피드백 유형과 Run이 상호작용하는 양상의 활성화가 발견되었으나, 정적 피드백에 대해서만 학습 진행에 따른 감소가 있었던 두뇌 영역이라는 점에서 다른 두뇌 영역과 달랐다. 이는 보상예측 오류에 반응하는 두뇌 영역이라고 예측되었던 변화 양상으로, 피드백의 현저성 관련 변화와 구별되는 특징이다. 배측 미상핵이 피드백 학습동안 피드백의 정서가(valence)에 따라 반응하기보다는 정적 피드백이 가지는 정보적인 내용, 즉 보상 예측오류에 관여한다는 것은 기존의 연구들에서도(O'Doherty et al., 2004; Tricomi & Fiez, 2012) 자주 보고된 내용과 일치한다. 예를 들어, Tricomi and Fiez(2012)는 이 영역이 연합학습 동안 두 가지 반응 대안 중에서 선택할 때에는 정답, 오답 피드백 모두에 활성화되었으나, 네 가지 반응대안 중에 선택할 때에는 정답피드백에만 활성화됨을 보였다. 이는 4가지 반응대안이 있는 과제에서 오답피드백이 정답피드백에 비해 행동 변화에 관련된 정보량인 보상예측오류 신호가 낮기 때문이라고 보았다. 이 결과는 본 연구에서 4가지 반응대안이 있는 과제에서 학습 전기에

는 정적 피드백에 높은 활성화가, 학습 후기에는 낮은 활성화가 관찰되는 결과를 잘 설명할 수 있을 뿐 아니라, 학습 후기에 두 피드백 유형에 차이가 없는 것도 설명할 수 있다. 본 과제에서는(결정적 수반성에 근거하여 오답 피드백이 주어지기 때문에) 학습 후기에 주어지는 오류 피드백이 예상하지 못했던 것은 아니며, 따라서(부적)보상예측 오류 처리 신호와 관련이 없기 때문이다. 즉 미상핵의 활성화 양상은 기존의 피드백 학습 모델에서 배측 선조체, 즉 미상핵이 ‘행동의 결과로 주어지는 보상과 보상의 예측에 대한 정보를 유지하여 앞으로 행동선택에서 계속 보상을 받을 수 있게’ 해주는 기능에 관여한다고 보는 입장(O'Doherty et al., 2004)과도 일치하는 결과이다.

그 외의 다른 두뇌 영역. 그 외에도 양반구의 하 전전두영역, 두정영역, 소뇌 등에서 현저성 관련 활성화가 관찰되었다. 이러한 영역들도 학습 피드백 처리에 관여하는 몇 개의 네트워크의 일부일 가능성이 시사되는 결과들이 보고되고 있다. 예를 들어 Habas 등(2008)은 휴식기 자기공명영상을 이용하여 소뇌를 중심으로 하는 내적 연결(intrinsic connectivity)에 대해서 보고하였는데, 소뇌 중에서도 crus1,2 하위 영역이 배외측전전두영역(dorsal lateral prefrontal cortex), 상두정영역(superior parietal) 그리고 미상핵(caudate nucleus)과 네트워크를 이루고 있음을 보고하였다. Crus1,2는 작업기억(Chen & Desmond, 2005), 반응 선택(Desmond & Fiez, 1998) 등과 같은 집행기능의 역할을 한다고 알려져 있어, 해당 네트워크는 의사결정

동안 작업기억을 유지하거나 반응을 유지하는데 기여할 가능성이 제기되었다. 또한, 배외측 전전두영역과 하두정영역은 전두-두정 주의 신경망(fronto-parietal attentional system)을 이루어 하향식 주의통제(top-down control)와 목표 지향적 주의 할당에 관여한다고 보고된 바 있다 (Corbetta & Shulman, 2002). 그러므로 초기 정적 피드백 시행과 후기 부정적 피드백 시행에서 집행기능 네트워크를 이루는 영역들이 함께 활성화함으로써 목표한 행동을 적절히 탐색해나갈 수 있도록 하는 것으로 생각된다. 특히 운동반응(motor response)을 수반하는 과제이므로 소뇌를 중심으로 하는 네트워크가 본 과제 같은 시각-운동 연합학습(visuo-motor association learning)에서 중요한 역할을 할 것임을 고려해 추후 연구에서 보다 상세한 분석을 시도해 볼 필요가 있을 것이다.

방법론적인 제한점 본 연구에서 피할 수 없는 방법론적 제한점은 학습 자극의 제시와 피드백 제시 시간 간격을 고정시키는 패러다임을 사용하여 반응 후에 피드백이 제시되는 시간의 차이가 없도록 한 것이다. 이런 빠른 피드백 제시는 전형적인 S-R 학습 패러다임의 행동 연구에서 자주 사용되는 방식이지만, 학습 S-R시점과 피드백이 주어진 시점의 시간적 차이(2.5초)가 짧아 각 시점과 관련된 두뇌 활성화를 영상 분석 상 어느 사건과 관련이 있는 것인지 구분하기 어렵다는 문제가 있다. 그러나 이런 방법론상의 한계점은 다음 두 가지 근거로 본 연구 결과해석에 큰 문제를 야기하지 않음을 주장할 수 있다. 첫째, 피드백 유형 x Run의 상호작용을 보인 모든 두뇌 영

역은 Run1시점에서부터 피드백의 유형에 따른 BOLD신호에 뚜렷한 차이를 보인 영역이었다는 것이다. Run1의 자극 제시 시점에서는 아직 답을 알고 있는 시행(정답 시행)과 모르는 시행(오답 시행)의 차이가 거의 없을 가능성이 높으므로, 이 학습 시점에서 발견되는 두 피드백 유형의 활성화 차이는 자극 지각이나 반응선택과 관련된 의사결정 때문이 아니라 피드백 때문임을 지지하는 관찰이다. Run 1의 시간-경과 자료 분석에 의하면 피드백 특정적 BOLD 반응이 SOA 3th, 4th (시각 자극 제시 후 8~10초, 피드백 제시 후 5.5~7.5 초: Figure 4의 우측 panel에서 청색 box로 표시하는 시점)에서 최고조에 도달함을 관찰할 수 있다. 둘째, 시간-경과 분석에서 상호작용을 보이는 모든 ROI에 대하여 4th SOA에서의 BOLD신호 크기에 대한 별도의 비교 분석을 수행한 결과, 일부 영역을 제외하고는 예측한 상호작용이 피드백 시점과 관련된 4th SOA (자극 제시시점부터 8초 후, 피드백 제시시점으로부터 5.5초 후)의 BOLD신호에서 통계적인 유의미한 차이를 확인하였기 때문이다. 그러나 현저성 정보처리에 관여하는 두뇌 영역이 학습이 진행된 후(Run 4)에는 자극제시나 반응 선택 시점에서 예측되는 피드백에 대한 평가과정을 포함한다(Amiez, Hadj-Bouziane, & Petrides, 2012; Quilodran et al., 2008) 현저성 정보처리에 관여하는 듯하다.

결 론

본 연구는 피드백을 이용한 자극-버튼 누르기 반응 연합 학습에서 학습 진행의 초기에는

정적 피드백이, 후기에는 부적 피드백이 현저성이 높은 피드백이 될 것이라는 가정을 근거로 수행되었다. 그 결과 현저성 신경망(saliency network)의 중요한 두 node(Menon & Uddin, 2010)로 알려진 전측 도와 dmPFC/dACC에서 현저성 관련 특성에 일치하는 반응이 관찰되었다. 즉, 학습 초기 정적 피드백에 대한 활성화가 발생한 이후 점차 감소한 반면, 부적 피드백에 대한 활성화는 학습 후기로 갈수록 점차 증가하여 현저성으로 예측한 양상과 동일한 변화를 보였다. 이러한 변화를 보이는 두 뇌 영역이야말로 학습과정 중 행동수정을 위한 정보처리에 피드백을 이용하기 위해 피드백의 현저가(현저성 예측 오류)에 대한 정보를 처리하는데 관여하는 신경망으로 볼 수 있을 것이다. 예측하지 않았던 두 뇌 영역인 다수의 소뇌 영역과 배내측 시상 등에서도 역시 동일한 양상의 두 뇌 활동 변화가 관찰되었는데, 이런 두 뇌 영역들 간에 어떤 상호작용이 있는지 후속 연구가 필요할 것이다. 그리고 피드백의 현저가 정보처리에 반응하는 두 뇌 영역 중에서 학습이 진행됨에 따라 자극-반응 시점의 정보처리에도 관여하는 영역과 피드백 정보처리에만 국한된 두 뇌 영역을 구별하기 위한 연구도 필요할 것이다. 결론적으로, 본 연구는 피드백의 쾌락가에 반응하는 회로와 피드백의 현저성에 반응하는 회로가 어떻게 다른지를 규명한 연구로서, 현저성 정보처리에 관여하는 다수의 영역들이 어떻게 상호작용하는지에 대한 후속 신경망 연구의 기초가 될 것이다.

참고문헌

- 신연순, & 한상훈 (2013). 목표지향적 학습과 기억. *감성과학*, 16(3), 319-322.
- Alexander, W. H., & Brown, J. W. (2011). Medial prefrontal cortex as an action-outcome predictor. *Nature Neuroscience*, 14(10), 1338-U1163.
- Alexander, W. H., & Brown, J. W. (2014). A general role for medial prefrontal cortex in event prediction. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 8, 69.
- Amiez, C., Hadj-Bouziane, F., & Petrides, M. (2012). Response selection versus feedback analysis in conditional visuo-motor learning. *Neuroimage*, 59(4), 3723-3735.
- Amiez, C., Sallet, J., Procyk, E., & Petrides, M. (2012). Modulation of feedback related activity in the rostral anterior cingulate cortex during trial and error exploration. *Neuroimage*, 63(3), 1078-1090.
- Baird, L. C. (1993). Advantage updating: (No. WL-TR-93-1146). WRIGHT LAB WRIGHT PATTERSON AFB OH.
- Behrens, T. E., Woolrich, M. W., Walton, M. E., & Rushworth, M. F. (2007). Learning the value of information in an uncertain world. *Nature Neuroscience*, 10(9), 1214-1221.
- Bischoff-Grethe, A., Hazeltine, E., Bergren, L., Ivry, R. B., & Grafton, S. T. (2009). The influence of feedback valence in associative learning. *Neuroimage*, 44(1), 243-251.
- Blair, R. J., Morris, J. S., Frith, C. D., Perrett, D.

- I., & Dolan, R. J. (1999). Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger. *Brain*, 122 (Pt 5), 883-893.
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108(3), 624-652.
- Botvinick, M. M., Cohen, J. D., & Carter, C. S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(12), 539-546.
- Braver, T. S., Barch, D. M., Gray, J. R., Molfese, D. L., & Snyder, A. (2001). Anterior cingulate cortex and response conflict: effects of frequency, inhibition and errors. *Cerebral Cortex*, 11(9), 825-836.
- Bromberg-Martin, E. S., Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2010). Dopamine in motivational control: rewarding, aversive, and alerting. *Neuron*, 68(5), 815-834.
- Chen, S. H., & Desmond, J. E. (2005). Temporal dynamics of cerebro-cerebellar network recruitment during a cognitive task. *Neuropsychologia*, 43(9), 1227-1237.
- Chib, V. S., Rangel, A., Shimojo, S., & O'Doherty, J. P. (2009). Evidence for a common representation of decision values for dissimilar goods in human ventromedial prefrontal cortex. *The Journal of neuroscience*, 29(39), 12315-12320.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews: Neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Ohman, A., & Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, 7(2), 189-195.
- d'Acremont, M., Lu, Z. L., Li, X., Van der Linden, M., & Bechara, A. (2009). Neural correlates of risk prediction error during reinforcement learning in humans. *Neuroimage*, 47(4), 1929-1939.
- Delgado, M. R. (2007). Reward-related responses in the human striatum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1104(1), 70-88.
- Desmond, J. E., & Fiez, J. A. (1998). Neuroimaging studies of the cerebellum: language, learning and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(9), 355-362.
- Elliott, R., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2000). Dissociable Functions in the Medial and Lateral Orbitofrontal Cortex: Evidence from Human Neuroimaging Studies. *Cerebral Cortex*, 10(3), 308-317.
- Elliott, R., Friston, K. J., & Dolan, R. J. (2000). Dissociable neural responses in human reward systems. *Journal of Neuroscience*, 20(16), 6159-6165.
- Elliott, R., Newman, J. L., Longe, O. A., & Deakin, W. J. F. (2003). Differential response patterns in the striatum and orbitofrontal cortex to financial reward in humans: a parametric functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 23(1), 303-307. doi: 23/1/303 [pii]

- Elliott, R., Rees, G., & Dolan, R. J. (1999). Ventromedial prefrontal cortex mediates guessing. *Neuropsychologia*, 37(4), 403-411.
- Esber, G. R., & Haselgrove, M. (2011). Reconciling the influence of predictiveness and uncertainty on stimulus salience: a model of attention in associative learning. *Proceedings: Biological Sciences*, 278(1718), 2553-2561.
- Goulden, N., Khusnulina, A., Davis, N. J., Bracewell, R. M., Bokde, A. L., McNulty, J. P., & Mullins, P. G. (2014). The salience network is responsible for switching between the default mode network and the central executive network: replication from DCM. *Neuroimage*, 99, 180-190.
- Hare, T. A., Camerer, C. F., & Rangel, A. (2009). Self-control in decision-making involves modulation of the vmPFC valuation system. *Science*, 324(5927), 646-648.
- Haruno, M., & Kawato, M. (2006). Different neural correlates of reward expectation and reward expectation error in the putamen and caudate nucleus during stimulus-action-reward association learning. *Journal of Neurophysiology*, 95(2), 948-959.
- Hester, R., Foxe, J. J., Molholm, S., Shpaner, M., & Garavan, H. (2005). Neural mechanisms involved in error processing: A comparison of errors made with and without awareness. *Neuroimage*, 27(3), 602-608.
- Holroyd, C. B., & Coles, M. G. (2002). The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, 109(4), 679-709.
- Holroyd, C. B., Nieuwenhuis, S., Yeung, N., Nystrom, L., Mars, R. B., Coles, M. G., & Cohen, J. D. (2004). Dorsal anterior cingulate cortex shows fMRI response to internal and external error signals. *Nature Neuroscience*, 7(5), 497-498.
- Jung, J., Jerbi, K., Ossandon, T., Ryvlin, P., Isnard, J., Bertrand, O., . . . Lachaux, J. P. (2010). Brain responses to success and failure: Direct recordings from human cerebral cortex. *Human Brain Mapping*, 31(8), 1217-1232.
- Kahnt, T., Park, S. Q., Haynes, J. D., & Tobler, P. N. (2014). Disentangling neural representations of value and salience in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(13), 5000-5005.
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23(1), 315-341.
- Knutson, B., Adams, C. M., Fong, G. W., & Hommer, D. (2001). Anticipation of increasing monetary reward selectively recruits nucleus accumbens. *The Journal of neuroscience*, 21(16), RC159.
- Knutson, B., Westdorp, A., Kaiser, E., & Hommer, D. (2000). FMRI Visualization of Brain Activity during a Monetary Incentive Delay Task. *Neuroimage*, 12(1), 20-27.
- Kringelbach, M. L. (2005). The human

- orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews: Neuroscience*, 6(9), 691-702.
- Kringelbach, M. L., & Rolls, E. T. (2004). The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: evidence from neuroimaging and neuropsychology. *Progress in Neurobiology*, 72(5), 341-372.
- Lammel, S., Ion, D. I., Roeper, J., & Malenka, R. C. (2011). Projection-specific modulation of dopamine neuron synapses by aversive and rewarding stimuli. *Neuron*, 70(5), 855-862.
- Lang, P. J., & Davis, M. (2006). Emotion, motivation, and the brain: reflex foundations in animal and human research. *Progress in Brain Research*, 156, 3-29.
- Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2004). Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 7(6), 651-657.
- Lin, A., Adolphs, R., & Rangel, A. (2012). Social and monetary reward learning engage overlapping neural substrates. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 7(3), 274-281.
- Lin, S. C., & Nicolelis, M. A. (2008). Neuronal ensemble bursting in the basal forebrain encodes salience irrespective of valence. *Neuron*, 59(1), 138-149.
- Liu, X., Powell, D. K., Wang, H., Gold, B. T., Corbly, C. R., & Joseph, J. E. (2007). Functional dissociation in frontal and striatal areas for processing of positive and negative reward information. *Journal of Neuroscience*, 27(17), 4587-4597.
- Mackintosh, N. J. (1983). *Conditioning and Associative Learning*. Oxford: Clarendon Press.
- Mars, R. B., Coles, M. G. H., Grol, M. J., Holroyd, C. B., Nieuwenhuis, S., Hulstijn, W., & Toni, I. (2005). Neural dynamics of error processing in medial frontal cortex. *Neuroimage*, 28(4), 1007-1013.
- Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2009). Two types of dopamine neuron distinctly convey positive and negative motivational signals. *Nature*, 459(7248), 837-841.
- Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Struct Funct*, 214(5-6), 655-667.
- Metereau, E., & Dreher, J. C. (2013). Cerebral correlates of salient prediction error for different rewards and punishments. *Cerebral Cortex*, 23(2), 477-487.
- Nieuwenhuis, S., Slagter, H. A., von Geusau, N. J., Heslenfeld, D. J., & Holroyd, C. B. (2005). Knowing good from bad: differential activation of human cortical areas by positive and negative outcomes. *European Journal of Neuroscience*, 21(11), 3161-3168.
- O'Doherty, J. P., Dayan, P., Schultz, J., Deichmann, R., Friston, K., & Dolan, R. J. (2004). Dissociable roles of ventral and dorsal striatum in instrumental conditioning. *Science*, 304(5669), 452-454.
- O'Doherty, J. P., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., & Andrews, C. (2001). Abstract

- reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 4(1), 95-102.
- Palminteri, S., Justo, D., Jauffret, C., Pavlicek, B., Dauta, A., Delmaire, C., . . . Pessiglione, M. (2012). Critical roles for anterior insula and dorsal striatum in punishment-based avoidance learning. *Neuron*, 76(5), 998-1009. doi: 10.1016/j.neuron.2012.10.017
- Paulus, M. P., Rogalsky, C., Simmons, A., Feinstein, J. S., & Stein, M. B. (2003). Increased activation in the right insula during risk-taking decision making is related to harm avoidance and neuroticism. *Neuroimage*, 19(4), 1439-1448.
- Persichetti, A. S., Aguirre, G. K., & Thompson-Schill, S. L. (2014). Value Is in the Eye of the Beholder: Early Visual Cortex Codes Monetary Value of Objects during a Diverted Attention Task. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1-9.
- Poldrack, R. A., Clark, J., Pare-Blagoev, E. J., Shohamy, D., Creso Moyano, J., Myers, C., & Gluck, M. A. (2001). Interactive memory systems in the human brain. *Nature*, 414(6863), 546-550.
- Poldrack, R. A., Prabhakaran, V., Seger, C. A., & Gabrieli, J. D. (1999). Striatal activation during acquisition of a cognitive skill. *Neuropsychology*, 13(4), 564-574.
- Preuschoff, K., Quartz, S. R., & Bossaerts, P. (2008). Human insula activation reflects risk prediction errors as well as risk. *The Journal of neuroscience*, 28(11), 2745-2752.
- Quilodran, R., Rothe, M., & Procyk, E. (2008). Behavioral shifts and action valuation in the anterior cingulate cortex. *Neuron*, 57(2), 314-325.
- Ridderinkhof, K. R., Ullsperger, M., Crone, E. A., & Nieuwenhuis, S. (2004). The role of the medial frontal cortex in cognitive control. *Science*, 306(5695), 443-447.
- Rothkirch, M., Schmack, K., Schlagenhauf, F., & Sterzer, P. (2012). Implicit motivational value and salience are processed in distinct areas of orbitofrontal cortex. *Neuroimage*, 62(3), 1717-1725.
- Schultz, W., Apicella, P., Scarnati, E., & Ljungberg, T. (1992). Neuronal activity in monkey ventral striatum related to the expectation of reward. *The Journal of neuroscience*, 12(12), 4595-4610.
- Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., . . . Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *Journal of Neuroscience*, 27(9), 2349-2356.
- Seger, C. A., & Cincotta, C. M. (2005). The roles of the caudate nucleus in human classification learning. *The Journal of neuroscience*, 25(11), 2941-2951.
- Seymour, B., O'Doherty, J. P., Dayan, P., Koltzenburg, M., Jones, A. K., Dolan, R. J., . . . Frackowiak, R. S. (2004). Temporal difference models describe higher-order learning

- in humans. *Nature*, 429(6992), 664-667.
- Singer, T., Critchley, H. D., & Preuschoff, K. (2009). A common role of insula in feelings, empathy and uncertainty. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(8), 334-340.
- Skinner, B. F. (1938). *The Behavior of Organisms*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Sutton, R. S., & Barto, A. G. (1998). *Reinforcement learning: An introduction* (Vol. 1): Cambridge Univ Press.
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal Intelligence*. London: Macmillan.
- Tricomi, E., & Fiez, J. A. (2012). Information content and reward processing in the human striatum during performance of a declarative memory task. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 12(2), 361-372.
- Turken, A. U., & Swick, D. (1999). Response selection in the human anterior cingulate cortex. *Nature Neuroscience*, 2(10), 920-924.
- Ullsperger, M., Harsay, H. A., Wessel, J. R., & Ridderinkhof, K. R. (2010). Conscious perception of errors and its relation to the anterior insula. *Brain Structure and Function*, 214(5-6), 629-643.
- Weissman, D. H., Giesbrecht, B., Song, A. W., Mangun, G. R., & Woldorff, M. G. (2003). Conflict monitoring in the human anterior cingulate cortex during selective attention to global and local object features. *Neuroimage*, 19(4), 1361-1368.
- Wheeler, E. Z., & Fellows, L. K. (2008). The human ventromedial frontal lobe is critical for learning from negative feedback. *Brain*, 131(Pt 5), 1323-1331.
- Yacubian, J., Glascher, J., Schroeder, K., Sommer, T., Braus, D. F., & Buchel, C. (2006). Dissociable systems for gain- and loss-related value predictions and errors of prediction in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 26(37), 9530-9537.

1 차원고접수 : 2015. 04. 23

수정원고접수 : 2015. 07. 07

최종게재결정 : 2015. 07. 16

Dynamic changes in feedback processing as learning progresses

Soohyun Kim

Jinhee Kim

Eunjoo Kang

Department of Psychology, Kangwon National University

For cognitive control of behavioral adjustments in feedback learning, various processings are required, including evaluating the saliency (i.e., relevance to the task) and hedonic value of feedback information for future response selection. In this study, brain regions involved in processing feedback saliency were investigated by comparing activations for positive feedback (following correct responses) and negative feedback (following errors) for early and late phases of learning. A conditional associative learning task was used in which stimulus-response association rules were learned by trial and error, based on the feedback. Since there were four available responses to choose among for each stimulus, only positive feedback (i.e., reward) was relevant to behavioral adjustment during the early learning phase of learning, but negative feedback (e.g., penalty) became more relevant as learning progressed. fMRI data obtained from normal adults ($n = 29$) were analyzed to identify brain regions where responses to each feedback varied across the four consecutive runs. Activation for reward decreased as learning progressed, whereas activation for penalty increased in the following areas: anterior insula, dmPFC and anterior cingulate region, inferior PFC, inferior parietal cortex, and cerebellum. We interpret these results as reflecting the decreased saliency of positive feedback and increased saliency of negative feedback, between early and late phases of the learning task. In contrast, for two areas associated with processing of hedonic value, the ventral striatum and vmPFC, activations (positive > negative feedback) did not vary across the four consecutive runs. These observations suggest that the saliency of feedback for learning is processed in a network separate from that for the hedonic value of feedback.

Key words : Feedback, Learning, Saliency, Relevancy, Reward, Insula, dmPFC, Anterior cingulate