



情绪影响记忆的神经机制

周平艳^{①②}, 王凯^{①②}, 李琦^①, 刘勋^{①*}

① 中国科学院心理研究所行为科学重点实验室, 北京 100101;

② 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: liux@psych.ac.cn

2012-05-02 收稿, 2012-09-18 接受

国家科技支撑计划(2012BAI36B01)、国家自然科学基金(31070987)、中国科学院“百人计划”(Y0CX232S02)和中国科学院心理研究所青年人才科研基金(Y1CX242005)资助

摘要 情绪在人们的日常生活中具有重要作用, 其中在学习和记忆中的作用尤为关键, 它影响着个体和族群的生存状态以及适应环境的能力. 研究者已经对动物和人类被试进行了长期的研究, 然而最核心的问题是, 情绪如何影响记忆, 特别是在人脑中情绪信息加工的脑区和记忆的神经环路之间的交互作用机制尚不明确. 本文简要综述了脑成像和神经心理学的研究, 梳理和评述了有关记忆和情绪的神经机制以及情绪影响记忆的神经机制研究. 基于现有研究证据, 我们提出以下假设并预期今后的研究能够检验这个理论框架: 情绪的两个维度——唤醒和效价可以影响记忆信息在杏仁核-海马回路中的加工, 这种影响是分别通过额-顶叶注意控制网络和以纹状体-前额叶为核心的奖惩系统起作用的.

关键词

情绪
记忆
杏仁核
海马
唤醒
效价

中国有句俗语“一朝被蛇咬, 十年怕井绳”, 形象地指出我们能够快速建立并长久保持对于情绪性刺激的记忆. 情绪与记忆的研究虽然有漫长的过去, 但其核心的问题, 情绪如何调节记忆目前仍然没有明确的理论指导. 纵观已有情绪和记忆的文献, 大多只考察了情绪对某种或少数几种记忆类型的影响机制, 也有综述强调杏仁核在情绪性记忆中的作用. 本文从记忆的神经机制、情绪的神经机制以及情绪和记忆交互作用的神经机制, 简要概括对这些机制的基础研究的现状, 以期能够描绘情绪与记忆交互作用的理论框架, 并为研究者提供新的研究视角.

1 记忆的神经环路

记忆涉及对呈现学习材料的编码、巩固、存储与提取. 来自动物(损伤、电生理)和人类(脑成像、神经心理学)的研究发现, 内侧颞叶(MTL, 主要包括海马、内嗅皮质和嗅缘皮质)和前额叶(PFC)是学习-记

忆的主要神经结构^[1].

内侧颞叶主要负责陈述性记忆(主要是情景记忆)的编码、巩固和提取, 把来自各感觉通道(如视觉空间、客体信息或嗅觉的)的信息进行整合, 构成我们对特定时空信息的记忆. 前额叶主要参与工作记忆, 通过对当前信息的表征、保持和操控, 筛选和更新任务相关信息并抑制任务无关信息, 保证当前记忆任务的有效执行. 内侧颞叶负责快速的信息整合, 前额叶通过慢速的重复学习, 共同抽取规律并形成固定的联接^[2].

前额叶主要参与短时记忆/工作记忆^[3]、来源记忆^[4]和前瞻记忆^[5]. 在考察短时记忆的延迟反应范式时, 与动物单细胞记录的结果相似, 人类的脑成像研究发现外侧前额叶的活动显著增强^[6]. 前额叶的腹内侧更多参与来源记忆^[7], 这个脑区的受损常导致虚构^[8]. Janowsky 等人^[9]发现前额叶受损病人对事件的记忆并未受损, 但比起对照组他们常将事件归结于

错误的来源. Simons 等人^[5]发现在前瞻记忆任务中, 当被试需要对事先指定的规则进行反应时, 相比于当前正在进行的任务, 前额叶前部(Brodman10 区)的激活增强.

内侧颞叶参与长时记忆的编码、巩固和贮存; 前额叶与认知控制过程如选择、参与、监测和抑制有关^[1]. 当前已有一些研究探索了记忆的不同阶段内侧颞叶和前额叶在功能上是如何联结的. 已有研究发现, 在编码阶段, 内侧颞叶和前额叶交互作用, 提供分离的、精细的表征促进长时记忆的贮存^[10]. 在提取阶段, 两者的交互作用使得提取线索更具体、促进长时记忆的贮存、再激活和检测贮存的信息^[11].

2 情绪的神经基础

情绪是个体对自我和外界状态的一种复杂的生理心理反应, 表现为内在的心理体验和对外界事物的态度与反应. LeDoux^[12]认为恐惧情绪通过 2 条通路到达杏仁核: 一条是追求速度的低通路, 信息经过丘脑直接到达杏仁核; 第二条是强调准确性的高通路, 信息先经过丘脑到达感觉皮质, 进行精细的分析, 最后投射到杏仁核, 这种兼顾速度和准确性的机制在面对威胁性刺激时同时发生, 更具适应性. 人类脑成像研究也揭示了诸多与情绪加工相关的脑区, 如杏仁核、眶额皮质、脑岛、右侧额顶皮质、海马、下丘脑、前扣带回、腹侧纹状体等^[13]. 已有研究表明, 恐惧情绪更多激活杏仁核, 厌恶情绪激活脑岛^[14], 与奖励有关的正性情绪激活基底神经节. 前额皮质也与情绪效价密切相关, 正性情绪激活左腹外侧前额皮质, 负性情绪主要激活右腹外侧前额皮质^[15]. 内侧眶额皮质对奖赏敏感, 外侧眶额皮质对惩罚敏感^[16]. 而相关脑区的结构损伤或功能失调会造成情绪障碍, 如抑郁和焦虑^[17].

2.1 杏仁核在情绪加工中的核心作用

许多研究支持 LeDoux 的观点, 认为杏仁核在情绪加工中起着重要作用, 可以自动化地加工情绪信息. 已有研究结果表明, 双侧杏仁核对无生命物体的激活最弱, 对动物次之, 对面部表情的激活最强, 并且恐惧条件比中性条件杏仁核激活更强^[18]. 有关情绪面孔的研究发现, 恐惧表情可以激活左侧杏仁核, 这种激活不受空间注意的影响, 它更大程度上是一种相对自动化的方式, 独立于高水平的认知控制和

意识^[19]. 与中性面孔相比, 情绪面孔显著激活了杏仁核, 以及背外侧前额皮质、腹侧前运动皮质、上颞沟、旁海马回、舌回和中脑^[20]. 另外, 通过视觉后摄掩蔽方法使得负性面孔处于不可见状态, 也能够激活杏仁核. 不可见的恐惧刺激(蛇、蜘蛛或负性面孔)能够形成经典条件反射, 而中性刺激(花或蘑菇)则不可以, 形成条件反射后的不可见负性刺激更多地激活右侧杏仁核, 而它在可见状态下则更多地激活左侧杏仁核, 表明情绪性信息在有意识和无意识条件下具有不同的加工机制. 使用双眼竞争技术的研究发现恐惧面孔在处于抑制条件下(无意识)和处于主导条件下(有意识), 激活杏仁核的程度没有差别^[21]. 另有研究采用双眼竞争的变式, 使情绪性刺激较长时间地处于稳定的不可见状态, 结果表明人的大脑仍然能够有效地加工这些具有生物意义的不可见的视觉信息. 不可见的情绪性信息不仅可以在我们的大脑中得到加工和表征, 还能影响我们的认知和行为^[22,23].

然而, 也有一些研究发现, 不依赖杏仁核, 其他脑区也可以加工情绪信息. 来自双侧杏仁核损伤病人的研究发现, 恐惧面部表情仍然能够进入意识知觉得到有效加工; 不被注意的情绪刺激依然能够干扰双侧杏仁核损伤病人随后的知觉加工; 双侧杏仁核损伤的病人也能对同一张恐惧面孔进行潜意识加工^[24,25]. 情绪信息的意识和无意识加工并不完全依赖于杏仁核. 因此有观点认为与其将情绪失调或情绪障碍归因于杏仁核损伤, 不如归因于皮层间的联结或皮层与皮层下结构如杏仁核联结的损伤^[26]. 总之, LeDoux 的有关杏仁核和皮层这两种通路在情绪加工中的重要性和必要性, 以及它们在意识和无意识情绪加工中的作用还存在争议^[21,25-27].

2.2 负责情绪唤醒和效价的大脑网络

以往研究强调, 杏仁核主要参与负性情绪的产生, 杏仁核损伤的病人不能识别恐惧表情, 但可以正确地识别其他表情. 杏仁核也被认为是恐惧记忆的重要中枢^[28]. 然而, 有证据表明, 杏仁核不是仅限于对负性情绪的加工, 而是跟情绪唤醒密切相关, 以往发现的负性情绪与杏仁核的关联, 可能是源于负性情绪通常唤醒水平较高. 因此, 当正性情绪具有较高的唤醒水平时, 也会激活杏仁核^[29]. Adolphs 等人^[30]通过对双侧杏仁核完全受损的患者进行情绪效价和唤醒水平的研究, 发现该患者对表达负性情绪的面

孔、词汇及语句的情绪唤醒水平的评估受损,而对其情绪效价的评估则表现正常,说明杏仁核主要负责情绪唤醒加工。情绪唤醒可能是通过调动注意系统来达到对情绪刺激的有效加工,对情绪刺激的内部和外部体验与前扣带回(ACC)和杏仁核的激活有关,这可能是与 ACC 负责注意和反应选择有关^[31]。当注意不指向情绪刺激时,杏仁核的活动减弱^[32]。这说明情绪唤醒通过杏仁核的激活来调动注意网络,并使其参与对情绪信息的加工^[33]。

研究发现正负性情绪效价的加工对应于特异的神经网络。Dolcos 等人^[34]通过对情绪刺激评定任务发现,正性图片较多激活左背外侧前额叶和腹内侧前额叶,而负性图片较多激活右腹外侧前额叶;与中性图片相比,正负性情绪图片都激活背内侧前额叶,这似乎呼应了行为趋避系统的观点。行为趋近系统与左侧 PFC 的激活相关,主要表现为对环境奖励刺激的趋近反应;行为抑制系统与右侧 PFC 的激活相关,表现为对威胁和厌恶刺激的躲避反应^[35]。奖励和惩罚与正负情绪效价密不可分,有关奖惩脑成像研究的元分析发现与积极情绪有关的内侧眶额叶与奖励刺激的评估有关,而与消极情绪有关的外侧眶额叶与惩罚性刺激的评估有关^[36]。此外,惩罚性刺激加工涉及与消极情绪加工相关的前扣带回和岛叶,奖励刺激的加工激活与积极情绪加工相关的纹状体和后扣带回^[37]。这说明大脑中负责加工情绪效价的脑区与奖惩有关的神经环路存在着密切关系。

3 情绪影响记忆的神经机制

情绪从多个阶段影响记忆,包括记忆的编码、巩固和提取^[38,39]。研究发现,正性和负性情绪信息比中性信息的记忆更深刻,即情绪能增强记忆,这是由于情绪性事件能够对记忆的编码、巩固和提取产生增强效应。这种对情绪刺激的快速捕获及其记忆的优势效应可能与生存和进化密切相关,对威胁性刺激的本能性反应以及习得的条件化反应会极大地促进个体的适应性。此外,情绪刺激还可以更多地吸引我们的注意。研究发现,我们对情绪性刺激的注意集中,选择性强,注意时间长且难以转移。比如,在注意的空间定向任务中,被试对情绪线索同侧物体的反应加快,对情绪线索相反方向的物体反应变慢^[40]。情绪刺激捕获注意的特性,极大地促进了人们对情绪

事件的学习和记忆^[41]。

3.1 杏仁核和海马的交互作用

动物研究表明情绪和记忆相互作用主要集中在位于内侧颞叶的 2 个记忆系统:杏仁核和海马^[39]。杏仁核负责情绪加工,在与情绪有关的程序性记忆(如恐惧性条件反射)中起主要作用;而海马是陈述性记忆加工的核心区域。对高唤醒和无(低)唤醒负性情绪词进行的脑成像研究发现,对高唤醒情绪词的记忆增强效应主要涉及杏仁核和海马网络^[42]。神经心理学研究发现,杏仁核受损的病人不能形成对情绪刺激的条件反射(程序性记忆),但能够获得情绪刺激的陈述性知识,而海马受损的病人则表现出相反的症状,杏仁核和海马都受损的病人同时丧失了形成条件反射和获得陈述性知识的能力^[43]。这种双分离揭示了杏仁核和海马在情绪记忆中的独特作用。

同时,杏仁核和海马在情绪记忆中又是相互作用的。人们在对情绪刺激进行编码时,杏仁核与旁海马区激活功能存在关联。左侧海马的损伤与左侧杏仁核活动的减少相关,但却与右侧杏仁核活动的增加相关^[44]。人们对情绪性自传体记忆尤为深刻,也是海马和杏仁核交互作用的结果^[45]。在情绪事件提取初期海马、杏仁核的激活水平与情绪事件的强度呈正相关,重新体验过往情绪事件的程度则与前额叶的活动有关^[46]。

通过神经药理学的手段改变杏仁核活动也可以调节记忆的成绩。例如,呈现刺激的同时使用药物或痛觉手段唤醒被试的情绪,被试的记忆成绩变好^[47]。在被试服用了 β 肾上腺素阻滞剂(以减少 β 肾上腺素在脑区中的作用)后进行学习-再认任务,情绪记忆增强效应消失^[48]。对应激记忆的脑成像研究的元分析也发现,在编码阶段由应激所导致的情绪唤醒会提高激素(去甲肾上腺素和皮质醇)水平,从而促进记忆效果;但是在提取阶段高压水平会伴随高皮质醇的释放,这反而会损害记忆成绩^[49]。

关于杏仁核在情绪记忆中的作用有 2 种不同的观点:一种观点认为,杏仁核本身就是存储某些情绪记忆(如恐惧)的场所;另一种观点认为,杏仁核通过调节其他脑区(如尾状核、伏隔核、海马和大脑皮层)的活动促进记忆巩固^[39,50]。这 2 种观点均有来自行为、电生理学和生物化学证据的支持,但是杏仁核参与情绪记忆的具体机制,目前仍不明确。

3.2 情绪唤醒影响记忆的神经机制

脑成像证据表明, 记忆编码阶段杏仁核和海马的激活水平与情绪刺激的记忆优势效应(情绪条件减去中性条件)相关, 不论效价是正性还是负性^[51], 这说明情绪主要是通过唤醒度来影响记忆的. 杏仁核的激活程度与场景情绪的强度呈正相关, 编码阶段左侧杏仁核的激活水平预测了随后情绪性场景记忆的成绩^[52]. 在排除了情绪信息的相关性和独特性因素的作用后, 研究发现高唤醒度的情绪词显著地激活了海马和杏仁核, 这表明情绪唤醒是情绪记忆增强效应的主要因素^[53].

情绪唤醒可能是通过调动注意系统来达到对情绪刺激的有效加工. 在记忆的编码阶段杏仁核的活动会对海马记忆系统的功能起到重要的调节作用. 情绪刺激获得更多的注意资源, 从而会更好地被编码在记忆中, 也更易于被重新激活和提取^[54,55]. Dolcos 等人^[56]在编码期间记录事件相关电位(ERP), 发现情绪刺激的相继记忆效应(记住与遗忘刺激 ERP 的差异波, DM 效应)比中性刺激得更快. 情绪刺激有一个早期的 DM 效应, 表现在刺激呈现后的 400~600 ms, 情绪和中性刺激相似的 DM 效应则发生在晚期的 600~800 ms. 情绪刺激更早的 DM 效应表明, 情绪刺激的记忆优势在早期的编码阶段就体现出来了. 在注意瞬脱范式中, 被试需要在一系列迅速呈现的物体中发现相继呈现的 2 个目标, 当 2 个目标出现的时间小于一定值(如 500 ms), 被试经常会漏报第 2 个目标. 如果第 2 个目标是情绪性的, 这种漏报会大大减小. 然而, 研究发现当杏仁核受损时, 这种情绪刺激的易化效应会消失^[57]. 情绪刺激优先捕获注意的效应在其他相关范式, 如逆向掩蔽范式、视觉搜索范式也得到证实^[47].

有观点认为情绪唤醒能够加强记忆, 是因为信息在编码时得到了更深的语义或策略加工以及更多的工作记忆资源^[34,58]. Ritchey 等人^[59]检验了加工层次的深度是否是情绪影响记忆的因素之一. 他们让被试对负性、中性和正性的场景进行深、浅 2 种水平的编码加工. 浅加工集中于场景的物理属性, 深加工则编码场景的语义. 2 天后的再认结果表明, 情绪对记忆的促进作用在浅加工水平最大. 同时进行的脑成像扫描发现右侧杏仁核主要在浅加工时提高负性情绪的记忆, 而右腹外侧前额叶增强深加工时正性

情绪的记忆. 这表明情绪唤醒度对记忆的易化作用主要来源于杏仁核和前额叶, 并且对于不同的情绪效价信息很可能存在着不同的易化作用机制.

3.3 情绪效价影响记忆的神经机制

研究发现情绪效价也影响记忆, 并且其机制有别于情绪唤醒对记忆的作用. Kensinger 等人^[42]对高唤醒情绪词和非唤醒负性情绪词的情绪记忆进行研究, 结果显示高唤醒情绪词增强效应主要涉及杏仁核和海马网络. 他们提出了情绪记忆的“双通路模型”假设, 认为唤醒和效价在情绪记忆的增强效应中涉及不同的神经网络, 前者依赖于杏仁核-海马回路, 后者依赖于前额皮层-海马回路. Kensinger 等人^[60]进一步利用唤醒程度匹配的正负性词或图片进行研究, 发现杏仁核、背内侧前额叶、腹内侧前额叶都被正负性的高唤醒刺激所激活, 此外前额叶的激活在效价上存在分离: 内侧前额叶对正性刺激起反应, 外侧前额叶更多对负性刺激进行反应, 而且这种效价效应对图片刺激尤为明显.

Dolcos 等人^[34,58]考察了情绪效价的评估对线索回忆的影响, 结果发现唤醒提高了情绪记忆的回忆成绩, 正性和负性图片的回忆成绩好于中性条件. 脑成像结果发现, 正性图片较多激活左背外侧前额叶和腹内侧前额叶, 而负性图片较多激活右腹外侧前额叶; 与中性图片相比, 正负性情绪图片主要激活背内侧前额叶; 情绪图片的 DM 效应(记住条目与遗忘条目的激活脑区差异)与中性图片的 DM 效应相比, 在杏仁核、海马、内嗅皮质、腹背外侧前额叶有更强的激活. Ritchey 等人^[59]也发现杏仁核和前额叶与海马的联接受情绪效价的调控: 负性情绪使得杏仁核和海马的联接最强, 而正性情绪使得前额叶和海马的联接最强.

研究发现, 编码阶段对负性情绪有意识的抑制激活了背外侧前额叶, 同时降低了杏仁核、海马和腹侧纹状体的激活, 消除了这些区域的相继记忆效应^[61], 说明前额叶与边缘系统在情绪记忆中的作用并非总是相互促进的. 通常认为边缘系统是快速的情绪加工通道, 而前额叶负责对情绪信息的精细评估. 前额叶通过对杏仁核的反向调节, 可以及时抑制杏仁核的活动, 降低个体对负性情绪过度的反应. Depue 等人^[62]发现, 情绪记忆通过 2 种不同的神经机制得到调控, 右额下回的激活抑制情绪记忆感觉成

分的加工,内侧前额叶通过调控海马和杏仁核影响情绪性记忆。Smith 等人^[63]关注情绪信息对记忆提取阶段影响的神经机制,发现对负性背景信息的提取显著激活了海马-杏仁核的联结,当提取的情绪信息与当前的行为相关时,在眶额皮层的影响下,海马-杏仁核激活的增强是双向的。在脑成像研究中,与中性词相比,再认负性情绪词更多地激活了右侧背外侧前额叶、左侧杏仁核、海马、右侧舌回、后扣带回,正性情绪词更多地激活了双侧前额皮层和眶额皮层,以及左侧前颞叶^[64]。然而,在脑电研究中,情绪如何影响旧/新效应还存在争议。旧/新效应是记忆提取的一个重要指标,一些研究发现,与中性词和中性面孔相比,情绪词和情绪面孔的旧/新效应更大^[65,66]。然而,另一些研究却发现,相比于中性词,情绪词使得记忆的旧/新效应消失^[67]。

此外,情绪记忆还受到正负性奖励信息的调节,这种调节主要是通过皮层-边缘系统的奖惩回路起作用。这些多巴胺能神经元系统与情绪记忆有关的脑区相互作用,促进了海马依赖的记忆的形成和巩固^[68]。Kuhl 等人^[69]采用配对联想学习范式探索了不同程度的奖赏在海马参与获得新信息和忘记旧信息时的作用。首先让被试在高低两种奖赏条件下学习 AB 的配对,并立即进行线索回忆;然后再进行 AC 配对的联想学习。结果发现,在先前的学习 AB 是高奖赏条件下,被试学习 AC 时海马激活更强,对先前 AB 的内容记得更好;在先前的学习 AB 是低奖赏条件下,被试学习 AC 时海马激活较弱,对当前 AC 内容的学习干扰了对先前 AB 的记忆,导致对 AB 内容的遗忘。海马在新近 AC 配对学习中的激活程度越高,先前 AB 配对所受的干扰作用越小。同时发现海马、腹侧纹状体、腹内侧前额叶的激活受 AB 配对奖赏的调控,且海马活动与后两者之间的激活呈正比。这说明海马与奖赏回路交互作用影响学习与记忆,奖励诱发的正性情绪是通过调节情绪记忆的脑区和奖赏回路来促进记忆的。

4 总结

已有脑成像和神经心理学的研究成果对我们了解情绪记忆的神经机制带来了前所未有的改变,然而对于深入了解情绪与记忆的关系存在两方面不足。

第一,未充分揭示脑区之间的相互关联在情绪记忆加工过程中的作用。脑成像研究的元分析发现,

在情绪记忆的编码阶段,双侧杏仁核、前海马、海马旁回、左外侧前额叶、右腹侧顶叶皮层以及腹侧的视觉加工通道都一致地被情绪性刺激的加工所激活^[70],说明杏仁核通过与这些结构的交互作用,促进知觉、语义加工并提高注意水平,这有助于对情绪信息的记忆。脑成像研究的元分析还发现杏仁核、前扣带回和脑岛参与了恐惧条件反射的形成和消退^[71]。上述这些证据表明情绪信息通过唤醒和效价来调节大脑中情绪和记忆相关的神经环路。虽然大量有关情绪记忆神经机制的研究表明,杏仁核、海马和前额叶是负责情绪记忆的核心脑结构,杏仁核参与记忆的编码、巩固以及提取的各个阶段,其本身也具有记忆的功能,因此杏仁核在整个情绪记忆神经网络中的核心地位似乎毋庸置疑。然而 Tsuchiya 等人^[24]发现双侧杏仁核损伤的病人依然能够加工恐惧面孔,Pessoa 等人^[26]认为杏仁核在情绪加工中的作用需要重新认识,杏仁核通过与大脑皮层以及皮层下结构的广泛联结对记忆产生的作用可能更为突出。虽然 Kensinger 等人^[42]也提出了情绪记忆的“双通路模型”,但是这些研究结果似乎仍然停留在概念水平;情绪记忆涉及的脑区趋于一致,却没有明确整合各个相关脑区之间是如何相互影响的,可能存在几种加工通路,其脑区之间如何通过功能联结从而产生了多样的情绪记忆现象。正因如此,研究者和医学工作者面对创伤后应激障碍(PTSD)、抑郁症病人的诊断治疗依然束手无策,所以研究的方法亟待寻求突破。目前在认知科学领域中新兴起的计算建模方法,它通过神经元的激活模拟脑区之间的功能联结,从而提高了研究的信度和生物效度。利用计算建模单独研究情绪^[72]或记忆^[73]的较多,但是研究情绪对记忆的影响或情绪记忆却非常少见,应用计算建模的方法考察情绪记忆脑区之间的功能联结将成为一种新趋势。

第二,未探讨情绪唤醒与注意系统的相互影响以及情绪效价与奖惩系统的关联。基于已有研究发现情绪唤醒对记忆的影响主要通过提高注意和加工资源,并依赖于杏仁核与海马的交互作用^[54,55,57],我们假设杏仁核-海马之间作用的机制是通过提高注意并调动注意控制的神经网络来实现的。虽然已有研究指出注意网络与记忆提取间的关联^[74],然而,情绪唤醒调动注意资源影响记忆的确切机制尚不明确。今后的研究应使用适当的方法(如 fMRI 因果联结,EEG 脑区间相位耦合等技术),把以杏仁核-海马为核

心的情绪记忆环路与认知控制的额-顶叶网络的联系加以探明. 同时, 已有研究发现情绪效价对记忆的影响主要依赖于海马与前额叶的交互作用, 且情绪效价与正负性的奖励强化密不可分^[68,69], 基于这些证据我们预测情绪效价对记忆的影响是通过海马与大脑中奖惩网络的相互调控起作用的. 今后的研究应探讨海马与以纹状体-前额叶为核心的奖惩系统之间的交互作用, 来揭示情绪效价影响记忆加工的神经机制.

从现实和社会意义的重要性来看, 未来应从情绪和遗忘的神经机制的角度出发, 科学地佐证和补充情绪与记忆神经机制的关系, 全面地阐释情绪记忆的神经机制. 记住和遗忘是记忆系统的两大功能, 遗忘无效信息、痛苦的经验 and 记住有效信息具有同等

重要的价值^[75], Romanes^[76]认为适当的遗忘有助于身心健康, 记忆系统就是一个不断更新信息的过程, 必要的遗忘有益于有效的记忆. Minnema 等人^[77]研究发现, 负性效价的信息会损伤定向遗忘, 与中性信息相比负性信息更难遗忘, 重度抑郁和强迫症都存在不同程度的定向遗忘损伤, 从而影响了记忆系统的更新和正常功能的发挥. 以往研究大多关注情绪对记忆的促进作用^[39,52~55]. 然而, 实际上, 情绪对记忆的影响是一把双刃剑, 情绪不仅仅能够易化记忆产生记忆优势效应^[39,52~55], 它还能通过对自身唤醒程度的自主调节, 阻碍或者弱化记忆的巩固^[78~80]. 因此了解情绪影响记忆的神经机制, 明确情绪与记忆的相互关系, 才能够真正有效地调控对情绪信息的记忆, 有的放矢地干预情绪信息的不适应性忘记(如 PTSD).

参考文献

- 1 Simons J S, Spiers H J. Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *Nat Rev Neurosci*, 2003, 4: 637–648
- 2 O'Reilly R C, Rudy J W. Conjunctive representations in learning and memory: Principles of cortical and hippocampal function. *Psychol Rev*, 2001, 108: 311–345
- 3 McNab F, Klingberg T. Prefrontal cortex and basal ganglia control access to working memory. *Nat Neurosci*, 2007, 11: 103–107
- 4 Mitchell K J, Johnson M K. Source monitoring 15 years later: What have we learned from fMRI about the neural mechanisms of source memory? *Psychol Bull*, 2009, 135: 638
- 5 Simons J S, Schölvinc M L, Gilbert S J, et al. Differential components of prospective memory? Evidence from fMRI. *Neuropsychologia*, 2006, 44: 1388–1397
- 6 Perlstein W M, Elbert T, Stenger V A. Dissociation in human prefrontal cortex of affective influences on working memory-related activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 1736–1741
- 7 Nieuwenhuis I L C, Takashima A. The role of the ventromedial prefrontal cortex in memory consolidation. *Behav Brain Res*, 2011, 218: 325–334
- 8 Schnider A. Spontaneous confabulation, reality monitoring, and the limbic system—A review. *Brain Res Rev*, 2001, 36: 150–160
- 9 Janowsky J S, Shimamura A P, Squire L R. Source memory impairment in patients with frontal lobe lesions. *Neuropsychologia*, 1989, 27: 1043–1056
- 10 Kirchoff B A, Wagner A D, Maril A, et al. Prefrontal-temporal circuitry for episodic encoding and subsequent memory. *J Neurosci*, 2000, 20: 6173–6180
- 11 Dobbins I G, Foley H, Schacter D L, et al. Executive control during episodic retrieval: Multiple prefrontal processes subserve source memory. *Neuron*, 2002, 35: 989–996
- 12 LeDoux J E. *The Emotional Brain: The Mysterious Underpinnings of Emotional Life*. New York: Simon & Schuster, 1996
- 13 Phan K L, Wager T, Taylor S F, et al. Functional neuroanatomy of emotion: A meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *NeuroImage*, 2002, 16: 331–348
- 14 Chen Y H, Dammers J, Boers F, et al. The temporal dynamics of insula activity to disgust and happy facial expressions: A magnetoencephalography study. *NeuroImage*, 2009, 47: 1921–1928
- 15 Davidson R J. Affective style, psychopathology, and resilience: Brain mechanisms and plasticity. *Am Psychol*, 2000, 55: 1196–1214
- 16 O'Doherty J, Kringelbach M L, Rolls E T, et al. Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 95–102
- 17 Drevets W C, Price J L, Furey M L. Brain structural and functional abnormalities in mood disorders: Implications for neurocircuitry models of depression. *Brain Struct Funct*, 2008, 213: 93–118
- 18 杨炯炯, 赵艳兵. 杏仁核参与情绪记忆的脑功能成像研究述评. *北京大学学报(自然科学版)*, 2009, 45: 355–361

- 19 Vuilleumier P, Armony J L, Driver J, et al. Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: An event-related fMRI study. *Neuron*, 2001, 30: 829–841
- 20 Kim S E, Kim J W, Kim J J, et al. The neural mechanism of imagining facial affective expression. *Brain Res*, 2007, 1145: 128–137
- 21 Tamietto M, De Gelder B. Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 697–709
- 22 Yang Z, Zhao J, Jiang Y, et al. Altered negative unconscious processing in major depressive disorder: An exploratory neuropsychological study. *PLoS One*, 2011, 6: e21881
- 23 Dolan R J. Emotion, cognition, and behavior. *Science*, 2002, 298: 1191
- 24 Tsuchiya N, Moradi F, Felsen C, et al. Intact rapid detection of fearful faces in the absence of the amygdala. *Nat Neurosci*, 2009, 12: 1224–1225
- 25 Pessoa L, Adolphs R. Emotion and the brain: Multiple roads are better than one. *Nat Rev Neurosci*, 2011, 12: 425
- 26 Pessoa L, Adolphs R. Emotion processing and the amygdala: From a “low road” to “many roads” of evaluating biological significance. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 773–783
- 27 de Gelder B, van Honk J, Tamietto M. Emotion in the brain: Of low roads, high roads and roads less travelled. *Nat Rev Neurosci*, 2011, 12: 425; author reply 425
- 28 LeDoux J E. Emotion circuits in the brain. *Annu Rev Neurosci*, 2000, 23: 155–184
- 29 Sergerie K, Chochol C, Armony J L. The role of the amygdala in emotional processing: A quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neurosci Biobehav Rev*, 2008, 32: 811–830
- 30 Adolphs R, Russell J A, Tranel D. A role for the human amygdala in recognizing emotional arousal from unpleasant stimuli. *Psychol Sci*, 1999, 10: 167
- 31 Yamasaki H, LaBar K S, McCarthy G. Dissociable prefrontal brain systems for attention and emotion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 11447–11451
- 32 Pessoa L, McKenna M, Gutierrez E, et al. Neural processing of emotional faces requires attention. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 11458–11463
- 33 Compton R J. The interface between emotion and attention: A review of evidence from psychology and neuroscience. *Behav Cogn Neurosci Rev*, 2003, 2: 115–129
- 34 Dolcos F, LaBar K S, Cabeza R. Dissociable effects of arousal and valence on prefrontal activity indexing emotional evaluation and subsequent memory: An event-related fMRI study. *NeuroImage*, 2004, 23: 64–74
- 35 Sutton S K, Davidson R J. Prefrontal brain asymmetry: A biological substrate of the behavioral approach and inhibition systems. *Psychol Sci*, 1997, 8: 204
- 36 Kringelbach M L, Rolls E T. The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: Evidence from neuroimaging and neuropsychology. *Prog Neurobiol*, 2004, 72: 341–372
- 37 Liu X, Hairston J, Schrier M, et al. Common and distinct networks underlying reward valence and processing stages: A meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neurosci Biobehav Rev*, 2011, 35: 1219–1236
- 38 McGaugh J L. Memory consolidation and the amygdala: A systems perspective. *Trends Neurosci*, 2002, 25: 456
- 39 Richter-Levin G. The amygdala, the hippocampus, and emotional modulation of memory. *Neuroscientist*, 2004, 10: 31–39
- 40 Armony J L, Dolan R J. Modulation of spatial attention by fear-conditioned stimuli: An event-related fMRI study. *Neuropsychologia*, 2002, 40: 817–826
- 41 Hamann S. Cognitive and neural mechanisms of emotional memory. *Trends Cogn Sci*, 2001, 5: 394–400
- 42 Kensinger E A, Corkin S. Two routes to emotional memory: Distinct neural processes for valence and arousal. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 3310–3315
- 43 Bechara A, Tranel D, Damasio H, et al. Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, 1995, 269: 1115–1118
- 44 Richardson M P, Strange B A, Dolan R J. Encoding of emotional memories depends on amygdala and hippocampus and their interactions. *Nat Neurosci*, 2004, 7: 278–285
- 45 Cabeza R, St Jacques P. Functional neuroimaging of autobiographical memory. *Trends Cogn Sci*, 2007, 11: 219–227
- 46 Daselaar S M, Rice H J, Greenberg D L, et al. The spatiotemporal dynamics of autobiographical memory: Neural correlates of recall, emotional intensity, and reliving. *Cereb Cortex*, 2008, 18: 217–229
- 47 Phelps E A. Human emotion and memory: Interactions of the amygdala and hippocampal complex. *Curr Opin Neurobiol*, 2004, 14: 198–202
- 48 Cahill L, Prins B, Weber M, et al. Beta-adrenergic activation and memory for emotional events. *Nature*, 1994, 371: 702–704
- 49 van Stegeren A H. Imaging stress effects on memory: A review of neuroimaging studies. *Can J Psychiatry*, 2009, 54: 16–27

- 50 McGaugh J L. The amygdala modulates the consolidation of memories of emotionally arousing experiences. *Annu Rev Neurosci*, 2004, 27: 1–28
- 51 Hamann S B, Ely T D, Grafton S T, et al. Amygdala activity related to enhanced memory for pleasant and aversive stimuli. *Nat Neurosci*, 1999, 2: 289–293
- 52 Canli T, Zhao Z, Brewer J, et al. Event-related activation in the human amygdala associates with later memory for individual emotional experience. *J Neurosci*, 2000, 20: RC99
- 53 Sommer T, Glascher J, Moritz S, et al. Emotional enhancement effect of memory: Removing the influence of cognitive factors. *Learn Mem*, 2008, 15: 569–573
- 54 Buchanan T W. Retrieval of emotional memories. *Psychol Bull*, 2007, 133: 761–779
- 55 LaBar K S, Cabeza R. Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nat Rev Neurosci*, 2006, 7: 54–64
- 56 Dolcos F, Cabeza R. Event-related potentials of emotional memory: Encoding pleasant, unpleasant, and neutral pictures. *Cogn Affect Behav Neurosci*, 2002, 2: 252–263
- 57 Anderson A K, Phelps E A. Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, 2001, 411: 305–309
- 58 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
- 59 Ritchey M, LaBar K S, Cabeza R. Level of processing modulates the neural correlates of emotional memory formation. *J Cogn Neurosci*, 2011, 23: 757–771
- 60 Kensinger E A, Schacter D L. Processing emotional pictures and words: Effects of valence and arousal. *Cogn Affect Behav Neurosci*, 2006, 6: 110–126
- 61 Erk S, von Kalckreuth A, Walter H. Neural long-term effects of emotion regulation on episodic memory processes. *Neuropsychologia*, 2010, 48: 989–996
- 62 Depue B E, Curran T, Banich M T. Prefrontal regions orchestrate suppression of emotional memories via a two-phase process. *Science*, 2007, 317: 215–219
- 63 Smith A P R, Stephan K E, Rugg M D, et al. Task and content modulate amygdala-hippocampal connectivity in emotional retrieval. *Neuron*, 2006, 49: 631–638
- 64 Maratos E, Dolan R, Morris J, et al. Neural activity associated with episodic memory for emotional context. *Neuropsychologia*, 2001, 39: 910–920
- 65 Dietrich D E, Emrich H M, Waller C, et al. Emotion/cognition-coupling in word recognition memory of depressive patients: An event-related potential study. *Psychiatry Res*, 2000, 96: 15–29
- 66 Johansson M, Mecklinger A, Treese A C. Recognition memory for emotional and neutral faces: An event-related potential study. *J Cogn Neurosci*, 2004, 16: 1840–1853
- 67 Vö M L H, Jacobs A M, Kuchinke L, et al. The coupling of emotion and cognition in the eye: Introducing the pupil old/new effect. *Psychophysiology*, 2008, 45: 130–140
- 68 Wittmann B C, Schott B H, Guderian S, et al. Reward-related fMRI activation of dopaminergic midbrain is associated with enhanced hippocampus-dependent long-term memory formation. *Neuron*, 2005, 45: 459–467
- 69 Kuhl B A, Shah A T, DuBrow S, et al. Resistance to forgetting associated with hippocampus-mediated reactivation during new learning. *Nat Neurosci*, 2010, 13: 501–506
- 70 Murty V P, Ritchey M, Adcock R A, et al. fMRI studies of successful emotional memory encoding: A quantitative meta-analysis. *Neuropsychologia*, 2010, 48: 3459–3469
- 71 Sehlmeier C, Schöning S, Zwitserlood P, et al. Human fear conditioning and extinction in neuroimaging: A systematic review. *PLoS One*, 2009, 4: e5865
- 72 Balkenius C, Morén J. Emotional learning: A computational model of the amygdala. *Cybernet Syst*, 2001, 32: 611–636
- 73 O'Reilly R C, Frank M J. Making working memory work: A computational model of learning in the prefrontal cortex and basal ganglia. *Neural Comput*, 2006, 18: 283–328
- 74 Friedman D, Johnson R Jr. Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: A selective review. *Microsc Res Tech*, 2000, 51: 6–28
- 75 王大伟, 刘永芳, 毕玉芳. 定向遗忘研究的进展. *心理科学*, 2006, 29: 373–375
- 76 Romanes G J. Diseases of memory; an essay in the positive psychology. *Nature*, 1882, 27: 169–170
- 77 Minnema M T, Knowlton B J. Directed forgetting of emotional words. *Emotion*, 2008, 8: 643

- 78 Inaba M, Ohira H. Reduced recollective memory about negative items in high trait anxiety individuals: An ERP study. *Int J Psychophysiol*, 2009, 74: 106–113
- 79 Curran T. Effects of attention and confidence on the hypothesized ERP correlates of recollection and familiarity. *Neuropsychologia*, 2004, 42: 1088–1106
- 80 Yonelinas A P. The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *J Mem Lang*, 2002, 46: 441–517

Neural mechanisms of emotional modulation on memory

ZHOU PingYan^{1,2}, WANG Kai^{1,2}, LI Qi¹ & LIU Xun¹

¹Key Laboratory of Behavioral Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Emotion serves an important role in people's daily life, especially essential for cognitive functions such as learning and memory. Normal functioning of emotion affects the survival of individuals and species as well as their adaptation to the environment. Researchers have accumulated lots of evidences in research of emotion in animals and humans over years. Nonetheless, the critical questions about how emotion modulates memory and how the neural circuits serving emotion and memory interact remain to be clarified. This review summarized research from brain imaging and neuropsychology, in order to elucidate neural mechanisms of memory and emotion processing as well as emotional modulation on memory. Based on existing evidences, we postulated a theoretical framework to be further examined in future research in this direction. We hypothesized that emotional arousal and valence influence memory processing in the amygdala-hippocampus circuit via distinct pathways: emotional arousal modulates memory by activating the fronto-parietal attentional network, whereas emotional valence modulates memory through the interaction with fronto-striatal reward/punishment systems.

emotion, memory, amygdala, hippocampus, arousal, valence

doi: 10.1360/972012-725