

AZ AGY FÉLELEMKÖZPONTJA, A SOKARCÚ MANDULAMAG

THE FEAR CENTER OF THE BRAIN, THE MULTIFACETED AMYGDALA

Hájos Norbert

tudományos tanácsadó, Kísérleti Orvostudományi Kutatóintézet
hajos@koki.hu

ÖSSZEFOGLALÁS

Az agyunkban található egy olyan régió, az ún. mandulamag, amely működésének hiánya a félelemérzet megszűnését eredményezi. Ez az agyterület a halántéklebenyben található, és két fő részből áll. A mandulamag egyik része, a bazolaterális magcsoport az agykérgi idegsejthálózatokhoz hasonlít mind a sejttípusokat, mind a kapcsolatrendszerit tekintve. A másik rész, a központi mandulamag a törzsdúcokat alkotó idegsejthálózatokkal rokon. A legelfogadottabb elmélet szerint a bazolaterális magcsoportba érkezik az információ a többi agyterületről, míg a központi mandulamag az elsődleges kimenete ennek a régiónak. A mandulamag egyik fő funkciója a vészhelyzetek azonosítása és az azokra adott legmegfelelőbb válaszreakciók szabályozása. Ezen túlmenően fontos szerepe van a bizonytalan, ismeretlen vagy akár kockázatos helyzetekben döntéseink meghozatalában, a kísérletek azt mutatják, hogy elősegíti a kockázatosabb kimenet választását. Kísérleti megfigyelések feltárták továbbá, hogy a fajtársakkal kapcsolatos viselkedéseket is szabályozza a mandulamag. Ezek alapján nem meglepő, hogy az emberben a mandulamag mérete annál nagyobb, minél kiterjedtebb az egyén szociális kapcsolatrendszere és magasabb annak komplexitása. Emellett az empatikus viselkedési formák és a mások viselkedését alapul vevő tanulás egyik központja is a mandulamag. Összességében elmondható, hogy a mandulamag az agy egyik olyan csomópontja, amely egyrészt a bizonytalan helyzetek széles tartományához kapcsolódó döntéseinket szabályozza, másrészt a „szociális agyunk” kulcsszereplője.

ABSTRACT

A region in our brain, the so-called amygdala controls fear states as the lack of this brain area causes the absence of fearful feeling. The amygdala is situated in the temporal lobe and has two main parts. One of them, the basolateral complex shares many similarities with cortical structures both at the levels of cell types and connectivity features. The second part of the amygdala, the central nucleus is a striatal structure. Based on the current amygdala model, the basolateral complex is the main recipient of the incoming information, whereas the central amygdala is the dominant output region. A principal function of the amygdala is controlling fear states and selecting the appropriate behavioral output provoked by threat. In addition, the amygdala plays a key role in decision making under uncertainty during unfamiliar or risky situations by promoting to choose risky outcomes. Furthermore, it has been recognized that the amygdala controls so-

cial behavior. Therefore, it is not surprising that the size of the human amygdala correlates with the size of one's social networks and their complexity. Linked to this function, the amygdala has a role in empathic behavior and social experiential learning, too. In summary, the amygdala is a hub in the brain, which controls our decisions under uncertainty as well as a key part of our 'social brain'.

Kulcsszavak: érzelmek, félelem, szorongás, idegsejt, agykéreg, döntéshozatal

Keywords: feelings, fear, anxiety, neuron, cerebral cortex, decision-making

Agyunk számos, szemmel is jól elkülöníthető részből áll, amelyek jellegzetes kapcsolatrendszerrel rendelkeznek. Ezen azt értjük, hogy egy adott agyrész csak bizonyos agyterületekről kap bemenetet, illetve a helyi idegi jelfeldolgozás után csak meghatározott agyterületekre küldi tovább a feldolgozott információt. Számos ilyen jól azonosítható agyrész együttes működése alakít ki olyan komplex agyi funkciókat, mint a látás vagy a beszédértés. Másfelől pedig, egy agyrész számos kognitív működés létrehozásában is szerepet játszik. Az agyunkban mégis találunk olyan részeket, amelyek sérülése egy bizonyos idegi működés elvesztését eredményezi. Ilyen esetben csomópontként tekintünk ezekre az agyrészekre, hiszen a belső jelfeldolgozáson túl az említett idegsejthálózatok számos más agyterület működését is kritikusan szabályozzák a kapcsolatrendszeiken keresztül, és így működésüktől alapvetően függ egy agyi funkció.

AZ EMBERI FÉLELEM ÉS KÖZPONTJA

Ahogy az érzékelésünk, gondolkodásunk az agyműködésünk eredménye, úgy az érzelmeink is az idegrendszerünk „termékei”. Evolúciós értelemben az érzelmek segítik a túlélést, ahogy arra már Charles Darwin rávilágított az érzelmekről írt könyvében (Darwin, 1963). Egy adott érzelmi állapot egyrészt lehetővé teszi a kihívásnak megfelelő idegi és testi működés összehangolását, másrészt mind a fajtársak, mind más faj egyedei számára egyértelmű információt közöl az agyi állapotról, tehát egyfajta kommunikációs jelrendszerként is funkcionál.

Paul Ekman, az emberi érzelmek kutatásának egyik úttörője hat alapérzelmet (öröm, bánat, düh, meglepődés, félelem, undor) különböztet meg, amelyek kifejeződése független az emberi kultúráktól (Ekman, 2004). Ezen alapérzelmek közül a félelem idegrendszeri háttere a legjobban feltárt, ugyanis két nagy betegségcsoporthoz kapcsolódóan, a szorongásos kórképekben és a poszttraumatis stressz szindrómában is felismerték, hogy a félelemérzet idegi szabályozása rendellenesen működik. Mivel a megfelelő gyógymódok kidolgozásához célsze-

rú feltárni azt, hogy ezekben a kóros félelmi állapotokban milyen agyterületek érintettek, és hogy a köztük lezajló idegi jelátvitel miben tér el a normálistól, így számos kutatás górcsőve ezen alapérzelmi állapot megismerésére irányul. A vizsgálatok az agy mandulamag (amygdala) nevű képletét azonosították csomópontként a félelmi állapotok központi szabályzásában. Ez az agyterület a háltéklebenyben található, az agy „helymeghatározó” és memóriefolyamatokat szabályozó része, a hippokampusz előtt, amellyel gazdag rostrendszer köti össze. Emberben, mint a neve is mutatja, egy hántolt mandulára emlékeztet az alakja. Ha valóban kulcsfontosságú a mandulamag a félelemmel kapcsolatos érzelmi állapot kialakításában, akkor e terület hiánya félelemérzet nélküli embert kell hogy eredményezzen. 1994-ben azonosítottak is egy hölgyet az Amerikai Egyesült Államokban (Feinstein et al., 2011), akinek egy ritka, örökletes kór, az ún. Urbach–Wiethe-betegség miatt mind a két agyféltekében található mandulamagja elsorvadt. A beteg vizsgálata során kiderült, hogy sem a vészhelyzetet nem ismeri fel, sem félelmet nem érez. A kutatók jelenlétében a hölgy olyan veszélyes állatokat, mint a kígyó vagy a madárpók, a legkisebb érzelmi megnyilvánulás nélkül képes lett volna kézbe fogni. A hölgy ráadásul egy veszélyes városrészben élt, ahol többször került életveszélyes helyzetbe. Megegett, hogy késsel, máskor lőfegyverrel fenyegették, mégsem mutatott félelmi reakciókat e közvetlen veszélyhelyzetek során sem. A hölgy gyermekei is megerősítették, hogy édesanyjuk sosem mutatott félelmi megnyilvánulást az élete során. Mivel a mai tudásunk szerint semmilyen más agyterület hiánya vagy elégtelen működése nem változtatja meg a félelem érzetét, illetve a vészhelyzetek felismerését emberben, ezért elmondhatjuk, hogy a mandulamag az agy félelemközpontja.

AZ ÁLLATI FÉLELEM

Több évtizedes kutatómunka eredményeként ma már elég pontosan ismerjük a mandulamag szerkezetét és kapcsolatrendszerét. Ehhez döntően a kísérleti állatok idegrendszerének vizsgálata segített hozzá. Felmerül a jogos kérdés, miszerint félnek-e az állatok, illetve ha félnek, akkor az agyukban hasonló folyamatok játszódnak-e le, mint az emberben, azaz az állatok idegrendszerének a kutatásával vajon közelebb juthatunk-e az emberi érzelmek idegi hátterének a tisztázásához. Ezeket a kérdéseket először Darwin boncolgatta a már korábban említett könyvében. Meggyőzően érvelt a 19. században általánosan elfogadott nézetel szemben, miszerint az állatoknak nincsenek érzelmeik. Sőt, az állati érzelmek elfogadtatásán túl Darwin azt állította, hogy egy adott érzelmi állapotot ugyanaz az idegi folyamat hoz létre az emberben és az állatokban. Darwin ezen állítását a modern kutatások megerősítették, amivel egyszersmind igazolták, hogy az állatok megfelelő modelljéül szolgálhatnak az emberi érzelmek mögött meghúzódó

idegi folyamatok megismerésének. Neuroanatómiai vizsgálatok bizonyították, hogy a mandulamag mind a kapcsolatrendszerét, mind a működését tekintve már a gyíkok agyában megtalálható. Sőt, a halak agyában is kimutatták az emlős mandulamagjával analóg agyi területeket, ami a mandulamag evolúciós szempontból is lényeges funkciójára utal. Azt, hogy e régió szerepe létfontosságú, magunk is könnyen beláthatjuk, hiszen a vészhelyzetek felismerése és elkerülése alapvetően határozza meg az egyed túlélési esélyeit. A toxoplazmózist okozó egyséjtű parazitával megfertőzött egérnek például megszűnik az ösztönös féltelme a macskával szemben, ami így a macskák könnyű prédájává teszi. A fertőzött egér módosult viselkedése tehát elősegíti, hogy a parazita könnyebben bekerüljön a köztigazdából a végleges gazdába. A kísérletek kimutatták, hogy a parazita az egér mandulamagjában okoz maradandó változást, amely úgy módosítja a mandulamag működését, hogy a macskaszag már nem lesz vészjelzés az egér számára, s így a parazitával fertőzött, macskaszagra nem érzékeny egerek túlélése erősen korlátozott.

A MANDULAMAG SZERKEZETE ÉS MŰKÖDÉSE

Habár a mandulamagot számos kis egység alkotja, alapvetően két nagy részre lehet osztani: az ún. bazolaterális magcsoportra és a központi (centrális) mandulamagra. A bazolaterális magcsoport egy agykérgi struktúra, azaz a fősejtjei serkentő idegsejtek, amelyek kb. 80%-át teszik ki az itt található idegsejthálózatoknak. A maradék idegsejtek gátlósejtek, amelyeknek számos típusa ismert, a helyi nyúlványrendszereiken keresztül szabályozzák a fősejtek működését. A bazolaterális mandulamagcsoport, mint az agykérgi területek általában, egyrészt más agykérgi idegsejthálózatokat is ellát információval, másrészt az agykérgi idegsejtek egy másik fő célpontjával, a törzsdúcokkal (bazális ganglionokkal) is közvetlenül kommunikál. Ezzel szemben a központi mandulamag a törzsdúcokhoz tartozó terület, ahol a fősejtek 95%-át gátlósejtek alkotják, amelyek elsősorban kéreg alatti agyrészekbe küldik a kimenetüket. Ezek a kéreg alatti célterületek szabályozzák azokat az autonóm funkciókat, mint a vérnyomás, szívverés és stresszhormonszint, amelyek megváltozása vészhelyzetben szükséges a túléléshez (LeDoux–Daw, 2018).

A mandulamag működési modelljét elsősorban azokból a kutatási eredményekből alkották meg, amelyek ezen agyterület szerepét vizsgálták az ún. Pavlov-féle félelmi kondicionálási tesztben. Ez a teszt egy asszociációs tanulási paradigma, amikor egy semleges ingert, például egy hangot társítanak egy feltétlen ingerrel, például egy enyhe áramütéssel, amely önmagában is egy félelmi választ vált ki. Az asszociációs tanulást követően a korábban semleges inger, a hang is félelmi választ idéz elő, mivel az mintegy előre jelzi az áramütés bekövetkezését.

A mandulamag hiányában a hangjelzés és az áramütés közötti asszociáció, azaz a félelmi kondicionálás nem jön létre. A félelmi kondicionálás során megvalósuló mandulamagi működést magyarázó modell egyik sarokköve, hogy a hang és a fájdalmi inger közti asszociáció a bazolaterális magcsoportban alakul ki. Azok a bazolaterális magcsoportbeli idegsejtek, amelyek kódolják ezt az asszociációt, azaz a működésük a tanulást követően megváltozik, a központi mandulamag működésére hatva szabályozzák a megfelelő félelmi válasz létrehozását az autonóm funkciók koordinálásán keresztül. Ez a mandulamagmodell jelentős hatással volt az elmúlt évtizedek kutatásaira, hisz ezen a kapcsolási és működési sémán keresztül próbálták a kutatók megérteni a mandulamag szerepét a félelmi reakciók szabályozásában. Az utóbbi idők kutatási eredményeinek hatására azonban ez a modell recsegni-ropogni kezdett. A jelenlegi modellbe be nem illeszthető megfigyelések (mint például az, hogy a fájdalmi inger nemcsak a bazolaterális magcsoportba, hanem a központi mandulamagba is beérkezik, vagy a hang és a fájdalmi inger közti asszociáció már a mandulamagon kívül megtörténhet) azt vetítik előre, hogy a mandulamag új működési modelljét kell megalkotni, amely magyarázza mind a korábbi, mind a legújabb kutatások eredményeit, megfigyeléseit. A legmodernebb módszereket alkalmazó kísérletek rohamléptekkel tárják fel egyrészt a még ismeretlen idegsejthálózatokat a mandulamagon belül, másrészt a mandulamag és a többi agyterület közti kapcsolatrendszereket. Ezek az eredmények alapvetően járulnak majd hozzá az új modell megalkotásához, ami várhatóan a következő évtizedben következik be.

A BAZOLATERÁLIS MAGCSOPORT FINOMSZERKEZETE

Az agykérgi idegsejthálózatok, így a bazolaterális magcsoport egyik fő funkciója a már megtapasztalt helyzeteket, élményeket, érzeteket összevetni az épp aktuális ingerekkel, és ha szükséges, a múlt emlékei és a jelen tapasztalatai közti különbség alapján úgy módosítani az idegi működést, hogy az képes legyen a jövőt pontosabban megjósolni. E folyamatok során a serkentő fősejtek be- és kimeneti nyúlványai módosulnak úgy, hogy a bekövetkező szerkezeti és működésbeli változások lehetővé tegyék a meglévő memórianyomok átalakítását, de akár újak létrehozását is. E sejt- és hálózatszintű módosulások egyik fő szabályozói a gátlósejtek. Ezek az idegsejtek mind működésükben, mind be- és kimeneti tulajdonságaikban nagyfokú változatoságot mutatnak. A korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a serkentő fősejtek aktivitását három különböző gátlósejttípus, a parvalbumin fehérjét tartalmazó kosáresejt, a CBI kannabinoid receptort kifejező kosáresejt és az axo-axonikus sejt befolyásolja a leghatékonyabban. (Ezek közül két típus, a CBI kannabinoid receptort kifejező kosáresejt és az axo-axonikus sejt csak az agykérgi idegsejthálózatokban található meg.) Kutatócsoportunk kimutatta, hogy

ez a három gátlósejt-típus azonos hatékonysággal képes szabályozni a fősejtek aktivitását (Andrási et al., 2017; Veres et al., 2017). Ez igen meglepő megfigyelés volt, ami azonnal felvetette a kérdést, hogy miért is van szükség egy agykérgi idegsejthálózatban három olyan gátlósejtre, amely egyforma mértékben képes szabályozni a serkentő fősejtek aktivitását? Ez a jelenség azért is megmagyarázandó, mert a nem agykérgi területeken, mint például a kisagyban vagy a törzsdúcokban, csak egyféle gátlósejt, a parvalbumint tartalmazó kosársejt tölti be ezt az aktivitást szabályozó szerepet. Kutatásaink feltárták, hogy a mandulamagban a három említett gátlósejt-típus közül a parvalbumint tartalmazó kosársejtek és az axo-axonikus sejtek jelentősen kisebb fősejtaktivitás mellett is képesek működésbe lépni, míg a CBI kannabinoid receptort kifejező kosársejtek megszólalásához sokkal több serkentő fősejtnak kell egyszerre aktiválnia. Tehát ez utóbbi gátlósejt aktiválási küszöbe jelentősen magasabb, sokkal később „kapcsolódik be” az idegi működés szabályozásába, mint a másik két gátlósejt-típus. E jelenség mögött meghúzódó okokat is feltártuk, amelyek közül kiemelendő, hogy a mandulamag fősejtjei több serkentő kapcsolaton keresztül adják át a jelentősen nagyobb jeleket a parvalbumint tartalmazó kosársejteknek és az axo-axonikus sejteknek, mint a CBI kannabinoid receptort kifejező kosársejtnak (Andrási et al., 2017). Ebből az a következtetés vonható le, hogy a mandulamag serkentő fősejtjei eltérően aktiválják a három vizsgált gátlósejt-típust, amelyek egyforma hatékonysággal szabályozzák a működésüket. Azaz a három vizsgált gátlósejt-típus tehát a bemeneti, és nem a kimeneti tulajdonságaiban különbözik.

Feltehető továbbá, hogy ezek a gátlósejtek nemcsak a mandulamag fősejtjeitől, de más agyterületektől is eltérő bemenetet kapnak. Előeredményeink például azt mutatják, hogy egy kéreg alatti területről eredő idegi pálya, amely acetilkolin nevű ingerületátvivő anyagot szabadít fel, nagy hatékonysággal serkenti az axo-axonikus sejteket, míg a két kosársejtet nem. Ez a megfigyelésünk is arra utal, hogy a mandulamag működésében, például az asszociációs tanulás során, a különböző agykérgi és kéreg alatti területek másképp és máskor kapcsolják be a három általunk vizsgált gátlósejt-csoport tagjait, ami kulcsfontosságú lehet a megfelelő működés szempontjából. További kísérleteinkben megvizsgáltuk, hogy a három gátlósejt-típus hogyan idegzi be egymást. A vizsgálataink kimutatták, hogy nagyon speciális a kapcsolódás e gátlósejtek közt. A parvalbumint tartalmazó kosársejtek egymással és az axo-axonikus sejtekkel létesítenek kapcsolatot, de a CBI kannabinoid receptort kifejező kosársejteket elkerülik. Hasonlóan, a CBI kannabinoid receptort kifejező kosársejtek egymást és az axo-axonikus sejteket beidegzik, de a parvalbumint tartalmazó kosársejteket nem. Ezzel szemben az axo-axonikus sejtek nem kapcsolódnak össze egymással, és a kosársejtekkel sem kommunikálnak. Tehát a két kosársejt-típus egymástól független gátlósejthálózatot alkot a mandulamagban, amelyeket egyrészt a mandulamag serkentő fősejtjei, de az előeredményeink szerint a mandulamagba máshonnan érkező serkentő

pályák is eltérő aktivitási szinten vonnak be a működésbe (Andrási et al., 2017). Ezek a megfigyelések felvetik a kérdést, hogy a különböző bemenetek révén a két független kosársejthálózat milyen eltérő szerepet játszik a mandulamagban, és tágabb értelemben az agykérgi idegsejthálózatok működésében. Erre a kérdésre irányulnak a következő évek kutatásai. Összefoglalva elmondhatjuk, hogy szükséges megértenünk a mandulamag általunk feltárt gátló idegsejthálózatának finomszerkezetét ahhoz, hogy világossá váljon, miként történik a sejt szintű idegi jelfeldolgozás, és nagyobb léptékben nézve a hálózati idegi működés az asszociációs tanulás során.

A FÉLELEM ÉRZETÉN TÚL

A félelem egy természetes és azonnali reakció egy valós vagy vélt veszélyhelyzetre. A vészhelyzethez képest kevésbé veszélyesnek ítéljük meg az ismeretlen és kockázatos helyzeteket, amelyek során szintén aktiválódhatnak az agy félelemérzetet kiváltó idegsejthálózatai, köztük a mandulamag. Az ismeretlen és kockázatos helyzet okozta bizonytalanságérzet és a vészhelyzet által kiváltott félelemérzet tehát hasonló agyi régiók működésének az eredménye. Ezért nem meglepő, hogy a mandulamag működése jelentősen befolyásolja mind a vészhelyzetben, mind a bizonytalan helyzetekben a döntéshozatalt, azaz a szervezet válaszát az adott kihívásra. A kísérleti megfigyelések azt mutatják, hogy a mandulamag elsősorban a kockázatos döntések meghozatalát támogatja, de ennek a folyamatnak az idegsejthálózati alapjait még nem ismerjük. A döntések meghozatalában jelentős szerepet játszanak mind a külső környezeti hatások, mind a fajtársakhoz fűződő szociális kapcsolatrendszer. Ez utóbbi állításra világít rá az a megfigyelés is, hogy emberben a mandulamag mérete egyenes arányban áll azzal, hogy ki mennyi embert ismer, mennyi emberrel tart rendszeresen kapcsolatot (Bickart et al., 2011). Tehát minél gazdagabb valakinek a társas kapcsolatrendszere, annál nagyobb a mandulamagja, amit az idegsejtek hosszabb nyúlványai és a köztük levő kapcsolatok megsokszorozódása idéz elő (míg az idegsejtek számában nem következik be változás). A mandulamag szerepét a szociális viselkedésben azok a további megfigyelések is támogatják, amelyeket a már korábban említett „mandulamaghiányos” amerikai hölgnél tapasztaltak. Kiderült, hogy a hölgynek gyakorlatilag nincs személyes tere, azaz számára nem ellenszenves egy idegen ember megközelítése, megérintése, de az sem, ha közvetlen közelébe lép egy idegen (Kennedy et al., 2009). Ezzel párhuzamosan magas empatikus készséget figyeltek meg nála, azaz könnyen elegyedik szóba bárkivel, nagyfokú érzékenységet mutat mások gondjai iránt, tehát nincs benne idegenkedés ismeretlen emberekkel szemben (Feinstein et al., 2011). Az állatkísérletek egyrészt alátámasztották a mandulamag szerepét az empatikus viselkedéssel kapcsolatban,

másrészt feltárták, hogy emögött a mandulamag és a homloklebeny, azon belül is a prefrontális agykéreg közös működése húzódik meg. A legújabb megfigyelések azt is kiderítették, hogy a mandulamag nélkülözhetetlen abban, hogy más emberektől tapasztalati úton tanuljunk, vagyis a mások által bemutatott szabályrendszert alkalmazzuk a döntéseink során (Rosenberger et al., 2019). Ezeket a megfigyeléseket összegezve megállapíthatjuk, hogy a félelemérzet szabályozásán és a megfelelő félelemi reakciók kialakításán túl, a mandulamag kulcsfontosságú a megfelelő szociális és empatikus viselkedésben, a mások viselkedését alapul vevő tanulásban.

A mandulamag szerkezetének és működésének a kutatása számos izgalmas kérdésre adott már eddig is választ, például a félelemérzetünk szabályozásával vagy az empatikus viselkedéssel kapcsolatosan. E feltárt kérdéskörökön túl sok fehér folt van még a mandulamag agyi szerepével kapcsolatban, hisz nem ismerjük többek közt azt, hogy a döntéshozatalt milyen mechanizmusokon keresztül befolyásolja, vagy a táplálékfelvételt miként irányítja, amelynek vizsgálatára napjainkban egyre több kutatás irányul. A normális agyi működéssel kapcsolatos kérdések megválaszolása mellett fontos feladat még a mandulamag kóros elváltozásaihoz köthető betegségek idegi hátterének azonosítása is. A már említett patológiás félelmi állapotokon túl a mandulamag nem működik megfelelően az autizmusban vagy a szkizofréniában szenvedő betegekben, és számos megfigyelés mutat arra, hogy egyik gócpontja lehet a halántéklebenyből eredő epileptikus rohamoknak is. Tehát az agyunk működését feltárni célzó, kíváncsiság által vezérelt kutatások mellett a mandulamag fontos célpontja számos kórkép mögött meghúzódó patológiás idegi működést azonosítani kívánó vizsgálatnak is. E két kutatási vonal közösen segítheti a mandulamag agyi működésben játszott szerepének teljesebb körű megértését.

A kutatást az OTKA K_119742 sz. pályázat és az MTA Lendület-2012 program támogatta. Köszönet illeti Dr. Karlócai Mária Ritát és Fekete Zsuzsannát a kézirat lektorálásáért.

IRODALOM

- Andrási T. – Veres J. – Rovira-Esteban, L. et al. (2017): Differential Excitatory Control of 2 Parallel Basket Cell Networks in Amygdala Microcircuits. *Plos Biology*, e2001421. DOI: 10.1371/journal.pbio.2001421, <https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.2001421>
- Bickart, K. – Wright, C. – Dautoff, R. et al. (2011): Amygdala Volume and Social Network Size in Humans. *Nature Neuroscience*, 14, 163–164. DOI: 10.1038/nn.2724, <https://www.nature.com/articles/nn.2724>
- Darwin, C. (1963): *Az ember és az állat érzelmeinek kifejezése*. Budapest: Gondolat Könyvkiadó
- Ekman, P. (2004): *Emotions Revealed*. Onion Publishing Group

- Feinstein, J. – Adolphs, R. – Damasio, A. et al. (2011): The Human Amygdala and the Induction and Experience of Fear. *Current Biology*, 21, 34–38. DOI: 10.1016/j.cub.2010.11.042, <https://authors.library.caltech.edu/22602/>
- Kennedy, D. – Glascher, J. – Tyszka, M. et al. (2009): Personal Space Regulation by the Human Amygdala. *Nature Neuroscience*, 12, 1226–1227. DOI: 10.1038/nn.2381, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2753689/>
- LeDoux, J. – Daw, N. (2018): Surviving Threats: Neural Circuit and Computational Implications of a New Taxonomy of Defensive Behavior. *Nature Review Neuroscience*, 19, 269–282. DOI: 10.1038/nrn.2018.22, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2753689/>
- Rosenberger, L. – Eisenegger, C. – Naef, M. et al. (2019): The Human Basolateral Amygdala Is Indispensable for Social Experiential Learning. *Current Biology*, 29, 3532–3537. DOI: 10.1016/j.cub.2019.08.078
- Veres J. – Nagy A. G. – Hájos N. (2017): Perisomatic GABAergic Synapses of Basket Cells Effectively Control Principal Neuron Activity in Amygdala Networks. *Elife*, 6. pii: e20721. DOI: 10.7554/eLife.20721, <https://elifesciences.org/articles/20721>