

Η Νευροβιολογική Βάση των Συναισθημάτων

Αντώνης Σταματάκης

Αναπλ. Καθηγητής Βιολογίας-Βιολογίας Συμπεριφοράς

Εργ. Βιολογίας-Βιοχημείας, Τμήμα Νοσηλευτικής, Σχολή Επιστημών Υγείας, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών

Παπαδιαμαντοπούλου 123, 11527 Αθήνα

Email: astam@nurs.uoa.gr

Βιολογική «αξία» των συναισθημάτων

Οι άνθρωποι, ανεξάρτητα από το πολιτισμικό πλαίσιο στο οποίο ζουν, αναγνωρίζουν τον θυμό, την αηδία και την αποστροφή, τη λύπη, τη χαρά, τον φόβο και την έκπληξη (Elfenbein and Ambady, 2002). Η εκφορά και η αντίληψη των συναισθημάτων είναι εγγενείς, βιολογικά καθοριζόμενες ικανότητες οι οποίες εξασφαλίζουν την επικοινωνία και την αποτελεσματική μετάδοση πληροφοριών κυρίως μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους. Η επικοινωνία των συναισθημάτων στους ανθρώπους βασίζεται πρωταρχικά σε οπτικά και ηχητικά δεδομένα, για παράδειγμα στις εκφράσεις του προσώπου, τη στάση του σώματος, τις χειρονομίες, αλλά και την ομιλία, τόσο μέσω του λεκτικού της περιεχομένου όσο, συχνότερα, μέσω εξωλεκτικών στοιχείων όπως ο τόνος της φωνής (Elfenbein and Ambady, 2002; Paulmann and Uskul, 2014). Η αποτελεσματική επικοινωνία των συναισθημάτων οδηγεί, ή τουλάχιστον θα μπορούσε να οδηγήσει, σε τροποποίηση της συμπεριφοράς πρωταρχικά του δέκτη και σε δεύτερο χρόνο και του πομπού: Για παράδειγμα ο θυμός στο πρόσωπο του συνομιλητή μας, μας ενημερώνει ότι επίκειται σύγκρουση μαζί του και μας καλεί να αναπροσαρμόσουμε τη

συμπεριφορά μας αν θέλουμε να αποφύγουμε τη ρήξη ή να προετοιμαστούμε νοητικά και σωματικά αν επιλέξουμε να εμπλακούμε. Η αντίληψη των συναισθημάτων του άλλου είναι βασικό συστατικό της κοινωνικής αλληλεπίδρασης και του προγραμματισμού της μελλοντικής συμπεριφοράς μας.

Το βιολογικό υπόστρωμα των συναισθημάτων είναι κοινό σε όλους τους ανθρώπους και αποτελείται από ένα εκτεταμένο νευρικό δίκτυο που περιλαμβάνει δομές του εγκεφάλου, αλλά και του περιφερικού και του αυτόνομου νευρικού συστήματος, οι οποίες δημιουργούνται κατά την ανάπτυξη του οργανισμού, με βάση τις πληροφορίες που υπάρχουν στα γονίδια μας. Όμως, η κατανόηση και η έκφραση ορισμένων συναισθημάτων μπορεί να τροποποιηθούν μέσω διαδικασιών μάθησης, που υπαγορεύονται πιθανόν από πολιτισμικές συνιστώσες (Gendron et al., 2014).

Εγκεφαλικές δομές εμπλεκόμενες στο συναίσθημα

Κεντρικό ρόλο στην επεξεργασία των συναισθημάτων παίζουν τρεις δομές του εγκεφάλου: Η αμυγδαλή (ή αμυγδαλοειδές σώμα ή σύμπλεγμα αμυγδαλοειδών πυρήνων), που ενεργοποιείται τόσο από θετικά όσο και από αρνητικά συναισθήματα, ο ιππόκαμπος που εντάσσει το συναίσθημα σε συγκεκριμένο περιβαλλοντικό πλαίσιο και ο προμετωπιαίος φλοιός που τροποποιεί το συναίσθημα είτε ενισχύοντάς το είτε καταστέλλοντάς το με βάση άλλα ερεθίσματα και δεδομένα όπως οι κοινωνικές νόρμες (Marek et al., 2013).

Η αμυγδαλή στον άνθρωπο εντοπίζεται στο εσωτερικό του πρόσθιου τμήματος του κροταφικού λοβού, ακριβώς μπροστά από τον ιππόκαμπο, δομή με την οποία επικοινωνεί και αλληλεπιδρά κατά την επεξεργασία των ερεθισμάτων για

την απόδοση συναισθηματικού φορτίου.

Η εμπλοκή της αμυγδαλής στην επεξεργασία των συναισθηματικά φορτισμένων ερεθισμάτων πιθανολογήθηκε αρχικά κατά την ανατομική διερεύνηση δύο κλινικών συνδρόμων, του συνδρόμου Urbach-Wiethe (Siebert et al., 2003) και του συνδρόμου Klüver-Bucy (Trimble et al., 1997). Ασθενείς με αυτές τις παθήσεις εμφανίζουν, μεταξύ άλλων συμπτωμάτων, μειωμένες αντιδράσεις σε επίφοβα/απειλητικά ερεθίσματα, καθώς και μειωμένη μνήμη συναισθηματικά φορτισμένων γεγονότων. Τα συμπτώματα αυτά συνοδεύονται από καταστροφές στην περιοχή της αμυγδαλής και τον περιβάλλοντα αυτήν φλοιό. Αυτές οι κλινικές παρατηρήσεις επιβεβαιώνονται από πειραματικές μελέτες στις οποίες καταστροφή της αμυγδαλής σε πειραματόζωα, οδηγεί στην εμφάνιση συμπτωμάτων αντίστοιχων με αυτά ανθρώπων χωρίς λειτουργική αμυγδαλή, με πιο χαρακτηριστικό την απουσία φόβου (Horel and Misantone, 1974; Kling et al., 1993).

Η αμυγδαλή γενικά ενεργοποιείται από ερεθίσματα με συναισθηματική αξία, ερεθίσματα που προβλέπουν καταστάσεις κρίσιμες για την επιβίωση του οργανισμού, όχι μόνο αρνητικές (π.χ. θηρευτής), αλλά και θετικές (π.χ. πιθανό ταίρι). Το νευρωνικό κύκλωμα που επεξεργάζεται τα συναισθηματικά σημαντικά ερεθίσματα, είναι αρκετά εκτεταμένο και πολύπλοκο, η κεντρική όμως θέση της αμυγδαλής σε αυτό είναι αδιαμφισβήτητη (LeDoux, 2003; Sah and Westbrook, 2008). Η πιο απλουστευμένη πορεία που μπορεί να ακολουθήσει ένα περιβαλλοντικό ερέθισμα, σε αυτό το κύκλωμα, το «κύκλωμα του φόβου», όπως έχει επικρατήσει να αναφέρεται, είναι η ακόλουθη (LeDoux, 1994): Ας υποθέσουμε ότι βρίσκεστε σε ένα δάσος μια βροχερή ημέρα, χωρίς πολύ ήλιο και φως. Καθώς περπατάτε, το πόδι σας ακουμπάει κάτι μαλακό στο έδαφος, το κοιτάτε και για 1-2

δευτερόλεπτα «παγώνετε» και μένετε ακίνητοι, νομίζοντας ότι πατήσατε πάνω σε ένα κουλουριασμένο φίδι. Πολύ γρήγορα όμως, έχοντας κοιτάξει καλύτερα κάτω από τα πόδια σας, βλέπετε ότι είναι μόνο ένας σωρός από τυλιγμένα σχοινιά. Αναστενάζετε με ανακούφιση και συνεχίζετε τον περίπατο σας. Τι έχει συμβεί στον εγκέφαλο σας, γιατί «παγώσατε» και πώς ξεπεράσατε αυτή την αυτόματη, «ενστικτώδη» αντίδραση σας; Η όλη διαδικασία κρατάει λιγότερο από μισό δευτερόλεπτο κι είναι ουσιώδης για την επιβίωση μας, τόσο στη φύση όσο και στο τεχνητό αστικό περιβάλλον που ζούμε. Τα οπτικά ερεθίσματα μεταβιβάζονται από τον αμφιβληστροειδή του ματιού μας σε έναν διαμετακομιστικό σταθμό, στο εσωτερικό του εγκεφάλου, το έξω γονατώδες σώμα του θαλάμου. Από εκεί οι οπτικές πληροφορίες αποστέλλονται ταυτόχρονα σε δύο εγκεφαλικές δομές, την αμυγδαλή και τον οπτικό φλοιό. Ενώ όμως η αποστολή τους γίνεται ταυτόχρονα, η άφιξη τους εμφανίζει χρονική διαφορά: Ο δρόμος από το έξω γονατώδες σώμα στην αμυγδαλή είναι συντομότερος από ό,τι ο δρόμος για τον οπτικό φλοιό. Έτσι, η αμυγδαλή δέχεται μεν πρώτη τις οπτικές πληροφορίες, όμως αυτές οι πληροφορίες είναι σχετικά αδρές, δεν έχουν υποστεί πλήρη επεξεργασία και πολύ συχνά είναι ασαφείς και αμφίσημες (στο παράδειγμα μας, η εικόνα μπορεί να αντιστοιχεί είτε σε ένα φίδι είτε σε σχοινιά). Στην επιβίωση όμως η ταχύτητα αντίδρασης πολύ συχνά συνιστά τη διαφορά μεταξύ ζωής και θανάτου, οπότε με βάση αυτές τις ασαφείς πληροφορίες, που θα μπορούσαν όμως να σηματοδοτούν κίνδυνο, η αμυγδαλή ενεργοποιείται και ξεκινά την αντίδραση αντιμετώπισης του κινδύνου, εδώ δηλαδή την αντίδραση «παγώματος». Παράλληλα όμως οι ίδιες, αδρές οπτικές πληροφορίες ταξιδεύουν και τελικά φτάνουν στον οπτικό φλοιό, με μια μικρή βέβαια χρονική υστέρηση. Εκεί υφίστανται εκτενέστερη επεξεργασία και η εικόνα

γίνεται σαφέστερη, «καθαρίζει», ώστε να μπορεί με βεβαιότητα –αν και όχι πάντα– να ταυτοποιηθεί το υπό συζήτηση αντικείμενο. Με τη σειρά του ο οπτικός φλοιός ενημερώνει την αμυγδαλή για το τι τελικά είναι αυτό που πατήσατε ώστε η αμυγδαλή να αναπροσαρμόσει ανάλογα την αντίδραση της: Αν όντως είναι φίδι να συνεχίσει την αντίδραση αντιμετώπισης του κινδύνου, είτε παρατείνοντας την αντίδραση «παγώματος» είτε υιοθετώντας εναλλακτικές στρατηγικές «μάχης ή φυγής», να χτυπήστε δηλαδή το φίδι ή να τρέξετε μακριά του. Η αμυγδαλή αντιδρά πρώτη, πριν ολοκληρωθεί η επεξεργασία των εισερχόμενων πληροφοριών και το κόστος που πληρώνουμε είναι μια σειρά «ψεύτικων» συναγερμών. Όμως η εξέλιξη έχει δει ότι είναι προτιμότεροι οι «ψεύτικοι» συναγερμοί, παρά μια καθυστερημένη αντίδραση σε ένα ερέθισμα που σηματοδοτεί πραγματικό κίνδυνο. Όσοι οργανισμοί άργησαν να απαντήσουν, κατά πάσα βεβαιότητα δεν άφησαν τα γονίδια τους στη γενετική δεξαμενή του είδους τους...

Η είσοδος, λοιπόν, πληροφοριών στην αμυγδαλή γίνεται από δύο δρόμους, έναν συντομότερο απευθείας από το θάλαμο, που ονομάζεται και «κάτω» δρόμος, κι έναν πιο αργό που έχει ως ενδιάμεσο σταθμό το φλοιό, και ονομάζεται και «πάνω» δρόμος (LeDoux, 1994). Η έξοδος της αμυγδαλής περιλαμβάνει πολλές συνδέσεις με εγκεφαλικά κέντρα που ελέγχουν πολλές από τις αυτόνομες λειτουργίες του σώματος μας (Dedovic et al., 2009; Macefield et al., 2013; Saha, 2005) όπως π.χ. τη ρύθμιση της αρτηριακής πίεσης, την έκκριση των ορμονών του στρες με κύρια την κορτιζόλη, αλλά και μια σειρά αντιδράσεων σε επικίνδυνες ή απλώς απρόσμενες καταστάσεις όπως η αντίδραση «παγώματος» ή η αντίδραση «ξαφνιάσματος» όταν ακούμε έναν απρόσμενο, δυνατό θόρυβο. Μέσω αυτών των οδών εξόδου, η αμυγδαλή ελέγχει και ενορχηστρώνει την απάντηση του

οργανισμού μας σε περιβαλλοντικά ερεθίσματα που απαιτούν την αντίδραση μας, είτε είναι αρνητικά είτε είναι θετικά. Όμως σε κάθε περίπτωση απαιτείται η κατανάλωση ενέργειας από το σώμα και η εκτροπή πόρων από άλλες λειτουργίες, με στόχο πάντα την επιβίωση του οργανισμού, βραχυπρόθεσμη ή μακροπρόθεσμη.

Φυλετικά διμορφική επεξεργασία συναισθηματικά φορτισμένων ερεθισμάτων

Είναι προφανές από την καθημερινή εμπειρία μας ότι δεν αποκρίνονται όλοι οι άνθρωποι με τον ίδιο τρόπο ή στον ίδιο βαθμό, στα περιβαλλοντικά ερεθίσματα είτε αρνητικά είτε θετικά. Πληθώρα παραγόντων μπορεί να τροποποιήσει την απόκριση, ακόμα και του ίδιου ανθρώπου. Υπάρχει όμως ένας παράγοντας που διαφοροποιεί ριζικά αυτές τις αποκρίσεις και μάλιστα σε βαθμό που ενίοτε προβληματίζει: το φύλο.

Είναι κοινός τόπος ότι οι γυναίκες αναγνωρίζουν καλύτερα την ύπαρξη συναισθηματικού μηνύματος στις εκφράσεις του προσώπου ή στον τόνο της φωνής (Canli et al., 2002; Donges et al., 2012; Hoffmann et al., 2010; Schirmer et al., 2005), σε βαθμό μάλιστα που αρκετοί άντρες αναρωτιούνται αν όντως υπάρχει συναισθηματικό μήνυμα και πόσο καλά είναι κρυμμένο από το δικό τους αισθητηριακό σύστημα! Γενικά, ο ουδός, το κατώφλι, συναισθηματικής αντίδρασης για έναν άντρα είναι πιο υψηλός από τον ουδό μιας γυναίκας. Επιπροσθέτως, για τους άντρες τα ερεθίσματα έχουν ή δεν έχουν συναισθηματικό φορτίο, ενώ για τις γυναίκες η κατηγοριοποίηση είναι πολύ πιο συνεχής, με πολλές-πολλές διαβαθμίσεις ή και συνδυασμούς συναισθημάτων. Είναι πάντως ενδιαφέρον ότι κατά την επεξεργασία συναισθηματικά φορτισμένων ερεθισμάτων, ακόμα και η ενεργοποίηση της αμυγδαλής εμφανίζει διαφορετικά πρότυπα στους άντρες από

ό,τι στις γυναίκες, με διαφορετική εμπλοκή της αμυγδαλής στο αριστερό ή το δεξιό ημισφαίριο του εγκεφάλου, ανάλογα με το φύλο (Hamann, 2005; Proverbio et al., 2009).

Επιπλέον, οι γυναίκες έχουν καλύτερη μνήμη συναισθηματικά φορτισμένων γεγονότων (Canli et al., 2002). Έτσι, μπορούν να ανακαλέσουν πιο αποτελεσματικά, με περισσότερες λεπτομέρειες ένα συναισθηματικά σημαντικό -για τις ίδιες φυσικά- γεγονός. Η ύπαρξη συναισθηματικού φορτίου γενικά ευνοεί την αποθήκευση ενός γεγονότος, οπότε καθώς μια γυναίκα εντοπίζει συναισθηματικό φορτίο σε ένα ερέθισμα πιο εύκολα σε σχέση με έναν άντρα, είναι πολύ περισσότερα τα γεγονότα που μπορεί να ανακαλέσει τελικά.

Συναισθηματική Μνήμη

Υπάρχουν όμως περιπτώσεις στις οποίες αυτό που ανακαλείται δεν είναι το γεγονός που προκάλεσε το συναίσθημα, αλλά αυτό καθαυτό το συναίσθημα. Χαρακτηριστικό είναι το παράδειγμα με τις madeleine του Προυστ, ένα γλύκισμα του οποίου και μόνο η μυρωδιά κι η γεύση προκαλούσαν στο συγγραφέα αγαλλίαση, χωρίς να μπορεί να θυμηθεί γιατί και πώς είχε δημιουργηθεί αυτός ο συνειρμός. Όλοι έχουμε βιώσει αντίστοιχες εμπειρίες όπου μια μυρωδιά, μια μελωδία, ένας χρωματικός συνδυασμός μας γεννά ένα συναίσθημα, θετικό ή αρνητικό, χωρίς όμως να μπορούμε να εντοπίσουμε την πηγή αυτής της συσχέτισης. Η ερμηνεία αυτής της μνήμης χωρίς γνώση του γεγονότος που τη γέννησε, θα πρέπει να αναζητηθεί στην αλληλουχία με την οποία ωριμάζουν και γίνονται λειτουργικές οι διαφορετικές εγκεφαλικές περιοχές: Η αμυγδαλή που επεξεργάζεται το συναισθηματικό περιεχόμενο ενός ερεθίσματος είναι ήδη λειτουργική κατά τη

γέννηση μας, ενώ αντίθετα ο ιππόκαμπος που απαιτείται για τη δημιουργία μνήμης ενός γεγονότος ωριμάζει με πιο αργό ρυθμό και σίγουρα μετά την ηλικία των 3-4 ετών (Lurien et al., 2009). Έτσι, το άρωμα της μητέρας μας ξυπνά παιδικές μνήμες ασφάλειας και θαλπωρής, αλλά δεν αναγνωρίζουμε καν ότι αυτό είναι το άρωμα που φορούσε όταν ήμασταν μικροί...

Η συναισθηματική μνήμη είναι απαραίτητη για τη δημιουργία δεσμού μεταξύ ενός μωρού και της μητέρας του, ή γενικότερα αυτού που το φροντίζει. Το μωρό προσκολλάται σε αυτόν που του παρέχει τροφή και ζεστασιά, χωρίς να το γνωρίζει συνειδητά. Θα πρέπει να περιμένουμε την ωρίμανση του ιππόκαμπου ώστε αυτή η σχέση να γίνει συνειδητή, να μπει σε «λέξεις». Πέραν όμως της παιδικής ηλικίας, ακόμα κι αφού ο ιππόκαμπος κυριαρχήσει στα μνημονικά μας συστήματα, η αμυγδαλή δεν σταματά ποτέ να επηρεάζει την ικανότητα μας για αποθήκευση πληροφοριών, κι όσο πιο έντονο το συναισθηματικό φορτίο ενός γεγονότος, μιας πληροφορίας τόσο πιο αποτελεσματική η αποθήκευσή τους για μελλοντική χρήση (Sandi and Pinelo-Nava, 2007). Σκεφτείτε πόσα πράγματα συναντάμε κάθε μέρα στη ζωή μας κι από αυτά πόσα και ποια θυμόμαστε το βράδυ που γυρίζουμε στο σπίτι μας. Η ικανότητα του εγκεφάλου μας για επεξεργασία και αποθήκευση πληροφοριών είναι πεπερασμένη, τουλάχιστον ανά χρονική μονάδα, με αποτέλεσμα οι εισερχόμενες πληροφορίες υπερβαίνουν κατά πολύ τις δυνατότητες του. Η συναισθηματική μνήμη είναι ένα πολύ αποτελεσματικό φίλτρο που εξασφαλίζει ότι στα μνημονικά συστήματα θα αποθηκευτούν εκείνες οι πληροφορίες που εμφανίζουν τη μεγαλύτερη σημασία για την επιβίωση του ατόμου. Θέλουμε να θυμόμαστε ό,τι μας πόνεσε ώστε να το αποφύγουμε, αλλά και ό,τι μας έκανε να χαρούμε ώστε να το επιδιώξουμε ξανά.

Υπάρχουν όμως περιπτώσεις που η συναισθηματική μνήμη κάθε άλλο παρά ευνοεί την επιβίωση, ή τουλάχιστον την ευζωία, του ατόμου. Κι έχουμε δύο ακραία, αντιθετικά παραδείγματα: τον εθισμό και τις φοβίες. Ο εθισμός έχει τη ρίζα του σε μια πολύ έντονα ηδονική εμπειρία, την αρχική χρήση της εξαρτησιογόνου ουσίας. Η μνήμη της ηδονής είναι τόσο έντονη που χειραγωγεί όλη την υπόλοιπη συμπεριφορά του χρήστη από κει και μετά. Αργά αλλά σταθερά όμως η χρήση δεν φέρνει την ίδια ένταση ηδονής, η μνήμη όμως είναι εκεί και ωθεί ψυχαναγκαστικά τη συμπεριφορά στην αναζήτηση, τη μάταιη αναζήτηση, της προσδοκώμενης με βάση την εμπειρία ευχαρίστησης. Αντίθετα, οι φοβίες ξεκινάνε από ένα τραυματικό, ιδιαίτερα επώδυνο γεγονός, πραγματικό ή ιδεατό -η αμυγδαλή δεν μπορεί να κάνει τη διάκριση-, το οποίο αποθηκεύεται ως μια πολύ ισχυρή απωθητική μνήμη, ώστε το άτομο να μην εκτεθεί ξανά στα αρνητικά συναισθήματα που βίωσε κατά το τραυματικό γεγονός.

Εξαρτημένη Μάθηση Φόβου

Για τη μελέτη της λειτουργία της αμυγδαλής στην αποθήκευση του συναισθηματικού φορτίου ενός ερεθίσματος, έχει αναπτυχθεί η πειραματική δοκιμασία της Εξαρτημένης Μάθησης Φόβου (Tronson et al., 2012). Κατά τη δοκιμασία αυτή, ένα αβλαβές ερέθισμα (εξαρτημένο) π.χ. ένας ήχος, μια μυρωδιά, μια εικόνα στην οθόνη ενός υπολογιστή, συνοδεύεται από ένα αλγογόνο ερέθισμα (ανεξάρτητο) π.χ. ηλεκτροσόκ. Το ανεξάρτητο ερέθισμα από μόνο του προκαλεί φοβικές αντιδράσεις π.χ. στους ανθρώπους αύξηση της καρδιακής συχνότητας ή της εφίδρωσης των παλαμών, ενώ αντίθετα το εξαρτημένο από μόνο τους δεν προκαλεί καμιά τέτοιου τύπου αντίδραση. Όμως μετά από το συνδυασμό του εξαρτημένου με

το ανεξάρτητο, η κατοπινή εμφάνιση του εξαρτημένου ερεθίσματος, απουσία του ανεξάρτητου, είναι αρκετή ώστε να εμφανιστούν φοβικές αντιδράσεις. Κατά την εκπαίδευση, η εμφάνιση του εξαρτημένου ερεθίσματος συνοδεύεται πάντοτε από το ανεξάρτητο (το ηλεκτροσόκ με τον πόνο που προκαλούσε), οπότε το εξαρτημένο ερέθισμα απέκτησε μια προγνωστική αξία, που δεν διέθετε εγγενώς: Η εμφάνισή του προβλέπει πλέον αρνητικές συνέπειες και για αυτό το λόγο το υποκείμενο στο εξής το φοβάται. Για να εγκαθιδρυθεί μια τέτοια συσχέτιση, τα δύο ερεθίσματα θα πρέπει να εμφανίζονται με πολύ στενή χρονική γειτνίαση. Ο δε αριθμός των επαναλήψεων μέχρι την εγκαθίδρυση της συσχέτισης εξαρτάται από την ένταση του ανεξάρτητου, αλγογόνου ερεθίσματος. Θα πρέπει να σημειωθεί πάντως ότι η πολύ γρήγορη-εύκολη εμφάνιση εξαρτημένης μάθησης δεν είναι πάντα δόκιμη, καθώς μπορεί να οδηγήσει σε λανθασμένες συσχετίσεις που οφείλονται σε τυχαία γεγονότα, χωρίς προγνωστική αξία.

Μετά την εγκατάσταση της εξαρτημένης μάθησης φόβου, η έκθεση στο εξαρτημένο ερέθισμα οδηγεί σε έντονη ενεργοποίηση της αμυγδαλής όπως προκύπτει από καταγραφές της εγκεφαλικής δραστηριότητας (Büchel and Dolan, 2000). Είναι ιδιαίτερα ενδιαφέρον το γεγονός ότι αντίστοιχη ενεργοποίηση της αμυγδαλής μπορεί να προκληθεί και κατά την ανάκληση φόβου μετά από μια παραλλαγή εξαρτημένης μάθησης φόβου, στην οποία το εξαρτημένο ερέθισμα συνοδεύεται είτε με περιγραφή των αρνητικών συνεπειών ενός υποτιθέμενου ανεξάρτητου ερεθίσματος (το οποίο όμως το υποκείμενο του πειράματος ποτέ δεν βιώνει πραγματικά) (Phelps et al., 2001) είτε με παρατήρηση ενός άλλου ατόμου που υφίσταται τις συνέπειες του ανεξάρτητου ερεθίσματος (τον πόνο λόγω του ηλεκτροσόκ) (Olsson et al., 2007). Η συσχέτιση επομένως ενός αβλαβούς

ερεθίσματος με αρνητικές συνέπειες μπορεί να συμβεί, πέρα από βιωματικά-άμεσα και έμμεσα μέσω διηγήσεων ή παρατήρησης της εμπειρίας άλλων ανθρώπων.

Παρά τον κεντρικό ρόλο της αμυγδαλής στην εμφάνιση της εξαρτημένης μάθησης φόβου –και εν γένει στην επεξεργασία συναισθηματικά φορτισμένων ερεθισμάτων–, η δράση της ελέγχεται και τροποποιείται από φλοιικές δομές, τον ιππόκαμπο και τον προμετωπιαίο φλοιό. Ο ρόλος του ιπποκάμπου είναι να εντάσσει τις αντιδράσεις της αμυγδαλής στο σωστό περιβαλλοντικό πλαίσιο (Maren et al., 2013), περιορίζοντας έτσι τη γενίκευση του συναισθήματος, τις εκτός τόπου και χρόνου συναισθηματικές αποκρίσεις, όπως π.χ. την άσκοπη αντίδραση φόβου στην εικόνα ενός φιδιού στην τηλεόραση ή σε ένα βιβλίο, σε αντιδιαστολή με τη δόκιμη αντίδραση στη θέα ενός πραγματικού φιδιού στα πόδια μας. Ο προμετωπιαίος φλοιός με τη σειρά του μεταβάλλει τις αντιδράσεις της αμυγδαλής με βάση την καταλληλότητα ή όχι της αντίδρασής της καθώς και ήδη αποθηκευμένες προγενέστερες εμπειρίες (Gilmartin et al., 2014): Ένα ερέθισμα μπορεί όντως να είναι επικίνδυνο και να πρέπει να αντιδράσουμε, αλλά υπό τις συγκεκριμένες συνθήκες η αντίδραση να είναι πιο επιζήμια, για αυτό και ο προμετωπιαίος καταστέλλει την αυτόματη απόκριση της αμυγδαλής. Αντίστροφα, ο προμετωπιαίος παρεμβαίνει ενισχύοντας τη δράση της αμυγδαλής, όταν το ίδιο το προσλαμβανόμενο ερέθισμα δεν οδηγεί σε επαρκή ενεργοποίησή της αν και κάτι τέτοιο είναι δόκιμο, όπως π.χ. κατά την εγκατάσταση του εξαρτημένου φόβου. Η εμπλοκή του προμετωπιαίου στη διαμόρφωση των συναισθηματικών αποκρίσεων είναι γνωσιακή και εμπίπτει στον ευρύτερο ρόλο του στη διαμόρφωση της συμπεριφοράς μέσω συνειδητών, εθελούσιων διεργασιών όπως η λήψη αποφάσεων, ο προγραμματισμός του μέλλοντος και η εφαρμογή κοινωνικών

κανόνων. Όμως ο προμετωπιαίος είναι η περιοχή του φλοιού που ωριμάζει λειτουργικά τελευταία, μετά την εφηβεία. Γεγονός που μπορεί να ερμηνεύσει στα παιδιά και τους εφήβους την απουσία επαρκούς συναισθηματικού ελέγχου ή την απόδοση συναισθηματικού φορτίου σε ένα γεγονός που σε έναν ενήλικα φαίνεται υπερβολικό.

Υπερδραστηριότητα αμυγδαλής και διαταραχές της διάθεσης

Υπερβολική ενεργοποίηση της αμυγδαλής μπορεί να παρατηρηθεί και στους ενήλικες και μάλιστα έχει συσχετισθεί με πολύ συχνές διαταραχές της διάθεσης όπως η κατάθλιψη, η μετατραυματική διαταραχή άγχους (Post-traumatic stress disorder) και η αγχώδης συνδρομή (DeRubeis et al., 2008; Koenigs and Grafman, 2009; Quidé et al., 2012). Σε όλες αυτές τις νοσολογικές οντότητες παρατηρείται ανισορροπία στη λειτουργία αμυγδαλής-προμετωπιαίου, με υπερβολική δραστηριότητα της αμυγδαλής και υπολειτουργία του προμετωπιαίου φλοιού. Αν συνυπολογίσουμε την υψηλότερη αντιδραστικότητα της αμυγδαλής σε περιβαλλοντικά ερεθίσματα στις γυναίκες, θα μπορούσαμε πιθανόν να ερμηνεύσουμε –εν μέρει– την υψηλότερη συχνότητα εμφάνισης αυτών των διαταραχών σε αυτές σε σχέση με τους άντρες.

Θα πρέπει να σημειώσουμε ότι πολλές από τις φαρμακοθεραπείες που χρησιμοποιούνται για την αντιμετώπιση τέτοιων καταστάσεων, στοχεύουν στη μείωση της ενεργοποίησης της αμυγδαλής (μια προσέγγιση που χαρακτηρίζεται bottom-up effect), ενώ αντίστροφα έχει δειχθεί ότι οι ψυχολογικές παρεμβάσεις μπορούν να δράσουν ενισχύοντας τον ανασταλτικό ρόλο του προμετωπιαίου, μειώνοντας σε δεύτερο χρόνο την υπερδραστηριότητα της αμυγδαλής (top-down

effect) (DeRubeis et al., 2008; Quidé et al., 2012). Ο κοινός στόχος είναι η αποκατάσταση της ισορροπημένης λειτουργίας του κυκλώματος το οποίο αφενός αποδίδει συναισθηματικό φορτίο στα ερεθίσματα και αφετέρου επιλέγει συγκεκριμένους τύπους συμπεριφορικών αντιδράσεων σε αυτά.

Κατακλείδα

Η ισορροπημένη λειτουργία του κυκλώματος αμυγδαλής-προμετωπιαίου-ιπποκάμπου εξασφαλίζει τη δόκιμη αντίδραση στα εκάστοτε ερεθίσματα, αποδίδοντας το κατάλληλο συναισθηματικό περιεχόμενο κι επιλέγοντας την πλέον αποδοτική συμπεριφορική στρατηγική. Διαταραχές στην ενεργότητα του κυκλώματος αυτού μπορούν να οδηγήσουν είτε σε υπερβολική, ατελέσφορη απόδοση συναισθηματικής αξίας σε ερεθίσματα που είναι στην πραγματικότητα ουδέτερα είτε, αντίστροφα, στην παρεμπόδιση συναισθηματικού χρωματισμού γεγονότων και επιπεδομένο συναίσθημα. Τα συναισθήματα όμως είναι αναπόσπαστο κομμάτι της ζωής μας, καθώς καθοδηγούν τις κοινωνικές μας αλληλεπιδράσεις, μας προστατεύουν από κινδύνους, αλλά και μας ωθούν στην αναζήτηση της ευτυχίας, όπως κι αν ορίζεται αυτή από τον εγκέφαλο μας.

Βιβλιογραφία

Büchel C, Dolan RJ (2000). Classical fear conditioning in functional neuroimaging. *Curr Opin Neurobiol* 10(2):219-223.

Canli T, Desmond JE, Zhao Z, Gabrieli JD (2002). Sex differences in the neural basis of emotional memories. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99(16):10789-10794.

Dedovic K, Duchesne A, Andrews J, Engert V, Pruessner JC (2009). The brain and the stress axis: the neural correlates of cortisol regulation in response to stress. *Neuroimage* 47(3):864-871.

DeRubeis RJ, Siegle GJ, Hollon SD (2008). Cognitive therapy versus medication for depression: treatment outcomes and neural mechanisms. *Nat Rev Neurosci* 9(10):788-796.

Donges US, Kersting A, Suslow T (2012). Women's greater ability to perceive happy facial emotion automatically: gender differences in affective priming. *PLoS One* 7(7):e41745.

Elfenbein HA, Ambady N (2002). On the universality and cultural specificity of emotion recognition: a meta-analysis. *Psychol Bull* 128(2):203-235.

Gendron M, Roberson D, van der Vyver JM, Barrett LF (2014). Cultural relativity in perceiving emotion from vocalizations. *Psychol Sci* 25(4):911-920.

Gilmartin MR, Balderston NL, Helmstetter FJ (2014). Prefrontal cortical regulation of fear learning. *Trends Neurosci* 37(8):455-464.

Hamann S (2005). Sex differences in the responses of the human amygdala. *Neuroscientist* 11(4):288-293.

Hoffmann H, Kessler H, Eppel T, Rukavina S, Traue HC (2010). Expression intensity, gender and facial emotion recognition: Women recognize only subtle facial emotions better than men. *Acta Psychol (Amst)* 135(3):278-283.

Horel JA, Misantone LJ (1974). The Klüver-Bucy syndrome produced by partial isolation of the temporal lobe. *Exp Neurol* 42(1):101-112.

Kling AS, Tachiki K, Lloyd R (1993). Neurochemical correlates of the Klüver-Bucy syndrome by in vivo microdialysis in monkey. *Behav Brain Res* 56(2):161-170.

Koenigs M, Grafman J (2009). Posttraumatic stress disorder: the role of medial prefrontal cortex and amygdala. *Neuroscientist* 15(5):540-548.

LeDoux JE (1994). Emotion, memory and the brain. *Sci Am* 270:50-57.

LeDoux JE (2003). The Emotional Brain, Fear, and the Amygdala. *Cell Mol Neurobiol* 23(4/5): 727-738.

Lupien SJ, McEwen BS, Gunnar MR, Heim C (2009). Effects of stress throughout the lifespan on the brain, behaviour and cognition. *Nat Rev Neurosci* 10(6):434-445.

Macefield VG, James C, Henderson LA (2013). Identification of sites of sympathetic outflow at rest and during emotional arousal: concurrent recordings of sympathetic nerve activity and fMRI of the brain. *Int J Psychophysiol* 89(3):451-459.

Marek R, Strobel C, Bredy TW, Sah P (2013). The amygdala and medial prefrontal cortex: partners in the fear circuit. *J Physiol* 591(Pt 10):2381-2391.

Maren S, Phan KL, Liberzon I (2013). The contextual brain: implications for fear conditioning, extinction and psychopathology. *Nat Rev Neurosci* 14(6):417-428.

Olsson A, Nearing KI, Phelps EA (2007). Learning fears by observing others: the neural systems of social fear transmission. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2(1):3-11.

Paulmann S, Uskul AK (2014). Cross-cultural emotional prosody recognition: evidence from Chinese and British listeners. *Cogn Emot* 28(2):230-244.

Phelps EA, O'Connor KJ, Gatenby JC, Gore JC, Grillon C, Davis M (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nat Neurosci* 4(4):437-441.

Proverbio AM, Adorni R, Zani A, Trestianu L (2009). Sex differences in the brain response to affective scenes with or without humans. *Neuropsychologia* 47(12):2374-2388.

Quidé Y, Witteveen AB, El-Hage W, Veltman DJ, Olff M (2012). Differences between effects of psychological versus pharmacological treatments on functional and morphological brain alterations in anxiety disorders and major depressive disorder: a systematic review. *Neurosci Biobehav Rev* 36(1):626-644.

Sah P, Westbrook FR (2008). The circuit of fear. *Nature* 454: 589-590.

Saha S (2005). Role of the central nucleus of the amygdala in the control of blood pressure: descending pathways to medullary cardiovascular nuclei. *Clin Exp Pharmacol Physiol* 32(5-6):450-456.

Sandi C, Pinelo-Nava MT (2007). Stress and memory: behavioral effects and neurobiological mechanisms. *Neural Plast* 2007:78970.

Schirmer A, Striano T, Friederici AD (2005). Sex differences in the preattentive processing of vocal emotional expressions. *Neuroreport* 16(6):635-639.

Siebert M, Markowitsch HJ, Bartel P (2003) Amygdala, affect and cognition: evidence from 10 patients with Urbach-Wiethe disease. *Brain* 126:2627–2637.

Trimble MR, Mendez MF, Cummings JL (1997). Neuropsychiatric symptoms from the temporolimbic lobes. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 9(3):429-438.

Tronson NC, Corcoran KA, Jovasevic V, Radulovic J (2012). Fear conditioning and extinction: emotional states encoded by distinct signaling pathways. *Trends Neurosci* 35(3):145-155.