



SUMA PSICOLOGICA

Suma Psicológica

ISSN: 0121-4381

sumapsi@konradlorenz.edu.co

Fundación Universitaria Konrad Lorenz
Colombia

Justel, Nadia; Psyrdellis, Mariana; Ruetti, Eliana

Modulación de la memoria emocional: una revisión de los principales factores que afectan los
recuerdos

Suma Psicológica, vol. 20, núm. 2, diciembre-, 2013, pp. 163-174

Fundación Universitaria Konrad Lorenz
Bogotá, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=134229985003>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

MODULACIÓN DE LA MEMORIA EMOCIONAL: UNA REVISIÓN DE LOS PRINCIPALES FACTORES QUE AFECTAN LOS RECUERDOS

MODULATION OF EMOTIONAL MEMORY, A REVISION OF THE MAIN FACTORS WHICH INFLUENCE MEMORIES

Nadia Justel*

Mariana Psyrdellis*

Eliana Ruetti*

Universidad de Buenos Aires, Argentina

RESUMEN

Palabras clave:

memoria, emociones,
modulación, humanos

Recibido. 28 de diciembre 2012

Aceptado. 6 de agosto 2013

Las emociones están íntimamente vinculadas con la memoria. Numerosas investigaciones señalan que los eventos con contenido emocional (positivos o negativos) se recuerdan en mayor medida que los neutros. En este sentido, la memoria emocional es el resultado del almacenamiento de la información que estuvo acompañada por factores alertadores a través de los cuales se fijó con más facilidad. De acuerdo con esto, el objetivo del presente trabajo es realizar una revisión de los principales factores que modulan la consolidación de la memoria emocional en humanos. Específicamente, se va a analizar cómo influyen las emociones y el estado de alerta que se produce en una situación de estrés sobre la memoria. Además se analizan los mecanismos neurobiológicos involucrados en la consolidación de los recuerdos de situaciones emocionalmente significativas.

* Laboratorio de Psicología Experimental y Aplicada (PSEA), Instituto de Investigaciones Médicas (IDIM), UBA-CONICET Facultad de Psicología.

Correspondencia a: Dra. Eliana Ruetti, Instituto de Investigaciones Médicas Dr. A. Lanari. Av. Combatientes de Malvinas 3150. Ciudad Autónoma de Buenos Aires - (1427) – Argentina. Tel.: +54 11 4514 8701 ext 170; fax: +54 11 4523 8947. E-mail: elianaruetti@gmail.com.

Actualmente la Dra. Eliana Ruetti trabaja en la Unidad de Neurobiología Aplicada, CEMIC, CONICET. Av. Galván 4102 - (CP: C1431FWO), CABA, Argentina. Tel/Phone (+54 11) 5299-0100 Int/Ext 2747 - (+5411) 4545 6589.

ABSTRACT

Keywords:

memory, emotions,
modulation, human

Emotions are closely linked to memory. Numerous studies indicate that (both positive and negative) emotional events are remembered more than neutral ones. Emotional memory is the result of storing the information that was accompanied by stressful factors through which the information is more easily fixed. Based on this background, the aim of this work is to review the main factors which modulate emotional memory consolidation in humans. Specifically, this paper seeks to analyze the influence of emotions and the alert state that a stressful situation produces on memory, as well as the neurobiological mechanisms involved in memories of emotionally significant situations.

La memoria emocional es el resultado del almacenamiento de la información que estuvo acompañada por factores de alarma o alerta a través de los cuales pudo fijarse con más facilidad (Bermúdez-Rattoni & Prado-Alcalá, 2001). Posee las características de ser ilimitada, persistente, relativamente estable, y su recuperación puede ser tanto explícita como implícita (Ruiz Vargas, 1994).

Desde una perspectiva funcional, la memoria se concibe como un elemento complejo que requiere diferentes procesos con características psicológicas y neurobiológicas particulares, que resultan indispensables y mutuamente necesarias para la conformación de una huella mnémica. Entre ellas se encuentra el registro y la codificación de información, en distintos tipos de representaciones, mediante el ingreso de un input y su organización adecuada. Es necesaria tanto la retención y el almacenamiento sostenido de dicho estímulo en el tiempo, como su posterior recuperación para la realización de diversas tareas cognitivas (Ruiz Vargas, 2010). De este modo, el recuerdo de un evento emocional se torna una función transversal y básica, en donde el contenido emocional afecta diferencialmente tanto los procesos de codificación, como de consolidación y evocación.

Por otro lado, varias investigaciones mostraron que las emociones están íntimamente vinculadas con la memoria (Bradley, Greenwald, Petry & Lang, 1992; Cahill & McGaugh, 1995, 1998; Cahill & van Stegeren, 2003; Erk, von Kalckreuth & Walter, 2010; McGaugh &

Roosendaal, 2009; Ruetti, Mustaca, Bentosela, 2008; Soeter & Kindt, 2011). Clásicamente se considera que el contenido emocional de los eventos influye sobre el recuerdo posterior (Bradley et al., 1992), dado que estos sucesos se evocan en mayor medida y con más detalle que los neutros. Sin embargo, existen múltiples factores que pueden afectar la consolidación de la memoria de los eventos emocionales, fortaleciendo o deteriorando los recuerdos.

Hay evidencia que señala que los eventos con contenido emocional se recuerdan en mayor medida que los neutros (Bradley et al., 1992; Cahill & McGaugh, 1995, 1998; Christianson, 1992; van Ast et al., 2013). Dolcos, LaBar y Cabeza (2004) demostraron que el recuerdo de imágenes (tanto placenteras como displacenteras) con contenido emocional es mayor que el de las imágenes neutras. Un estudio clave para la comprensión de cómo se consolidan los recuerdos de la información con relevancia emocional fue el realizado por Cahill y McGaugh (1995). En este trabajo los participantes tenían que observar una serie de diapositivas acompañadas por una breve historia (que narraba lo que se veía). Dichas diapositivas se hallaban divididas en tres fases; tanto la primera como la tercera eran iguales para todos los participantes, pero la segunda tenía contenido emocionalmente alertador para el grupo experimental e información neutra para el grupo control. Cabe mencionar que de este modo las imágenes eran las mismas para ambos grupos y lo único que las diferenciaba

era la historia que describía los hechos. Una semana después, los participantes fueron evaluados en una prueba de reconocimiento y de recuerdo libre acerca de lo que habían observado. Se encontró una facilitación de la memoria de la fase 2 en el grupo experimental; es decir, que estos participantes recordaron significativamente más detalles de la historia con contenido emocional que el grupo control (Cahill & McGaugh, 1995).

El objetivo del presente trabajo es realizar una revisión de los principales factores que modulan la consolidación de la memoria emocional en humanos. Se va a analizar el papel de las emociones y del estrés o alerta, y los mecanismos neurobiológicos que afectan los recuerdos de situaciones emocionalmente significativas.

Papel del estrés y cortisol en la modulación de la memoria emocional

Las emociones con las que se procesan los eventos funcionan como un sistema de filtro, seleccionando los hechos que van a ser guardados en la memoria de forma más duradera (Rodrigues, Schafé & LeDoux, 2004). El mejor recuerdo de las historias emocionales puede atribuirse al incremento de la excitación o activación que provoca el contenido intrínseco del material o la tarea. Este contenido emocional actúa como un neuro-modulador de la memoria en la codificación y en la consolidación. A su vez, esto se debe a que se produce una activación del sistema nervioso simpático que promueve la liberación de hormonas adrenales en sangre y aumentan la activación noradrenérgica dentro de la amígdala (McGaugh & Roozendaal, 2009; Soeter & Kindt, 2011).

A nivel fisiológico, durante las situaciones de gran contenido emocional se liberan hormonas adrenales, tales como la adrenalina, la noradrenalina y los glucocorticoides, lo cual genera una activación del estado de alerta. Esta respuesta puede ser incitada por medio de dos vías paralelas: una vía de acceso rápido conocida como el eje simpato-adreno-medular (SAM) en la cual el hipotálamo desencadena la activación de las glándulas adrenales (particularmente la

región medular de dichas glándulas), liberando así las mencionadas catecolaminas en sangre. Por otra parte, el eje hipotálamo-pituitaria-glándulas adrenales (HPA) genera un aumento por parte del hipotálamo de la liberación de la hormona liberadora de corticotrofina (CRF) y arginina vasopresina (AVP), las cuales aumentan en la hipófisis la producción de ACTH (adrenocorticotrofina) en la circulación del cuerpo humano. Esta última actúa sobre la corteza de las glándulas adrenales induciendo la síntesis y liberación de glucocorticoides, en particular del cortisol. El eje HPA es considerado más lento que el primero y posee una retroalimentación negativa que permite el retorno del organismo a un nivel basal (Conde Cotes, Prada Sarmiento, Martínez Garrido, Botelho de Oliveira & Becerra Tomaz, 2008; Roozendaal & McGaugh, 2011; Sirera, Sánchez & Camps, 2006; Wolf, 2009).

La acción de estas hormonas es una de las claves para llegar a la comprensión de las relaciones entre la memoria y las emociones (McGaugh & Roozendaal, 2002; Roozendaal, 2000; Taylor, Ellenbogen, Washburn & Joobert, 2011), ya que las mismas modulan selectivamente la memoria de eventos que son emocionalmente significativos.

Distintas evidencias señalan que el alerta antes o después del aprendizaje influye sobre la memoria de los participantes. A su vez, las hormonas liberadas en situaciones alertadoras provocan efectos opuestos sobre la memoria en función del momento en el cual éstas son liberadas o administradas. En este sentido, pueden facilitar la consolidación de la memoria (Buchanan & Lovall, 2001; Cahill, Gorski & Le, 2003; Kuhlmann & Wolf, 2006; Zoladz et al., 2011) o deteriorar la evocación de información adquirida previamente (de Quervain, Roozendaal, Muller-Spahn & Hock, 2000; Kuhlmann, Kirschbaum & Wolf, 2005; Roozendaal 2000, 2002).

En relación con el tema, Cahill et al. (2003) estudiaron la interacción entre las hormonas del estrés y la activación emocional inducida por la tarea de aprendizaje. A los participantes se les presentaron diapositivas emocionalmente significativas y neutras mientras se los expuso a una situación estresante o control (inmersión

del brazo en agua fría o tibia durante 3 minutos, respectivamente). Una semana después, los participantes que recibieron el estresor mostraron un mayor reconocimiento de las diapositivas alertadoras (y con más detalles) que las neutras, en comparación con los participantes controles, que no fueron estresados durante la tarea. Esto permitiría inferir que la activación ocasionada por el estresor utilizado mejoró el desempeño del recuerdo de las imágenes emocionales, dando cuenta de la consolidación diferencial de la memoria y de la interacción entre las emociones y la memoria.

En otro estudio se evaluaron los efectos del aumento de cortisol provocado por estrés psicosocial agudo (durante y después de la tarea) sobre la evocación de la memoria a largo plazo, en comparación con un grupo control sin estrés. La tarea consistía en el aprendizaje de pares de palabras asociadas emocionales o neutras. En el grupo expuesto al estrés, tanto durante como después de la tarea, se encontró una menor evocación de las palabras emocionales a las 5 semanas. Estos resultados indican que la interacción entre emociones y memoria no es una relación de tipo lineal, sino que puede mejorar o deteriorar los recuerdos de acuerdo con los parámetros que se utilicen en cada estudio (Tollenaar, Elzinga, Spinhoven & Everaerd, 2008).

Un estudio más específico estuvo orientado a investigar los efectos del estrés y de las hormonas involucradas sobre la codificación, consolidación y evocación de memorias emocionales y neutras. Los participantes debían aprender listas de palabras emocionales y neutras, y se exponían al estresor (inmersión del brazo en agua fría durante 3 minutos) en distintos momentos, de acuerdo con la fase de la memoria estudiada. Los resultados mostraron que la exposición al estrés mejoró el recuerdo de las palabras emocionales cuando se afectó la consolidación, pero redujo el recuerdo de las mismas cuando se afectó la evocación (Smeets, Otgaar, Candel & Wolf, 2008). En relación con el tema, un estudio similar mostró que el estrés dañó el recuerdo y el reconocimiento de palabras tanto emocionales como neutras cuando fue aplicado

durante el aprendizaje de los estímulos, es decir durante el período de codificación de la información (Schwabe & Wolf, 2010). Estos resultados señalan la importancia del estrés, y de las hormonas liberadas durante las diferentes etapas de procesamiento de la información, ya que no se hallan los mismos resultados cuando se interfiere sobre la codificación, consolidación o evocación de los estímulos, pudiendo facilitar o deteriorar los recuerdos de acuerdo al caso.

En otro trabajo análogo se analizó si la exposición a estrés (inmersión del brazo en agua fría durante 3 minutos) en diferentes momentos antes del aprendizaje podía afectar la memoria de largo plazo de información emocional y neutra, evaluada 24 horas después (Zoladz et al., 2011). La exposición al estrés inmediatamente antes del aprendizaje aumentó el reconocimiento de las palabras emocionales positivas, mientras que si el estresor se aplicaba 30 minutos antes de la tarea deterioraba el recuerdo libre de las palabras emocionales negativas. No se hallaron diferencias para las palabras neutras. Estos resultados señalan nuevamente el papel diferencial del estrés previo a una tarea sobre el aprendizaje, y en este caso enfatizan que la proximidad del estresor y la valencia de los estímulos (positivos/negativos) pueden actuar como determinantes de la memoria de la información aprendida.

La situación de estrés, o el estado de alerta, puede producirse exponiendo a los participantes a diferentes tipos de escenarios que implican el uso de estímulos físicos (inmersión del brazo en agua helada) o psicosociales (preparar un discurso para una audiencia), así como también la anticipación de un posible peligro. Por ejemplo, en un trabajo se evaluó el efecto que tenía anticipar una amenaza (presentación de una descarga eléctrica) sobre la codificación y el reconocimiento de palabras emocionales y neutras (Weymar, Bradley, Hamm & Lang, 2013). Con este procedimiento los autores querían evaluar si la amenaza de un peligro interfería con la codificación de la información, y si el reconocimiento podía facilitarse cuando las palabras se codificaban en un contexto “seguro”, en comparación con un contexto amenazante. Se ha-

lló que los participantes mostraron un correcto reconocimiento de las palabras codificadas en un contexto amenazante, comparadas con el seguro. Además, esta diferencia fue más notable para las palabras emocionales, dando cuenta de que el alerta inducido por la anticipación de la amenaza generó un mejor recuerdo de los estímulos evaluados.

Como se mencionó anteriormente, las situaciones alertadoras pueden aumentar o deteriorar la memoria. Se realizó un estudio para determinar qué factores del estrés podrían estar causando estos efectos opuestos (Buchanan & Tranel, 2008). Para ello, se evaluó a los participantes en una tarea en la cual tenían que observar imágenes con contenido emocional y neutro. Luego de 24 horas, la mitad de los participantes se exponían a un estrés psicosocial (hablar frente al público y resolver operaciones matemáticas), mientras que la otra mitad (grupo control) permanecía leyendo. Después de esto, se los evaluaba en una prueba de recuerdo libre. Como resultado, los participantes que mostraron un aumento de cortisol debido a la tarea alertadora tuvieron un menor desempeño en la retención de la memoria. En este sentido, se pueden observar los efectos negativos que tiene el cortisol inducido por el estrés sobre la recuperación de la información. Sin embargo, este efecto no fue diferencial en relación con las imágenes emocionales y neutras. Además, los participantes que no mostraron un aumento del cortisol, tuvieron un incremento de la retención de las imágenes emocionales, en comparación con los controles. Los autores sugieren que la liberación de cortisol es la responsable del deterioro de la información con contenido emocional, y en sentido contrario, la situación de estrés sin incremento de cortisol puede potenciar el recuerdo (Buchanan & Tranel, 2008).

Los niveles de corticosteroides endógenos siguen un ritmo circadiano, siendo mayores en la fase matutina en comparación con la vespertina. Un estudio midió el efecto de una situación social estresante sobre la codificación de información emocional o neutra en las dos fases del día. Los resultados indicaron que la situación estresante deterioró el recuerdo

libre del material emocional en comparación con el neutro en los participantes que fueron evaluados en la fase matutina, sin encontrarse diferencias cuando los participantes fueron evaluados en la fase vespertina. Los resultados sugieren que los participantes que fueron estresados en la mañana, momento en el cual había más corticosteroides endógenos circulantes, tuvieron una sobreestimulación de estos receptores en el cerebro, lo cual impidió posteriormente el recuerdo (Maheu, Collicut, Kornik, Moszkowski & Lupien, 2005).

En lo concerniente a los ritmos circadianos, Smeets (2011) realizó un trabajo similar al descrito previamente con la única diferencia de que la situación estresante fue realizada por los participantes previamente al recuerdo libre del material, para afectar la evocación de la información en vez de la codificación. El autor halló que el estrés deterioró el recuerdo emocional más que el neutro en ambas fases del día, es decir, que la situación estresante y los niveles incrementados de cortisol afectaron los recuerdos independientemente del momento del día evaluado, evidenciando el efecto divergente del estrés en función de las fases del día y de la etapa de la memoria que está siendo evaluada.

Se halló evidencia de que los niveles de cortisol varían durante el ciclo menstrual, produciéndose una elevación durante la fase de ovulación (Andreano, Hamidreza & Cahill, 2008). Por otro lado, la utilización de anticonceptivos altera la memoria de los eventos emocionales, dado que afecta tanto las hormonas sexuales como las del estrés que influyen en el recuerdo (Nielsen, Ertman, Lakhani & Cahill, 2011). En este sentido, se realizó un estudio para evaluar el recuerdo a largo plazo (una semana después) de historias con contenido emocional y neutro en dos grupos de mujeres, con y sin el uso de la hormona anticonceptiva. Se encontró que las mujeres que utilizaban la hormona presentaban un aumento significativo en la evocación de los elementos centrales, pero no de los aspectos periféricos al comparar las historias emocionales y las neutras. Sin embargo, se hallaron resultados opuestos en el desempeño en la evaluación de las mu-

jeros que no usaban anticonceptivos (Nielsen et al., 2011). En relación con el tema Nielsen, Segal, Worden, Yim y Cahill (2013) mostraron que las mujeres que utilizaban anticonceptivos tenían una menor respuesta de las hormonas del estrés (saliva alfa amilasa y cortisol) cuando observaban los estímulos emocionales. Estos estudios resaltan el papel de las hormonas sexuales sobre la modulación de la memoria emocional y su relación con las hormonas asociadas al estrés.

En esta dirección, Felmingham, Tran, Fong y Bryant (2012) estudiaron el efecto de exponer a los participantes a una tarea estresante de modo posterior a la observación de imágenes emocionales o neutras, tanto en hombres como mujeres. Al realizar la evaluación hallaron que ambos sexos recordaron más las imágenes emocionales que las neutras, pero este aumento fue mayor aún en las mujeres sometidas al estresor. Este estudio señala que el recuerdo de eventos emocionales varía dependiendo del género de los participantes y que este efecto, en este caso en particular, ocurrió cuando el estrés fue implementado durante el proceso de consolidación.

Para estudiar si la activación emocional puede modular la memoria de un evento no relacionado con la emoción, Nielson, Yee y Erickson (2005) llevaron a cabo un estudio en el que los participantes aprendían una lista de palabras; luego de esto, la mitad de ellos observaba un video que producía activación emocional y la otra mitad veía un video con contenido neutro. Ambos grupos fueron evaluados a las 24 horas y los resultados indicaron un mejor desempeño mnémico en aquel grupo que fue expuesto al material alertador, en comparación con el grupo control. Estos hallazgos indican que la emoción afecta la consolidación de la memoria y que la fuente de activación emocional no tiene que estar necesariamente asociada a aquello que se va a recordar.

En los párrafos precedentes se analizó el papel del estrés sobre la memoria a través de la modulación que ejerce la liberación endógena del cortisol sobre los recuerdos posteriores. Sin embargo, otra manera de evaluar el efecto

del cortisol sin someter a los participantes a una situación estresante, es mediante la administración exógena de esta hormona. Buchanan y Lovall (2001) realizaron un trabajo en el cual se les administró cortisol a un grupo de individuos voluntarios inmediatamente antes de una tarea que consistía en presentar a los participantes fotografías emocionales (o significativas) y neutras. Posteriormente, se les requería que evocaran las imágenes previamente observadas, y se encontró que los participantes que recibieron la administración exógena de cortisol recordaban más las fotografías emocionalmente impactantes, en comparación con las neutras.

En síntesis, las hormonas adrenales que acompañan a los eventos emocionalmente significativos, modulan la memoria de esos sucesos, facilitando o deteriorando los recuerdos. Esta modulación de la memoria emocional se produce básicamente por la interacción de las hormonas del estrés tales como el cortisol, la adrenalina y la noradrenalina a nivel central con la activación de la amígdala, que es la principal estructura cerebral encargada de la regulación emocional del comportamiento (Cahill & McGaugh, 1998; Cahill & van Stegeren 2003; McGaugh, Cahill & Roozendaal, 1996). A continuación se describen los principales estudios que sentaron las bases neurobiológicas de la modulación de la memoria de los sucesos emocionales.

Estructuras neurales implicadas en la modulación de la memoria emocional

La amígdala desempeña un papel fundamental en la expresión y en la experiencia de las emociones, no sólo por la influencia que ejerce sobre el hipocampo sino también dada la relativa independencia de los hemisferios cerebrales y de la posibilidad de funcionar como un sistema unilateral (Palmero, 1996).

Hay trabajos de la literatura que muestran que la amígdala, en especial el núcleo basolateral, modula el proceso de consolidación de la memoria a largo plazo de los eventos emocionalmente alertadores (Cahill & Anderson, 2009; Cahill & McGaugh, 1998; Cahill & van Stegeren 2003;

McGaugh, Cahill & Roozendaal, 1996). Cuando esta región se activa debido al contenido emocional, se modula el almacenamiento de información en otras regiones del cerebro. En las respuestas emocionales, el sistema límbico se vincula con la corteza cerebral por medio de diversas formas; bien sea mediante proyecciones hacia las zonas inferiores de la corteza regulando las proyecciones ascendentes dopaminérgicas, serotoninérgicas y colinérgicas; mediante proyecciones hacia el núcleo estriado modulando el circuito cortico-estriado-talámico-cortical; mediante proyecciones a los núcleos anterior y dorso-talámico modulando el circuito cortico-talámico-cortical; o mediante proyecciones directas hacia la corteza (Palmero, 1996).

Actualmente con el desarrollo de las técnicas de neuroimágenes, se ha permitido ampliar la comprensión de los mecanismos neurobiológicos subyacentes a diferentes procesos cognitivos y emocionales. Kilpatrick y Cahill (2003) expusieron a un grupo de participantes a dos sesiones en las cual les mostraban videos con contenido emocional y neutro, mientras eran monitoreados por un escáner de Tomografía por Emisión de Positrones (PET, por su sigla en inglés - Positron Emission Tomography). Durante la exposición a los estímulos emocionales se pudo observar un aumento en la actividad de las zonas de circunvolución del hipocampo ipsilateral y de la corteza prefrontal ventrolateral, en comparación con el material neutro.

Por otro lado, Richardson, Strange y Dolan (2004) compararon el desempeño de participantes con distinto grado de patología en la región izquierda del hipocampo, con o sin lesiones en la amígdala y con participantes sanos, para analizar la interacción entre la amígdala y el hipocampo en la codificación de la memoria emocional. Durante la sesión de entrenamiento, en donde se les mostró una lista de palabras con contenido emocional y neutro, los grupos fueron escaneados a través de una resonancia magnética, y luego se evaluó el recuerdo libre de la tarea. Encontraron que el daño severo en el hipocampo izquierdo estaba asociado a un menor desempeño tanto para los estímulos emocionales como para los neutros, mientras que la severidad de la

patología en la amígdala determinó el desempeño de los estímulos emocionales solamente. Esto significa que a mayor daño amigdalino, hay un menor recuerdo de los estímulos emocionales. A su vez, las lesiones en la amígdala izquierda redujeron la actividad del hipocampo izquierdo hacia los estímulos emocionales en comparación con los neutros. Además, la severidad de la patología en el hipocampo estuvo asociada a la magnitud de la actividad neuronal en la amígdala izquierda y derecha. Esta evidencia apoya la teoría de que existe una co-dependencia entre ambas estructuras cerebrales para la regulación de la memoria emocional.

Es interesante señalar que se considera que la participación de la amígdala es fundamental en la memoria de eventos emocionales a largo plazo y no en periodos cortos de tiempo, dado que esto último involucra mecanismos neurobiológicos diferentes (Izquierdo et al., 1998). Una evidencia que apoya esta disociación es el trabajo de Quevedo et al. (2003), en el cual se encontraron diferencias significativas en el recuerdo de historias emocionales en comparación con historias neutras, cuando evaluaron el recuerdo de las mismas una semana después. Sin embargo, no se hallaron diferencias cuando la evaluación se realizó transcurrida una hora de la exposición a las narraciones.

La acción de las hormonas del estrés es una de las claves para llegar a la comprensión de las relaciones entre la memoria y las emociones (McGaugh & Roozendaal, 2002; Roozendaal, 2000). A nivel cerebral, la amígdala interactúa con las hormonas endógenas del estrés como el cortisol, que se liberan durante un evento emocionalmente significativo. La adrenalina, liberada en las situaciones alertadoras, produce un incremento en la memoria de largo plazo (Cahill & Alkire, 2003). En el trabajo de dichos autores se encontró que una semana después de haber observado una serie de diapositivas, el grupo que recibió la administración de adrenalina inmediatamente después de la tarea recordó significativamente más las primeras y últimas imágenes (efecto de primacia y recencia), en comparación con el grupo control inyectado con vehículo. También mostraron niveles más eleva-

dos de respuesta electro-dermal en las primeras imágenes, lo que sugiere que estas hormonas podrían estar influyendo en el proceso inicial de codificación de la información y en la modulación del recuerdo de esa misma experiencia.

La activación del sistema noradrenérgico en respuesta a un estímulo emocional está asociada a la intensidad del recuerdo de ese estímulo (Segal & Cahill, 2009; Schwabe, Nader & Pruessner, 2013; Soeter & Kindt, 2011). En este estudio se expuso a los participantes a una serie de diapositivas con contenido emocional y neutro, y se midió la saliva-alpha-amilasa (aSS), indicador de actividad adrenérgica, antes y durante la prueba. Una semana después se evaluó la cantidad de imágenes recordadas en una prueba de recuerdo libre. Se encontró una correlación positiva entre el incremento de la aSS y el porcentaje de recuerdo de las imágenes emocionales.

A su vez, la modulación de la amígdala requiere la activación de receptores β -adrenérgicos. La memoria está modulada por el sistema β -adrenérgico, y particularmente el incremento en el recuerdo de los eventos emocionalmente alertadores involucra la acción de estos receptores cerebrales, a diferencia del almacenamiento de información neutra (Cahill, Prins, Weber & McGaugh, 1994). En este sentido se demostró que la acción de antagonistas β -adrenérgicos como el propranolol, y las lesiones en la amígdala producen un deterioro a largo plazo del recuerdo de la información con contenido emocional (Cahill et al., 1994).

La acción del sistema β -adrenérgico como modulador de la memoria se analizó en varios estudios; uno de ellos es el de Strange y Dolan (2004), en el cual evaluaron por medio de resonancia magnética funcional la acción del propranolol sobre la respuesta neuronal de la amígdala y su relación con el hipocampo. Los autores encontraron que la administración de este bloqueador de los receptores β -adrenérgicos 90 minutos antes de la presentación de los estímulos verbales emocionales y neutros inhibe el incremento que se produce en la actividad de la amígdala durante la codificación, y la posterior respuesta de evocación de los estímulos

emocionales. La memoria de reconocimiento de estos mismos estímulos emocionales provoca la activación de la región izquierda del hipocampo, pero esta respuesta hipocampal no se produce si se administra propranolol al momento de la codificación de la información. De estos hallazgos se desprende que la amígdala requiere de la activación del sistema β -adrenérgico, así como de su interacción con el hipocampo, para la correcta codificación y evocación de los estímulos emocionales.

Como se ha venido describiendo a lo largo del trabajo, el estrés afecta el recuerdo de la información, incrementándola o deteriorándola, lo cual depende de varios factores. Para evaluar la consecuencia de la administración de propranolol sobre el efecto del estrés en el recuerdo de la información, Schwabe et al. (2009) realizaron una investigación en la cual los participantes aprendían una lista de palabras emocionales o neutras, y al día siguiente se los exponía a una situación estresante de modo previo al recuerdo de la información. Hallaron que el estrés mejoraba el recuerdo de las palabras emocionales sobre las neutras, lo cual era bloqueado si los participantes recibían la administración del antagonista β -adrenérgico de modo previo a la situación estresante. Esto demuestra la compleja interacción existente entre el sistema β -adrenérgico, las emociones y el estrés. El diseño utilizado en el presente trabajo es similar al empleado por Smeets et al. (2008), y los resultados obtenidos son llamativamente opuestos. En un caso, el estrés previo a la evocación o al aprendizaje de palabras con contenido emocional o neutro deteriora la memoria (Smeets et al., 2008), mientras que la facilita en el estudio de Schwabe et al. (2009). Las divergencias halladas podrían discutirse en torno al diseño, a la ventana temporal propia del fármaco y a las diferencias en el momento de administrar la sustancia en los protocolos. Sin embargo, es necesario realizar estudios similares que apunten a controlar dichas variables para poder establecer conclusiones válidas.

Cahill y van Stegeren (2003) demostraron que en los hombres la administración de propranolol produce un deterioro en el recuerdo

de los aspectos centrales de historias emocionales, pero no de los detalles periféricos de las narraciones. Por el contrario, en las mujeres se produce el efecto inverso. Esta evidencia sugeriría que la participación de la amígdala en el almacenamiento del material emocional es asimétrica en relación con el género. En este sentido, Cahill et al. (2001) realizaron un estudio en el cual los participantes femeninos y masculinos a dos sesiones de videos con contenido emocional y neutro respectivamente. Durante la exposición se monitoreó la actividad cerebral, lo que permitió concluir que en los hombres se produjo un aumento de la actividad de la amígdala en el hemisferio derecho y no en el izquierdo frente al contenido emocional, mientras que en las mujeres ocurrió lo inverso.

También se ha demostrado esta asimetría de género en respuesta a los estímulos emocionales o neutros en áreas corticales (Gasbarri et al., 2007). Específicamente, los autores midieron la actividad electroencefalográfica en áreas parietales y frontales, tanto en mujeres como hombres, en respuesta a estímulos emocionales y neutros. Hallaron una mayor activación en áreas parietales del hemisferio izquierdo en las mujeres al observar la información emocional, mientras que observaron una mayor actividad en las mismas áreas pero del hemisferio derecho en los hombres. Estos datos muestran la activación de áreas corticales de acuerdo con la emocionalidad de los estímulos y cómo esto diverge en función al género de la persona.

Varios datos de la literatura sugieren que la formación de la memoria emocional requiere de la participación del sistema β -adrenérgico. En cuanto a esta modulación, un estudio analizó el efecto de la administración de propranolol sobre la activación de los potenciales evocados (ERP, por su sigla en inglés, Event-Related Potential) durante la codificación y evocación (una semana después) de imágenes con contenido placentero, displacentero y neutro (Weymar et al., 2010). En este trabajo se encontró que los participantes evocaron correctamente las imágenes, y que el recuerdo estuvo acompañado por una significativa activación de los ERP en el área centro-parietal de la corteza. El

propranolol redujo esta diferencia hallada en los ERP en relación a las diferencias entre las imágenes viejas-nuevas con contenido displacentero, pero no afectó el recuerdo de las imágenes con contenido neutro y placentero.

En conjunto, estas evidencias señalan la compleja interacción existente en la modulación de los recuerdos emocionales, entre las hormonas adrenales, el hipocampo, la amígdala y áreas corticales, así como las hormonas sexuales que hacen a las particularidades de cada género.

Conclusiones y discusión general

Diversos trabajos científicos dan cuenta de la influencia de las emociones en la consolidación de la memoria. Los estudios realizados en participantes humanos permiten afirmar que la memoria y las emociones se encuentran estrechamente vinculadas. De forma general, puede decirse que los eventos emocionales se recuerdan en mayor medida que los neutros. Por ejemplo, estímulos tales como fotografías, imágenes, palabras o historias que poseen contenido emocional se retienen más, en comparación con estímulos neutros (Cahill et al., 1994; Ferré Romeu, 2002; Redondo & Fernández-Rey, 2010).

Durante las situaciones que poseen gran contenido emocional se liberan hormonas adrenales tales como la adrenalina, la noradrenalina y los glucocorticoides, y estas hormonas modulan en forma selectiva el aprendizaje y la memoria (McGaugh & Roozendaal, 2002; Roozendaal, 2000). Las situaciones de alerta pueden aumentar o deteriorar la memoria, dependiendo de la situación, del momento en el que se produce y de las características de los participantes. A nivel cerebral, esta modulación ocurre fundamentalmente en la región basolateral de la amígdala, que es el área cerebral encargada de la regulación emocional.

Los antecedentes revisados en el presente trabajo señalan a la liberación de hormonas adrenales como la principal responsable de modular la consolidación de la memoria. Más específicamente, diversos estudios señalan que a nivel central la acción de los glucocorticoides

debe interactuar con la actividad noradrenérgica para producir efectos sobre la memoria (McIntyre, McGaugh & Williams, 2012).

En este sentido, es importante resaltar que estas hormonas son las encargadas de acompañar las situaciones con contenido emocional, lo que establecería una fuerte conexión entre las emociones con las que se procesan los eventos, y el almacenamiento que se produce de los mismos.

La pregunta que aún no logran resolver las principales investigaciones halladas en torno a este tema está relacionada con la cuestión de si puede aprenderse esta modulación de la memoria emocional; es decir, si puede ser resultado de la experiencia. Es sabida la indisociable relación que existe entre el aprendizaje y la memoria; el aprendizaje está relacionado con la adquisición de nueva información, mientras que la memoria es el proceso por el cual esa información pasa a un estado de mayor estabilidad (Bermúdez-Rattoni & Prado-Alcalá, 2001). Tradicionalmente se consideraba que luego de este período inicial de labilidad de la huella, las memorias se consolidaban y ya no eran susceptibles de ser modificadas. Sin embargo, investigaciones más recientes sugieren que luego de ser consolidadas las memorias pueden nuevamente atravesar un período de labilidad cuando son reactivadas, es el fenómeno conocido hoy en día como reconsolidación de la memoria (Morgado, 2005). En este sentido, la reactivación de estas memorias va a permitir que sean nuevamente sensibles de ser moduladas por diversos factores (Coccoz, Sandoval, Stehberg & Delorenzi, 2013). Posiblemente los mismos agentes que modulan la consolidación de la memoria, puedan también afectar, y de la misma forma, a la reconsolidación de la información previamente adquirida (Dudai, 2012; Schwabe, Nader, Wolf, Beaudry & Preussner, 2012).

¿Es posible aprender qué factores moduladores son más beneficiosos en uno u otro caso? Si se guardan las memorias de las experiencias, ¿se guarda también la información acerca de las emociones con que se atraviesan esos eventos posibilitando su posterior evocación? Si esto es así, entonces se deberían retener mejor, u ol-

vidar mejor si los sucesos actuales presentan similitudes con los eventos del pasado. Se necesitan diversos estudios experimentales para poner a prueba estas hipótesis. Y en todo caso, es necesario aprender qué factores modulan los recuerdos y cuáles son los mecanismos neurobiológicos involucrados, para usarlos de manera beneficiosa en el futuro.

De manera que las experiencias previas juegan un papel crucial en estos modelos, ya que sería sumamente ventajoso, y de relevancia clínica para el diseño de intervenciones, encontrar un mecanismo a través del cual los organismos aprendiesen a olvidar o a recordar, de acuerdo con las situaciones y a sus consecuencias.

Referencias

- Andreano, J., Arjomandi, H., & Cahill, L. (2008). Menstrual cycle modulation of the relationship between cortisol and long-term memory. *Psychoneuroendocrinology*, 33(6), 874-882. doi:10.1016/j.psyneuen.2008.03.009
- Bermúdez-Rattoni, F., & Prado-Alcalá, R.A. (2001). *Memoria. ¿En dónde está y cómo se forma?* México: Editorial Trillas.
- Bradley, M.M., Greenwald, M.K., Petry, M.C., & Lang, P.J. (1992). Remembering Pictures: Pleasure and Arousal in Memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 18(2), 379-390. doi:10.1037/0278-7393.18.2.379
- Buchanan, T.W., & Lovallo, W.R. (2001). Enhanced memory for emotional material following stress-level cortisol treatment in humans. *Psychoneuroendocrinology*, 26(3), 307-317. doi:10.1016/S0306-4530(00)00058-5
- Buchanan, T.W., & Tranel, D. (2008). Stress and emotional memory retrieval: Effects of sex and cortisol response. *Neurobiology of Learning and Memory*, 89(2), 134-141. doi:10.1016/j.nlm.2007.07.003
- Cahill, L., & Alkire, M.T. (2003). Epinephrine enhancement of human memory consolidation: Interaction with arousal at encoding. *Neurobiology of Learning and Memory*, 79(2), 194-198. doi:10.1016/S1074-7427(02)00036-9
- Cahill, L., & Anderson, A. (2009). Emotional learning in humans. *Encyclopedia of Neuroscience*, 947-951. doi:10.1016/B978-008045046-9.00759-2
- Cahill, L., Gorski, L., & Le, K. (2003). Enhanced Human Memory Consolidation With Post-Learning Stress: Interaction With the Degree of Arousal at Encoding. *Learning & Memory*, 10(4), 270-274. doi:10.1101/lm.62403
- Cahill, L., Haier, R.J., White, N.S., Fallon, J., Kilpatrick, L., Lawrence, C.,... & Alkire, M.T. (2001). Sex-Related Difference in Amygdala Activity during Emotionally Influenced Memory Storage. *Neurobiology of Learning and Memory*, 75(1), 1-9. doi:10.1006/nlme.2000.3999
- Cahill, L., & McGaugh, J.L. (1995). A novel demonstration of enhanced memory associated with emotional arousal. *Consciousness and Cognition*, 4(4), 410-421. doi:10.1006/ccog.1995.1048

- Cahill, L., & McGaugh, J.L. (1998). Mechanisms of emotional arousal and lasting declarative memory. *Trends in Neuroscience*, 21(7), 294-299. doi: 10.1016/S0166-2236(97)01214-9
- Cahill, L., Prins, B., Weber, M., & McGaugh, J.L. (1994). β -adrenergic activation and memory for emotional event. *Nature*, 371, 702-704. doi:10.1038/371702a0
- Cahill, L., & van Stegeren, A. (2003). Sex-related impairment of memory for emotional events with β -adrenergic blockade. *Neurobiology of Learning and Memory*, 79(1), 81-88. doi: 10.1016/S1074-7427(02)00019-9
- Christianson, S. A. (1992). Emotional stress and eyewitness memory: A critical review. *Psychological Bulletin*, 112(2), 284-309. doi: 10.1037/0033-2909.112.2.284
- Cocoz, V., Sandoval, A., Stehberg, J., & Delorenzi, A. (2013). The temporal dynamics of enhancing a human declarative memory during reconsolidation. *Neuroscience*, 246, 397-406. doi: 10.1016/j.neuroscience.2013.04.033
- Conde Cotes, C., Prada Sarmiento, L., Martinez Garrido, M., Botelho de Oliveira, S., & Becerra Tomaz, C. (2008). Evaluación de las manifestaciones autonómicas asociadas a la aplicación de una prueba auditivo-visual de memoria emocional en humanos. *Universitas Psychologica*, 7(1), 109-124.
- de Quervain, D., Roozendaal, B., Muller-Spahn, F., & Hock, C. (2000). Cortisol impairs free recall of long-term declarative memory in healthy human subjects. *Psychoneuroendocrinology*, 25(1), S51. doi: 10.1016/S0306-4530(00)90159-8
- Dolcos, F., LaBar, K.S., & Cabeza, R. (2004). Interaction between the amygdala and the medial temporal lobe memory system predicts better memory for emotional events. *Neuron*, 42(5), 855-863. doi: 10.1016/S0896-6273(04)00289-2
- Dudai, Y. (2012). The restless engram: consolidations never end. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 227-247. doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150500
- Erk, S., von Kalckreuth, A., & Walter, H. (2010). Neural long-term effects of emotion regulation on episodic memory processes. *Neuropsychologia*, 48(4), 989-996. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.11.022
- Felmingham, K., Tran, T., Fong, W., & Bryant, R. (2012). Sex differences in emotional memory consolidation: The effect of stress-induced salivary alpha-amylase and cortisol. *Biological Psychology*, 89(3), 539-544. doi:10.1016/j.biopsycho.2011.12.006
- Ferreu Romeu, P. (2002). Recuerdo de imágenes emocionales y niveles de procesamiento. *Psicothema*, 14(3), 591-593.
- Gasbarri, A., Arnone, B., Popili, A., Pacitti, F., Pacitti, C., & Cahill, L. (2007). Sex-related hemispheric lateralization of electrical potentials evoked by arousing negative stimuli. *Brain Research*, 1138, 178-186. doi:10.1016/j.brainres.2006.12.073
- Izquierdo, I., Medina, J.H., Izquierdo, L.A., Barros, D.M., Souza, M.M., & Mello-e-Souza, T. (1998). Short- and long-term memory are differentially regulated by monoaminergic systems in the rat brain. *Neurobiology of Learning and Memory*, 69(3), 219-224. doi:10.1006/nlme.1998.3825
- Kilpatrick, L., & Cahill, L. (2003). Amygdala modulation of parahippocampal and frontal regions during emotionally influenced memory storage. *Neuroimage*, 20(4), 2091-2099. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.08.006
- Kuhlmann, S., Kirschbaum, C., & Wolf, O. (2005). Effects of oral cortisol treatment in healthy young women on memory retrieval of negative and neutral words. *Neurobiology of Learning and Memory*, 83(2), 158-162. doi: 10.1016/j.nlm.2004.09.001
- Kuhlmann, S., & Wolf, O. (2006). A non-arousing test situation abolishes the impairing effects of cortisol on delayed memory retrieval in healthy women. *Neuroscience Letters*, 399(3), 268-272. doi:10.1016/j.neulet.2006.02.007
- Maheu, F., Collicut, P., Kornik, R., Moszkowski, R., & Lupien, S. (2005). The perfect time to be stressed: A differential modulation of human memory by stress applied in the morning or in the afternoon. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 29(8), 1281-1288. doi:10.1016/j.pnpbp.2005.08.012
- McGaugh, J.L., Cahill, L., & Roozendaal, B. (1996). Involvement of the amygdala in memory storage: interaction with other brain systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(24), 13508-13514. doi: 10.1073/pnas.93.24.13508
- McGaugh, J.L., & Roozendaal, B. (2002). Role of adrenal stress hormones in forming lasting memories in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 12(2), 205-210. doi: 10.1016/S0959-4388(02)00306-9
- McGaugh, J.L., & Roozendaal, B. (2009). Emotional hormones and memory modulation. *Encyclopedia of neuroscience*, 933-940. doi: 10.1016/B978-008045046-9.00849-4
- McIntyre, C., McGaugh, J.L., & Williams, C. (2012). Interacting brain systems modulate memory consolidation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(7), 1750-1762. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.11.001
- Morgado Bernal, I. (2005). Psicobiología del aprendizaje y la memoria. *Cuadernos de información y comunicación*, 10, 221-233.
- Nielsen, S., Ertman, N., Lakhani, Y., & Cahill, L. (2011). Hormonal contraception usage is associated with altered memory or an emotional story. *Neurobiology of Learning and Memory*, 96(2), 378-384. doi:10.1016/j.nlm.2011.06.013
- Nielsen, S., Segal, S., Worden, I., Yim, I., & Cahill, L. (2013). Hormonal contraception use alters stress responses and emotional memory. *Biological Psychology*, 92(2), 257-266. doi: 10.1016/j.biopsycho.2012.10.007
- Nielson, K., Yee, D., & Erickson, K. (2005). Memory enhancement by a semantically unrelated emotional arousal source induced after learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 84(1), 49-56. doi:10.1016/j.nlm.2005.04.001
- Palmero, F. (1996). Aproximación biológica al estudio de la emoción. *Anales de Psicología*, 12(1), 61-86.
- Quevedo, J., Anna, M., Madruga, M., Lovato, I., de Paris, F., Kapczinski, F., Izquierdo, I., & Cahill, L. (2003). Differential effects of emotional arousal in short- and long-term memory in healthy adults. *Neurobiology of Learning and Memory*, 79(2), 132-135. doi: 10.1016/S1074-7427(02)00034-5
- Redondo, J., & Fernández-Rey, J. (2010). Reconocimiento de fotografías de contenido emocional: Efectos de la valencia cuando se controla el arousal. *Psicológica*, 31(1), 65-86.
- Richardson, M., Strange, B., & Dolan, R. (2004). Encoding of emotional memories depends on amygdala and hippocampus and their interaction. *Nature Neuroscience*, 7, 278-285. doi: 10.1038/nn1190
- Rodrigues, S.M., Schafe, G.E., & LeDoux, J.E. (2004). Molecular mechanisms underlying emotional learning and memory in the lateral amygdala. *Neuron*, 44(1), 75-91. doi:10.1016/j.neuron.2004.09.014
- Roozendaal, B. (2000). Glucocorticoids and the regulation of memory consolidation. *Psychoneuroendocrinology*, 25(3), 213-238. doi: 10.1016/S0306-4530(99)00058-X

- Roozendaal, B. (2002). Stress and memory: Opposing effects of glucocorticoids on memory consolidation and memory retrieval. *Neurobiology of Learning and Memory*, 78(3), 578-595. doi:10.1006/nlme.2002.4080
- Roozendaal, B., & McGaugh, J.L. (2011). Memory modulation. *Behavioral neuroscience*, 125(6), 797-824. doi: 10.1037/a0026187
- Ruetti, E., Mustaca, A., & Bentosela, M. (2008). Memoria emocional: Efecto de la corticosterona sobre los recuerdos. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 40(3), 461-474.
- Ruiz Vargas, J.M. (1994). *La memoria humana. Función y estructura*. Madrid: Alianza.
- Ruiz Vargas, J.M. (2010). *Manual de Psicología de Memoria*. Madrid: Síntesis
- Schwabe, L., Nader, K., & Pruessner, J. (2013). β -Adrenergic blockade during reactivation reduces the subjective feeling of remembering associated with emotional episodic memories. *Biological Psychology*, 92(2), 227-232. doi:10.1016/j.biopsycho.2012.10.003
- Schwabe, L., Nader, K., Wolf, O., Beaudry, T., & Pruessner, J. (2012). Neural Signature of Reconsolidation Impairments by Propranolol in Humans. *Biological Psychiatry*, 71(4), 380-386. doi: 10.1016/j.biopsycho.2011.10.028
- Schwabe, L., Romer, S., Richter, S., Dockendorf, S., Bilak, B., & Schachinger, H. (2009). Stress effects on declarative memory retrieval are blocked by a β -adrenoceptor antagonist in humans. *Psychoneuroendocrinology*, 34(3), 446-454. doi:10.1016/j.psyneuen.2008.10.009
- Schwabe, L., & Wolf, O. (2010). Learning under stress impairs memory formation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(2), 183-188. doi:10.1016/j.nlm.2009.09.009
- Segal, S., & Cahill, L. (2009). Endogenous noradrenergic activation and memory for emotional material in men and women. *Psychoneuroendocrinology*, 34(9), 1263-1271. doi:10.1016/j.psyneuen.2009.04.020
- Sirera, R., Sánchez, P.T., & Camps, C. (2006). Inmunología, estrés, depresión y cáncer. *Psicooncología*, 3(1), 35-48.
- Smeets, T. (2011). Acute stress impairs memory retrieval independent of time of day. *Psychoneuroendocrinology*, 36(4), 495-501. doi:10.1016/j.psyneuen.2010.08.001
- Smeets, T., Otgaar, H., Candel, I., & Wolf, O.T. (2008). True or false? Memory is differentially affected by stress-induced cortisol elevations and sympathetic activity at consolidation and retrieval. *Psychoneuroendocrinology*, 33(10), 1378-1386. doi:10.1016/j.psyneuen.2008.07.009
- Soeter, M., & Kindt, M. (2011). Noradrenergic enhancement of associative fear memory in humans. *Neurobiology of Learning and Memory*, 96(2), 263-271. doi:10.1016/j.nlm.2011.05.003
- Strange, B.A., & Dolan, R.J. (2004). β -adrenergic modulation of emotional memory-evoked human amygdale and hippocampal responses. *The National Academy of Science*, 101(31), 11454-11458. doi:10.1073/pnas.0404282101
- Taylor, V., Ellenbogen, M., Washburn, D., & Joobar, R. (2011). The effects of glucocorticoids on the inhibition of emotional information: A dose-response study. *Biological Psychology*, 86(1), 17-25. doi: 10.1016/j.biopsycho.2010.10.001
- Tollenaar, M., Elzinga, B., Spinhoven, P., & Everaerd, W. (2008). The effects of cortisol increase on long-term memory retrieval during and after acute psychosocial stress. *Acta Psychologica*, 127(3), 542-552. doi:10.1016/j.actpsy.2007.10.007
- van Ast, V., Cornelisse, S., Marin, M., Ackermann, S., Garfinkel, S., & Abercrombie, H. (2013). Modulatory mechanisms of cortisol effects on emotional learning and memory: Novel perspectives. *Psychoneuroendocrinology*, 38(9), 1874-1882. doi:10.1016/j.psyneuen.2013.06.012
- Weymar, M., Bradley, M.M., Hamm, A.O., & Lang, P.J. (2013). When fear forms memories: Threat of shock and brain potentials during encoding and recognition. *Cortex*, 49(3), 819-823. doi:10.1016/j.cortex.2012.02.012
- Weymar, M., Löw, A., Modess, C., Engel, G., Gründling, M., Petersmann, A., Siegmund, W., & Hamm, A.O. (2010). Propranolol selectively blocks the enhanced parietal old/new effect during long-term recollection of unpleasant pictures: A high density ERP study. *Neuroimage*, 49(3), 2800-2806. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.10.025
- Wolf, O. T. (2009). Stress and memory in humans: twelve years of progress? *Brain research*, 1293, 142-154. doi:10.1016/j.brainres.2009.04.013
- Zoladz, P., Clark, P., Warnecke, B., Smith, A., Tabar, L., & Talbot, J. (2011). Pre-learning stress differentially affects long-term memory for emotional words, depending on temporal proximity to the learning experience. *Physiology & Behavior*, 103(5), 467-476. doi:10.1016/j.physbeh.2011.01.016