

## 5. Αμυγδαλή

### Σύνοψη

Η αμυγδαλή είναι μια εγκεφαλική περιοχή, η οποία εμπλέκεται σε πολλές και περίπλοκες ανώτερες γνωσιακές λειτουργίες, όπως η συγκίνηση και η συγκινησιακά εξαρτημένη συμπεριφορά. Η αμυγδαλή συγκροτείται από ένα σύνολο δικτύων, τα οποία λειτουργούν παράλληλα, επεξεργάζονται πληροφορία από το εξωτερικό και εσωτερικό περιβάλλον του οργανισμού και επηρεάζουν πολλαπλές πτυχές της συγκινησιακής συμπεριφοράς. Οι πιο σημαντικοί πυρήνες για τις λειτουργίες αυτές είναι ο έξω βασικός και ο κεντρικός αμυγδαλικός πυρήνας. Η αμυγδαλή λειτουργεί ως ένας ανιχνευτής δυνάμει επικίνδυνων, αρνητικών αλλά και θετικών ερεθισμάτων και καταστάσεων του περιβάλλοντος, αξιολογώντας ταχύτατα την «αξία» τους και συμβάλλοντας στη διαμόρφωση της προσαρμοστικά πιο κατάλληλης συμπεριφοράς και αντίδρασης του οργανισμού.

### Προαπαιτούμενη γνώση

Συνιστάται η μελέτη του σχετιζόμενου κεφαλαίου «Εκμάθηση και Απαλοιφή Φόβου» καθώς και του κεφ. «Παγίωση».

### 5.1 Ορισμός

Η αμυγδαλή (ή αμυγδαλοειδής πυρήνας) είναι ένα ετερογενές σύμπλεγμα, μία αλληλουχία υποπυρήνων που εντοπίζεται εντός της έσω μοίρας του κροταφικού λοβού, κάτω από τον φλοιό, πρόσθια της ουράς του κερκοφόρου πυρήνα και μόλις μπροστά από τον ιππόκαμπο. Θεωρείται ότι αποτελεί βασικό τμήμα του συστήματος που είναι υπεύθυνο για τη συγκινησιακή έκφραση, τη συγκινησιακή μνήμη καθώς και για τη ρύθμιση της διεργασίας της μνημονικής παγίωσης μέσω της συγκίνησης.

### 5.2 Γενικά Ανατομικά Στοιχεία και Συνδέσεις

Περιγράφηκε για πρώτη φορά και ονομάστηκε έτσι από τον Γερμανό ανατόμο Burdach, στις αρχές του 19<sup>ου</sup> αιώνα. Σε μετωπιαία διατομή του εγκεφάλου πράγματι εμφανίζεται να έχει αμυγδαλοειδές σχήμα. Η αμυγδαλή εντοπίζεται κεντρικά μεταξύ φλοιϊκών δομών επεξεργασίας της πληροφορίας, του στεφανιαίου (μεταιχμιακού) δικτύου και υποθαλαμικών εξόδων προς το εγκεφαλικό στέλεχος που διαμεσολαβούν τις συγκινησιακές αποκρίσεις, συνδέεται δε με πολλές φλοιϊκές και υποφλοιϊκές δομές (Brodal, 1998).

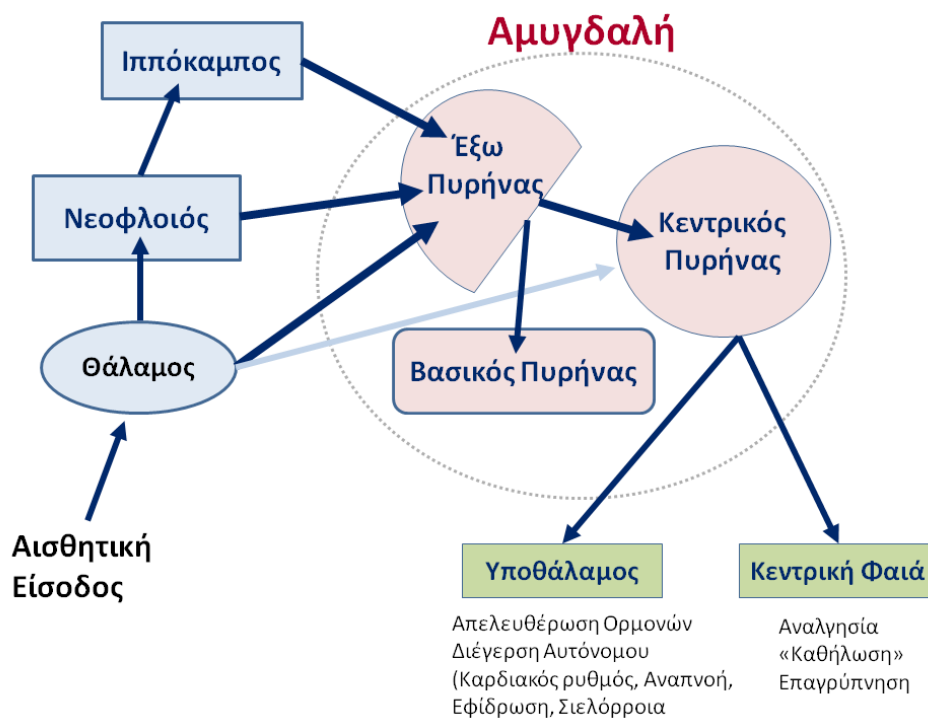
Η αμυγδαλή δέχεται είσοδο απ' όλα τα είδη των αισθήσεων, όπως ακοή, όραση, όσφρηση, γεύση, σωματισθησία και σπλαγγικές αισθήσεις, ενώ οι έξοδοί της φανερώνουν ότι μπορεί να συντονίζει ένα πολύ μεγάλο εύρος συμπεριφορικών επιδράσεων. Συνδέεται με ανώτερες εγκεφαλικές περιοχές επεξεργασίας της πληροφορίας, όπως είναι ο προμετωπιαίος φλοιός, ο ιππόκαμπος και ο περιρινικός φλοιός. Γενικά, η αμυγδαλή προβάλλει σε ένα ευρύ φάσμα άλλων περιοχών του κεντρικού νευρικού συστήματος, εκ των οποίων σημαντικές για την έκφραση της φοβικής συμπεριφοράς είναι το εγκεφαλικό στέλεχος, περιοχές του οποίου είναι υπεύθυνες για την εκδήλωση των αμυντικών συμπεριφορικών αποκρίσεων, όπως η καθήλωση, και την προσαρμοστική αλλαγή φυσιολογικών παραμέτρων της ομοιοστασίας, μέσω τροποποίησης της δραστηριότητας του αυτόνομου νευρικού συστήματος και του συστήματος έκλυσης ορμονών του στρες. Η κύρια έξοδος της αμυγδαλής φέρεται μέσω του κεντρικού πυρήνα προς τον υποθάλαμο και περιοχές του εγκεφαλικού στελέχους υπεύθυνες για τις αποκρίσεις του αυτόνομου, τις ορμονικές και αμυντικές αποκρίσεις. Σημαντικές είναι και οι συνδέσεις της με το ραβδωτό σώμα. Η πυκνή νεύρωση των αμυγδαλικών πυρήνων με περιοχές φλοιού που επεξεργάζονται απλή αισθητική πληροφορία, με συνειρμικές φλοιϊκές περιοχές που ολοκληρώνουν πολυποικίλη πληροφορία καθώς και με υποφλοιϊκές δομές, υποδεικνύει σε γενικές γραμμές την ιδέα ότι η αμυγδαλή εμπλέκεται σε ορισμένες πτυχές επεξεργασίας αισθητικής και περισσότερο ολοκληρωμένης πληροφορίας, λειτουργώντας ως κεντρικός επεξεργαστής.

#### 5.2.1 Εσωτερική Οργάνωση και Ροή της Πληροφορίας

Οι πιο σημαντικοί πυρήνες της αμυγδαλής για τις αναλυόμενες στο κεφάλαιο αυτό λειτουργίες είναι το σύμπλεγμα των έξω και βασικών πυρήνων καθώς και ο κεντρικός αμυγδαλικός πυρήνας. Το έξω-βασικό τμήμα

της αμυγδαλής μπορεί να διακριθεί στις ομάδες του έξω πυρήνα, του βασικού πυρήνα και του έσω-βασικού, ενώ ο κεντρικός αμυγδαλικός πυρήνας διακρίνεται σε έξω και έσω τμήματα (βλ. Εικόνα 5.1).

Ο κάθε υποπυρήνας της αμυγδαλής έχει ξεχωριστή εσωτερική οργάνωση, νευροδιαβιβαστές και συνδέσεις με άλλες δομές. Γενικά, οι συνδέσεις των δύο ομάδων πυρήνων της αμυγδαλής θα μπορούσαν να υποδηλώνουν ότι οι έσω κεντρικοί πυρήνες εμπλέκονται σε λειτουργίες του αυτόνομου νευρικού συστήματος (αφού συνδέονται κυρίως με τον οσφρητικό βολβό, τον υποθάλαμο και τους σπλαγχνικούς πυρήνες του εγκεφαλικού στελέχους), ενώ ο έξω βασικός πυρήνας (που συνδέεται κυρίως με τον θάλαμο και προμετωπιαίο φλοιό) σχετίζεται περισσότερο με τις ενσυνείδητες λειτουργίες, στις οποίες εμπλέκονται οι μετωπιαίοι και κροταφικοί λοβοί. Σε γενικές γραμμές, η πληροφορία διατρέχει την αμυγδαλή εισερχόμενη σε έναν πυρήνα και εξερχόμενη από άλλον. Η ροή πληροφορίας στην αμυγδαλή θα μπορούσε να συνοψιστεί ως εξής (Janak & Tye, 2015): πληροφορία από το εξωτερικό περιβάλλον προερχόμενη από τον θάλαμο και τις αισθητικές περιοχές του φλοιού εισέρχεται στην αμυγδαλή προβάλλοντας ισχυρά στον έξω αμυγδαλικό πυρήνα. Από τον έξω πυρήνα η πληροφορία προωθείται στον βασικό και έσω βασικό πυρήνα καθώς και στον κεντρικό πυρήνα. Από την περιοχή των έσω βασικών αμυγδαλικών πυρήνων η πληροφορία διανέμεται εκτεταμένα προς τις φλοιϊκές περιοχές, αλλά η ροή αυτή πληροφορίας από την αμυγδαλή προς τον φλοιό σε μεγάλο βαθμό ελέγχεται από τις διεγερτικές επιδράσεις ακριβώς αυτών των περιοχών προς την αμυγδαλή. Επίσης, ορισμένα στοιχεία της συνδεσμολογίας δείχνουν ότι οι αμοιβαίες συνδέσεις της αμυγδαλής με άλλες δομές μπορεί να είναι ετεροβαρείς, δηλαδή περισσότερες προς τη μία κατεύθυνση. Έτσι, σχεδόν μονόδρομες είναι οι συνδέσεις από τον έξω βασικό πυρήνα τόσο προς τον κεντρικό πυρήνα όσο και προς τον επικλινή πυρήνα και βασικό πυρήνα της τελικής ταινίας του ραβδωτού, περιοχές που θεωρείται ότι μεταφράζουν την πληροφορία από την αμυγδαλή σε συμπεριφορική έξοδο. Για περισσότερα καθώς και πρόσφατα στοιχεία γύρω από την ανατομία και φυσιολογία της αμυγδαλής βλ. (Dunbarci & Pare, 2014).



**Εικόνα 5.1** Αδρό σχήμα εισόδων στην αμυγδαλή, εσωτερικών συνδέσεων μεταξύ των πυρήνων της και επιδράσεις των εξόδων της.

### 5.3 Λειτουργικοί Ρόλοι

Γενικά, είναι καλά εδραιωμένη η αντίληψη της εμπλοκής της αμυγδαλής στις λειτουργίες της συγκίνησης και της κινητοποίησης του οργανισμού σε σχέση με συγκεκριμένα ερεθίσματα του περιβάλλοντος, ενώ έχει επίσης αναδειχτεί και ο εξαιρετικά σημαντικός της ρόλος στις διεργασίες της μνημονικής παγίωσης. Οι συνδέσεις της αμυγδαλής υποδηλώνουν ότι η περιοχή αυτή του εγκεφάλου αποτελεί τη διεπαφή μεταξύ των αισθητικο-αντιληπτικών συστημάτων και των δομών του μεσεγκεφάλου, όπως είναι ο πλάγιος υποθάλαμος

και η κεντρική φαιά ουσία του μεσεγκεφάλου. Ο έξω βασικός πυρήνας θεωρείται ότι συμμετέχει στη σύνδεση μεταξύ ερεθίσματος και αξίας, ενώ ο κεντρικός πυρήνας φαίνεται να εμπλέκεται σε ένα σύστημα μέσω του οποίου εκφράζεται η συγκινησιακή κατάσταση του οργανισμού επηρεάζοντας το αυτόνομο νευρικό σύστημα. Έτσι, το πρώτο δίκτυο επηρεάζει τη συνειδητή εκούσια συμπεριφορά, ενώ το δεύτερο συμμετέχει στην αυτόματη συγκινησιακή αντίδραση, και θα μπορούσαν να παραλληλιστούν με τη διαφορά μεταξύ των ευέλικτων δηλωτικών συστημάτων και των πιο άκαμπτων και στερεότυπων συμπεριφορών, όπως είναι οι συνήθειες.

### 5.3.1 Ιστορικά Στοιχεία

Οι παραδοσιακά πιο γνωστές ενδείξεις για την εμπλοκή της αμυγδαλής στη συμπεριφορά προέρχονται από τα πειράματα των Klüver & Bucy το 1938 σε πιθήκους, οι οποίοι παρατήρησαν και περιέγραψαν τις συνέπειες πειραματικών καταστροφών των πυρήνων της αμυγδαλής επί της συμπεριφοράς των ζώων, τα οποία καθίσταντο ουσιαστικά άφοβα. Συνοπτικά, η κατάσταση αυτή αποδίδεται ως σύνδρομο Klüver & Bucy του οποίου το προεξάρχον χαρακτηριστικό είναι η μείωση της απόκρισης των ζώων σε συγκινησιακά ερεθίσματα, μια κατάσταση που συνοπτικά περιγράφεται ως συγκινησιακή τύφλωση. Βέβαια, προηγούμενες παρατηρήσεις των Brown & Schafer (1888) είχαν δώσει την εντύπωση ότι τέτοιες βλάβες οδηγούσαν σε ένα είδος «ανόητης» συμπεριφοράς. Πιο πρόσφατα, είχε αναγνωριστεί ότι η αμυγδαλή δεν περιορίζεται στο να αντιπροσωπεύει ερεθίσματα που σηματοδοτούν φόβο, αλλά υπεισέρχεται και σε συμπεριφορές που απαιτούν αναγνώριση, αξιολόγηση της θετικής έκβασης που μπορεί να έχει μια κατάσταση και περιγράφεται ως *ανταμοιβή* (Everitt, Cadogan, & Robbins, 1989· Weiskrantz, 1956). Η χειρουργική αφαίρεση της αμυγδαλής σε πιθήκους, οδηγεί σε μια κατάσταση στην οποία τα ζώα δεν εκδηλώνουν αποκρίσεις σε μη αναμενόμενα έντονα ερεθίσματα, όπως είναι ξαφνικοί κρότοι ή σε οπτικά ερεθίσματα, τα οποία συνήθως επάγουν αύξηση του καρδιακού και αναπνευστικού ρυθμού. Επίσης, εκδηλώνουν μειωμένη επιλεκτικότητα στην πρόσληψη τροφών και μειωμένη ευαισθησία στην αποστέρηση τροφής (που φυσιολογικά προκαλεί έντονο αίσθημα πείνας). Παρόμοιες συνέπειες έχουν παρατηρηθεί και σε άλλα ζώα, περιλαμβανομένων του επίμου και του ανθρώπου. Για παράδειγμα, χαρακτηριστικές συμπεριφορικές εκφράσεις της αφαίρεσης της αμυγδαλής είχαν παρατηρηθεί στον αμνησιακό ασθενή H.M., ο οποίος είχε υποστεί αφαίρεση μεγάλου τμήματος της έσω μοίρας του κροταφικού λοβού, περιλαμβανομένης ολόκληρης της αμυγδαλής (βλ. κεφ. «Αμνησία»). Συγκεκριμένα, ο H.M. παρουσίασε μειωμένη αποκριτικότητα στον πόνο και μειωμένη ευαισθησία στην πείνα. Δεν ήταν σε θέση να αξιολογήσει τον επώδυνο ερεθισμό και να τον διακρίνει από έναν ανώδυνο, όπως για παράδειγμα να χαρακτηρίσει ένα έντονο θερμικό ερέθισμα (που φυσιολογικά προκαλεί πόνο) ως επώδυνο. Επίσης, είτε είχε ολοκληρώσει ένα γεύμα είτε δεν το είχε καν αρχίσει, αξιολογούσε την πείνα του με παρόμοιο τρόπο. Τα συμπεριφορικά αυτά στοιχεία δεν οφείλονταν στη μνημονική βλάβη από την οποία υπέφερε ο H.M., αφού δεν εμφανίζονταν σε άλλους ασθενείς με παρόμοια αμνησία, οι οποίοι όμως δεν είχαν βλάβη στην αμυγδαλή. Ως ένα γενικό συμπέρασμα από τις παρατηρήσεις αυτές θεωρείται ότι η αφαίρεση της αμυγδαλής συνεπάγονταν μειωμένη ικανότητα πρόσβασης στην πληροφορία που σχετίζεται με την εσωτερική κατάσταση του οργανισμού (Eichenbaum, 2012). Επίσης, ανατομικές, φυσιολογικές και συμπεριφορικές μελέτες έχουν πρόσφατα υποδείξει με κατηγορηματικό τρόπο την εμπλοκή της αμυγδαλής στη συγκινησιακή έκφραση και τη συγκινησιακή μνήμη. Έχει δηλαδή αποδειχτεί ότι η αμυγδαλή είναι ένα βασικό εγκεφαλικό σύστημα υπεύθυνο για την ολοκλήρωση ή τη δημιουργία συνειρμών στο πλαίσιο ελέγχου των συγκινησιακών αποκρίσεων (Bechara et al., 1995· LeDoux & Doyere, 2011).

### 5.3.2 Συγκίνηση και Κινητοποίηση

Με τις μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί κατά τις τελευταίες δεκαετίες έχει αποδειχτεί η σημαντική εμπλοκή της αμυγδαλής στη συμπεριφορά που σχετίζεται με τη συγκίνηση και είναι γεγονός ότι η σύγχρονη έρευνα της μελέτης των εγκεφαλικών συστημάτων που εμπλέκονται στη συγκινησιακή μνήμη εστιάζονται στη δομή της αμυγδαλής. Η αμυγδαλή εμπλέκεται σε έμφυτες, εγγενείς, ενστικτώδεις συμπεριφορές αντιδράσεις φόβου. Αυτό επιτυγχάνεται με το να έχει πρόσβαση στα δίκτυα αναπαραστάσεων πραγμάτων και καταστάσεων που φυλογενετικά έχει αποδειχτεί ότι είναι επικίνδυνα. Έτσι, η περισσότερο μελετημένη περίπτωση συγκίνησης, στην οποία εμπλέκεται με βασικό τρόπο η αμυγδαλή, είναι αυτή που σχετίζεται με καταστάσεις που προκαλούν φόβο και η σχέση αυτή έχει μελετηθεί εκτεταμένα (LeDoux, 1998). Στη μελέτη του ρόλου της αμυγδαλής στο σύστημα του φόβου το πιο χρησιμοποιημένο ίσως πειραματικό παράδειγμα είναι αυτό της εξαρτημένης εκμάθησης φόβου, ένα είδος μη δηλωτικής μάθησης και μνήμης, το οποίο περιγράφεται αναλυτικά στο ομώνυμο κεφάλαιο («Εκμάθηση και Απαλοιφή Φόβου»). Έτσι, βλάβες στην αμυγδαλή εμποδίζουν την εκμάθηση νέων

εξαρτημένων αποκρίσεων ή έκφραση προϋπαρχουσών, αλλά δεν μεταβάλλουν τις αποκρίσεις του αυτόνομου νευρικού συστήματος σε απεχθή ερεθίσματα που οργανώνονται από τον υποθάλαμο.

Μια παρεμφερής και πολύ ενδιαφέρουσα λειτουργία της αμυγδαλής που έχει πρόσφατα αναδειχτεί και μελετηθεί κυρίως στον άνθρωπο, είναι η επεξεργασία και ανάλυση της συγκινησιακής πληροφορίας που δέχεται ένα άτομο. Πειραματικά, αυτή η λειτουργία έχει μελετηθεί χρησιμοποιώντας κυρίως τη μέθοδο των αποκρίσεων του υποκειμένου σε εικόνες άλλων προσώπων με συγκινησιακά διαφορετικές εκφράσεις. Έτσι, άτομα με αμφοτερόπλευρη βλάβη της αμυγδαλής παρουσιάζουν ανικανότητα αναγνώρισης, ταυτοποίησης των συγκινησιακών εκφράσεων του προσώπου άλλων ανθρώπων. Είναι ιδιαίτερος χαρακτηριστικό δε ότι σε ένα σπάνιο σύνδρομο, στο οποίο υφίσταται επιλεκτική ασβεστοποίηση της αμυγδαλής, και όχι των γύρω εγκεφαλικών περιοχών, υφίσταται μια εξειδικευμένη αδυναμία αναγνώρισης των εκφράσεων φόβου σε άλλα πρόσωπα, όπως και των σχετιζόμενων με αυτές εκφράσεων έκπληξης και θυμού, αλλά και αδυναμία αναγνώρισης ομοιοτήτων μεταξύ συγκινήσεων που εκφράζουν άλλα άτομα (Markowitsch & Staniloiu, 2011· Siebert, Markowitsch, & Bartel, 2003). Είναι ενδιαφέρον ότι σε αυτές τις περιπτώσεις ο ασθενής αναγνωρίζει ότι υφίστανται συγκινησιακές εκφράσεις, αλλά δεν μπορεί να τις ταυτοποιήσει. Νευροβιολογικά, η πειραματική μέθοδος τόσο της καταγραφής της δραστηριότητας μεμονωμένων νευρώνων όσο και αυτή της λειτουργικής νευροαπεικόνισης δείχνουν ότι υφίσταται αυξημένη δραστηριότητα στην αμυγδαλή ως απόκριση στις εκφράσεις φόβου.

Φαίνεται ότι η αμυγδαλή εμπλέκεται στην επεξεργασία τόσο αρνητικών όσο και θετικών συγκινήσεων, διαδραματίζοντας έναν σημαντικό ρόλο στην αξιολόγηση των ερεθισμάτων. Αξιολογεί, δηλαδή, τις σχέσεις μεταξύ ερεθίσματος και αξίας του ερεθίσματος (για τον οργανισμό). Έτσι, πειράματα σε πιθήκους έχουν δείξει ότι η αμυγδαλή συμμετέχει στις μορφές μάθησης που σχετίζονται με συμπεριφορές «ορεκτικές» ή «ανταμοιβής», συμπεριφορές δηλαδή των οποίων η έκβαση είναι θετική (π.χ. ανταμείβονται με δυνατότητα πρόσβασης σε τροφή, νερό ή σεξ), και αποτελούν συμπεριφορές προσέγγισης αντί απομάκρυνσης, εκτός από το να συμμετέχει σε επεξεργασία συγκινησιακών καταστάσεων που συνοδεύουν τις καταστάσεις φόβου όπου η έκβαση είναι απεχθής ή συνίσταται σε «τιμωρία». Για παράδειγμα, στην περίπτωση της θρέψης, η τροφή για ένα πεινασμένο άτομο αποτελεί *θετικό ενισχυτή* για τη συμπεριφορά κινητοποίησης προς λήψη της τροφής, μέχρι όμως του σημείου κορεσμού, οπότε και υφίσταται το λεγόμενο φαινόμενο υποτίμησης ενισχυτή που ισχύει, βέβαια, για συγκεκριμένο ερέθισμα. Πίθηκοι στους οποίους είχε αφαιρεθεί η αμυγδαλή, δεν παρουσίαζαν αυτό το φαινόμενο (Malkova, Gaffan, & Murray, 1997), περίπου όπως είχε παρατηρηθεί και στην περίπτωση του ασθενούς H.M. Οι παρατηρήσεις στηρίζουν την ιδέα ότι η αμυγδαλή παίζει σημαντικό ρόλο στη σύνδεση μεταξύ ερεθισμάτων και τη σχετική αξία τους για τον οργανισμό. Είναι χαρακτηριστικό ότι η αξιολόγηση της τρέχουσας κατάστασης από την αμυγδαλή πραγματοποιείται (δηλαδή οι νευρώνες της ενεργοποιούνται) πριν από οποιαδήποτε συνειδητή νοητική υπολογισμό και εκτίμηση της κατάστασης. Καταστροφή της αμυγδαλής αμφοτερόπλευρα προκαλεί μειωμένη ικανότητα μάθησης συνειρμών μεταξύ ερεθισμάτων (οπτικών ή άλλων) μεταξύ των οποίων ένα κύριο ερέθισμα συνίσταται είτε σε ανταμοιβή είτε σε τιμωρία (και το οποίο δεν υπόκειται σε μάθηση). Δηλαδή, τα πειραματόζωα με βλάβη στην αμυγδαλή παρουσιάζουν αδυναμία να συνδυάσουν ένα ερέθισμα (π.χ. την εικόνα ενός αντικειμένου) με το κατά πόσο αυτό προκαλεί ανταμοιβή (θετική έκβαση) ή είναι δυνάμει επικίνδυνο (άρα συνδέεται με αρνητική έκβαση, τιμωρία). Τέτοιες παρατηρήσεις υποδεικνύουν τον σημαντικό ρόλο της αμυγδαλής στο εγκεφαλικό σύστημα που εμπλέκεται στην ανάλυση της συγκινησιακής πληροφορίας. Για εκτενείς συζητήσεις επί του θέματος βλ. πρόσφατες ανασκοπήσεις (Janak & Tye, 2015· Murray, 2007· Stamatakis et al., 2014) και (Rolls, 2014).

Έχει λοιπόν υποστηριχτεί (Ono, Nishijo, & Uwano, 1995) ότι η αμυγδαλή μπορεί να λειτουργεί ως ένας μνημονικός νευρωνικός χώρος, ο οποίος κωδικοποιεί και συγκρατεί τις συνδέσεις, τους συνειρμούς μεταξύ αρχικώς ουδέτερων από άποψη κινητοποίησης ερεθισμάτων του περιβάλλοντος (τα οποία μέσω της μάθησης θα καταστούν εξαρτημένα και τα οποία αντιπροσωπεύουν τις νύξεις για τη μνημονική ανάκτηση) και σημαντικών από άποψη πάλι κινητοποίησης, εκβάσεων των καταστάσεων που τα ερεθίσματα σηματοδοτούν, όπως για παράδειγμα φόβος, τροφή ή σεξ. Αυτή η ιδέα στηρίζεται στη συνδεσμολογία της αμυγδαλής, η οποία δέχεται συγκλίνουσα πολλαπλά επεξεργασμένη αισθητική πληροφορία (που είναι το εξαρτημένο ερέθισμα) από τις αισθητικές περιοχές του εγκεφαλικού φλοιού και πιο πρωτογενή πληροφορία από τις σπλαγχνικές, γευστικές ή άλλες προσαγωγούς οδούς οι οποίες αντιπροσωπεύουν την έκβαση της κατάστασης (το μη εξαρτημένο ερέθισμα). Έτσι, η αμυγδαλή εμπλέκεται στη ρύθμιση της συμπεριφοράς κινητοποίησης, μέσω αλληλεπιδράσεων με τον εγκεφαλικό φλοιό και το ραβδωτό σώμα (Burns, Robbins, & Everitt, 1993· Cador, Robbins, & Everitt, 1989). Αυτές και άλλες παρατηρήσεις προσφέρουν ισχυρές ενδείξεις οι οποίες υποδεικνύουν τη σημαντική εμπλοκή της αμυγδαλής σε συμπεριφορές κινητοποίησης και σε αντίστοιχες διεργασίες εκμάθησης της *αξίας* συγκεκριμένων ερεθισμάτων με την ικανότητα ταχείας «ενημέρωσης» (δηλαδή επαναξιολόγησης) της τρέχουσας αξίας των ερεθισμάτων σύμφωνα με τις (τρέχουσες) αισθητικές τους ιδιότητες. Σημαντικό ρόλο σ'

αυτές τις λειτουργίες φαίνεται να παίζει ο έξω βασικός πυρήνας. Οι ρόλοι αυτοί της αμυγδαλής σε μαθησιακές διεργασίες συγκινησιακά σημαντικών καταστάσεων και την επεξεργασία της αξίας (θετικής ή αρνητικής) των ερεθισμάτων υποδεικνύουν τον ενδεχόμενο σημαντικό ρόλο που μπορεί να παίζει η αμυγδαλή στην κοινωνική συμπεριφορά (Machado et al., 2008). Η σημαντικότητα κατανόησης των λειτουργικών ρόλων της αμυγδαλής καθίσταται ιδιαίτερα φανερή από την εμπλοκή της εγκεφαλικής αυτής περιοχής σε καταστάσεις, όπως είναι το στρες, οι διαταραχές άγχους, ο εθισμός σε ουσίες και ο αυτισμός (Belujon & Grace, 2011· Koob, 2009· Roozendaal, McEwen, & Chattarji, 2009· Zalla & Sperduti, 2013).

Συνοψίζοντας, φαίνεται ότι η αμυγδαλή παίζει κεντρικό ρόλο στην εκμάθηση συνειρμών μεταξύ ερεθισμάτων και της συγκινησιακής του αξίας (με άλλα λόγια κατά πόσο ένα ερέθισμα είναι θετικό ή αρνητικό για τον οργανισμό), και έτσι μπορεί να αξιολογεί τη σημασία της τρέχουσας κατάστασης και να οργανώνει τις κατάλληλες σπλαγγικές αποκρίσεις και τις ανάλογες συμπεριφορές κινητοποίησης (προσέγγισης ή απομάκρυνσης).

### 5.3.3 Τροποποίηση Μνήμης - Παγίωση

Αποτελεί καθολική εμπειρία ότι ένας από τους πιο αποτελεσματικούς τρόπους δημιουργίας μακρόχρονων και ισχυρών μνημών είναι η «διεγερτικότητα», το ενδιαφέρον του περιεχομένου τους, και αυτό είναι κάτι το οποίο νευρωνικά καθορίζεται και ρυθμίζεται μέσω των καλούμενων συστημάτων τροποποίησης. Γενικά, τροποποίηση της μνήμης είναι οι διεργασίες που είτε διευκολύνουν είτε δυσχεραίνουν τη σταθεροποίηση και παγίωση της μνήμης (βλ. «Παγίωση»), και πραγματοποιούνται με τη δράση ορμονών και την πολύ σημαντική εμπλοκή της αμυγδαλής (McGaugh, 2000). Τα συστήματα που εμπλέκονται τροποποιητικά στις μνημονικές διεργασίες θεωρείται ότι ουσιαστικά ρυθμίζουν τις κυτταρικές διεργασίες που οδηγούν σε συναπτική πλαστικότητα στα νευρωνικά δίκτυα που συγκρατούν την πληροφορία και γενικά δεν συμμετέχουν τα ίδια ως υπόβαθρο για την αποθήκευση της μνήμης. Επίσης, θεωρείται ότι οι τροποποιητικοί παράγοντες της μνήμης δρουν για μία σχετικά σύντομη χρονική περίοδο που περιορίζεται στο διάστημα αμέσως μετά τη βιωματική εμπειρία κατά την οποία προσλήφθηκε η πληροφορία και κατά την οποία υφίσταται η λεγόμενη παγίωση του μνημονικού αποτυπώματος, επιδρώντας έτσι στις πολύ πρόσφατες μνήμες. Επίσης, τα συστήματα μνημονικής τροποποίησης μπορούν να συμμετέχουν στη διεργασία ανάκτησης της μνήμης.

Οι πειραματικές βάσεις για την ανάπτυξη της ιδέας της μνημονικής παγίωσης και την περαιτέρω μελέτη της τέθηκαν από τον James McGaugh και τους συνεργάτες του με την παρατήρηση ότι οι μαθησιακές επιδόσεις των πειραματόζων που ο Karl Lashley (1917, βλ. «Μνημονικό Αποτύπωμα») μελετούσε βελτιώνονταν, όταν τους εισήγαγε χαμηλές δόσεις στρυχνίνης, η οποία έχει διεγερτική δράση (McGaugh, 1973). Ο McGaugh παρατήρησε ότι έγχυση της ουσίας αμέσως μετά, αλλά όχι πριν, την εκπαίδευση των πειραματόζων σε μία δοκιμασία βελτίωνε την επίδοσή τους και ενίσχυε τη μνήμη τους, οδηγώντας ακριβώς στο συμπέρασμα ότι υπάρχει ένα συγκεκριμένο και σύντομο χρονικό διάστημα, το οποίο ακολουθεί αμέσως μετά την εμπειρία η οποία οδηγεί στη δημιουργία ενός (πρωτογενούς) μνημονικού αποτυπώματος, μιας μνήμης, κατά το οποίο διάστημα το μνημονικό αποτύπωμα είναι δυνατόν να τροποποιηθεί. Έτσι, κατά τη δεκαετία του '70 άρχισε να γίνεται αντιληπτός ένας διαχωρισμός μεταξύ των συστημάτων που αποτελούν το υπόβαθρο «αποθήκευσης» της μνήμης και εκείνων τα οποία μπορούν να επενεργήσουν τροποποιητικά στη δημιουργία της μνήμης (Gold & McGaugh, 1975). Σταδιακά η ιδέα αυτή έγινε γενικά αποδεκτή και επικράτησε, συνδεδεμένη στενά με την έννοια της μνημονικής παγίωσης (McGaugh, McIntyre, & Power, 2002). Είναι πλέον σαφές ότι η αμυγδαλή παίζει σημαντικό τροποποιητικό ρόλο στις μνημονικές διεργασίες και κυρίως στις διεργασίες μνημονικής παγίωσης (Hermans et al., 2014· McGaugh, 2004· Pare, 2003· Power, Vazdarjanova, & McGaugh, 2003). Όπως αναφέρθηκε, διαφορετικοί υποπυρήνες της αμυγδαλής συμβάλλουν στις διαφορετικές πτυχές της συγκινησιακής συμπεριφοράς, αλλά ο ρόλος της αμυγδαλής στη ρύθμιση της μνημονικής παγίωσης φαίνεται να περνά κυρίως μέσω του έξω βασικού αμυγδαλικού πυρήνα (LaLumiere, Nawar, & McGaugh, 2005· McGaugh, 2000· McIntyre, McGaugh, & Williams, 2012· Pare, 2003).

Οι διεργασίες που οδηγούν στην παγίωση της μνήμης, όπως για παράδειγμα η πρωτεϊνοσύνθεση (βλ. «Παγίωση»), αποτελούν στόχους τροποποιητικών καταστάσεων και παραγόντων, όπως είναι το επίπεδο της εγρήγορης και διάφορες ενδογενείς ουσίες (νευροτροποποιητές και νευροδιαβιβαστές). Οι κάτωθι ανασκοπήσεις (Cahill & McGaugh, 1996· Campolongo et al., 2009· Dalmaz, Introini-Collison, & McGaugh, 1993· Finsterwald & Alberini, 2014· Izquierdo & McGaugh, 2000· McGaugh, 2000· McGaugh & Roozendaal, 2009· Morena & Campolongo, 2014· Power et al., 2003· Roozendaal & McGaugh, 2011), αποτελούν παραδείγματα της συνεχώς αυξανόμενης βιβλιογραφίας περί των ενδογενών μηχανισμών μνημονικής τροποποίησης. Επίσης, ένα μεγάλο εύρος εξωγενών φυσικών ή άλλων ουσιών έχει δείξει ότι μπορούν να παρεμβαίνουν στις μνημο-

νικές διεργασίες και να τις τροποποιούν (βλ. για παράδειγμα στο κεφ. «Ενισχυτικά Μνήμης»).

Πιο κάτω παρατίθεται μία συνοπτική περιγραφή ενός γενικού μηχανιστικού σχήματος, το οποίο βέβαια περιέχει και ορισμένες παραδοχές, μέσω του οποίου η αμυγδαλή τροποποιεί τη μνήμη. Σύμφωνα μ' αυτή τη θεώρηση, η βιωματική εμπειρία επάγει τη δημιουργία αναπαραστάσεων σε εγκεφαλικά νευρωνικά δίκτυα, τα οποία και θα αποθηκεύσουν το περιεχόμενο της εμπειρίας. Επίσης, όταν η εμπειρία περιέχει στοιχεία που προκαλούν φυσιολογικά αυξημένη διέγερση, έντονο ενδιαφέρον, όπως είναι συμβάντα με έντονο συγκινησιακό, στρεσογόνο για παράδειγμα περιεχόμενο (π.χ. ο φόβος που προκαλείται σε ένα παρ' ολίγο ατύχημα) ή και νεωτερικά ερεθίσματα (π.χ. όταν σε μία εκδρομή στη φύση βλέπουμε για πρώτη φορά ένα νέο είδος ζώου), ενεργοποιούνται επίσης τα επινεφρίδια (ο μυελός των επινεφριδίων) και εκκρίνουν εντός της κυκλοφορίας αδρεναλίνη, μια ορμόνη που σε γενικές γραμμές κινητοποιεί τον οργανισμό για την αντιμετώπιση της τρέχουσας κατάστασης. Η αδρεναλίνη, στη συνέχεια, δεσμεύεται και ενεργοποιεί τους αντίστοιχους υποδοχείς της πάνω στο πνευμονογαστρικό κρανιακό νεύρο, το οποίο συνδέεται με τον πυρήνα της μονήρους δεσμίδας στο εγκεφαλικό στέλεχος, νευρώνες του οποίου προβάλλουν στην αμυγδαλή και συνάπτονται με νευρώνες του έξω βασικού αμυγδαλικού πυρήνα ενεργοποιώντας τους, χρησιμοποιώντας τον νευροδιαβιβαστή νοραδρεναλίνη, μιας συγγενικής ουσίας με την αδρεναλίνη. Έτσι, η αδρεναλίνη δρα άμεσα προετοιμάζοντας τον οργανισμό για επερχόμενη αλλαγή συμπεριφοράς και έμμεσα ειδοποιεί τον εγκέφαλο για την ύπαρξη ενός διεγερτικού συμβάντος. Οι πρώτες ενδείξεις για τον ενισχυτικό ρόλο της αδρεναλίνης στη μνήμη αφορούσαν παρατηρήσεις της ενίσχυσης της εκμάθησης μιας συμπεριφοράς αποφυγής (ενός ηλεκτρικού ερεθισμού σε ένα πειραματικό πρωτόκολλο εκμάθησης φόβου) σε πειραματόζωα στα οποία είχε γίνει έγχυση αδρεναλίνης λίγο μετά την επίδοση ενός ήπιου ηλεκτρικού ερεθισμού που προκαλούσε ήπια μόνο διέγερση στο ζώο και από μόνος του δεν προκαλούσε εκμάθηση φόβου (Gold & Van Buskirk, 1975· Gold, van Buskirk, & McGaugh, 1975). Η φφφγγφφH δόση της αδρεναλίνης μιμούνταν την αύξηση της ενδογενούς αδρεναλίνης που συμβαίνει με πιο έντονο ερεθισμό, ενώ το μαθησιακό αποτέλεσμα ήταν χρονοεξαρτώμενο και πιο έντονο, όταν η ορμόνη εκχεόταν εντός ενός ή λίγων λεπτών μετά το ήπιο ερέθισμα. Το εντυπωσιακό είναι ότι η εκμάθηση με τη συμβολή της αδρεναλίνης πραγματοποιήθηκε με μόνον μία πειραματική δοκιμασία (εφαρμογή του πρωτοκόλλου), κάτι που συμβαίνει και στη φυσική κατάσταση, αφού τα γεγονότα της ζωής συμβαίνουν άπαξ. Είναι επίσης εντυπωσιακό ότι, για να απελευθερωθεί νοραδρεναλίνη στην αμυγδαλή με φυσικό τρόπο, και όχι με πειραματική έγχυση αδρεναλίνης), απαιτείται (στο συγκεκριμένο παράδειγμα) η ύπαρξη τόσο του ηλεκτρικού ερεθισμού όσο και η έκφραση συμπεριφοράς εξερεύνησης του περιβάλλοντος από το ζώο. Εκτός της αδρεναλίνης, ως απάντηση σε έντονα διεγερτικά ερεθίσματα, τα επινεφρίδια (ο φλοιός των επινεφριδίων) απελευθερώνουν στην κυκλοφορία τη γλυκοκορτικοειδή ορμόνη κορτικοστερόνη (στον επίμυ, και κορτιζόλη στον άνθρωπο) που μπορεί να δράσει τόσο στην αμυγδαλή όσο και σε άλλες περιοχές που αντιπροσωπεύουν τη βιωματική εμπειρία, όπως είναι ο ιππόκαμπος. Η συνδυασμένη δράση των δύο ουσιών, νοραδρεναλίνης και κορτικοστερόνης στον εγκέφαλο είναι που θα οδηγήσει τελικά στην ενίσχυση της μνήμης του συγκεκριμένου βιώματος. Επίσης, ο ιππόκαμπος δέχεται νοραδρενεργική νεύρωση από την περιοχή του υπομέλανα τόπου. Είναι πιθανό η σύγκλιση των εισόδων από αμυγδαλή και υπομέλανα τόπο στον ιππόκαμπο να προάγει τις κυτταρικές διεργασίες που περιλαμβάνουν διακίνηση υποδοχέων στη μετασυναπτική περιοχή, επαγωγή γονιδιακής έκφρασης και πρωτεϊνοσύνθεση (Hu et al., 2007· Krugers & Hoogenraad, 2009· Krugers, Hoogenraad, & Groc, 2010· McReynolds, Anderson, Donowho, & McIntyre, 2014). Είναι μάλλον σαφές ότι η ενδυνάμωση της μνήμης (μέσω ενδυνάμωση της μνημονικής παγίωσης) των γεγονότων που προκάλεσαν χαρακτηριστική διέγερση, έντονο ενδιαφέρον, έχει προσαρμοστικό ρόλο, αφού τα συμβάντα αυτά πρέπει να είναι ιδιαίτερω σημαντικά για τον οργανισμό, οπότε είναι σκόπιμο να διασφαλίσει τη μακρόχρονη συγκράτησή τους.

Συνοψίζοντας, συγκινησιακά έντονες βιωματικές εμπειρίες προκαλούν την έκλυση ορμονών και ενεργοποίηση εγκεφαλικών δομών, συμπεριλαμβανομένων της αμυγδαλής και του ιππόκαμπου. Ενεργοποίηση της αμυγδαλής και των συνδέσεών της με τις περιοχές αναπαραστάσεως της βιωματικής εμπειρίας σε συνδυασμό με νευροδιαβιβαστικές και ορμονικές δράσεις στις εμπλεκόμενες περιοχές συνεπάγεται ενδυνάμωση της μνημονικής παγίωσης της εμπειρίας (Krugers & Hoogenraad, 2009· Krugers et al., 2010· McIntyre et al., 2012).

## Βιβλιογραφικές Αναφορές

- Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H., Adolphs, R., Rockland, C., & Damasio, A. R. (1995). Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, *269*(5227), 1115-1118.
- Belujon, P., & Grace, A. A. (2011). Hippocampus, amygdala, and stress: interacting systems that affect susceptibility to addiction. *Ann N Y Acad Sci*, *1216*, 114-121. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05896.x
- Brodal, P. (1998). Limbic Structures. In P. Brodal (Ed.), *Nervous System. Structure and Function* (pp. 555-581). New York, Oxford: Oxford University Press.
- Burns, L. H., Robbins, T. W., & Everitt, B. J. (1993). Differential effects of excitotoxic lesions of the basolateral amygdala, ventral subiculum and medial prefrontal cortex on responding with conditioned reinforcement and locomotor activity potentiated by intra-accumbens infusions of D-amphetamine. *Behav Brain Res*, *55*(2), 167-183.
- Cador, M., Robbins, T. W., & Everitt, B. J. (1989). Involvement of the amygdala in stimulus-reward associations: interaction with the ventral striatum. *Neuroscience*, *30*(1), 77-86.
- Cahill, L., & McGaugh, J. L. (1996). Modulation of memory storage. *Curr Opin Neurobiol*, *6*(2), 237-242.
- Campolongo, P., Roozendaal, B., Trezza, V., Hauer, D., Schelling, G., McGaugh, J. L., & Cuomo, V. (2009). Endocannabinoids in the rat basolateral amygdala enhance memory consolidation and enable glucocorticoid modulation of memory. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *106*(12), 4888-4893. doi: 10.1073/pnas.0900835106
- Dalmaz, C., Introini-Collison, I. B., & McGaugh, J. L. (1993). Noradrenergic and cholinergic interactions in the amygdala and the modulation of memory storage. *Behav Brain Res*, *58*(1-2), 167-174.
- Duvarci, S., & Pare, D. (2014). Amygdala microcircuits controlling learned fear. *Neuron*, *82*(5), 966-980. doi: 10.1016/j.neuron.2014.04.042
- Eichenbaum, H. (2012). A Brain System for Declarative Memory. In H. Eichenbaum (Ed.), *The Cognitive Neuroscience of Memory* (pp. 235-266). New York: Oxford University Press.
- Everitt, B. J., Cador, M., & Robbins, T. W. (1989). Interactions between the amygdala and ventral striatum in stimulus-reward associations: studies using a second-order schedule of sexual reinforcement. *Neuroscience*, *30*(1), 63-75.
- Finsterswald, C., & Alberini, C. M. (2014). Stress and glucocorticoid receptor-dependent mechanisms in long-term memory: from adaptive responses to psychopathologies. *Neurobiol Learn Mem*, *112*, 17-29. doi: 10.1016/j.nlm.2013.09.017
- Gold, P. E., & McGaugh, J. L. (1975). A single-trace, two-processes view of memory storage processes. In D. Deutsch & J. A. Deutsch (Eds.), *Short-term memory* (pp. 355-378). New York: Academic.
- Gold, P. E., & Van Buskirk, R. B. (1975). Facilitation of time-dependent memory processes with posttrial epinephrine injections. *Behav Biol*, *13*(2), 145-153.
- Gold, P. E., van Buskirk, R. B., & McGaugh, J. L. (1975). Effects of hormones on time-dependent memory storage processes. *Prog Brain Res*, *42*, 210-211.
- Hermans, E. J., Battaglia, F. P., Atsak, P., de Voogd, L. D., Fernandez, G., & Roozendaal, B. (2014). How the amygdala affects emotional memory by altering brain network properties. *Neurobiol Learn Mem*, *112*, 2-16. doi: 10.1016/j.nlm.2014.02.005
- Hu, H., Real, E., Takamiya, K., Kang, M. G., Ledoux, J., Huganir, R. L., & Malinow, R. (2007). Emotion enhances learning via norepinephrine regulation of AMPA-receptor trafficking. *Cell*, *131*(1), 160-173. doi: 10.1016/j.cell.2007.09.017
- Izquierdo, I., & McGaugh, J. L. (2000). Behavioural pharmacology and its contribution to the molecular basis of memory consolidation. *Behav Pharmacol*, *11*(7-8), 517-534.
- Janak, P. H., & Tye, K. M. (2015). From circuits to behaviour in the amygdala. *Nature*, *517*(7534), 284-292. doi: 10.1038/nature14188
- Koob, G. F. (2009). Brain stress systems in the amygdala and addiction. *Brain Res*, *1293*, 61-75. doi: 10.1016/j.brainres.2009.03.038
- Krugers, H. J., & Hoogenraad, C. C. (2009). Hormonal regulation of AMPA receptor trafficking and memory formation. *Front Synaptic Neurosci*, *1*, 2. doi: 10.3389/neuro.19.002.2009
- Krugers, H. J., Hoogenraad, C. C., & Groc, L. (2010). Stress hormones and AMPA receptor trafficking in synaptic plasticity and memory. *Nat Rev Neurosci*, *11*(10), 675-681. doi: 10.1038/nrn2913

- LaLumiere, R. T., Nawar, E. M., & McGaugh, J. L. (2005). Modulation of memory consolidation by the basolateral amygdala or nucleus accumbens shell requires concurrent dopamine receptor activation in both brain regions. *Learn Mem*, *12*(3), 296-301. doi: 10.1101/lm.93205
- LeDoux, J. E. (1998). *The Emotional Brain*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- LeDoux, J. E., & Doyere, V. (2011). Emotional Memory Processing: Synaptic Connectivity. In S. Nalbantian, P. M. Matthews & J. L. McClelland (Eds.), *The Memory Process. Neuroscientific and Humanistic Perspectives* (pp. 153-171). Cambridge, Massachusetts.: The MIT Press.
- Machado, C. J., Emery, N. J., Capitanio, J. P., Mason, W. A., Mendoza, S. P., & Amaral, D. G. (2008). Bilateral neurotoxic amygdala lesions in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): consistent pattern of behavior across different social contexts. *Behav Neurosci*, *122*(2), 251-266. doi: 10.1037/0735-7044.122.2.251
- Malkova, L., Gaffan, D., & Murray, E. A. (1997). Excitotoxic lesions of the amygdala fail to produce impairment in visual learning for auditory secondary reinforcement but interfere with reinforcer devaluation effects in rhesus monkeys. *J Neurosci*, *17*(15), 6011-6020.
- Markowitsch, H. J., & Staniloiu, A. (2011). Amygdala in action: relaying biological and social significance to autobiographical memory. *Neuropsychologia*, *49*(4), 718-733. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2010.10.007
- McGaugh, J. L. (1973). Drug facilitation of learning and memory. *Annu Rev Pharmacol*, *13*, 229-241. doi: 10.1146/annurev.pa.13.040173.001305
- McGaugh, J. L. (2000). Memory--a century of consolidation. *Science*, *287*(5451), 248-251.
- McGaugh, J. L. (2004). The amygdala modulates the consolidation of memories of emotionally arousing experiences. *Annu Rev Neurosci*, *27*, 1-28. doi: 10.1146/annurev.neuro.27.070203.144157
- McGaugh, J. L., McIntyre, C. K., & Power, A. E. (2002). Amygdala modulation of memory consolidation: interaction with other brain systems. *Neurobiol Learn Mem*, *78*(3), 539-552.
- McGaugh, J. L., & Roozendaal, B. (2009). Drug enhancement of memory consolidation: historical perspective and neurobiological implications. *Psychopharmacology (Berl)*, *202*(1-3), 3-14. doi: 10.1007/s00213-008-1285-6
- McIntyre, C. K., McGaugh, J. L., & Williams, C. L. (2012). Interacting brain systems modulate memory consolidation. *Neurosci Biobehav Rev*, *36*(7), 1750-1762. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.11.001
- McReynolds, J. R., Anderson, K. M., Donowho, K. M., & McIntyre, C. K. (2014). Noradrenergic actions in the basolateral complex of the amygdala modulate Arc expression in hippocampal synapses and consolidation of aversive and non-aversive memory. *Neurobiol Learn Mem*, *115*, 49-57. doi: 10.1016/j.nlm.2014.08.016
- Morena, M., & Campolongo, P. (2014). The endocannabinoid system: an emotional buffer in the modulation of memory function. *Neurobiol Learn Mem*, *112*, 30-43. doi: 10.1016/j.nlm.2013.12.010
- Murray, E. A. (2007). The amygdala, reward and emotion. *Trends Cogn Sci*, *11*(11), 489-497. doi: 10.1016/j.tics.2007.08.013
- Ono, T., Nishijo, H., & Uwano, T. (1995). Amygdala role in conditioned associative learning. *Prog Neurobiol*, *46*(4), 401-422.
- Pare, D. (2003). Role of the basolateral amygdala in memory consolidation. *Prog Neurobiol*, *70*(5), 409-420.
- Power, A. E., Vazdarjanova, A., & McGaugh, J. L. (2003). Muscarinic cholinergic influences in memory consolidation. *Neurobiol Learn Mem*, *80*(3), 178-193.
- Rolls, E. T. (2014). *Emotion and Decision-Making Explained*. Oxford: Oxford University Press.
- Roozendaal, B., McEwen, B. S., & Chattarji, S. (2009). Stress, memory and the amygdala. *Nat Rev Neurosci*, *10*(6), 423-433. doi: 10.1038/nrn2651
- Roozendaal, B., & McGaugh, J. L. (2011). Memory modulation. *Behav Neurosci*, *125*(6), 797-824. doi: 10.1037/a0026187
- Siebert, M., Markowitsch, H. J., & Bartel, P. (2003). Amygdala, affect and cognition: evidence from 10 patients with Urbach-Wiethe disease. *Brain*, *126*(Pt 12), 2627-2637. doi: 10.1093/brain/awg271
- Stamatakis, A. M., Sparta, D. R., Jennings, J. H., McElligott, Z. A., Decot, H., & Stuber, G. D. (2014). Amygdala and bed nucleus of the stria terminalis circuitry: Implications for addiction-related behaviors. *Neuropharmacology*, *76 Pt B*, 320-328. doi: 10.1016/j.neuropharm.2013.05.046
- Weiskrantz, L. (1956). Behavioral changes associated with ablation of the amygdaloid complex in monkeys. *J Comp Physiol Psychol*, *49*(4), 381-391.
- Zalla, T., & Sperduti, M. (2013). The amygdala and the relevance detection theory of autism: an evolutionary perspective. *Front Hum Neurosci*, *7*, 894. doi: 10.3389/fnhum.2013.00894