

威胁性信息检测的脑机制

杜 蕾

(德州学院教育系, 山东德州 253023)

摘 要 快速而准确地检测威胁性信息是进化过程中形成的一种重要能力,是有效应对危险的前提条件,对有机体的生存具有重要价值。威胁性信息的检测由不同的神经通路合作完成。在视觉通道中,皮层通路的精确检测和皮层下通路的快速检测在杏仁核得到整合。杏仁核能接受多感觉通道的信息输入,并接受额叶的调节,是威胁性信息加工中连通自上而下加工和自下而上加工的枢纽。将来的研究需要进一步关注杏仁核的功能以及不同的神经通路如何合作完成威胁性信息的检测。

关键词 威胁性信息; 杏仁核; 皮层通路; 皮层下通路

分类号 B845

1 引言

我们的大脑每时每刻都接受大量感觉信息的输入,即使在睡眠状态下,也有源源不断的信息涌入大脑。由于容量的限制,大脑只能选择一部分信息进行完全的加工。一般认为,选择性注意通过对刺激的选择和过滤,能够促进与当前期望或行为目标相一致的刺激的加工,而这一机制主要由额顶注意网络(frontoparietal attention network)进行自上而下(top-down)的调节(Brosch & Wieser, 2011)。除了这种调节机制,还有一些刺激具有自动捕获注意的能力(Michael & Gálvez-García, 2011),其中威胁性刺激就具有这种注意的优先性(Reeck, LaBar, & Egner, 2012)。

对威胁性刺激的快速、自动化加工使得动物能迅速作出逃跑或攻击的决定,提高生存概率(Boyer & Bergstrom, 2010)。突发性、威胁性事件对人类的生存和生命安全同样具有重要影响,为了提高生存概率,神经系统必然会进化出一个专门的系统来处理这类事件(Brosch & Wieser, 2011)。Boyer 和 Bergstrom (2011)认为,儿童发展过程中对威胁信息的应答顺序很好地反映了人类进化过程中遭遇的危险。一些学者对威胁检测的脑机制进行了探索,比如, Candidi, Stienen,

Aglioti 和 de Gelder (2011)采用事件相关的重复经颅磁刺激(repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, rTMS)技术检测了人脑对威胁性动物和身体姿势的反应,结果表明颞上回后部(posterior Superior Temporal Sulcus, pSTS)对检测威胁性的身体姿势具有特异性,杏仁核-颞叶-皮层回路在威胁性身体姿势的检测中发挥重要作用。Conty, Dezeche, Hugueville 和 Grèzes (2012)最新的研究发现,对威胁性身体姿势的检测有一条快速通道,情绪内容刺激呈现后 170 ms 左右就可以由杏仁核(amygdala)检测到。这暗示了威胁性刺激不仅能够快速捕获注意,而且这一过程是由特定的神经结构来完成的。虽然对威胁性信息的检测在人和动物中有着相似的机制,但威胁检测不仅具有先天的基础,还受到后天经验的影响(Eilam, Izhar, & Mort, 2011)。例如, Monk 等(2004)的研究表明对威胁性信息的注意可以通过训练而改变,并会引起枕颞皮层(the occipitotemporal cortex)活动水平的变化。

早期的研究发现,杏仁核能够检测威胁性刺激并通过向感觉皮层和额顶注意网络提供反馈而促进该类刺激的加工(Dalgleish, 2004; LeDoux, 2003),但是杏仁核在威胁性信息加工中的具体作用还不十分明了。一方面,杏仁核的作用可能不仅仅是加工威胁性信息,而是对于与当前的行为目标和动机相关的所有刺激都会作出反应

收稿日期: 2012-06-15

通讯作者: 杜蕾, E-mail: leidu2004827@sina.com

(Cunningham & Brosch, 2012)。另一方面,杏仁核与注意的关系还不明确。其早期加工可能是不需要参与,而晚期加工却受到注意的调节(Pourtois, Spinelli, Seeck, & Vuilleumier, 2010),这表明杏仁核在不同时段的活动可能涉及不同的环路。此外, Tsuchiya, Moradi, Felsen, Yamazaki 和 Adolphs (2009)发现, 双侧杏仁核完全损伤的病人虽然不能识别出恐惧面孔,但是能够对恐惧、愤怒面孔以及威胁性场景进行快速检测和无意识加工。他们认为杏仁核的功能不是检测威胁性信息,而是调节知觉和社会性判断。最近的研究发现威胁性信息的检测可能在杏仁核之前的视觉通路中就已经完成了(Maratos, Senior, Mogg, Bradley, & Rippon, 2012), 并且这一过程可能是在皮层下通路(subcortical pathway)中实现的(Pegna, Khateb, Lazeyras, & Seghier, 2004)。这些研究都对杏仁核负责检测威胁性信息的观点构成了挑战,而将威胁信息检测的功能指向了更早的加工过程。

对威胁性信息检测的研究主要涉及两大问题:一是注意与威胁性信息检测的关系。杏仁核在威胁性信息的自下而上(bottom-up)加工和自上而下加工中占据枢纽地位(Ochsner et al., 2009; Wright et al., 2008),与威胁性信息的注意机制有密切关系。二是威胁信息检测的神经通路。威胁性信息的视觉检测可能在两条通路中完成:皮层下通路能够实现迅速的信息检测,而皮层通路则能够对威胁信息进行精确加工。由两条通路传入的信息会在杏仁核等更高级的脑结构中进行整合,最终完成威胁性信息的检测,为有效应对威胁做好准备。

2 威胁性信息检测的注意机制

威胁性信息具有注意优先性,这种优先性具有重要的生存意义,其检测机制可能与皮层下结构的快速加工有关(Pessoa & Adolphs, 2010)。许多研究认为,皮层下结构将威胁性信息传递至杏仁核,然后由杏仁核调节对威胁性信息的注意。从解剖结构上看,杏仁核与知觉通路上的多个皮层区域存在广泛的双向联系,包括初级视皮层(primary visual cortex)、颞下回(inferior temporal gyrus)等负责感觉信息加工的区域,以及眶额皮层(orbitofrontal cortex)、前额皮层(prefrontal cortex)等高级认知加工区(Cunningham & Brosch, 2012)。

这种广泛的联系使得杏仁核一方面能够获得丰富的感觉信息,并通过感觉通路的反馈增强对威胁信息的神经表征;另一方面能够接受额叶的调节,使得情绪加工和审慎的决策和复杂的动机联系起来。可以说,杏仁核在情绪信息的加工中处于联结知觉和决策的枢纽地位。然而,这是否意味着杏仁核就是威胁性信息检测的中枢呢?

早期的研究认为,杏仁核对威胁性刺激的检测是完全自动化的、不需要注意资源的(Davis & Whalen, 2001),然而最近的研究对这一观点提出了质疑。比如, Vuilleumier, Armony, Driver 和 Dolan (2001)发现,即使在非注意条件下,杏仁核对情绪性刺激的反应也比对中性刺激的反应强烈。而 Pessoa, McKenna, Gutierrez 和 Ungerleider (2002)却发现,在高注意负荷(attentional load)条件下,杏仁核对威胁性刺激的反应显著降低了。这些冲突的结果使我们不得不思考杏仁核与注意的交互作用,下面我们从多感觉加工、多过程加工和注意捕获的角度分析杏仁核活动与注意的关系。

第一,从多感觉加工的角度看,在真实生活场景中,人们总是同时接收视觉、听觉、嗅觉、触觉等多种感觉信息的输入,任何一个通道都可能包含威胁性信息。如果威胁信息的优先加工是大脑功能组织的一般原则,那么即使注意集中在其他的感通道,威胁信息应该仍然能激活杏仁核。Brosch, Grandjean, Sander, & Scherer, 2009; Zeelenberg 和 Bocanegra (2010)的研究表明,当被试的注意力集中在视觉通道时,威胁性的听觉信息能够促进对视觉目标的识别,在加工的早期增强大脑对视觉目标的反应。此外,还有研究发现视觉情绪信息能够减少分配在听觉惊奇刺激上的资源,使得对注意敏感的脑电成分 P3 的波幅减小(Keil et al., 2007)。这些行为和脑电研究至少为“情绪信息在注意之外的通道中的加工具有优先性”这一观点提供了间接的证据。

然而, Mothes-Lasch, Mentzel, Miltner 和 Straube (2011)的研究中却没有发现跨通道加工的效应。他们给被试呈现愤怒或中性的声音,同时用视觉呈现十字或圆圈。被试必须同时注意视觉和听觉信息,判断听觉呈现的声音是男声还是女声,以及视觉呈现的是十字还是圆圈。在这种跨感通道的情境下,双侧颞上回、左侧杏仁核以

及左侧脑岛(insula)都只有在注意听觉通道的时候才会出现显著激活。当被试注意视觉信息时,愤怒的声音没有引起杏仁核的激活。因此,作者认为杏仁核和听觉皮层对威胁声音的反应依赖于通道特异性(modality-specific)的注意。然而该结果也可能是由磁共振(Magnetic Resonance Imaging, MRI)信号的时间分辨率较低造成的。由于磁共振的信号比较缓慢,这可能导致极短时间内的信号被混合在一起,在信号平均的过程中被抵消掉(Brosch & Wieser, 2011)。此外,那些报告杏仁核自动激活的研究(Vuilleumier et al., 2001)多使用事件相关设计(event-related design),而报告杏仁核受注意调节的研究(Mothes-Lasch et al., 2011; Pessoa et al., 2002)采用了组块设计(block design)。两种实验设计的时间特性也可能是造成这些冲突结果的重要原因。因此,威胁性信息的跨通道注意效应不能被简单否定。

第二,从多过程加工的角度看,最近的两项研究(Luo et al., 2010; Pourtois et al., 2010)采用具有毫秒级时间分辨率的颅内脑电(intracranial electroencephalography, iEEG)和脑磁图(Magnetoencephalography, MEG)技术揭示出两个分离的加工过程:杏仁核对威胁性面孔的早期反应不需注意的参与,而其晚期反应受注意调节。Pourtois 的团队对一位杏仁核外侧电极植入的患者进行了局部场电位(local field potentials)的测量,结果发现无论注意是否指向威胁性刺激,杏仁核都会在极短的时间(140~290 ms)内对之作出响应。大约 700ms 以后,杏仁核的活动就受到注意的调节:当注意指向情绪刺激所在的通道时,杏仁核就会作出响应,反之就不作出响应。Luo 的团队则用脑磁图记录了高注意负荷和低注意负荷条件下杏仁核对威胁性面孔和中性面孔的反应,在威胁性面孔呈现 30~60ms 之后,杏仁核的 gamma 波段的能量出现了快速的升高,该活动不受注意负荷影响。在 280~340ms 左右,杏仁核与注意负荷产生交互作用,在低注意负荷下,观察到威胁性面孔时杏仁核的 gamma 波段能量出现升高,但在高注意负荷下,杏仁核没有表现出对威胁性面孔的反应。这两个研究一致表明:在早期加工中,杏仁核的激活不受任务负荷和注意分配的影响;而在稍晚期的加工中,杏仁核对威胁性面孔的反应依赖于注意的调节。

第三,从注意捕获的角度讲,杏仁核不是情绪刺激捕获注意的关键脑区,注意对杏仁核的调节依赖于其他脑结构。最近的一项研究(Klump, Angstadt, & Phan, 2012)发现,通过操作注意的指向可以分别调节杏仁核和扣带前回(anterior cingulate cortex, ACC)的活动。研究者在同一视觉区域内同时呈现三联体的几何图形(圆形、正方形、三角形)和三联体的情绪面孔(愤怒、恐惧、高兴),在一半的实验组块中要求被试判断图形是否匹配,在另一半组块中要求被试判断表情是否匹配。结果表明,执行面孔匹配任务与执行图形匹配任务相比,杏仁核的激活更强,反之,ACC 喙部(rostral)的激活更强。该研究通过调节被试的注意方向分别影响了杏仁核和 ACC 的活动,这暗示了杏仁核和 ACC 都是受注意调节的,而情绪信息对注意的捕获依赖于其他的机制。另外,一项对杏仁核损伤病人的研究(Piech et al., 2011)以更为有力的证据表明,杏仁核损伤并不影响威胁性刺激对注意的捕获。该研究采用情绪性注意瞬脱任务(emotional attentional blink task)测量了注意瞬脱过程中杏仁核损伤病人和正常被试对目标反应的准确率,结果无论左侧还是右侧的杏仁核损伤都不影响威胁性情绪刺激对注意的捕获,这表明杏仁核不是威胁性刺激捕获注意的执行者。

综上所述,杏仁核对威胁性刺激的加工分为不同的阶段。在加工过程的早期,杏仁核的活动不受注意调节,而在加工过程的晚期,其活动受到注意的调节。未来的研究还需要采用具有较高分辨率的技术进一步确定杏仁核活动是否具有跨感觉通道的注意效应。此外,杏仁核不是威胁性信息捕获注意的关键脑区,其功能主要是对刺激与当前动机的一致性进行评估(Cunningham & Brosch, 2012)。在杏仁核对刺激进行评估之前,威胁性信息已经捕获了注意。因此,威胁性信息捕获注意的机制应该在杏仁核之前的加工通路中寻找。

3 威胁性信息检测的神经通路

近年来关于威胁性信息检测的研究描绘出一幅双通路检测的图景:杏仁核的早期加工接受皮层下通路的信息输入,而后期受注意调节的加工接受皮层通路的信息输入。

3.1 威胁性信息检测的皮层通路

皮层通路能够对威胁性信息进行精细加工,

是威胁性信息检测的重要机制(Pantazatos, Talati, Pavlidis, & Hirsch, 2012a, 2012b)。迄今为止, 已经发现事件相关电位(event-related potential, ERP)中的C1成分、视觉皮层中神经元的gamma波振荡(oscillation)等均对威胁性刺激表现出敏感性。

ERP中的C1成分是初级视觉皮层(primary visual cortex)活动的重要指标, 当刺激呈现在视野上部时, C1受到注意负荷的调节(Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2009)。Eldar, Yankelevitch, Lamy 和 Bar-Haim (2010)使用ERP技术考察了焦虑障碍(anxiety disorder)患者对威胁性刺激的注意偏向。通过对焦虑组和正常组进行比较发现, 当线索中包含威胁性面孔时, 焦虑组被试的C1成分(出现在刺激呈现后约80 ms)的波幅显著增大, 而在任何情绪条件下都有P2波幅的增大。其中, C1对威胁性刺激的特异性反应说明早期视觉加工跟威胁性刺激的注意捕获有一定的关系。此外, Peyk, Schupp, Keil, Elbert 和 Junghöfer (2009)运用重复呈现技术测量了大脑对情绪刺激的响应间隔。他们发现对情绪唤醒敏感的ERP成分——早期后部负波(early posterior negativity, EPN)能够对呈现频率不高于12Hz的情绪刺激作出响应, 也即视觉加工需要大约80ms的时间来编码情绪刺激, 与C1的潜伏期非常接近。

Jensen, Kaiser 和 Lachaux (2007)总结了神经振荡方面的研究, 首先明确指出神经活动在gamma波段(40~100 Hz)的同步化(synchrony)和去同步化(desynchrony)在注意、工作记忆等复杂的认知加工中起到重要作用。Rotermund, Taylor, Ernst, Kreiter 和 Pawelzik (2009)在对非人灵长类动物的研究中发现视觉皮层中gamma频率的神经活动能够易化对注意到的刺激的知觉, gamma波能量的变化与行为反应的成绩呈正相关。Sokolov, Pavlova, Lutzenberger 和 Birbaumer (2004)在人类被试中发现了类似的效应: 注意刺激诱发视觉皮层中gamma波活动的增强, 非注意刺激使gamma波活动减弱; 这说明Gamma波的活动可能跟选择性注意的两种机制有关, 一是对注意刺激的强化, 二是对干扰刺激的抑制。此外, 具有较高时间和空间分辨率的MEG为研究gamma波的活动与威胁性刺激检测的关系提供了有力的支撑。Luo等的研究指出, 在威胁性刺激呈现后250 ms内视觉皮层和杏仁核的gamma波能力升高是不需意识

参与的, 即阈下和阈上的威胁刺激同样能引起gamma波活动的增强(Luo, Holroyd, Jones, Hendler, & Blair, 2007; Luo et al., 2009)。而Maratos等(2012)则发现, 在威胁性刺激呈现后50~250 ms的时间窗口内, 纹外皮层(extrastriate cortex)的gamma波活动减弱。虽然这些研究都检测到了gamma波对威胁性刺激的响应, 但具体的机制还需要进一步澄清。

此外, 来自fMRI的证据也表明, 威胁信息的检测涉及一条通往杏仁核的皮层通路。Han, Gao, Humphreys 和 Ge (2008)研究了大脑对潜在社会威胁的检测。结果表明, 对社会性威胁线索的加工涉及额叶的内侧和外侧(medial and lateral frontal cortex)、顶上小叶(superior parietal lobes)、颞中回后部(posterior middle temporal gyrus)及小脑(cerebellum)等皮层结构。Larson, Aronoff, Sarinopoulos 和 Zhu (2009)利用具有威胁性特征的简单几何图形诱发了威胁检测相关脑区的活动。威胁性图形的识别激活了杏仁核、梭状回(fusiform gyrus)和颞上沟、颞上回, 杏仁核又自上而下地影响了视觉区的活动。作者认为, 这一神经回路是威胁性信息的有效检测的重要结构。

具有较高时间分辨率的脑电和脑磁研究结合具有较高空间分辨率的磁共振研究证明了枕颞部的多个皮层结构能够对威胁性信息进行快速检测, 但这并不是说皮层通路是威胁性信息传入杏仁核的唯一路径。那些初级视觉皮层受损的盲视病人的杏仁核仍然能够对恐惧面孔作出快速响应(Pegna et al., 2004), 这表明杏仁核对威胁性信息的加工可能涉及一个皮层下通路。

3.2 威胁性信息检测的皮层下通路

杏仁核除了接受感觉皮层的投射之外, 还接受来自皮层下结构的直接投射, 这些皮层下回路被认为是信息快速加工的通道(Morris, Öhman, & Dolan, 1999)。一些研究发现, 视觉皮层损伤的病人仍然能准确猜出视觉目标的位置。对这些病人的研究发现了一条从脑干(brain stem)经过上丘(superior colliculus)和枕核(pulvinar nucleus)到达杏仁核的快速视觉加工通路(Weiskrantz, Warrington, Sanders, & Marshall, 1974)。这条皮层下通路是杏仁核在无意识状态下加工视觉刺激的直接通道(Morris et al., 1999), 因而可能在威胁性信息检测中发挥重要作用。

脑干是一个具有进化适应性的警觉系统(Liddell et al., 2005)。在脑干中, 蓝斑(locus coeruleus)是上行激活系统的重要组成部分, 它不仅能保证大脑相应区域的充分唤醒, 在注意的捕获和危险信号的定向中也发挥重要作用(Williams, 2006)。脑干的感觉神经核能够对刺激的视觉信息进行粗糙的加工, 这些粗糙的信息结合蓝斑的唤醒功能可以使得个体对威胁性信息产生注意警觉(徐晓东, 刘昌, 2008)。经上丘向枕核的信息输入能够调节眼跳(saccade)并补偿眼跳偏移(Berman & Wurtz, 2011), 同时也是调节视觉注意的重要回路(Petersen, Robinson, & Morris, 1987)。而眼跳和视觉注意都在威胁性信息检测中发挥重要作用(Bannerman, Milders, & Sahraie, 2010; Flaisch, Schupp, Renner, & Junghöfer, 2009)。一些解剖损伤的研究为揭示上丘和枕核的功能提供了有力的证据。比如, Maior 等(2011)使用神经毒素阻断卷尾猴的双侧上丘-杏仁核传输通路, 结果卷尾猴对橡胶蛇不再产生恐惧知觉, 表明上丘在威胁信息的知觉中起到关键作用。Arend, Rafal 和 Ward (2008)对枕核损伤的病人进行了注意力检测, 发现枕核前部损伤的病人表现出空间注意的缺损, 而枕核后部损伤的病人表现出时间注意的缺损; 这表明枕核是调节时间和空间注意的重要结构。此外, 磁共振研究也证明“上丘-枕核-杏仁核”这一皮层下的警觉系统在威胁性信息检测中发挥重要作用(Liddell et al., 2005; Tamietto & de Gelder, 2010)。这些研究充分表明, 由中脑至杏仁核的皮层下通路是对威胁性刺激进行快速识别和检测的重要回路。

然而, 皮层下通路对刺激特征的加工是粗略的, 这使得不确定性信息往往也被认为是威胁性信息, 从而引起杏仁核的活动(Rosen & Donley, 2006)。对威胁性刺激的准确识别必须依赖视觉皮层的加工。因而, 对威胁性信息的检测涉及一个速度与准确性权衡的问题, 必须依赖皮层下通路和皮层通路的合作。

3.3 皮层通路和皮层下通路的功能联结

大脑功能网络的研究为理解心理活动的脑机制提供了崭新的思路(Bassett & Gazzaniga, 2011)。对威胁性信息加工的脑网络的研究描绘出一幅与单一脑区分析截然不同的画面。Pantazatos, Talati, Pavlidis 和 Hirsch (2012a)对非注意情境下的威胁

刺激加工的脑结构进行了功能联结分析。他们发现颞上沟(superior temporal sulcus, STS)与枕颞区(temporo-occipital)、顶颞区(temporo-parietal)及小脑的功能联结对于阈下威胁的加工非常重要。此外, 右侧杏仁核与右侧楔前叶(precuneus)的联结增强, 而双侧杏仁核的联结减弱。同时, 阈上的威胁面孔加工所涉及的颞上沟、颞中回等结构(Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2002; Sabatinelli et al., 2011; Said, Moore, Engell, Todorov, & Haxby, 2010)也参与到非注意的威胁刺激的加工中来。这说明, 皮层通路对威胁性刺激的检测比皮层下通路更加重要(Pessoa & Adolphs, 2010)。在另一项研究(Pantazatos, Talati, Pavlidis, & Hirsch, 2012b)中, Pantazatos 等发现 STS 和 MTG 之间的信息交流在阈上的威胁信息的加工中起到重要作用。对于阈上和阈下的威胁信息检测进行比较发现, 角回(angular gyrus)和海马(hippocampus)之间的功能联结对阈上的威胁刺激检测非常重要, 右侧杏仁核对阈下威胁信息的检测更加重要; 而无论对于阈上还是阈下的威胁信息的检测, 都与丘脑(thalamus)的活动有关, 当威胁信息被注意到时, 丘脑与 MTG/STS 以及脑岛的联系增强。

由此可见, 皮层结构和皮层下结构在威胁性信息检测中的作用是有区别的。这一区别不在于某一脑区功能的变化, 而在于不同脑区之间功能联结的紧密程度的变化。这表明, 参与阈上和阈下的威胁信息加工的大脑通路是不同的, 同一通路中传递信息的量也是不同的。但不同的通路传递了何种信息, 刺激特征如何影响信息在不同通路中的权重, 以及注意对不同通路联结强度的影响等问题还需要深入研究。

4 总结与展望

对威胁性信息的检测是有效处理危险的前提条件。威胁性信息的检测涉及到皮层通路的准确加工和皮层下通路的快速加工, 两条通路中的信息存在着竞争、整合与权衡的问题。杏仁核接受两条通路的信息并对其重要性进行评估, 同时受到高级认知的调节, 完成对威胁性信息的检测。由于杏仁核能够接收多感觉通道的信息输入, 并在刺激加工的不同阶段表现出不同的特性, 因而成为理解威胁性信息加工的核心脑区。然而, 不同通路中的信息如何竞争与整合, 加工速度与准

确性如何权衡等威胁性信息检测过程中的核心问题仍未得到解决,未来的研究需要从以下几方面入手,充分探索威胁性信息检测的脑机制。

第一:需要以杏仁核为节点,对皮层通路和皮层下通路的信息整合进行研究。虽然威胁性信息通过两条通路进行检测受到了大多数研究的支持,但是这两条通路的信息是如何在时间和空间上进行整合的还不清楚。从时间上讲,皮层通路也能够在极短时间内对威胁性信息进行检测,其加工过程与皮层下通路几乎是同步的,并能够在杏仁核受到注意调节之前把信息传入杏仁核。从空间上讲,两条通路分别与不同的大脑结构进行联结,引起不同的行为反应,同时它们对客体特征加工的静息程度不同。如此复杂的信息在进入高级脑功能区之后必须得到整合才能引起合理的行为反应,因此,理解信息整合的机制是明确威胁应对机制的前提。

第二:需要在脑网络中研究杏仁核的功能。杏仁核不仅是不同感觉通路信息汇聚的地方,也是自上而下调节的关键环节。然而,并非所有上下的信息流都经过杏仁核,杏仁核在威胁性信息的加工也不是最终的调节器(Salzman & Fusi, 2010)。对威胁性信息加工网络的完整了解是正确理解杏仁核功能的充分条件,同时,也是理解人类如何应对威胁的必由之路。

第三:对视觉之外的其他感觉通道的威胁信息检测的研究还不多,其具体机制尚未阐明。一方面,其他感觉通道如何独立地检测威胁信息,是否也像视觉一样存在快速和精确加工的权衡?对于各感觉通道工作模式的了解有助于我们理解威胁信息检测的一般机制。另一方面,各感觉通道是如何相互协作的?威胁信息的检测是否存在感觉通道之间的迁移?对多感觉通道的整合研究可以提供威胁信息处理的神经网络的完整信息。

第四:通过比较心理学的研究确定威胁性信息检测的进化机制。威胁性信息检测不是一个独立的机制,它本质上是有效的应对危险,因此,该过程还伴随着其他的生理心理现象,比如,大脑半球的偏侧化(Koslov, Mendes, Pajtas, & Pizzagalli, 2011)、趋利避害的动机系统(Woody & Szechtman, 2011)等。这些现象如何与威胁信息的检测机制发生相互作用,又是如何相互塑造,从而产生一个完善的危险预警机制的?对这些问题

的探索有助于我们通过训练和医学手段建立有效的危险应对机制,提高生存机会和生活质量。

总之,对威胁信息的检测是一种重要的生存机制。该领域的研究有助于我们更好地适应这个变化多端的世界,大大提高我们的生存能力。然而,我们对这种重要生存机制的了解还远远不够,在从理论到实践的道路上还有大量工作要做。将来的研究应该与临床结合起来,探索真实、具体情境中的威胁检测机制及其与情境变化的关系。

参考文献

- 徐晓东, 刘昌. (2008). 视觉恐惧加工的神经通路. *心理学*, 31(3), 609-613.
- Arend, I., Rafal, R., & Ward, R. (2008). Spatial and temporal deficits are regionally dissociable in patients with pulvinar lesions. *Brain*, 131(8), 2140-2152.
- Bannerman, R. L., Milders, M., & Sahraie, A. (2010). Attentional bias to brief threat-related faces revealed by saccadic eye movements. *Emotion*, 10(5), 733-738.
- Bassett, D. S., & Gazzaniga, M. S. (2011). Understanding complexity in the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(5), 200-209.
- Berman, R. A., & Wurtz, R. H. (2011). Signals conveyed in the pulvinar pathway from superior colliculus to cortical area MT. *The Journal of Neuroscience*, 31(2), 373-384.
- Boyer, P., & Bergstrom, B. (2010). Threat-detection in child development: An evolutionary perspective. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(4), 1034-1041.
- Boyer, P., & Bergstrom, B. (2011). Threat-detection in child development: An evolutionary perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(4), 1034-1041.
- Brosch, T., Grandjean, D., Sander, D., & Scherer, K. R. (2009). Cross-modal emotional attention: Emotional voices modulate early stages of visual processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(9), 1670-1679.
- Brosch, T., & Wieser, M. J. (2011). The (Non)Automaticity of amygdala responses to threat: On the issue of fast signals and slow measures. *The Journal of Neuroscience*, 31(41), 14451-14452.
- Candidi, M., Stienen, B. M. C., Aglioti, S. M., & de Gelder, B. (2011). Event-related repetitive transcranial magnetic stimulation of posterior superior temporal sulcus improves the detection of threatening postural changes in human bodies. *The Journal of Neuroscience*, 31(48), 17547-17554.
- Conty, L., Deza, G., Hugueville, L., & Grèzes, J. (2012). Early binding of gaze, gesture, and emotion: Neural time course and correlates. *The Journal of*

- Neuroscience*, 32(13), 4531–4539.
- Cunningham, W. A., & Brosch, T. (2012). Motivational salience: Amygdala tuning from traits, needs, values, and goals. *Current Directions in Psychological Science*, 21(1), 54–59.
- Dalgleish, T. (2004). The emotional brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(7), 583–589.
- Davis, M., & Whalen, P. (2001). The amygdala: Vigilance and emotion. *Molecular Psychiatry*, 6, 13–34.
- Eilam, D., Izhar, R., & Mort, J. (2011). Threat detection: Behavioral practices in animals and humans. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(4), 999–1006.
- Eldar, S., Yankelevitch, R., Lamy, D., & Bar-Haim, Y. (2010). Enhanced neural reactivity and selective attention to threat in anxiety. *Biological Psychology*, 85(2), 252–257.
- Flaisch, T., Schupp, H. T., Renner, B., & Junghöfer, M. (2009). Neural systems of visual attention responding to emotional gestures. *Neuroimage*, 45(4), 1339–1346.
- Han, S. H., Gao, X. C., Humphreys, G. W., & Ge, J. Q. (2008). Neural processing of threat cues in social environments. *Human Brain Mapping*, 29(8), 945–957.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, 51(1), 59–67.
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in Neurosciences*, 30(7), 317–324.
- Keil, A., Bradley, M. M., Junghöfer, M., Russmann, T., Lowenthal, W., & Lang, P. J. (2007). Cross-modal attention capture by affective stimuli: Evidence from event-related potentials. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 7(1), 18–24.
- Klumpp, H., Angstadt, M., & Phan, K. L. (2012). Shifting the focus of attention modulates amygdala and anterior cingulate cortex reactivity to emotional faces. *Neuroscience Letters*, 514(2), 210–213.
- Koslov, K., Mendes, W. B., Pajtas, P. E., & Pizzagalli, D. A. (2011). Asymmetry in resting intracortical activity as a buffer to social threat. *Psychological Science*, 22(5), 641–649.
- Larson, C. L., Aronoff, J., Sarinopoulos, I. C., & Zhu, D. C. (2009). Recognizing threat: A simple geometric shape activates neural circuitry for threat detection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(8), 1523–1535.
- LeDoux, J. (2003). The emotional brain, fear, and the amygdala. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 23(4-5), 727–738.
- Liddell, B. J., Brown, K. J., Kemp, A. H., Barton, M. J., Das, P., Peduto, A., ... Williams, L. M. (2005). A direct brainstem-amygdala-cortical ‘alarm’ system for subliminal signals of fear. *Neuroimage*, 24(1), 235–243.
- Luo, Q., Holroyd, T., Jones, M., Hendler, T., & Blair, J. (2007). Neural dynamics for facial threat processing as revealed by gamma band synchronization using MEG. *Neuroimage*, 34(2), 839–847.
- Luo, Q., Holroyd, T., Majestic, C., Cheng, X., Schechter, J., & Blair, R. J. (2010). Emotional automaticity is a matter of timing. *The Journal of Neuroscience*, 30(17), 5825–5829.
- Luo, Q., Mitchell, D., Cheng, X., Mondillo, K., McCaffrey, D., Holroyd, T., ... Blair, J. (2009). Visual awareness, emotion, and gamma band synchronization. *Cerebral Cortex*, 19(8), 1896–1904.
- Maier, R. S., Hori, E., Barros, M., Teixeira, D. S., Tavares, M. C. H., Ono, T., ... Tomaz, C. (2011). Superior colliculus lesions impair threat responsiveness in infant capuchin monkeys. *Neuroscience Letters*, 504(3), 257–260.
- Maratos, F. A., Senior, C., Mogg, K., Bradley, B. P., & Rippon, G. (2012). Early gamma-band activity as a function of threat processing in the extrastriate visual cortex. *Cognitive Neuroscience*, 3(1), 62–68.
- Michael, G. A., & Gálvez-García, G. (2011). Salience-based progression of visual attention. *Behavioural Brain Research*, 224(1), 87–99.
- Monk, C. S., Nelson, E. E., Woldehawariat, G., Montgomery, L. A., Zarahn, E., McClure, E. B., ... Ernst, M. (2004). Experience-dependent plasticity for attention to threat: Behavioral and neurophysiological evidence in humans. *Biological Psychiatry*, 56(8), 607–610.
- 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(4), 1680–1685.
- Mothes-Lasch, M., Mentzel, H. J., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2011). Visual attention modulates brain activation to angry voices. *The Journal of Neuroscience*, 31(26), 9594–9598.
- Ochsner, K. N., Ray, R. R., Hughes, B., McRae, K., Cooper, J. C., Weber, J., ... Gross, J. J. (2009). Bottom-up and top-down processes in emotion generation: Common and distinct neural mechanisms. *Psychological Science*, 20(11), 1322–1331.
- Pantazatos, S. P., Talati, A., Pavlidis, P., & Hirsch, J. (2012a). Cortical functional connectivity decodes subconscious, task-irrelevant threat-related emotion processing. *Neuroimage*, 61(4), 1355–1363.
- Pantazatos, S. P., Talati, A., Pavlidis, P., & Hirsch, J. (2012b). Decoding unattended fearful faces with whole-brain

- correlations: An approach to identify condition-dependent large-scale functional connectivity. *PLoS Computational Biology*, 8(3), e1002441.
- Pegna, A. J., Khateb, A., Lazeyras, F., & Seghier, M. L. (2004). Discriminating emotional faces without primary visual cortices involves the right amygdala. *Nature Neuroscience*, 8(1), 24–25.
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala: From a 'low road' to 'many roads' of evaluating biological significance. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(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(17), 11458–11463.
- Petersen, S. E., Robinson, D. L., & Morris, J. D. (1987). Contributions of the pulvinar to visual spatial attention. *Neuropsychologia*, 25(1), 97–105.
- Peyk, P., Schupp, H. T., Keil, A., Elbert, T., & Junghöfer, M. (2009). Parallel processing of affective visual stimuli. *Psychophysiology*, 46(1), 200–208.
- Piech, R. M., McHugo, M., Smith, S. D., Dukic, M. S., van Der Meer, J., Abou-Khalil, B., ... Zald, D. H. (2011). Attentional capture by emotional stimuli is preserved in patients with amygdala lesions. *Neuropsychologia*, 49(12), 3314–3319.
- 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(1), 83–93.
- Rauss, K. S., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2009). Attentional load modifies early activity in human primary visual cortex. *Human Brain Mapping*, 30, 1723–1733.
- Reeck, C., LaBar, K. S., & Egner, T. (2012). Neural mechanisms mediating contingent capture of attention by affective stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(5), 1113–1126.
- Rosen, J. B., & Donley, M. P. (2006). Animal studies of amygdala function in fear and uncertainty: Relevance to human research. *Biological Psychology*, 73(1), 49–60.
- Rotermund, D., Taylor, K., Ernst, U. A., Kreiter, A. K., & Pawelzik, K. R. (2009). Attention improves object representation in visual cortical field potentials. *The Journal of Neuroscience*, 29(32), 10120–10130.
- Sabatinelli, D., Fortune, E. E., Li, Q. Y., Siddiqui, A., Krafft, C., Oliver, W. T., ... Jeffries, J. (2011). Emotional perception: Meta-analyses of face and natural scene processing. *Neuroimage*, 54(3), 2524–2533.
- Said, C. P., Moore, C. D., Engell, A. D., Todorov, A., & Haxby, J. V. (2010). Distributed representations of dynamic facial expressions in the superior temporal sulcus. *Journal of Vision*, 10(5), 11.
- Salzman, C. D., & Fusi, S. (2010). Emotion, cognition, and mental state representation in amygdala and prefrontal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 173–202.
- Sokolov, A., Pavlova, M., Lutzenberger, W., & Birbaumer, N. (2004). Reciprocal modulation of neuromagnetic induced gamma activity by attention in the human visual and auditory cortex. *Neuroimage*, 22(2), 521–529.
- Tamietto, M., & de Gelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(10), 697–709.
- Tsuchiya, N., Moradi, F., Felsen, C., Yamazaki, M., & Adolphs, R. (2009). Intact rapid detection of fearful faces in the absence of the amygdala. *Nature Neuroscience*, 12(10), 1224–1225.
- 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(3), 829–841.
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain*, 97(1), 709–728.
- Williams, L. M. (2006). An integrative neuroscience model of "significance" processing. *Journal of Integrative Neuroscience*, 5(1), 1–47.
- Woody, E. Z., & Szechtman, H. (2011). Adaptation to potential threat: The evolution, neurobiology, and psychopathology of the security motivation system. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(4), 1019–1033.
- Wright, P., Albarracín, D., Brown, R. D., Li, H., He, G. J., & Liu, Y. J. (2008). Dissociated responses in the amygdala and orbitofrontal cortex to bottom-up and top-down components of emotional evaluation. *Neuroimage*, 39(2), 894–902.
- Zeelenberg, R., & Bocanegra, B. R. (2010). Auditory emotional cues enhance visual perception. *Cognition*, 115(1), 202–206.

Brain Mechanisms of Threatening Information Detection

DU Lei

(Education School of Dezhou University, Dezhou 253023, China)

Abstract: Detecting threatening information rapidly and accurately is a kind of ability endowed by evolution. This ability, as the prerequisite of effectively coping with danger, is of vital importance to the survival of organisms. Precious studies have demonstrated the cooperation of multiple sensory modalities in threat detection. Specifically, the amygdala served as a hub connecting top-down and bottom-up processes, because of dense reciprocal connections between the amygdala and widespread regions, including perceptual pathways as well as prefrontal regions. Considerable studies confirmed its role in integrating information from cortical and subcortical visual pathways. The functions of the amygdala and various neural networks and their cooperation in threat detection still need further investigation.

Key words: threatening information; amygdala; cortical pathway; subcortical pathway