

杏仁核对感觉刺激的情绪性加工： 自动化过程和注意调控过程的整合*

杜 忆 吴玺宏 李 量

(北京大学心理学系, 言语听觉研究中心, 机器感知与智能教育部重点实验室,
北京大学麦戈文脑研究所, 北京 100871)

摘 要 利用有限的认知资源应对多变的环境刺激, 选择性注意和情绪加工一个重要的共同机制是优先化关键信息的加工。尽管情绪性刺激(特别是威胁刺激)能够影响注意资源的分配, 但一些关键脑区(如杏仁核)的对情绪性刺激的加工是自动化过程还是受到注意调节一直是个有争议的问题。最新的结合高时间分辨率和高空间分辨率的神经生理记录研究表明, 情绪加工的重要核团, 杏仁核, 对情绪性刺激的加工包含早期快速的不依赖于注意资源和认知加工负荷的自动化加工成分和晚期受到额-顶叶皮层自上而下的注意调控成分, 这种功能整合证实杏仁核情绪性加工存在并行的皮层下和皮层通路。

关键词 杏仁核; 情绪; 注意; 自动化加工

分类号 B845

面对大量感觉信息的不断涌入, 由于加工资源有限, 动物的认知系统必须选择在当前场景下关键的信息进行深度加工以有效地感知和应对环境。经过长期的进化, 大脑具有各种不同的认知机制来应对这一资源有限和信息“洪水”之间的矛盾。一方面, 受到由高级层次上的额-顶叶皮层所支配的选择性注意机制对当前任务和预期相关的感觉刺激的加工进行强化; 另一方面, 与威胁性事件相关的恐惧性情绪刺激能够快速地被包括杏仁核在内的中枢情绪加工环路所自动觉察, 并通过杏仁核向感觉皮层和额-顶叶皮层的神经投射来增强对恐惧性感知信号的高级加工(LeDoux, 2000)。因此, 选择性注意和自动情绪性加工一个重要的共同功能就是优先加工对生存和环境适应有着关键意义的信息, 使其能被快速觉察, 得到深层知觉/认知加工, 并诱发相应的行为反应。关于选择性注意和情绪性加工这两种重要过程之间

如何交互作用已成为当前的一大研究热点。

尽管研究者普遍认同情绪性刺激(特别是负性情绪刺激)可以捕获并影响注意资源的分配(e.g., Armony & Dolan, 2002; Dolan, 2002; Ohman, Flykt, & Esteves, 2001; Vuilleumier, 2005), 但一个长期存在的争议是, 情绪性刺激的中枢加工是一个自动化过程, 完全不依赖于注意和意识(e.g., Anderson, Christoff, Panitz, De Rosa, & Gabrieli, 2003; Morris, Öhman, & Dolan, 1999; Pasley, Mayes, & Schultz, 2004; Sander et al., 2005; Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan, 2001; Vuilleumier, 2005; Whalen et al., 1998), 还是要受到注意资源的制约和调节(e.g., Bishop, Jenkins, & Lawrence, 2007; Mothes-Lasch, Mentzel, Miltner, & Straube, 2011; Pessoa, McKenna, Gutierrez, & Ungerleider, 2002; Pessoa, 2005; Straube, Weiss, Mentzel, & Miltner 2007)? 本综述旨在总结关于情绪-注意机制交互作用的不同理论和相应的心理学和神经生物学依据, 将两者相互作用的神经节点聚焦在皮层下的杏仁核这个情绪加工的核心结构, 并依据最新的人类脑成像和动物神经电生理的研究结果对杏仁核情绪性加工的自动化过程和注意调控过程提出更加整合性的观点。

收稿日期: 2013-01-22

* 国家自然科学基金(31170985), 国家重点基础研究发展计划(973 计划, 2009CB320901; 2011CB707805)和北京大学“985”项目基金资助。

通讯作者: 李量, E-mail: liangli@pku.edu.cn

1 情绪对注意的影响

1.1 情绪性刺激对注意的捕获和重新分配

生物体为了适应环境生存的需要往往优先加工能引发情绪反应和具有生物学意义的信号(特别是威胁信号),使其能优先进入注意和意识。大量的研究证实,情绪过程能影响在复杂刺激场景下的选择性注意(Dolan, 2002; Meck & MacDonald, 2007; Vuilleumier, 2005),加速情绪信号的探测和觉察(Eastwood, Smilek, & Merikle, 2001; Ohman et al., 2001),增加有意义信号被探测和加工的可能性(Anderson & Phelps, 2001; Vuilleumier & Schwartz, 2001),并增强对有意义信号的认知加工的深度和效度(Du, Li, J. Y., Wu, & Li, L., 2009; Du, Wu, & Li, 2010, 2011; Huang et al., 2007; Li et al., 2008; Zou, Huang, Wu, & Li, 2007)。比如,一系列使用视觉搜索范式的行为实验发现,搜索中性目标刺激的反应时随无关干扰物的数量增多而延长,表明这包括了串行注意加工的过程。但如果目标刺激带有了情绪色彩,其反应时则显著地缩短并且基本不受或较少受到干扰物数量增加的影响,比如在中性面孔中搜索愤怒面孔或者在花中搜索蜘蛛或蛇(Eastwood et al., 2001; Ohman et al., 2001)。这种“人群中的面孔”以及“草丛中的蛇”的“凸显效应”(pop-out)表明对情绪性刺激的加工也包括了平行注意加工过程。

情绪对注意的促进效应同样出现在多个刺激连续快速出现(而非同时出现)的搜索任务中。例如注意瞬脱实验发现,在刺激流中紧随前目标刺激出现的第二个目标刺激通常不易被觉察,但如果第二个目标刺激带有情绪色彩则就不易被忽视了(Anderson & Phelps, 2001)。此外,视觉空间转向实验也发现,对情绪线索同侧出现(有效线索)的目标刺激的探测显著快于对情绪线索对侧出现(无效线索)的目标刺激的探测(Armony & Dolan, 2002; Pourtois, Schwartz, Seghier, Lazeyras, & Vuilleumier, 2006),这种差异可能源于情绪性刺激引发的快速空间注意转向以及注意资源的持续占用(Fox, Russo, Bowles, & Dutton, 2001)。有效的情绪线索还可以通过增强对比敏感度来促进对低对比度视觉刺激的探测,表明了情绪信号可以启动空间注意并增强出现在该空间位置其他信号的早期知觉加工(Phelps, Ling, & Carrasco, 2006)。另

一方面,在注意范围之外突然出现的威胁信号(通常预示着危险事件的出现)需要立刻引发注意和有效的觉察,而这种对情绪性刺激的高敏度探测也可以出现在当情绪性刺激出现在单侧性忽视病人的忽视侧视野中(Vuilleumier & Schwartz, 2001)。

除了天然的情绪唤起信号(比如蛇,愤怒的面孔),当一个中性信号经过恐惧条件化而成为一个威胁性事件(如电击)的信号时,该信号也能争夺更多的注意资源并强化对该信号的知觉加工,并且这种效应不仅出现在人类被试中也出现在实验动物中。一系列的研究表明,在实验大鼠中,中性听觉刺激经过恐惧条件化之后比恐惧条件化之前能引发更强的前脉冲抑制(感觉运动门控的操作模型,其幅度与感觉信号的注意程度和加工深度成正比)(Du et al., 2009, 2010, 2011; Huang et al., 2007; Li et al., 2008; Zou et al., 2007)。而Meck和MacDonald(2007)则发现听觉恐惧条件化刺激的出现还会影响大鼠在复杂刺激场景下的注意分配,使其不能将注意资源均匀分配到同时呈现的多个感觉刺激上,而会偏向情绪性显著的条件化刺激而忽视非条件化中性刺激。

1.2 情绪性注意的神经生理基础

不同于传统选择性注意的额-顶叶神经网络,情绪性注意被认为拥有不同的神经生理学基础,皮层下结构杏仁核在其中扮演了重要的角色(Cisler & Koster, 2010; Dolan, 2002; Vuilleumier, 2005)。大量的动物研究证实,杏仁核是形成恐惧条件化(LeDoux, 2000; Phelps & LeDoux, 2005),存储和提取恐惧记忆(Maren, 2011)并探测威胁信号造成注意偏向(Maren, 2007; Meck & MacDonald, 2007)的核心结构。比如,恐惧条件化刺激的出现能破坏大鼠对多个感觉刺激的同时加工引发注意偏向,而杏仁核的失活可以阻断这种情绪加工对分散性注意的破坏作用(Meck & MacDonald, 2007)。同样,阻断杏仁核被证实能影响大鼠对恐惧条件化刺激的认知加工,导致前脉冲抑制的条件化增强的缺失,而阻断与空间注意加工相关的顶叶后部则只影响大鼠前脉冲抑制的空间注意增强而不影响前脉冲抑制的恐惧条件化增强,提示以杏仁核为核心的情绪性注意神经网络与额-顶叶空间注意神经网络的功能分离(Du et al., 2011)。

大量人类脑成像的研究也证实了情绪性视觉刺激(比如愤怒或恐惧的面孔, Anderson et al., 2003; Bishop et al., 2007; Luo et al., 2010; Morris et al., 1998, 1999; Pasley et al., 2004; Pessoa et al., 2002; Straube, Kolassa, Glauer, Mentzel, & Miltner, 2004; Vuilleumier et al., 2001; Whalen et al., 1998; 条件化视觉刺激, Armony & Dolan, 2002)和情绪性听觉刺激(比如愤怒的噪音, Mothes-Lasch et al., 2011; Quadflieg, Mohr, Mentzel, Miltner, & Straube, 2008; Sander et al., 2005)对杏仁核的激活。甚至一个抽象的听觉“looming”信号(逐渐变强的声音, 人和动物天生视其为威胁信号)也可以快速地引发眼动反射并激活人类被试的杏仁核(Bach et al., 2008)。如同选择性注意可以增强感觉皮层对任务相关刺激的加工, 相对于中性刺激, 对情绪性视觉刺激的加工可引发相应纹外视觉皮层或梭状回面孔区激活的增强(Morris et al., 1998, 1999; Pessoa et al., 2002; Sabatinelli, Bradley, Fitzsimmons, & Lang, 2005; Straube et al., 2004; Vuilleumier et al., 2001; Vuilleumier, Richardson, Armony, Driver, & Dolan, 2004), 对情绪性听觉刺激的加工也伴随着听觉皮层或颞上回噪音选择区活动的增强(Grandjean et al., 2005; Mothes-Lasch et al., 2011; Sander et al., 2005)。更重要的是, 杏仁核与初级视皮层和梭状回在加工情绪性视觉信号时呈现更强的功能连接(Morris et al., 1998; Pessoa et al., 2002), 并且杏仁核的激活程度可以预测感觉皮层对情绪信号的激活程度(两个脑区的激活成正比, Morris et al., 1998; Pessoa et al., 2002; Sabatinelli et al., 2005)。

虽然人类脑成像研究间接证明了杏仁核在情绪性加工中的重要作用, 但杏仁核是人类情绪性注意的核心脑区的直接证据主要来源于对脑损伤病人的研究。在正常人群中情绪性刺激能捕获注意资源并抑制注意瞬脱现象, 而杏仁核损伤的病人中却观察不到情绪对注意瞬脱的抑制现象(Anderson & Phelps, 2001)。同时, 杏仁核损伤但视皮层无损的病人观察不到情绪性面孔刺激对梭状回皮层的激活增强, 而杏仁核的损伤程度直接与梭状回皮层的激活程度相关(Vuilleumier et al., 2004)。以上证据显示, 杏仁核在促进情绪性刺激的注意捕获和增强其认知加工过程中扮演了关键角色。

2 杏仁核对情绪性刺激的自动化加工

如上所述, 大量实验证据指向杏仁核这个皮层下结构作为情绪加工的核心脑区, 人类功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)研究甚至发现就算情绪刺激处于注意范围之外(Anderson et al., 2003; Sander et al., 2005; Vuilleumier et al., 2001)甚至低于觉察阈限无法意识到其存在(Morris et al., 1999; Pasley et al., 2004; Whalen et al., 1998), 相对中性刺激, 情绪性刺激也能显著地激活杏仁核。因此, 一种普遍的观点认为, 杏仁核对情绪性刺激的加工是前注意和自动化过程, 不受注意资源的制约和影响(Anderson et al., 2003; Morris et al., 1999; Pasley et al., 2004; Sander et al., 2005; Vuilleumier et al., 2001; Vuilleumier, 2005; Whalen et al., 1998)。

比如, 在 Vuilleumier 等人(2001)的实验中, 两对视觉刺激(一对房子和一对面孔, 包括一张恐惧面孔和一张中性面孔)随机出现在注视点周围四个象限内, 要求被试注意特定的一对空间位置并作出刺激是否等价的判断。结果发现, 不管是否处在被注意位置, 恐惧性面孔总比中性面孔引起更强的杏仁核激活。而 Anderson 等人(2003)让被试注意在空间上重叠的面孔或者房子并做出相应的性别或者位置判断。结果发现杏仁核对恐惧面孔的激活程度并不因注意客体的改变而改变。同样, Sander 等人(2005)在听觉领域采用双耳分听范式发现, 不管愤怒噪音出现在注意耳一侧还是忽略耳一侧都比中性噪音引起更强的杏仁核激活, 并且这种杏仁核对愤怒噪音的加工优势并不因所注意的听觉内容从情绪加工无关的说话人性别(Quadflieg et al., 2008)或是语音的词汇类别(Ethofer et al., 2009)转到噪音所携带的情绪信息而增强。以上研究都提示, 杏仁核对负性情绪的加工与空间注意或者客体/特征注意都不存在交互作用。

另一方面, 采用视觉后向掩蔽范式, 被掩蔽的恐惧面孔虽然处于阈限下水平不能引发被试的意识觉察, 但却能引发杏仁核的激活(Morris et al., 1999; Whalen et al., 1998), 并且这种阈限下内隐的视觉情绪加工与上丘和丘脑后结节与杏仁核的功能连接相关(Morris et al., 1999; Vuilleumier, 2005)。这种无意识水平的情绪加工在采用双眼竞

争范式的研究中也被观察到,相比“看不见”的非面孔,“看不见”的恐惧面孔可以激活杏仁核却不能激活与复杂视觉客体分辨相关的下颞叶皮层(Pasley et al., 2004)。对情绪刺激的无意识加工说明人脑的情绪加工的确存在以杏仁核为核心的皮层下通路,为情绪的自动化加工理论提供了进一步的证据。

3 注意对杏仁核情绪加工的影响

3.1 情绪加工受到注意资源负荷的制约

对情绪的自动化加工理论首先提出质疑的是 Pessoa 等人(2002)的研究。他们认为 Vuilleumier 等人(2001)没有发现注意与情绪加工的交互作用是因为实验任务对注意的要求不高,如果加大实验任务的注意负荷,在注意资源极度有限的条件下对情绪刺激的自动化加工的优势则不会出现。具体而言,他们让被试注视中心点呈现的恐惧性面孔或中性面孔,实验任务是判断面孔性别或者判断外周(一左一右)呈现的两个条棒是否方向一致。结果发现,杏仁核对恐惧性面孔的激活优势只在性别判断条件下(注意条件)出现,而在做更难的外周条棒方向判断条件下(非注意条件)不出现。因此,他们提出,情绪刺激对注意的自动捕获和自动化加工只在注意资源十分充足没有被当前认知任务占据的条件下成立。这种注意资源可获取度对情绪自动化加工的制约现象在随后的各种通过调节认知加工难度和注意负荷研究情绪-注意交互作用的实验中得到了印证。无论是调节情绪性面孔外周两侧呈现的条棒的方向差异大小(Luo et al., 2010; Pessoa, Padmala, & Morland, 2005),情绪刺激呈现的时间(Shafer et al., 2012),或者字母探测时无干扰物的数量(Bishop et al., 2007),结果都证实,当情绪性刺激处于注意范围之外时(与当前实验任务无关),杏仁核对情绪性刺激的自动化激活优势只在低注意负荷和低认知加工难度条件下出现。

值得一提的是,以上研究都只是在同感觉通道调节对情绪性刺激的注意与否,而在自然环境中,人们需要将注意力在不同的感觉通道转换。如果情绪性刺激的加工真是自动化过程,那么就算情绪性刺激处于当前注意通道之外也能自动捕获到注意引起杏仁核的激活。然而最近一个同时呈现听觉刺激和视觉刺激的跨通道人类 fMRI 研

究发现,当被试判断说话人性别时(注意听觉通道),杏仁核对愤怒噪音的激活显著强于对中性噪音的激活,而这种杏仁核对情绪性噪音的激活优势在被试做视觉符号分类(注意视觉通道)条件下则没有被观察到(Mothes-Lasch et al., 2011)。因此,基于以上的研究发现,一种观点认为,情绪加工并非传统认为的是一个完全自动化的过程,事实上,情绪加工在很大程度上特别是苛刻的认知加工条件下需要注意机制的参与(Pessoa, 2005)。

3.2 选择性注意增强杏仁核情绪诱发反应

一方面,杏仁核对情绪刺激的加工是否依赖于注意充满了争议,另一方面,选择性注意是否可以自上而下地增强杏仁核对情绪性刺激的加工也有不一致的发现。使用面孔作为视觉刺激的人类脑成像研究都发现,恐惧性面孔对杏仁核的激活程度在其空间位置或者面孔本身被注意条件下(任务相关)总是强于不被注意条件下(任务无关)(Anderson et al., 2003; Pessoa et al., 2002, 2005; Pourtois, Spinelli, Seeck, & Vuilleumier, 2010; Vuilleumier et al., 2001)。而使用噪音作为听觉刺激的脑成像研究却发现,杏仁核对愤怒噪音的激活程度在注意或者不注意其空间位置条件下没有显著差异(Sander et al., 2005),在注意其情绪相关的声学特征或者情绪无关的声学特征时也没有显著差异(Ethofer et al., 2009; Quadflieg et al., 2008)。但杏仁核对威胁性声音的加工并非是一个强制性自动化过程(Grandjean et al., 2005),因为虽然在同感觉通道变换所注意的空间位置或者更精细的声学特征无法调节情绪性噪音对杏仁核的激活,但将注意资源从视觉通道转向听觉通道却能显著提高杏仁核对情绪性噪音的反应(Mothes-Lasch et al., 2011)。

对注意-情绪交互作用的考察也触发了实验动物的研究。比如, Du 等人(2012)发现,恐惧条件化后的复合纯音组(成为一个具有生物学意义的威胁预示刺激)能快速引发清醒大鼠杏仁核外侧核的频率跟随反应(一种神经元群的锁相反应)。并且当这个条件化刺激与掩蔽噪音在知觉上来自不同的空间位置时,相对两者在知觉上占据相同的空间位置,大鼠能更好地将注意资源分配到条件化刺激上而忽略掩蔽噪音,这种条件化刺激与掩蔽刺激的知觉空间分离所带来的空间注意增强伴随着大鼠杏仁核外侧核对条件化刺激频率跟随反

应的增强。这说明,在清醒大鼠中,空间注意可以自上而下地增强杏仁核对威胁刺激的神经反应。

尽管注意机制和情绪机制都是为了能更快更好地探测和加工重要信息,两者在皮层下的整合有助于这一功能的实现,但选择性注意与情绪加工在人和动物的杏仁核是否存在叠加作用还需要未来的研究进一步确认。

4 杏仁核情绪性加工:自动化过程和注意调控过程的整合

杏仁核情绪性加工的双通路模型认为,杏仁核存在一条快速的进行粗略加工的皮层下通路和一条加工速度较慢进行精细加工的皮层通路,皮层下通路的存在有助于生物体在感觉信息和认知资源有限的情况下快速探测威胁刺激(LeDoux, 2000; Pessoa & Adolphs, 2010; Tamietto & de Gelder B, 2010; Vuilleumier, 2005)。皮层下通路的证据支持不仅来自那些发现杏仁核激活不依赖于注意资源和意识的脑成像研究(Anderson et al., 2003; Morris et al., 1999; Pasley et al., 2004; Sander et al., 2005; Vuilleumier et al., 2001; Whalen et al., 1998),也因为杏仁核对“粗略”的情绪性感觉信息十分敏感,比如低空间分辨率、模糊的恐惧性面孔(Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan, 2003)或者突然出现在视觉外周低视敏区的恐惧面孔(Pourtois, Dan, Grandjean, Sander, & Vuilleumier, 2005)。同时人类头皮诱发电位(event-related potential, ERP)研究也发现,对情绪性面孔和中性面孔的加工差异在刺激呈现后 120 ms 左右就已出现,这远早于视皮层对面孔精细加工的完成(~170 ms)(Eimer & Holmes, 2007; Pourtois et al., 2005),也早于任何的注意调节成分(Eimer & Holmes, 2007)。解剖上的证据发现,在啮齿类动物中杏仁核外侧核分别接受从丘脑外侧膝状体和听觉联合皮层的听觉信号输入(LeDoux, 2000)。在非人灵长类动物和人类中,杏仁核分别接受从上丘和丘脑后结节以及下颞叶视觉区的视觉输入(Pessoa & Adolphs, 2010; Tamietto & de Gelder, 2010; Vuilleumier, 2005)。人类脑成像研究也证实,被掩蔽的“看不见”的恐惧性面孔(Morris et al., 1999)或者模糊的恐惧性面孔(Vuilleumier et al., 2003)可以激活上丘和丘脑后结节,而清楚的恐惧性面孔却不激活这两个脑区,

而是与梭状回面孔区和纹外视皮层的活动相关。

那么,是否有证据显示,人类杏仁核对情绪性刺激的反应存在一个快速的、不依赖于皮层认知机制的自动化加工成分和一个晚期的受到皮层注意机制调节的成分?采用具有高时间分辨率和高空间分辨率的脑磁成像技术(Magnetoencephalography, MEG),Luo 等人(2010)发现,杏仁核的 Gamma 活动在恐惧性面孔出现 30~60 ms 后显著强于中性面孔并且不受到注意负荷的调节,而在晚期(280~340 ms)却呈现出情绪与注意负荷的交互作用,表现为恐惧性面孔只在低注意负荷条件下引发杏仁核更强的 Gamma 活动,而在高注意负荷条件下,恐惧性面孔与中性面孔对杏仁核的激活没有差异。同样,Pourtois 等人(2010)通过病人颅内电极直接记录外侧杏仁核场电位发现,在早期(刺激呈现后 140~290 ms),不管注意资源是指向还是远离面孔刺激,杏仁核对恐惧性面孔的诱发电位都显著强于中性面孔,而在晚期(700 ms 后),杏仁核对情绪性面孔的反应受到注意机制的调节,表现为,杏仁核对恐惧性面孔与中性面孔的反应差异只在注意资源指向面孔刺激时才出现。这两个研究为杏仁核情绪性加工的双通路/双阶段理论提供了实验支持,证实,杏仁核对情绪性感觉刺激的加工的确存在一个早期的不依赖于注意资源和认知加工负荷的自动化成分和一个晚期的受到额-顶叶皮层注意机制调节的成分。杏仁核对感觉刺激的情绪性加工是早期自动化过程和晚期注意调控过程的整合既体现了对威胁刺激的快速探测也体现了高级认知功能对威胁刺激的深度加工和行为决策,这种更整合的观点在一定程度上和解了之前关于杏仁核情绪性加工是自动化加工过程还是受到注意调控过程的长期争论。

之前对杏仁核情绪性加工的脑成像研究基本采用 fMRI 技术,虽然 fMRI 有很高的空间分辨率但其时间分辨率很差。由于血液动力学的响应较慢,血氧水平依赖(Blood Oxygenation Level-Dependent, BOLD)信号在刺激呈现 5~8 s 后才达到峰值,并且 2 s 内的 BOLD 信号通常被赋予一个均值。而杏仁核情绪加工的自动化成分和注意调节成分均出现在 2 s 之内(Luo et al., 2010; Pourtois et al., 2010)。因此,不一致的 fMRI 实验结果正是因为其低时间分辨率混淆了这两种成分并因为各自的实验设计偏向其中一种。比如,支持自动化加工

观点的研究多采用事件相关设计(event-related design)强调早期快速成分(Anderson et al., 2003; Sander et al., 2005; Vuilleumier et al., 2001), 而支持注意调节观点的研究多采用组块设计(block design)强调晚期慢成分(Bishop et al., 2007; Mothes-Lasch et al., 2011; Pessoa et al., 2002)。因此, 未来关于杏仁核情绪性加工的研究需要使用高空间分辨率和高时间分辨率相结合的记录手段, 比如 MEG, fMRI 结合 ERP, 病人颅内电极记录和动物杏仁核内以及其他情绪加工相关脑区直接记录场电位, 旨在对情绪加工的皮层下通路和皮层通路的功能连接以及情绪与注意机制交互作用的方式和时程给出更明确的解答。

5 总结

情绪加工和选择性注意是复杂刺激场景下提取和加工关键信息的两种重要机制, 关于两者是否存在及如何进行交互作用是当前的一大研究热点。一方面情绪性刺激可以自动捕获注意并影响复杂刺激场景下的选择性注意, 这与杏仁核对情绪性刺激的自动化探测和加工优势有关。另一方面, 在认知加工负荷极大的情况下, 杏仁核对情绪性刺激的加工依赖于注意机制。因此, 杏仁核对情绪性刺激的加工包含早期快速的自动化加工成分和晚期受到皮层注意机制的调控成分, 这种功能整合在一定程度上调和了对杏仁核情绪加工是自动化过程还是受到注意调节的长期争论, 并为杏仁核情绪加工的双通路理论提供了支持。

参考文献

- Anderson, A. K., Christoff, K., Panitz, D., De Rosa, E., & Gabrieli, J. D. E. (2003). Neural correlates of the automatic processing of threat facial signals. *Journal of Neuroscience*, 23, 5627–5633.
- Anderson, A. K., & Phelps, E. A. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, 411, 305–309.
- Armony, J. L., & Dolan, R. J. (2002). Modulation of spatial attention by fear-conditioned stimuli: An event-related fMRI study. *Neuropsychologia*, 40, 817–826.
- Bach, D. R., Schächinger, H., Neuhoff, J. G., Esposito, F., Di Salle, F., Lehmann, C., ... Seifritz, E. (2008). Rising sound intensity: An intrinsic warning cue activating the amygdala. *Cerebral Cortex*, 18, 145–150.
- Bishop, S. J., Jenkins, R., & Lawrence, A. D. (2007). Neural processing of fearful faces: Effects of anxiety are gated by perceptual capacity limitations. *Cerebral Cortex*, 17, 1595–1603.
- Cisler, J. M., & Koster, E. H. W. (2010). Mechanisms of attentional biases towards threat in anxiety disorders: An integrative review. *Clinical Psychology Review*, 30, 203–216.
- Dolan, R. J. (2002). Emotion, cognition, and behavior. *Science*, 298, 1191–1194.
- Du, Y., Li, J. Y., Wu, X. H., & Li, L. (2009). Precedence effect-induced enhancement of prepulse inhibition in socially reared but not isolation-reared rats. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 9, 44–58.
- Du, Y., Wang, Q., Zhang, Y., Wu, X. H., & Li, L. (2012). Perceived target-masker separation unmasks responses of lateral amygdala to the emotionally conditioned target sounds in awake rats. *Neuroscience*, 225, 249–257.
- Du, Y., Wu, X. H., & Li, L. (2010). Emotional learning enhances stimulus-specific top-down modulation of sensorimotor gating in socially reared rats but not isolation-reared rats. *Behavioural Brain Research*, 206, 192–201.
- Du, Y., Wu, X. H., & Li, L. (2011). Differentially organized top-down modulation of prepulse inhibition of startle. *Journal of Neuroscience*, 31, 13644–13653.
- Eastwood, J. D., Smilek, D., & Merikle, P. M. (2001). Differential attentional guidance by unattended faces expressing positive and negative emotion. *Perception & Psychophysics*, 63, 1004–1013.
- Eimer, M., & Holmes, A. (2007). Event-related brain potential correlates of emotional face processing. *Neuropsychologia*, 45, 15–31.
- Ethofer, T., Kreifelts, B., Wiethoff, S., Wolf, J., Grodd, W., Vuilleumier, P., & Wildgruber, D. (2009). Differential influences of emotion, task, and novelty on brain regions underlying the processing of speech melody. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 1255–1268.
- Fox, E., Russo, R., Bowles, R., & Dutton, K. (2001). Do threatening stimuli draw or hold visual attention in subclinical anxiety? *Journal of Experimental Psychology: General*, 130, 681–700.
- Grandjean, D., Sander, D., Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M. L., Scherer, K. R., & Vuilleumier, P. (2005). The voices of wrath: brain responses to angry prosody in meaningless speech. *Nature Neuroscience*, 8, 145–146.
- Huang, J., Yang, Z. G., Ping, J. L., Liu, X., Wu, X. H., & Li, L. (2007). The influence of the perceptual or fear learning on rats' prepulse inhibition induced by changes in the correlation between two spatially separated noise sounds. *Hearing Research*, 223, 1–10.

- LeDoux, J. E. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155–184.
- Li, N. X., Ping, J. L., Wu, R. B., Wang, C., Wu, X. H., & Li, L. (2008). Auditory fear conditioning modulates prepulse inhibition in socially-reared rats and isolation-reared rats. *Behavioral Neuroscience*, 122, 107–118.
- Luo, Q., Holroyd, T., Majestic, C., Cheng, X., Schechter, J., & Blair, R. J. (2010). Emotional automaticity is a matter of timing. *Journal of Neuroscience*, 30, 5825–5829.
- Maren, S. (2007). The threatened brain. *Science*, 317, 1043–1044.
- Maren, S. (2011). Seeking a spotless mind: Extinction, deconsolidation, and erasure of fear memory. *Neuron*, 70, 830–845.
- Meck, W. H., & MacDonald, C. J. (2007). Amygdala inactivation reverses fear's ability to impair divided attention and make time stand still. *Behavioral Neuroscience*, 121, 707–720.
- Morris, J. S., Friston, K. J., Büchel, C., Frith, C. D., Young, A. W., Calder, A. J., & Dolan, R. J. (1998). A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain*, 121, 47–57.
- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating “unseen” fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 1680–1685.
- Mothes-Lasch, M., Mentzel, H. J., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2011). Visual attention modulates brain activation to angry voices. *Journal of Neuroscience*, 31, 9594–9598.
- Ohman, A., Flykt, A., & Esteves, F. (2001). Emotion drives attention: Detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130, 466–478.
- Pasley, B. N., Mayes, L. C., & Schultz, R. T. (2004). Subcortical discrimination of unperceived objects during binocular rivalry. *Neuron*, 42, 163–172.
- Pessoa, L. (2005). To what extent are emotional visual stimuli processed without attention and awareness? *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 188–196.
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala: From a ‘low road’ to ‘many roads’ of evaluating biological significance. *Nature Review Neuroscience*, 11, 773–783.
- Pessoa, L., McKenna, M., Gutierrez, E., & Ungerleider, L. G. (2002). Neural processing of emotional faces requires attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 11458–11463.
- Pessoa, L., Padmala, S., & Morland, T. (2005). Fate of unattended fearful faces in the amygdala is determined by both attentional resources and cognitive modulation. *Neuroimage*, 28, 249–255.
- Phelps, E. A., & LeDoux, J. E. (2005). Contributions of the amygdala to emotion processing: From animal models to human behavior. *Neuron*, 48, 175–187.
- Phelps, E. A., Ling, S., & Carrasco, M. (2006). Emotion facilitates perception and potentiates the perceptual benefits of attention. *Psychological Science*, 17, 292–299.
- Pourtois, G., Dan, E. S., Grandjean, D., Sander, D., & Vuilleumier, P. (2005). Enhanced extrastriate visual response to bandpass spatial frequency filtered fearful faces: Time course and topographic evoked-potentials mapping. *Human Brain Mapping*, 26, 65–79.
- Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M. L., Lazeyras, F., & Vuilleumier, P. (2006). Neural systems for orienting attention to the location of threat signals: An event-related fMRI study. *NeuroImage*, 31, 920–933.
- Pourtois, G., Spinelli, L., Seeck, M., & Vuilleumier, P. (2010). Temporal precedence of emotion over attention modulations in the lateral amygdala: Intracranial ERP evidence from a patient with temporal lobe epilepsy. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 10, 83–93.
- Quadflieg, S., Mohr, A., Mentzel, H. J., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2008). Modulation of the neural network involved in the processing of anger prosody: The role of task-relevance and social phobia. *Biological Psychology*, 78, 129–137.
- Sabatinelli, D., Bradley, M. M., Fitzsimmons, J. R., & Lang, P. J. (2005). Parallel amygdala and inferotemporal activation reflect emotional intensity and fear relevance. *NeuroImage*, 24, 1265–1270.
- Sander, D., Grandjean, D., Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M. L., Scherer, K. R., & Vuilleumier, P. (2005). Emotion and attention interactions in social cognition: Brain regions involved in processing anger prosody. *NeuroImage*, 28, 848–858.
- Shafer, A. T., Matveychuk, D., Penney, T., O'Hare, A. J., Stokes, J., & Dolcos, F. (2012). Processing of emotional distraction is both automatic and modulated by attention: Evidence from an event-related fMRI investigation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24, 1233–1252.
- Straube, T., Kolassa, I. T., Glauer, M., Mentzel, H. J., & Miltner, W. H. R. (2004). Effect of task conditions on brain responses to threatening faces in social phobics: An event-related functional magnetic resonance imaging study. *Biological Psychiatry*, 56, 921–930.
- Straube, T., Weiss, T., Mentzel, H. J., & Miltner, W. H. (2007). Time course of amygdala activation during aversive conditioning depends on attention. *NeuroImage*,

- 34, 462–469.
- Tamietto, M., & de Gelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Review Neuroscience*, 11, 697–709.
- Vuilleumier, P. (2005). How brains beware: Neural mechanisms of emotional attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 585–594.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: An event-related fMRI study. *Neuron*, 30, 829–841.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neuroscience*, 6, 624–631.
- Vuilleumier, P., Richardson, M. P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2004). Distant influences of amygdala lesion on visual cortical activation during emotional face processing. *Nature Neuroscience*, 7, 1271–1278.
- Vuilleumier, P. & Schwartz, S. (2001). Emotional facial expressions capture attention. *Neurology*, 56, 153–158.
- Whalen, P. J., Rauch, S. L., Etcoff, N. L., McInerney, S. C., Lee, M. B., & Jenike, M. A. (1998). Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *Journal of Neuroscience*, 18, 411–418.
- Zou, D., Huang, J., Wu, X. H., & Li, L. (2007). Metabotropic glutamate subtype 5 receptors modulate fear-conditioning induced enhancement of prepulse inhibition in rats. *Neuropharmacology*, 52, 476–486.

Emotional Processing in the Amygdala: Integration of Automatic Process and Attentional Modulation

DU Yi; WU Xihong; LI Liang

(Department of Psychology, Speech and Hearing Research Center, Key Laboratory on Machine Perception (Ministry of Education), PKU-IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking University, Beijing 100871, CHINA)

Abstract: Given the flooding environmental information entering the cognitive system, together with its processing capacity limitations, a critical function shared by both attentional and emotional processes is to prioritize the processing of pertinent events. Although it is generally accepted that emotional stimuli can capture and affect the allocation of attentional resource, whether the processing of emotional stimuli is automatic without attention and awareness or depends on available attentional resources and receives top-down modulation is a long-term debate. Recent neurophysiological recordings with high spatio-temporal resolution reconciled this controversy by demonstrating that responses to emotional stimuli in the amygdala, a critical sub-cortical structure in emotional processing, contained both an early and rapid automatic component which was not affected by attentional and cognitive load and a later component that received top-down attentional modulation from fronto-parietal cortices. This functional integration in the amygdala supports the dual-pathway model of emotional processing.

Key words: amygdala; emotion; attention; automatic processing