

## 情绪记忆的神经基础\*

吴润果<sup>1</sup> 罗跃嘉<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>北京师范大学认知神经科学与学习国家重点实验室, 北京 100875) (<sup>2</sup>中国科学院心理健康院重点实验室, 北京 100101)

**摘要** 情绪记忆具有强烈、持久的特点, 在记忆中具有优势地位。杏仁核是情绪记忆的关键脑区, 其外侧核被认为是情绪回路建立的中心部位。恐惧条件反射是情绪记忆, 特别是情绪回路研究的有效手段。情绪记忆的编码, 储存与提取受到杏仁核与各相关脑区共同影响, 其中激素调节在这些过程中发挥重要作用。文中结合最新的研究成果对情绪记忆的神经机制进行讨论。

**关键词** 情绪记忆, 杏仁核, 恐惧条件反射, 激素。

**分类号** B845

情绪刺激的加工在大脑中享有优先权<sup>[1]</sup>, 这种加工优势主要体现在注意的分配上, 当情绪材料在阈下呈现时人类被试在生理上也会出现相应的应激现象<sup>[2]</sup>, 这一机制保证了个体能够对情绪刺激作出又快又准的反应, 体现了生物在进化上对环境的适应。记忆一直是认知心理学所关注的重要课题, 最常用分类方法是根据内容本身是否可以被有意识的提取, 将记忆分为陈述性和非陈述性记忆。根据记忆材料是否具有情绪维度和唤醒度, 记忆又可以情绪记忆 (emotional memory) 和中性记忆 (neutral memory)。自从 Kleinsmith 和 Kaplan 在 1963 年首次报告了情绪在记忆中的优势地位后, 情绪记忆一直得到心理学界的广泛关注, 情绪与记忆之间的作用机制则成了当前研究的热点。

情绪记忆往往持久而强烈, 这也就造成一些消极的经历久久难以忘却以至于形成心理疾病, 例如创伤后应激失调 (post-traumatic stress disorder, PTSD)<sup>[3]</sup>。一些日常行为也会促进情绪记忆的巩固, 如有研究证实情绪事件后随即发生的睡眠能够特定地加深大脑对该事件的记忆<sup>[4]</sup>。是什么原因让情绪记忆能够在大脑中得到特别关照呢? 一般情景记忆的神经成像显示, 除相关感觉皮层外, 大脑中还有内侧颞叶和前额叶处于激活状态<sup>[5]</sup>, 而当情绪记忆发生时, 除上述区域外, 杏仁核 (amygdala) 也被

激活了<sup>[6]</sup>。这暗示情绪记忆的优势地位可能来自于杏仁核与内侧颞叶和前额叶等的相互作用。本文将杏仁核为中心, 结合其他相关脑区对情绪记忆发生的神经基础进行讨论。

### 1 恐惧条件反射

情绪记忆的神经基础重点在杏仁核, 其中的杏仁核回路是情绪调节的关键。鉴于目前很多关于杏仁核回路的研究都是在以恐惧条件反射为背景的基础上发展起来的, 在这里需要对恐惧条件反射的一些内容先行介绍, 以便其后的讨论。

说到条件反射, 我们一定会想到巴甫洛夫那个著名的生理学实验。然而有趣的是, 他的这种条件训练现在被广泛引入到恐惧和焦虑等情绪相关的研究中, 虽然更多的是用动物作为研究对象<sup>[7]</sup>。按照这一范式, 条件刺激一般使用中性的声音, 非条件刺激通常是轻微的电击, 经过一段时间声音与电击的搭配, 实验动物会对声音产生恐惧, 即使是没有电击的伴随, 也会发生条件反射, 生理表现为心跳加快, 血压上升等, 行为上表现为颤抖。现在, 也有不少研究将条件反射的范式运用到了人类被试中。

恐惧条件反射可以视为情绪记忆的一部分, 与人类生活中的恐惧和焦虑失调等心理疾病有密切联系<sup>[8]</sup>。当条件刺激连续多次的单独出现, 而未伴随非条件刺激时, 由条件刺激引起的条件反射会逐渐减弱, 这一过程被称为消退 (extinction)。现在众多研究目光正投向条件反射中的消退阶段, 因为心理学界认为这一研究可能为减轻如 PTSD 等情绪障碍

收稿日期: 2007-12-31

\* 国家自然科学基金项目 (30670698, 30325026), 教育部创新团队、教育部重点项目 (106025) 资助。

通讯作者: 罗跃嘉, E-mail: luoyj@bnu.edu.cn

提供思路。除此之外,恐惧条件反射也是我们研究大脑中情绪记忆相关脑区活动的重要手段,许多利用条件反射范式设计的实验为脑结构功能的研究提供了线索。例如,Bechara等<sup>[9]</sup>对脑损伤病人的研究发现,杏仁核损伤的病人不能建立起条件反射,但却能够清楚地知道条件刺激是伴随着非条件刺激这一事实;相反,海马损伤的病人能够建立起条件反射,但不能说明原因;杏仁核与海马都损伤的病人则既不能建立条件反射,又不能解释实验过程。一些动物研究<sup>[10, 11]</sup>发现,腹侧海马损伤的老鼠对非条件刺激的应激反应受到破坏,而且在条件恐惧记忆消退后,海马能够调节杏仁核对特定条件背景的冲动,这些都成为研究海马功能的证据。综合当前研究进展看来,恐惧条件反射是研究内隐性情緒记忆神经机制的一个行之有效的办法。

## 2 杏仁核与情绪回路

早在1956年,Weiskrantz在实验中破坏猴子大脑中的双侧杏仁核,引起了实验动物表现出一系列综合症状,包括口动,情绪消沉,反常的饮食行为以及高冒险倾向。同年,Rosvold等人在另一个实验中发现被去掉杏仁核的猴子的社会行为发生了永久性改变,并通常伴随社会地位的降低。动物实验的研究结果暗示杏仁核在情绪处理中发挥重要作用。随后的一系列人类大脑成像研究显示当情绪性刺激发生时,杏仁核处于激活状态<sup>[12]</sup>。1995年,Cahill和他的同事<sup>[13]</sup>发现一个杏仁核损伤的病人对情绪故事的记忆并没有得到加强。他们随后的PET研究<sup>[14]</sup>发现右侧杏仁核中葡萄糖代谢的水平可以预见数周后情绪事件的回忆的成功与否。这些实验结果将杏仁核与情绪记忆联系在了一起。在此以后,多个利用fMRI的研究也证明当情绪记忆发生时,激活了杏仁核与内侧颞叶<sup>[15]</sup>。目前,杏仁核在情绪记忆中的关键作用已经得到一致认可。

杏仁核是大脑中情绪相关最重要的脑区之一,在情绪性社会信号的加工,情绪条件刺激的建立和情绪记忆的巩固中发挥关键作用<sup>[12]</sup>。虽然现今研究文献习惯于将这个多核团的集合体称为杏仁核,但实际在解剖学上这种叫法没有任何意义。传统观点将杏仁核按不同的细胞类型分为外侧核(lateral nuclei)、基底核(basal nuclei)和附属基底核(accessory basal nucle)三部分,现在又将它们合起来称基底外侧杏仁核(basolateral amygdala)。中央核(central nuclei)、内侧核(medial nuclei)和皮质

核(cortical nuclei)组成了周边附属结构,被称为杏仁状复合体(amygdaloid complex)<sup>[16]</sup>。基底外侧杏仁核与其周边结构合起来就是我们熟知的杏仁核(the amygdala),但是它们无论是在组成还是在功能上都有很大的差异,因此在研究情绪的神经传导通路时理应将杏仁核的各部分区分开来看。

大脑对于情绪事件的加工可以分为意识与非意识两种,也就是说对于情绪刺激的某些反应(如皮电)可能在我们并没有意识到该刺激存在的情况下就发生了<sup>[3]</sup>。意识上的情绪加工涉及大脑皮质中的背侧前额区(DLPFC),以及眶额皮质(OFC),前扣带回(ACC)等,以及皮层下的杏仁核,外界信息途经丘脑—皮层—杏仁核通路<sup>[17]</sup>。这种皮层参与的加工方式具有复杂的认知过程,因此速度较慢。而意识下的情绪加工能够以最迅速的方式对危险刺激作出反应,被认为是动物在进化中适应环境的表现,这种加工是在皮层下进行的,由丘脑与杏仁核直接发生联系,较符合条件反射的特征。可以发现皮层与皮层下两条通路中,杏仁核都扮演着重要角色<sup>[18]</sup>。虽然现有研究发现前额叶会对杏仁核的情绪加工进行调控。例如,Stalnaker等人<sup>[19]</sup>的动物研究发现,眶额皮质的损伤会削弱情绪事件的倒序学习能力,而如果同时损伤杏仁核的基底外侧核则不会出现这种学习的缺陷<sup>[20]</sup>,但不可否认杏仁核在情绪加工中的枢纽地位。

在恐惧条件反射建立的过程中,杏仁核中的外侧核(LA)、基底核(B)、附属基底核(AB)以及中央核(CE)是最为相关的区域。从当前主流的模型看来,LA是信息传递中转站,接受来自丘脑、海马和皮质的信息,然后根据这些信息的不同性质来激活不同靶区<sup>[16]</sup>。LA具有高度的可塑性,带有多种类型的细胞受体,如GABA( $\gamma$ 氨基丁酸)受体、阿片受体、糖皮质激素受体和M型乙酰胆碱受体等,因此LA是记忆中发生长期增强效应(long-term potentiation, LTP)的主要区域。当条件刺激传入时,LA突触后细胞电压门控通道打开,钙离子流入,引起胞内级联反应,诱导基因转录,导致蛋白质的合成。实验证明向LA注射蛋白质合成抑制剂会干扰条件反射的建立<sup>[21]</sup>。传统观点认为CE是LA的靶点,经LA处理的信息被投射到CE,再由CE传送给下游脑区。但是也有新观点认为CE并不只是被动地接受外侧核的投射,其本身也具有可塑性,可以直接接受并处理来自感觉区的信息;而且LA与

CE之间的联系并不是直接的,而是通过一类称为中间细胞(intercalated cell, ITC)的群体介导<sup>[22]</sup>。AB和B主要在场景相关的条件反射中接受来自海马的信息,并将其传送到CE,此过程似乎不需要LA的参与<sup>[23]</sup>。

综上所述,以声音为条件刺激的恐惧条件反射为例描述杏仁核回路:作为条件刺激的声音信息由听觉丘脑和听觉皮质传送到LA;这时作为非条件刺激的电击带来的痛苦感受也由脊髓-丘脑(spinothalamic tract)通路到达了LA。LA中一部分细胞对条件刺激和非条件刺激同时发生反应,并且可能引起LTP,这构成了条件反射建立的物质基础。发生可塑性变化的LA细胞通过激活ITC,将信息传送到CE,最后信息经过脑干到达身体各部的效应器,引发条件反射<sup>[22,23]</sup>。如果此过程中带有场景信息,则LA会同时与海马发生联系,并且在海马诱发LTP,形成较为稳定的场景情绪记忆;反过来海马也能够通过激活杏仁核中的AB和B来影响下游的信息传导<sup>[16]</sup>。

### 3 杏仁核与周边脑区的相互作用

虽然在研究情绪记忆时人们通常将目光聚焦在杏仁核上,但众所周知,海马是大脑中与学习和记忆相关的重要脑区,它与其周边的其他内侧颞叶结构对于陈述性记忆必不可少<sup>[24]</sup>,前额叶是大脑认知控制的重要部位<sup>[25]</sup>,而且记忆材料的知觉当然少不了感觉皮层的参与。因此讨论情绪对记忆的促进作用时需要关注杏仁核与大脑中其他相关脑区的相互作用。

Ricardson等人<sup>[26]</sup>用fMRI检测左侧海马或杏仁核不同程度损伤病人在词汇编码任务中的脑区活动,发现左侧海马的损伤程度可以预测病人在中性记忆和情绪记忆中的表现,而杏仁核只与情绪记忆相关(一般认为海马在功能上具有偏侧性,左侧海马负责语言一类的叙述性材料的编码与储存,而右侧海马则与空间关系的编码有关<sup>[27]</sup>)。并且对于能够被成功回忆的情绪性材料,编码阶段左侧海马的活性与左侧杏仁核的损伤程度有关;同样的,杏仁核的活性与左侧海马的损伤程度也表现出了关联。而Dolcos等<sup>[28]</sup>也在对情绪记忆和中性记忆编码阶段的fMRI研究中发现,情绪性图片与中性图片相比,杏仁核与内侧颞叶的DM效应(记住与没有记住的材料在编码阶段相关脑区活性的差异)都增强了,并且在激活成度上显示出更强烈的关联。以上的实验都

给出了这样一个证据:至少在情绪记忆的编码过程中,海马与杏仁核发生了相互作用。

情绪对于记忆的促进是否只发生在编码阶段?储存和提取过程中,是否也存在这种类型的相互作用呢?Anderson等人<sup>[29]</sup>首先向被试呈现一些中性的面孔和房屋的图片,之后经过不同的时间间隔再让被试看一组具有情绪唤醒度的图片,然后进行中性图片的回忆测试。结果发现,较短时间间隔内情绪图片促进了中性图片的记忆,而长时间间隔的被试组没有观察到这一现象。另外将情绪图片更换为容易记住的非唤醒图片后,也没有出现显著的记忆增强。这个实验证明了在一定时间窗口内,情绪能够促进记忆的巩固。那么这跟杏仁核与海马有关吗?已有实验<sup>[21]</sup>证明向杏仁核的基底外侧核与海马注射蛋白质合成阻断剂都能够干扰记忆的巩固,间接的为杏仁核和海马在记忆巩固中的作用提供了证据。

Dolcos等<sup>[30]</sup>为了探索在情绪材料提取中的脑区活动,让被回忆一年前看过的情绪和中性图片,同时进行fMRI扫描。结果发现,情绪图片的成功提取较之中性图片引起了杏仁核,海马和内侧嗅皮质(entorhinal cortex,与海马、嗅缘皮质、海马旁回同属内侧颞叶<sup>[31]</sup>)更强烈的激活。Greenberg等人<sup>[32]</sup>在一项关于自传式回忆的fMRI实验中发现,与普通的语义提取任务相比,在自传式事件提取中杏仁核,海马和右下额回(right inferior frontal gyrus)发生了更明显的激活。而我们知道自传式回忆中的内容多是带有情绪的。

以上的这些实验至少证明了无论在情绪记忆的编码,储存还是提取阶段都少不了杏仁核与海马等脑区的参加,这也帮助情绪记忆打败了众多竞争对手而在记忆体系中取得了统治地位。但仅知道这些还不够,我们要明确各脑区之间是怎样相互作用来促进情绪记忆的?Sharot等<sup>[33]</sup>通过研究认为中性记忆依赖知觉细节的再认,与海马旁回(parahippocampal gyrus)有关;而情绪记忆依赖的是唤醒的感受以及更强的知觉连贯性,这与杏仁核有关。这提示是杏仁核向内侧颞叶记忆系统施加了某种影响,使原本零碎的知觉细节变得更加流畅,且更容易被唤起。多个实验提示杏仁核对于记忆编码的影响主要在于其与感觉皮层之间的联系,使得情绪性的材料得到更多的注意分配<sup>[15]</sup>。因为前边的论述已经提到,情绪(特别是负性情绪)能够以最迅速的方式激活杏仁核,之后杏仁核可能将信息反馈到知觉区和控

制区, 保证大脑将更多的注意资源投向情绪材料, 以至改变了记忆在海马中的编码方式。

#### 4 情绪记忆的激素研究

上面的这些解释虽然有道理, 但是在我们看来还是不够详细, 这也似乎是脑成像研究的一个通病。关键的问题在于已知情绪记忆中杏仁核与周边脑区会发生相互作用, 但是是以什么方式作用还尚未解答。本文在前面讲到了杏仁核中的情绪回路, 着重关注外界信号在神经系统中的传替。我们知道人体生理调节分神经和体液两种调节方式, 前者具有作用迅速、准确, 范围小, 持续时间短的特征, 因此在情绪记忆中常与条件反射一起讨论(当然条件反射的建立过程也必需包括激素的作用); 而后者效应较缓慢, 但持续时间长, 作用范围广, 鉴于情绪记忆强烈、持久的特点, 在其生理机制的研究中激素也是一个必须考虑的因素。

事实上, 我们早已知道杏仁核能够调节大脑中压力相关激素(肾上腺素、糖皮质激素等)。肾上腺素(Adrenaline或epinephrine, E)和糖皮质激素(glucocorticoids, G)分别由肾上腺髓质和肾上腺皮质分泌, 由下丘脑—垂体—肾上腺轴(hypothalamic-pituitary-adrenal axis)系统调节。当人类接受到来自外界的压力时, 体内压力相关激素的水平上升。肾上腺素和糖皮质激素分别通过与大脑结构中的肾上腺素受体和糖皮质激素受体作用, 影响中枢去甲肾上腺素(norepinephrine, NE)系统, 进而起到调节记忆的作用<sup>[34]</sup>。众多实验也证明了这一点。例如, Cahill等<sup>[35]</sup>在人类被试中的进行实验得到与此前许多动物实验相同的结果: 肾上腺素能够促进记忆的巩固。Buchanan等人<sup>[36]</sup>进行的一项编码前口服氢化可的松(cortisol, 糖皮质激素的一种)的实验证明, 糖皮质激素也能促进记忆的巩固。而Quirarte等向老鼠杏仁核中注射心得安(propranolol, 可作为一种 $\beta$ -肾上腺素受体拮抗剂)破坏了记忆在老鼠大脑中的保持<sup>[37]</sup>。

以上实验的结果暗示杏仁核是情绪激素作用于记忆的一个关键结构, 但尚不能提示杏仁核与内侧颞叶记忆系统有相互作用。我们知道海马等内侧颞叶结构中存在丰富的糖皮质激素受体, 其离子流动, 单胺能神经传递, 突触可塑性和细胞成活率均受到激素的影响。Roesler等<sup>[38]</sup>的一项实验显示了杏仁核与内侧颞叶系统之间的激素联系。实验人员向老鼠的内嗅皮质中注射一定量的8-Br-cAMP(一种cAMP

类似物。cAMP: 细胞信号传替中的第二信使, 可以由激素等作用于胞外受体产生, 诱发细胞合成下游产物, 在此实验中可能起到促进记忆的效果), 结果强化了记忆的保持。而当用NMDA(N-乙酰-D-天冬氨酸)损伤同侧杏仁核的基底外侧核后, 尽管同样注射了8-Br-cAMP, 但老鼠却未表现出记忆的强化。在另一项重要的研究中, Strange等<sup>[39]</sup>用fMRI观察被试在情绪词编码与提取中的脑区活动, 发现相对于中性词, 情绪词汇编码时杏仁核被激活, 而提取时海马被更强烈的激活。但如果学习前让被试服用40mg的心得安, 则编码时的杏仁核与提取时的海马均未表现出更显著的激活, 尽管在提取时血液中心得安的含量已经降到正常水平。这些实验结果强烈的提示我们这样一个可能: 体内压力相关激素传入到大脑之后, 首先作用于杏仁核中的肾上腺素受体和糖皮质激素受体, 使其神经可塑性发生变化, 促使杏仁核向包括海马在内的周边脑区释放去甲肾上腺素等激素, 最终导致了记忆的增强。而杏仁核是记忆中激素调节的核心部位。

肾上腺素与糖皮质激素对于情绪记忆提取的影响目前还存在一定的争论。不少项研究证明这些压力激素会破坏情绪材料的提取, 例如Kuhlmann等人<sup>[40]</sup>在回忆任务前诱发被试产生压抑情绪(可从唾液中检测出氢化可的松含量的提升), 在他们的另一项研究中<sup>[41]</sup>直接让被试服用氢化可的松, 结果都破坏了被试对情绪材料的记忆, 而中性材料未受到影响。但是同样也有相反的报道<sup>[6]</sup>, 以致于很难确定激素在记忆提取中的作用。除此之外, 肾上腺素和糖皮质激素等虽然受到下丘脑—垂体—肾上腺轴系统的调节, 但反过来下丘脑又受到杏仁核的影响, 这一过程涉及对情绪刺激反应迅速的杏仁核回路<sup>[16]</sup>。因此杏仁核通过皮质下通路以最快速的方式接收到情绪信息后, 便通过下丘脑—垂体—肾上腺轴引起血液中压力激素水平的上升, 随后这些激素又反过来作用于杏仁核, 进而诱发更为复杂的生理事件, 这样就形成了一条以杏仁核为中心的激素反馈回路, 只有彻底弄清这其中每一步所发生的具体生理变化, 才能从神经机制上真正的理解情绪记忆。

#### 5 结论

本文侧重于情绪记忆的神经生理机制, 在以杏仁核为中心的基础上讨论了神经调节系统, 以及在以脑区相互作用的基础上讨论了激素调节。前者是人体及高等动物生理调节的主要方式, 具有迅速、

准确的特点，在条件反射等涉及内隐记忆，并需要快速反应的心理生理活动中发挥重要作用，此过程中杏仁核的外侧核是介导神经回路的关键部位。然而鉴于情绪记忆强烈、持久的特点，激素调节是必须考虑的一个重要方面。主要的情绪（压力）相关激素是肾上腺素和糖皮质激素，都由下丘脑—垂体—肾上腺轴控制，有各自不同的作用受体。杏仁核是情绪记忆中激素调节的中心，能够对血液中肾上腺素等激素水平的提升作出反应，自身可塑性发生长期改变，并且向周边脑区释放大甲肾上腺素等激素，影响其他脑区的可塑性。因此激素调节能够解释为什么情绪记忆能够长久的保持下去。总的说来，我们认为情绪记忆的建立是以杏仁核为核心的神经和激素调节共同作用的结果，神经回路使大脑能够以最迅速的方式接受来自外界的情绪信息，并且是高等生物应激反应的基础；激素调节作用长久、广泛，是情绪刺激最终能够形成长时记忆的关键因素，也是情绪记忆研究的重点。当情绪记忆发生时，大脑中杏仁核，海马以及其他相关区域通过神经回路和激素交流相互作用，最终导致了情绪事件被长期，深刻的记在了脑海中。

参考文献

1 Davidson R J, Maxwell J S, Shackman A J. The privileged status of emotion in the brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 11915~11916

2 Naccache L, et al. A direct intracranial record of emotions evoked by subliminal words. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102: 7713~7717

3 Dolan R J. Emotion, cognition, and behavior. *Science*, 2002, 298: 1191~1194

4 Wagner U, Hallschmid M, Rasch B, Born J. Brief sleep after learning keeps emotional memories alive for years. *Biological Psychiatry*, 2006, 60: 788~790

5 Otten L J, Henson R N A, Rugg M D. Depth of processing effects on neural correlates of memory encoding - Relationship between findings from across- and within-task comparisons. *Brain*, 2001, 124: 399~412

6 LaBar K S, Cabeza R. Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 2006, 7: 54~64

7 Delgado M R, Olsson A, Phelps E A. Extending animal models of fear conditioning to humans. *Biological Psychology*, 2006, 73: 39~48

8 Sotres-Bayon F, Cain C K, LeDoux J E. Brain mechanisms of fear extinction: Historical perspectives on the contribution of prefrontal cortex. *Biological Psychiatry*, 2006, 60: 329~336

9 Bechara A, et al. Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, 1995, 269: 1115~1118

10 Kjelstrup K G, et al. Reduced fear expression after lesions of the ventral hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99: 10825~10830

11 Maren S, Hobin J A. Hippocampal regulation of context-dependent neuronal activity in the lateral amygdala. *Learning & Memory*, 2007, 14: 318~324

12 Dalgleish T. The emotional brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 2004, 5: 582~589

13 Cahill L, Babinsky R, Markowitsch H J, McGaugh J L. The amygdala and emotional memory. *Nature*, 1995, 377: 295~296

14 Cahill L, et al. Amygdala activity at encoding correlated with long-term free recall of emotional information. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93: 8016~8021

15 Phelps E A. Human emotion and memory: interactions of the amygdala and hippocampal complex. *Current Opinion in Neurobiology*, 2004, 14: 198~202

16 Davis M, Whalen P J. The amygdala: vigilance and emotion. *Molecular Psychiatry*, 2001, 6: 13~34

17 LeDoux J. The emotional brain, fear, and the amygdala. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 2003, 23: 727~738

18 郑佳威, 吴玺宏, 李量. 外侧杏仁核在恐惧性条件化学学习和记忆中的作用. *生理科学进展* 2007, 38: 269~272

19 Hariri A R, Mattay V S, Tessitore A, et al. Neocortical modulation of the amygdala response to fearful stimuli. *Biological Psychiatry*, 2003, 53: 494~501

20 Stalnaker T A, Franz T M, Singh T, Schoenbaum G. Basolateral amygdala lesions abolish orbitofrontal-dependent reversal impairments. *Neuron*, 2007, 54: 51~58

21 Tronson N C, Taylor J R. Molecular mechanisms of memory reconsolidation. *Nature Reviews Neuroscience*, 2007, 8: 262~275

22 Pare D, Quirk G J, Ledoux J E. New vistas on amygdala networks in conditioned fear. *Journal of Neurophysiology*, 2004, 92: 1~9

23 LeDoux J E. Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 2000, 23: 155~184

24 Shrager Y, Bayley P J, Bontempi B, et al. Spatial memory and the human hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104: 2961~2966

- 25 Kuhl B A, Dudukovic N M, Kahn I, Wagner A D. Decreased demands on cognitive control reveal the neural processing benefits of forgetting. *Nature Neuroscience*, 2007, 10: 908~914
- 26 Richardson M P, Strange B A, Dolan R J. Encoding of emotional memories depends on amygdala and hippocampus and their interactions. *Nature Neuroscience*, 2004, 7: 278~285
- 27 Burgess N, Maguire E A, O'Keefe J. The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 2002, 35: 625~641
- 28 Dolcos F, LaBar K S, Cabeza R. Interaction between the amygdala and the medial temporal lobe memory system predicts better memory for emotional events. *Neuron*, 2004, 42: 855~863
- 29 Anderson A K, Wais P E, Gabrieli J D E. Emotion enhances remembrance of neutral events past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 1599~1604
- 30 Dolcos F, LaBar K S, Cabeza R. Remembering one year later: Role of the amygdala and the medial temporal lobe memory system in retrieving emotional memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102: 2626~2631
- 31 罗劲. 海马与记忆. 见: 罗跃嘉 主编. 认知神经科学教程. 北京: 北京大学出版社, 2006. 60~77
- 32 Greenberg D L, et al. Co-activation of the amygdala, hippocampus and inferior frontal gyrus during autobiographical memory retrieval. *Neuropsychologia*, 2005, 43: 659~674
- 33 Sharot T, Delgado M R, Phelps E A. How emotion enhances the feeling of remembering. *Nature Neuroscience*, 2004, 7: 1376~1380
- 34 McGaugh J L, Roozendaal B. Role of adrenal stress hormones in forming lasting memories in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 2002, 12: 205~210
- 35 Cahill L, Alkire M T. Epinephrine enhancement of human memory consolidation: Interaction with arousal at encoding. *Neurobiology of Learning and Memory*, 2003, 79: 194~198
- 36 Buchanan T W, Lovallo W R. Enhanced memory for emotional material following stress-level cortisol treatment in humans. *Psychoneuroendocrinology*, 2001, 26: 307~317
- 37 Quirarte G L, Roozendaal B, McGaugh J L. Glucocorticoid enhancement of memory storage involves noradrenergic activation in the basolateral amygdala. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 14048~14053
- 38 Roesler R, Roozendaal B, McGaugh J L. Basolateral amygdala lesions block the memory-enhancing effect of 8-Br-cAMP infused into the entorhinal cortex of rats after training. *European Journal of Neuroscience*, 2002, 15: 905~910
- 39 Strange B A, Dolan R J.  $\beta$ -Adrenergic modulation of emotional memory-evoked human amygdala and hippocampal responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(31): 11454~11458
- 40 Kuhlmann S, Piel M, Wolf O T. Impaired memory retrieval after psychosocial stress in healthy young men. *Journal of Neuroscience*, 2005, 25: 2977~2982
- 41 Kuhlmann S, Kirschbaum C, Wolf O T. Effects of oral cortisol treatment in healthy young women on memory retrieval of negative and neutral words. *Neurobiology of Learning and Memory*, 2005, 83: 158~162

## The Neural Basis of the Emotional Memory

WU Run-Guo<sup>1</sup> LUO Yue-Jia<sup>1,2</sup>

<sup>(1)</sup>State Key Laboratory of Cognitive Neurosciences and Learning, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

<sup>(2)</sup>Key laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract:** The emotional memory is intense and long lasting, which provides the prominent status to it in the memory. Amygdala is a critical brain area involving the emotional memory, and the lateral nuclei of amygdala is regarded as the central body of establishing of the emotional circuits. Fear conditioning is an effective way to research the emotional memory, especially the emotional circuits. Encoding, consolidation and retrieval of the emotional memory are influenced by the interaction of amygdala and other relational areas, and hormonal regulation play an important role in these processes. Recent research advances will be referred to discuss the neural basis of the emotional memory.

**Key words:** emotional memory, amygdala, fear conditioning, hormone.