

• 主编特邀(Editor-In-Chief Invited) •

编者按:

对人类感知觉的研究多年来主要集中在视觉和听觉领域。嗅觉是生物进化史上最古老的感官功能。这种功能不但对觅食、个体间交流以及情绪活动十分重要,而且也影响了个体以及种系的发展。本文从行为反应和脑成像两方面来总结近期关于嗅觉和情绪之间功能联系的研究工作。重点阐述的观点是,气味带有情绪性色彩,而非社会性和社会性嗅觉信息都能调控情绪,同时情绪状态也会对嗅知觉产生影响。希望这篇综述对从事感知觉和情绪研究的科研人员能有所启发。

(责任编辑:李量)

嗅知觉及其与情绪系统的交互^{*}

周 雯 冯 果

(中国科学院心理研究所心理健康重点实验室,北京 100101)

摘 要 在人类的各种感觉通道中,嗅觉尤其和情绪有着千丝万缕的联系。两者在种系发生进程中存在一定的亲缘关系,在解剖结构上也高度重叠。气味天然带有情绪效价,不管是在意识上还是意识下层面,非社会性和社会性嗅觉信息都能对情绪产生影响,反之情绪也能对嗅知觉产生作用。已有的神经影像研究显示嗅觉和情绪系统加工均涉及杏仁核、海马、脑岛以及眶额皮层等区域。与此同时,非社会性和社会性嗅觉信息的编码和它们对情绪系统的作用方式也不尽相同。

关键词 嗅觉;情绪;边缘系统

分类号 B842

1 引言

嗅觉是由化学分子刺激嗅觉感受器所引起的感觉,也是进化过程中最古老的感官之一,从细菌到昆虫到哺乳动物都有比较完备的嗅觉系统。动物的嗅觉与觅食行为(非社会性嗅觉信息),以及性行为、攻击行为、定向活动、通讯行为等(社会性嗅觉信息)关系密切,敏感性亦相当高。动物们普遍能根据气味觅食,被捕食者亦能通过辨认气味而躲避捕食者;在发情期,许多雌性动物通

过分泌信息素[由一个动物个体分泌并释放到环境中,被其同类个体接受,并诱发特定的反应,例如一种具体的行为或发展进程(Karlson & Lüscher, 1959)]来吸引雄性。哺乳动物母子间辨认也依靠嗅觉,母畜凭借幼畜的气味辨认、照料幼畜,幼畜也能借助气味将生母与其他雌畜相区别(Wyatt, 2003)。

另一方面,情绪是一种“不断变化的心理-生理现象,它代表着机体对环境的适应模式”(Levenson, 1994)。由于自主神经系统的活动,当有机体处在特定情绪状态时,机体内部会发生一系列的生理变化(physiological index),包括皮肤电反应(或肤电反应, galvanic skin response, 简称 GSR)、心率及呼吸等。不同的生理变化模式也对应着不同的外显表达,主要体现在面部表情上。Ekman 将人类的基本表情归纳为 6 种:高兴、悲

收稿日期: 2011-09-16

^{*} 中国科学院知识创新工程(KSCX2-EW-BR-4、KSCX2-YW-R-250)及国家自然科学基金(31070906)资助。

通讯作者: 周雯, E-mail: zhouw@psych.ac.cn

伤、恐惧、愤怒、惊讶及厌恶, 并认为这些表情模式是全人类所共有的(Ekman & Oster, 1979)。关于情绪回路的研究, 近年来的神经影象研究普遍显示: 情绪反应涉及前额皮层(prefrontal cortex, PFC)、杏仁核、海马、前扣带回(anterior cingulate)、腹内侧纹状体(ventral striatum)等(马庆霞, 郭德俊, 2003)。

嗅觉与情绪虽是两个不同的概念, 但在日常生活中经常能够感觉到这两者之间存在着紧密联系。近年来, 许多实证性研究开始综合考虑嗅觉和情绪加工。嗅觉刺激的加工往往涉及到情绪性内容。像情绪分类一样, 气味也会带上积极、消极、中性等情绪效价标签。并且, 这两者在加工机制上也存在着重叠。本文综合了近年来行为方面和神经成像方面的最新研究, 从功能和机制方面阐述两者之间存在的联系。

2 嗅觉系统概述

大多数哺乳动物的鼻腔中实际存在着两个独立的化学感受器官: 嗅上皮(olfactory epithelium, OE)和犁鼻器(vomerinal organ, VNO)。一般认为嗅上皮上的嗅觉感受神经元(olfactory sensory neurons)编码不同的气味分子(也称嗅质, odorant), 并将嗅觉信息传递到主嗅觉系统(main olfactory system), 引起嗅觉体验。而犁鼻器则编码信息素, 并传导至副嗅觉系统(accessory olfactory system), 最终引起动物生理和行为发生变化(Firestein, 2001)。主嗅觉系统应对非社会性化学信息的处理, 如觅食; 而副嗅觉系统则应对社会性化学信息的处理, 如上文提到的性行为、攻击行为等。但也有例外, 比如猪(Dorries, Adkins-Regan, & Halpern, 1997)和兔子(Hudson & Distel, 1986)都可以利用主嗅觉系统来处理社会性的嗅觉信息。

与大多数哺乳动物不同, 人类的犁鼻器并没有向其他结构的有效投射, 也就不存在副嗅觉系统, 嗅觉功能完全依赖于主嗅觉系统。人类的鼻粘膜中存在着 350 种左右的嗅觉受体(olfactory receptor) (Malnic, Godfrey, & Buck, 2004), 它们编码不同的化学结构, 并把化学信息转化为神经电冲动。嗅觉感受神经元传出的信息汇聚到嗅球(olfactory bulb)中, 在这里得到时间和空间上的表征。然后通过嗅束(olfactory tract)投射到初级嗅皮层: 嗅前核(anterior olfactory nucleus)、梨状皮层

(piriform cortex)、内侧嗅皮层(entorhinal cortex)、嗅结节(olfactory tubercle)、和杏仁核(amygdala)。从初级嗅皮层出发, 嗅觉信息几乎被传递到整个边缘系统(limbic system)。次级嗅皮层包括眶额皮层(orbitofrontal cortex, OFC)、脑岛(insula)、下丘脑(hypothalamus)、海马(hippocampus)、背内侧丘脑(mediodorsal thalamus)以及更多的杏仁核的子核团(图 1)。这一复杂的神经网络提供了气味在摄食、情绪、自主神经反应和记忆等过程中产生作用的生理基础。此外, 初级嗅皮层(除嗅结节)和嗅球间存在着密集的反馈性投射, 为“自上而下”的加工提供了基础(Gottfried & Zald, 2005)。

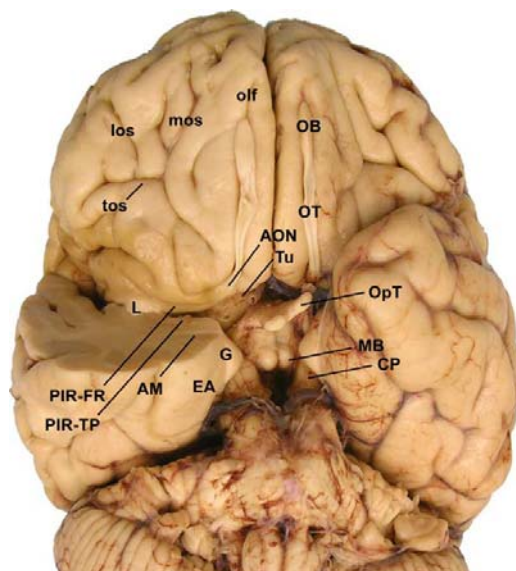


图 1 人脑腹侧, 可以看到嗅束及其初级投射以及周围的非嗅觉结构。为显示嗅觉皮层, 右侧颞叶在杏仁核中部的位被水平切除。AON, 前嗅核; EA, 嗅皮层区域; L, 岛页沟; los, 侧嗅沟; mos, 中嗅沟; olf, 嗅沟; PIR-FR, 梨状皮层额区; OB, 嗅球; OT, 嗅束; tos, 横嗅沟; Tu, 嗅结节; PIR-TP, 梨状皮层颞区(Gottfried et al., 2005)。

3 嗅觉和情绪系统的天然联系

较之其他感知觉, 嗅觉天然情绪性的。嗅觉刺激能够诱发不同的情绪状态, 反之情绪状态的改变也能影响嗅知觉。由上一节的介绍可知, 嗅觉和情绪系统的加工在解剖位置上高度重叠。参与嗅觉加工的中枢结构主要包括杏仁核、海马、

眶额皮层和脑岛(Neville & Haberly, 2004), 它们也是加工情绪的主要结构(Dolan, 2002)。

杏仁核可以迅速地探测情绪信号, 特别是威胁和恐惧信号。它和海马一起在情绪记忆中扮演着非常重要的角色(Richardson, Strange, & Dolan, 2004), 并和抑郁等精神疾病的病理相关(Videbech & Ravnkilde, 2004)。在嗅觉系统内, 作为初级嗅皮质的杏仁核加工气味的强度(Anderson et al., 2003)以及效价(Gottfried, Deichmann, Winston, & Dolan, 2002), 并和次级嗅皮质海马共同编码高情绪性的气味(Pouliot & Jones-Gotman, 2008)。在个体回忆对自身有重要意义的气味时, 海马也得到显著激活(Herz, Eliassen, Beland, & Souza, 2004)。

次级嗅皮质的另一个重要组成部分眶额皮层位于前额皮层的腹侧面, 与情绪背景下的自主神经系统反应以及决策过程中的情绪因素密切相关(Bechara, Damasio, & Damasio, 2000)。在嗅觉加工过程中, 眶额皮层编码气味的情绪效价(Anderson et al., 2003), 并在气味的辨别和记忆中扮演着重要角色(Zald & Pardo, 1997)。

脑岛参与厌恶情绪的加工, 且在评估情绪状态中对整合身体感知具有重要作用(Paulus & Stein, 2006)。它同样接受初级嗅皮层纤维的信息输入, 是次级嗅皮质的一部分。愉悦和不愉悦的嗅觉刺激都能使脑岛区域产生激活(Rolls, Grabenhorst, & Parris, 2010)。

嗅觉和情绪之间天然的联系除体现在两者加工机制上的重叠外, 还体现在两者种系发生过程中的关联。嗅觉被认为是最早形成的感官, 可能环境中的化学信息刺激了原始鱼类的进化, 促使嗅神经束上的一部分进化为大脑。作为最古老的感官, 嗅觉天然的成为了社会情绪信息交流的手段, 从而对情绪大脑的进化起到促进作用(Gloor, 1997)。直到现在, 嗅觉仍是动物界中个体和种群间交流社会信息最常用的通道(Wyatt, 2003)。

4 嗅觉信息对情绪的影响

4.1 非社会性嗅觉信息对情绪的影响及机制

气味对情绪的影响是天生的。空气中微弱的嗅觉刺激就会使新生儿的面部表情和呼吸发生变化, 如对不愉悦气味表现出厌恶(鼻子紧皱, 上唇

上扬)(Soussignan, Schaal, Marlier, & Jiang, 1997)。呈现不同的食物气味时, 婴儿大脑皮层的激活也不一样(Kendal-Reed & Toller, 1992)。

此外, 不同的气味会使自主神经系统产生不同的反应模式(Alaoui-Ismaïli, Robin, Rada, Dittmar, & Vernet-Maury, 1997; Alaoui-Ismaïli, Vernet-Maury, Dittmar, Delhomme, & Chanel, 1997)。心率一般与气味的愉悦性相关; 皮肤电一般与气味的唤醒程度相联系(Bensafi et al., 2002)。有研究比较了口头上表达的情绪和生理上产生的情绪唤醒, 发现愉悦气味基本产生积极的情绪; 不愉悦气味被报告为恶心, 相应的自主神经系统的反应却类似于愤怒情绪下的反应模式(Alaoui-Ismaïli et al., 1997)。Vernet-Maury 等人(1999)让被试吸入各种气味, 并记录皮肤电、皮肤温度、血流量、心率、呼吸等各项自主神经反应指标, 然后将这些指标与 Ekman 所得出的基本情绪生理指标(Ekman, 1992)进行匹配, 结果发现不同的气味导致不同的情绪, 如丁酸和乙酸主要产生消极情绪——愤怒或者厌恶, 薰衣草气味则诱发高兴的反应(Vernet-Maury, Alaoui-Ismaïli, Dittmar, Delhomme, & Chanel, 1999)。

一些近期的脑成像研究考察了嗅觉刺激情绪效价的神经生理机制。有研究显示难闻的气味会激活杏仁核和左侧眶额皮层, 而愉悦的气味则会使梨状皮层和右侧眶额皮层产生激活(Zald, Donndelinger, & Pardo, 1998; Zald & Pardo, 1997)。Royet 等(2003)发现气味的情绪效价会使得腹侧脑岛产生激活, 并且反应模式和被试利手相关。该研究选取了 28 名被试, 并匹配了利手和性别这两个变量。研究给被试闻愉悦和不愉悦气味, 利用李克特量表(Likert Scale)评估气味的愉悦性程度, 并采用 fMRI 成像技术记录被试的大脑活动。结果发现, 不愉悦气味激活了杏仁核-梨状皮层区域和腹侧脑岛, 并且右利手被试左腹侧脑岛对难闻的气味激活更大, 而左利手被试则右腹侧脑岛激活更大。另外该研究还发现对气味愉悦性的评估引起了左侧眶额皮层的激活, 表明该区域是有意识评估气味情绪效价的主要区域; 女性左侧眶额皮层比男性激活程度更大, 这为解释女性在气味辨别能力上优于男性提供了生理证据(Royet, Plailly, Delon-Martin, Kareken, & Segebarth, 2003)。如上文提到的, 参与气味效

价加工的脑区本身是情绪环路的重要单元, 这种天然紧密的联系也同样体现在以下所要讲到的行为层面上。

嗅觉对情绪的作用微妙而显著。Lehrner 等人(2000)研究了背景气味(橘子气味)对等待在牙医办公室人们情绪的影响。所采用的被试是等候看牙医的病人(这些病人并不知道自己在实验环境下), 被试被分为实验组和控制组, 在等候的过程中, 实验组所处的等候室里通入橘子气味, 而控制组则没有通入气味。结果发现, 暴露在橘子气味环境中的病人(特别是女性)有更低水平的焦虑, 更积极的心境, 表明这种气味有令人放松的效果(Lehrner, Eckersberger, Walla, tscha, & Deecke, 2000)。类似的, 商场中的气味也能够影响顾客对商品的评价和顾客的购买行为(Chebat & Michon, 2003)。在临床上, 一些气味更是被用来治疗抑郁、焦虑、以及失眠、压力引起的认知失调等症状(Heuberger, Hongratanaworakit, Böhm, Weber, & Buchbauer, 2001)。气味对情绪的影响还具有一定的性别差异。相同的气味在男性和女性被试中可能产生不一样的情绪体验: 例如, 较之男性, 丁香酚油使女性被试产生更强的积极情绪和更弱的消极情绪(Seubert, Rea, Loughead, & Habel, 2009)。

有趣的是, 气味对情绪的调控并不依赖于人们主观意识层面上对气味的知觉。比如, 嗅觉刺激能够影响梦的内容和情绪。Schredl 等人认为嗅觉和情绪加工都直接涉及到了边缘系统, 因而嗅觉刺激应该能显著影响梦境中的情绪。他们招募了 15 名健康且睡眠正常的女性作为被试(年轻女性普遍嗅觉能力较好), 在不同的快速眼动(REM)睡眠阶段通入玫瑰花气味(好闻的)、变质的鸡蛋气味(H_2S , 难闻的)和无味空气(中性的)这三种不同情绪效价的气味, 这三种气味在不同快速眼动睡眠阶段通入的顺序进行了平衡。在呈现嗅觉刺激后, 叫醒被试, 让他们报告刚才梦的内容并且自我评定梦境中的情绪状态。结果发现, 愉悦的嗅觉刺激使得梦境情绪更积极, 不愉悦的嗅觉刺激则使得梦境情绪更消极, 且效应显著。一般认为睡眠中的感官输入都被屏蔽在大脑皮层之外, 但上述发现表明气味的效价仍然得到了加工。嗅觉是唯一一个可以绕过丘脑直接进入皮层的感官, 或许这种神经解剖上的捷径使得它在睡眠中仍然能够得到处理。这一研究结果也为帮助噩梦患者

转变梦境的情感基调提供了一个新的方向(Schredl et al., 2009)。此外, Li 等人发现阈下的嗅觉刺激能够影响社会偏好。他们首先通过预试确定被试对愉悦(柠檬)、不愉悦(戊酸: 汗液)和中性(苯甲醚)气味的阈限水平。在正式实验中, 被试先闻了强度在阈限下的三种不同情绪效价的气味, 然后对一些呈现时间为 1.2s 的中性面孔进行喜好判断。结果发现, 虽然被试并不能意识到自己先前闻到的气味, 但是这些气味的效价却显著影响了被试对面孔图片的喜好。较之难闻的气味, 在愉悦气味之后出现的面孔被评价为更受欢迎。然而当被试能够意识到自己所闻到的气味时, 这种对面孔的社会偏好效应便随之消失(Li, Moallem, Paller, & Gottfried, 2007)。

4.2 社会性嗅觉信息对情绪的影响

由于没有副嗅觉系统, 人类一度被认为无法编码加工社会性的化学信号(social chemosignals), 但近来的研究显示实际并非如此。最广为人知的就是“月经同步”(menstrual synchrony)现象。实验发现处于月经周期不同阶段的女性其腋下产生的物质, 能够以不同的方式影响闻到这些物质的女性月经周期的长短(Stern & McClintock, 1998)。另外, 在男性的皮肤、腋毛、血浆中存在的雄甾二烯酮(androstadienone)可以显著地调节女性的情绪状态, 阻止情绪变坏, 并能够提升女性的注意水平(Jacob & McClintock, 2000)。Lundström 等人(2003)进一步发现雄甾二烯酮不仅能影响女性的情绪状态, 而且能促进形成被关注的感觉, 而这种影响效应不依赖于女性不同的月经周期阶段。该研究还发现即使严格控制雄甾二烯酮的量, 其对女性所产生的影响仍然存在(Lundström, Gonçalves, Esteves, & Olsson, 2003)。

此外, 人体天然的体味也携有社会情绪信息。Chen 等(2000)的研究中收集了 25 名年轻被试在观看高兴和恐惧电影片段时腋下分泌的汗液, 并在一周后将这些天然体味呈现给另一批被试进行判断。结果发现, 被试区分高兴和恐惧体味的正确次数远高于随机猜测, 这说明了人们能够通过体味分辨他人的情绪状态, 如高兴还是恐惧(Chen & Haviland-Jones, 2000)。Zhou 等(2009)则进一步发现情绪性化学信号能影响情绪知觉。该研究让被试在闻到中性汗液(即在气味捐献者中性情绪状态下收集的汗液)和恐惧汗液(即在气味

捐献者恐惧情绪状态下收集的汗液)两种条件下,对呈现时间为250ms的模糊面部表情图片进行判断,按键反应是“高兴”还是“恐惧”。这些图片由典型的恐惧表情和典型的高兴表情经过数码变形中和,同时包含两种情绪信息。结果发现,较之中性汗液,被试闻到恐惧汗液时对模糊面部表情知觉出更多的恐惧,而随着面部表情变得更清晰时,这种效应便随着消失(Zhou & Chen, 2009)。另有研究发现当被试闻到恐惧汗液时,在认知任务中会表现为反应更慢更准确(Chen, Katdare, & Lucas, 2006),显示“恐惧”汗液调节了被试的视觉情绪知觉,并使他们更谨慎地对待任务。类似的,“焦虑”的汗液(即在气味捐献者焦虑情绪状态下收集的汗液)被发现能够消除阈下积极面部表情所产生的情绪启动效应(Pause, Ohrt, Prehn, & Ferstl, 2004),并增强惊跳反射——一种间接的情绪测量方式(Prehn, Ohrt, Sojka, Ferstl, & Pause, 2006)。

那么,人脑是如何编码加工这类社会情绪性化学信号的呢?Savic等人发现信息素的加工与寻常气味的加工存在差异,且与性取向相关。他们招募了不同性取向的男女被试,用PET记录被试的大脑活动。结果发现,雄甾二烯酮激活了异性恋男性、异性恋女性和同性恋男性的下丘脑部位(Savic, Berglund, Gulyas, & Roland, 2001; Savic, Berglund, & Lindström, 2005)。除下丘脑之外,雄甾二烯酮影响的脑区还包括眶额皮层、杏仁核、海马、视皮层、丘脑等等,这被认为和它对情绪和注意的积极作用是相一致的(Jacob, Kinnunen, Metz, Cooper, & McClintock, 2001)。

体味和寻常气味的加工也是相分离的,体味主要激活后扣带回、枕回、角回和前扣带回,这些区域一般不被认为涉及到嗅觉加工,反而与强烈的情绪刺激所激活的脑区相似,这提示社会性嗅觉信息加工可能依赖于专门的神经网络,并与非社会性嗅觉信息加工互相独立(Lundström, Boyle, Zatorre, & Jones-Gotman, 2008)。天然汗液所携带的情绪信息也在脑内得到表征,情绪压力下分泌的汗液可以激活杏仁核(Mujica-Parodi et al., 2009)。Zhou等(2008)探讨了性唤起状态下的汗液在脑内的编码方式。该研究向被试提供了性唤起状态汗液、中性汗液、性信息素和非社会性的玫瑰花气味,并用fMRI技术记录不同嗅觉刺激在脑内的编码。结果发现在控制了气味的强度

和效价等混淆变量之后,性唤起状态下所产生的汗液与其他汗液和气味的编码方式存在差异,并激活右侧眶额皮层、右侧梭状回、以及右侧下丘脑等区域(Zhou & Chen, 2008)。此外,Zhou等(2011)考察了汗液激活的脑区与个体特质(社会焦虑水平)之间的关联。作为一种天然的社会性化学线索,汗液较之非社会性的控制气味并没有使得口头报告的焦虑水平和自主神经系统反应表现出差异,也没有激活杏仁核区域。然而眶额前回对汗液的反应强度和个体的社会焦虑水平呈负相关,即个体的社会焦虑水平越高,眶额前回激活程度越弱,而在杏仁核区域则没有出现这种相互活动(Zhou, Hou, Zhou, & Chen, 2011)。总之,现有的证据显示社会性与非社会性嗅觉信息在脑内的编码方式不同,这种区分可能类同于视觉和听觉通道中对生物性与非生物性信息表征的分离。

5 情绪信息对嗅觉的影响

嗅觉能够影响人类情绪,正性的嗅觉刺激诱发积极的情绪,负性的嗅觉刺激则诱发消极的情绪(Collet, Vernet-Maury, Delhomme, & Dittmar, 1997; Gottfried et al., 2002; Robin, Alaoui-Ismaïli, Dittmar, & Vernet-Maury, 1999)。反之,情绪对嗅觉知觉也起着调节作用。

Chen和Dalton研究了情绪和被试特质对嗅觉知觉可能产生的影响。她们利用电影片段激发被试不同的情绪状态(喜悦、悲伤、敌视、中性),同时让这些被试闻好闻的(柠檬)、难闻的(排泄物)、和中性的(酒精)气味,并记录被试感知到的气味强度以及被试探测到气味所用的时间。结果发现,比起中性的气味,神经质和焦虑型的个体能更快地探测出带有情绪效价的气味(好闻的或不好闻的);女性知觉到愉悦气味的反应时显著短于其他气味,同时,只有男性被试倾向于把与自身当前情绪状态效价一致的气味评定为更强(Chen & Dalton, 2005)。这项工作为了解情感和个体特质对嗅觉可能产生的影响提供了行为证据和新的研究思路。

在另一项实验中,Pollatos等人首先采用嗅棒(Sniffin's Stick)测量了被试的嗅觉敏感性(阈限),然后利用国际情绪图片诱发被试积极、消极、和中性的情绪,其后再次测量其嗅觉敏感性,并让他们对一些中性气味进行愉悦性和强度的评估。

结果发现,与中性图片相比,观看完消极图片后被试的嗅觉敏感性显著降低,并且把中性气味知觉为更加难闻且强度更高;而观看积极图片后,同样的中性气味则被知觉为更加好闻(Pollatos et al., 2007)。这些结果为嗅觉感受性和情绪状态之间的相互作用提供了行为层面的证据。

此外,一些临床试验研究了抑郁症、神经性厌食症,以及酒精和药物成瘾等情绪性障碍的患者,发现抑郁症患者嗅觉敏感性较低、分辨和觉察气味的能力较弱,但对气味的愉悦性有过高的评价;神经性厌食症患者嗅觉敏感性高,但会过高评价气味的强度,过低评价气味的愉悦性;酒精和药物成瘾患者分辨气味的能力较低(Lombion-Pouthier, Vandel, Nezelof, Haffen, & Millot, 2006),这些也从另一个侧面显示了情绪障碍涉及的脑区和嗅觉区域存在重合。

6 小结

嗅觉系统和情绪系统在神经解剖上高度重叠,人们对气味的反应天然情绪性的。在意识层面和意识下层面,气味通过一系列的嗅觉加工过程调节我们的生理反应、情绪体验和外在行为表现。其中,社会性和非社会性的嗅觉信息在大脑中的表征模式不同,对情绪的作用方式也不尽相同。另一方面,情绪状态同样作用于嗅知觉加工,对此,情绪性障碍患者的研究也从一个侧面提供了佐证。

现有的研究工作主要从行为反应和脑成像两个方面入手,试图描述嗅觉和情绪的内在联系。行为反应水平的研究为脑机制的研究提供了思路和范围,而脑成像的工作大体勾勒了两者之间联系的神经基础。然而,追根溯源,感官和情绪究竟如何耦合?要回答这个基本问题,还需要在未来融合神经生物学、神经电生理、发展心理学等多角度的研究工作。

参考文献

- 马庆霞, 郭德俊. (2003). 情绪大脑机制研究的进展. *心理科学进展*, 11, 328–333.
- Alaoui-Ismaïli, O., Robin, O., Rada, H., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1997). Basic emotions evoked by odorants: Comparison between autonomic responses and self-evaluation. *Physiology & Behavior*, 62, 713–720.
- Alaoui-Ismaïli, O., Vernet-Maury, E., Dittmar, A., Delhomme, G., & Chanel, J. (1997). Odor hedonics: Connection with emotional response estimated by autonomic parameters. *Chemical Senses*, 22, 237–248.
- Anderson, A. K., Christoff, K., Stappen, I., Panitz, D., Ghahremani, D. G., Glover, G., et al. (2003). Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction. *Nature Neuroscience*, 6, 196–202.
- Bechara, A., Damasio, H., & Damasio, A. R. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 10, 295–307.
- Bensafi, M., Rouby, C., Farget, V., Bertrand, B., Vigouroux, M., & Holley, A. (2002). Autonomic nervous system responses to odours: The role of pleasantness and arousal. *Chemical Senses*, 27, 703–709.
- Chebat, J. C., & Michon, R. (2003). Impact of ambient odors on mall shoppers' emotions, cognition, and spending: A test of competitive causal theories. *Journal of Business Research*, 56, 529–539.
- Chen, D., & Dalton, P. (2005). The effect of emotion and personality on olfactory perception. *Chemical Senses*, 30, 345–351.
- Chen, D., & Haviland-Jones, J. (2000). Human olfactory communication of emotion. *Perceptual & Motor Skills*, 91, 771–781.
- Chen, D., Katdare, A., & Lucas, N. (2006). Chemosignals of fear enhance cognitive performance in humans. *Chemical Senses*, 31, 415–423.
- Collet, C., Vernet-Maury, E., Delhomme, G., & Dittmar, A. (1997). Autonomic nervous system response patterns specificity to basic emotions. *Journal of Autonomic Nervous System*, 62, 45–57.
- Dolan, R. J. (2002). Emotion, cognition, and behavior. *Science*, 298, 1191–1194.
- Dorries, K. M., Adkins-Regan, E., & Halpern, B. P. (1997). Sensitivity and behavioral responses to the pheromone androstenone are not mediated by the vomeronasal organ in domestic pigs. *Brain Behavior Evolution*, 49, 53–62.
- Ekman, P. (1992). Are there basic emotions? *Psychological Review*, 99, 550–553.
- Ekman, P., & Oster, H. (1979). Facial expressions of emotion. *Annual Review of Psychology*, 30, 527–554.
- Firestein, S. (2001). How the olfactory system makes sense of scents. *Nature*, 413, 211–218.
- Gloor, P. (Ed.). (1997). *The temporal lobe and limbic system*. New York: Oxford University Press.
- Gottfried, J. A., Deichmann, R., Winston, J. S., & Dolan, R. J. (2002). Functional heterogeneity in human olfactory cortex: An event-related functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 22, 10819–10828.

- Gottfried, J. A., & Zald, D. H. (2005). On the scent of human olfactory orbitofrontal cortex: Meta-analysis and comparison to non-human primates. *Brain Research Review*, 50, 287–304.
- Herz, R. S., Eliassen, J., Beland, S., & Souza, T. (2004). Neuroimaging evidence for the emotional potency of odor-evoked memory. *Neuropsychologia*, 42, 371–378.
- Heuberger, E., Hongratanaworakit, T., Böhm, C., Weber, R., & Buchbauer, G. (2001). Effects of chiral fragrances on human autonomic nervous system parameters and self-evaluation. *Chemical Senses*, 26, 281–292.
- Hudson, R., & Distel, H. (1986). Pheromonal release of suckling in rabbits does not depend on the vomeronasal organ. *Physiology & Behavior*, 37, 123–128.
- Jacob, S., Kinnunen, L. H., Metz, J., Cooper, M., & McClintock, M. K. (2001). Sustained human chemosignal unconsciously alters brain function. *NeuroReport*, 12, 2391–2394.
- Jacob, S., & McClintock, M. K. (2000). Psychological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Hormones & Behavior*, 37, 57–78.
- Karlson, P., & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': A new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183, 155–156.
- Kendal-Reed, M., & Toller, S. V. (1992). Brain electrical activity mapping: An exploratory study of infant response to odours. *Chemical Senses*, 17, 765–777.
- Lehrner, J., Eckersberger, C., Walla, P., Pötsch, G., & Deecke, L. (2000). Ambient odor of orange in a dental office reduces anxiety and improves mood in female patients. *Physiology & Behavior*, 71, 83–86.
- Levenson, R. W. (Ed.). (1994). *The nature of emotion*. New York: Oxford University Press.
- Li, W., Moallem, I., Paller, K. A., & Gottfried, J. A. (2007). Subliminal smells can guide social preferences. *Psychological Science*, 18, 1044–1049.
- Lombion-Pouthier, S., Vandel, P., Nezelof, S., Haffen, E., & Millot, J. L. (2006). Odor perception in patients with mood disorders. *Journal of Affective Disorders*, 90, 187–191.
- Lundström, J. N., Boyle, J. A., Zatorre, R. J., & Jones-Gotman, M. (2008). Functional neuronal processing of body odors differs from that of similar common odors. *Cerebral Cortex*, 18, 1466–1474.
- Lundström, J. N., Gonçalves, M., Esteves, F., & Olsson, M. J. (2003). Psychological effects of subthreshold exposure to the putative human pheromone 4,16-androstadien-3-one. *Hormones and Behavior*, 44, 395–401.
- Malnic, B., Godfrey, P. A., & Buck, L. B. (2004). The human olfactory receptor gene family. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 2584–2589.
- Mujica-Parodi, L. R., Korgaonkar, M., Ravindranath, B., Greenberg, T., Tomasi, D., Wagshul, M., et al. (2009). Limbic dysregulation is associated with lowered heart rate variability and increased trait anxiety in healthy adults. *Human Brain Mapping*, 30(1), 47–58. doi: 10.1002/hbm.20483
- Neville, K. R., & Haberly, L. B. (Eds.). (2004). *Olfactory cortex. The synaptic organization of the brain*. New York: Oxford University Press.
- Paulus, M. P., & Stein, M. B. (2006). An insular view of anxiety. *Biological Psychiatry*, 60(4), 383–387.
- Pause, B. M., Ohrt, A., Prehn, A., & Ferstl, R. (2004). Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals. *Chemical Senses*, 29, 797–805.
- Pollatos, O., Kopietz, R., Linn, J., Albrecht, J., Sakar, V., Anzinger, A., et al. (2007). Emotional stimulation alters olfactory sensitivity and odor judgment. *Chemical Senses*, 32, 583–589.
- Pouliot, S., & Jones-Gotman, M. (2008). Medial temporal-lobe damage and memory for emotionally arousing odors. *Neuropsychologia*, 46, 1124–1134.
- Prehn, A., Ohrt, A., Sojka, B., Ferstl, R., & Pause, B. M. (2006). Chemosensory anxiety signals augment the startle reflex in humans. *Neuroscience Letters*, 394, 127–130.
- Richardson, M. P., Strange, B. A., & Dolan, R. J. (2004). Encoding of emotional memories depends on amygdala and hippocampus and their interactions. *Nature Neuroscience*, 7, 278–285.
- Robin, O., Alaoui-Ismaïli, O., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1999). Basic emotions evoked by eugenol odor differ according to the dental experience. A neurovegetative analysis. *Chemical Senses*, 24, 327–335.
- Rolls, E. T., Grabenhorst, F., & Parris, B. A. (2010). Neural systems underlying decisions about affective odors. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 1069–1082.
- Royet, J. P., Plailly, J., Delon-Martin, C., Kareken, D. A., & Segebarth, C. (2003). fMRI of emotional responses to odors: Influence of hedonic valence and judgment, handedness, and gender. *NeuroImage*, 20, 713–728.
- Savic, I., Berglund, H., Gulyas, B., & Roland, P. (2001). Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans. *Neuron*, 31, 661–668.
- Savic, I., Berglund, H., & Lundström, P. (2005). Brain response to putative pheromones in homosexual men. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 7356–7361.
- Schredl, M., Atansoval, D. A., Hörmann, K., Maurer, J.,

- Hummel, T., & Stuck, B. A. (2009). Information processing during sleep: The effect of olfactory stimuli on dream content and dream emotions. *Journal of Sleep Research*, 18, 285–290.
- Seubert, J., Rea, A. F., Loughhead, J., & Habel, U. (2009). Mood induction with olfactory stimuli reveals differential affective responses in males and females. *Chemical Senses*, 34, 77–84.
- Soussignan, R., Schaal, B., Marlier, L., & Jiang, T. (1997). Facial and autonomic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: Re-examining early hedonic discrimination of odors. *Physiology & Behavior*, 62, 745–758.
- Stern, K., & McClintock, M. K. (1998). Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 392, 177–179.
- Vernet-Maury, E., Alaoui-Ismaïli, O., Dittmar, A., Delhomme, G., & Chanel, J. (1999). Basic emotions induced by odorants: A new approach based on autonomic pattern results. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 75, 176–183.
- Videbech, P., & Ravnkilde, B. (2004). Hippocampal volume and depression: A meta-analysis of MRI studies. *American Journal of Psychiatry*, 161, 1957.
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and animal behaviour: Communication by smell and taste*. London: Cambridge University Press.
- Zald, D. H., Donndelinger, M. J., & Pardo, J. V. (1998). Elucidating dynamic brain interactions with across-subjects correlational analyses of positron emission tomographic data: The functional connectivity of the amygdala and orbitofrontal cortex during olfactory tasks. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 18, 896–905.
- Zald, D. H., & Pardo, J. V. (1997). Emotion, olfaction, and the human amygdala: Amygdala activation during aversive olfactory stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 4119–4124.
- Zhou, W., & Chen, D. (2008). Encoding human sexual chemosensory cues in the orbitofrontal and fusiform cortices. *The Journal of Neuroscience*, 28, 14416–14421.
- Zhou, W., & Chen, D. (2009). Fear-related chemosignals modulate recognition of fear in ambiguous facial expressions. *Psychological Science*, 20, 177–183.
- Zhou, W., Hou, P., Zhou, Y. X., & Chen, D. (2011). Reduced recruitment of orbitofrontal cortex to human social chemosensory cues in social anxiety. *NeuroImage*, 55, 1401–1406.

Olfactory Perception and Its Interplays with the Emotional System

ZHOU Wen; FENG Guo

(Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Out of all senses, olfaction is particularly linked with human emotion. The kinship is rooted in the evolutionary process, which possibly shaped the highly overlapped anatomical compositions between the two systems. Anecdotal descriptions aside, recent empirical studies have examined the interplays between olfaction and emotion either with or without subjective awareness, as well as the underlying mechanisms. These efforts have outlined the behavioral affinity between olfaction and emotion as well as their shared neural encoding scheme involving structures like the amygdala, hippocampus, insular and orbitofrontal cortex. The findings also highlight the distinct roles of non-social odorants and social chemosignals in modulating emotional processes.

Key words: olfaction; emotion; limbic system