

丘脑枕核参与情绪信息加工的多条通路

陈珊珊 蔡厚德

(南京师范大学脑与行为实验室, 南京 210097)

摘要 丘脑枕核参与多条加工情绪信息的神经通路因而在情绪信息加工中具有重要作用。第一: 丘脑枕核参与上丘-丘脑枕核-杏仁核通路。该通路可以在没有初级视觉皮层参与情况下对情绪信息进行快速加工; 第二: 丘脑枕核以皮层-丘脑枕核-皮层环路和上丘-丘脑枕核-皮层通路两种形式参与到丘脑枕核-皮层通路。该通路通过控制皮层间同步化水平促进信息传递的效率; 同时通过整合皮层和皮层下情绪信号扩大其在行为输出方面的影响力。

关键词 丘脑枕核; 上丘-丘脑枕核-杏仁核通路; 丘脑枕核-皮层通路; 情绪加工

分类号 B845

1 前言

丘脑枕核(pulvinar, PV)是丘脑后部和背外侧一个大的神经核团。它位于外侧膝状体的后部、中部和背部, 部分覆盖上丘并包围上丘的上丘臂。丘脑枕核的体积在进化过程中逐渐增大, 在人类大脑中达到最大。对于灵长类动物来说, 丘脑枕核是丘脑中接受视觉输入的最大神经核团, 几乎占了整个丘脑的 2/5; 而对于啮齿类动物或者是某些小型哺乳动物来说, 丘脑枕核可能并不存在(Correia, 2011; Stepniewska, 2004)。考虑到人类在进化过程中用于交流的情绪表达越来越复杂, 丘脑枕核体积增大可能反映了其在情绪信息加工中具有某种作用(Maior, Hori, Tomaz, Ono, & Nishijo, 2010)。虽然很早就有研究表明, 情绪信息的加工有丘脑枕核的参与(Morris, De Gelder, Weiskrantz, & Dolan, 2001; Morris, Öhman, & Dolan, 1999; Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan, 2003), 但是由于有关加工情绪信息的神经机制的研究一直集中在以杏仁核为核心的皮层和皮层下神经网络方面, 加之从大脑深层结构中获得高质量的神经信号存在技术上的困难, 丘脑枕核在情绪信息加工中的作用被忽视。最近来自脑损伤病

人的研究发现, 杏仁核受损但丘脑枕核正常的病人和正常被试一样, 可以自动、快速地探测到恐惧面孔(Tsuchiya, Moradi, Felsen, Yamazaki, & Adolphs, 2009); 丘脑枕核受损但杏仁核正常的病人却无法在威胁性图片呈现的早期对其进行快速加工(Ward, Danziger, & Bamford, 2005)。这表明, 杏仁核对负性情绪的早期加工并不是必不可少的, 丘脑枕核对情绪信息的早期加工具有关键作用; 在杏仁核受损情况下, 丘脑枕核和其他相关脑区在情绪的早期加工中可以起到某种替代作用(Bach, Talmi, Hurlmann, Patin, & Dolan, 2011)。另外, 有关灵长类动物和人类的研究表明, 丘脑枕核中存在一部分神经元, 可以区分不同的情绪面孔(高兴, 悲伤, 愤怒, 惊奇)(Maior et al., 2010)。丘脑枕核受损会影响个体对恐惧面孔的识别(Ward, Calder, Parker, & Arend, 2007)。Liebermann 等(2013)对 68 名丘脑卒中病人进行研究发现, 病人出现情感障碍的主要原因是丘脑枕核受损。以上证据表明, 丘脑枕核对情绪信息的加工具有重要作用。

那么情绪信息是如何通过丘脑枕核进行加工的? 研究表明, 丘脑枕核是视觉系统中“低通路”的主要成分之一, 可以把来自上丘(superior colliculus)的信息快速传递到杏仁核, 从而使个体迅速产生生理体验和行为反应(Tamietto et al., 2009; Tamietto, Pullens, De Gelder, Weiskrantz, & Goebel, 2012)。由于上丘-丘脑枕核-杏仁核通路

收稿日期: 2014-03-13

通讯作者: 蔡厚德, E-mail: caihoude@163.com

(superior colliculus-pulvinar-amygdala pathway)可以在没有视觉皮层参与的情况下对情绪信息进行加工, 因此该皮层下通路对情绪信息的加工是自动的、快速的、不需要意识参与的(Gainotti, 2012)。

但是, 丘脑枕核参与的加工情绪信息的视觉通路并不只有皮层下通路这一条, 情绪信息也可以通过丘脑枕核-皮层通路(pulvinar-cortical pathway)得到快速加工, 然后传递到杏仁核(Faivre, Charron, Roux, Lehericy, & Kouider, 2012; Pessoa & Adolphs, 2010)。并且, 在丘脑枕核-皮层通路中, 丘脑枕核既可以以皮层-丘脑枕核-皮层环路(cortico-pulvinar-cortico circuits)的形式在注意的调节下对情绪信息进行加工, 又可以以上丘-丘脑枕核-皮层通路(colliculo-pulvinar-cortical pathway)的形式参与到视觉场景中显著性刺激的探测, 使注意焦点发生转移(Saalmann & Kastner, 2011)。本文的主要目的是整理丘脑枕核参与情绪信息加工的多条通路的证据, 强调丘脑枕核在情绪信息加工中的重要作用。

2 上丘-丘脑枕核-杏仁核通路

有关情绪性视觉信息加工的研究认为, 类似于听觉系统中情绪信息加工的内侧膝状体-杏仁核通路, 视觉系统中同样存在着“低”通路, 负责对情绪信息进行自动、快速的加工。丘脑枕核是“低”通路的重要成分, 用于把从上丘接收的信息快速传递到杏仁核。自 Morris 等(1999)提出丘脑枕核参与到上丘-丘脑枕核-杏仁核通路之后, 大量来自脑成像和脑损伤的研究为该通路的存在提供了证据。研究者们用不同的实验材料(面孔和姿态)和不同的基本情绪(愤怒、恐惧、高兴、悲伤)对“盲视”病人以及正常被试进行研究均发现, 和中性情绪相比, 在无意识知觉情况下, 情绪面孔或姿态均能引起丘脑枕核的特异性激活以及上丘、丘脑枕核、杏仁核之间功能连接的增强(De Gelder, Morris, & Dolan, 2005; De Gelder, Vroomen, Pourtois, & Weiskrantz, 1999; Liddell et al., 2005; Williams et al., 2006)。以上研究使用的实验材料均为静态图片, 而我们在自然状态下知觉情绪信息一般以视觉场景中的运动线索为主, 因此静态图片缺乏生态性。Van den Stock 等人(2011)用动态的情绪姿态为材料研究了无意识情况下情绪信息加工的神经机制, 发现和中性姿态相比, 呈现在受损视野的愤怒姿态同样引起了上丘、丘脑枕核

和杏仁核的激活, 为上丘-丘脑枕核-杏仁核通路存在的生态学意义提供了直接的证据。

最近两项有关灵长类动物树鼩和人类的研究为上丘-丘脑枕核-杏仁核通路的存在提供了解剖学上的支持。Day-Brown, Wei, Chomsung, Petry 和 Bickford (2010)利用免疫细胞染色技术结合顺行和逆行束路追踪技术研究了树鼩的丘脑枕核与纹状体、杏仁核之间的突触连接, 发现丘脑枕核背侧(背内侧)接受来自上丘的弥散性投射, 然后再投射到杏仁核外侧。Tamietto 等人(2012)用弥散张量成像技术(DTI)对健康被试和初级视觉皮层受损的被试进行研究发现, 丘脑枕核的两个子区域——背内侧和下侧——均与杏仁核有突触连接, 其中丘脑枕核下侧接受上丘的直接投射, 然后将信息直接投射到杏仁核(图1)。

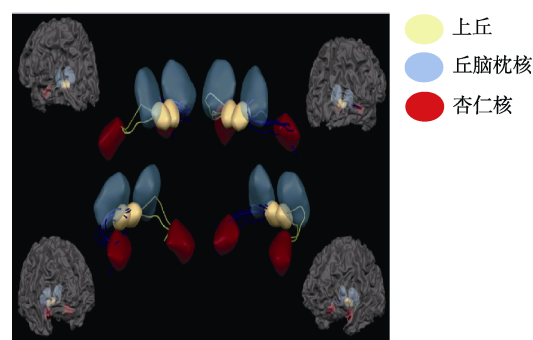


图1 连接上丘、丘脑枕核和杏仁核之间的神经纤维束。绿色线条表示左半球内三者之间的连接; 蓝色线条表示右半球内三者之间的连接(Tamietto et al., 2012)。

注: 彩图见电子版

上丘-丘脑枕核-杏仁核通路存在三种不同的功能特性: 第一, 该通路可以对刺激携带的情绪信息进行快速分析(Garrido, Barnes, Sahani, & Dolan, 2012; Luo, Holroyd, Jones, Hendler, & Blair, 2007; Luo et al., 2010); 第二, 该通路倾向于加工粗糙的、低空间频率的情绪信息(Johnson, 2005; Tamietto et al., 2009); 第三, 该通路对情绪信息的加工相对独立于对信息有意识知觉的视觉皮层通路(Cecere, Bertini, & Ladavas, 2013; De Gelder, van Honk, & Tamietto, 2011; Tamietto & De Gelder, 2010)。研究表明, 丘脑枕核并不仅仅是上丘-丘脑枕核-杏仁核通路中的信息传递者, 丘脑枕核的参与更有利于该皮层下通路快速加工低空间频率

情绪信息的功能的实现。如脑磁图(MEG)研究发现,在情绪刺激呈现 10-20ms、20-30ms 之后,丘脑区域(包括丘脑枕核)和杏仁核区域分别出现显著的事件相关同步化(event-related synchronization, ERS),视觉皮层区域的 ERS 在刺激呈现后 40ms 左右才开始出现。表明丘脑枕核为杏仁核提供了早期的信息来源,并且信息在两者之间的传递非常迅速——丘脑枕核在接收到信息后 10ms 左右便可以把它传递到杏仁核(Luo et al., 2007)。Van Le 等人(2013)考察丘脑枕核中部和背外侧神经元对情绪信息的敏感性,发现相对于猴子面孔、猴掌以及几何图片,丘脑枕核神经元倾向于对包含恐惧信息的蛇图片做出更快更强的反应。同时,研究者发现,丘脑枕核的神经元对低空间频率的蛇图片具有和正常图片相似的敏感性;当图片为高空间频率时,这种敏感性消失。这与 Vuilleumier 等人(2003)的研究结果相似,即相对于高空间频率的刺激,丘脑枕核对低空间频率的刺激更为敏感(Vuilleumier et al., 2003)。

3 丘脑枕核-皮层通路

丘脑枕核不仅从上丘丘臂接受视觉输入,还与皮层存在双向连接。相比于从上丘接受视觉输入,丘脑枕核的大部分视觉输入来自视觉皮层(Correia, 2011; Grieve, Rivadulla, & Cudeiro, 2009)。一般认为,皮层-皮层通路是视觉信息在皮层间传递的主要通路,但是相邻的皮层之间也会通过丘脑枕核进行连接,形成皮层-丘脑枕核-皮层环路(图 2)。体外研究发现,用微刺激法刺激丘脑枕核可以引起相应皮层区域的强烈激活;而连接相邻皮层区域的丘脑枕核神经细胞失活会导致皮层间信息交流的失败(Theyel, Llano, & Sherman, 2010)。以上信息表明皮层间的信息交流在很大程度上依赖于皮层-丘脑枕核-皮层环路。

研究者认为,丘脑枕核可以同步相邻皮层神经元的震荡水平,由此提高信息在皮层间传递的效率。Saalmann, Pinsk, Wang, Li 和 Kastner (2012)在猴子进行视觉空间注意任务的同时,记录了丘脑枕核神经元、V4 神经元和枕颞皮层(TEO)神经元的电活动,并使用 DTI (diffusion tensor imaging)把电极插入的位置精确定位在丘脑枕核、皮层连接区域。研究结果显示,在注意保持阶段,丘脑枕核神经元、V4 神经元和枕颞皮层(TEO)神经元三

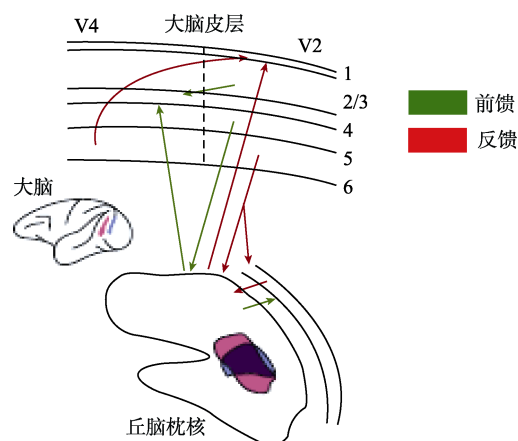


图 2 皮层-皮层之间的直接神经连接和皮层-丘脑枕核-皮层之间的间接神经连接(以 V2-丘脑枕核-V4 神经环路为例)。丘脑枕核内的蓝色区域表示 V2 的投射区,粉色区域表示 V4 的投射区,紫色区域表示两者投射区的重合部分(Saalmann & Kastner, 2011)。

注:彩图见电子版

者的兴奋水平在低频波段 α 波(8~15 Hz)有很强的一致性。这表明丘脑枕核根据注意分配调节皮层细胞激活水平的同步化。Padmala, Lim 和 Pessoa (2010)利用注意瞬脱范式结合功能磁共振成像(fMRI)技术研究了四种刺激条件下(受注意的情绪刺激、受注意的中性刺激、未被注意的情绪刺激、未被注意的中性刺激)丘脑枕核的反应,发现注意情况下情绪刺激引起的丘脑枕核的激活水平显著高于非注意情况下情绪刺激引起的丘脑枕核的激活水平;而当刺激类型为中性刺激时,不同注意条件下刺激引起的丘脑枕核的激活水平并无显著差异。实验结果表明,丘脑枕核除了以被动的方式(皮层下通路)参与情绪信息的加工之外,也主动参与到与情绪性注意和意识有关的神经机制。丘脑枕核的激活可能增强了相关脑区对情绪信息的定向、意识和反应(Hamilton, Chen, & Gotlib, 2013; Hamilton et al., 2012)。

丘脑枕核-皮层通路的信息输入除了来自视觉皮层,还可以来自上丘,以上丘-丘脑枕核-皮层通路的形式对情绪信息进行加工。如有证据显示,丘脑枕核可以把来自于上丘的信息投射到视觉信息加工的背侧通路区域 V3、MT (middle temporal)和 LIP (lateral intraparietal cortex),之后可再由 LIP 传递到额叶的 FEF (frontal eye fields)

和 LPFC (lateral prefrontal cortex) (Berman & Wurtz, 2010, 2011; Lyon, Nassi, & Callaway, 2010; Miller & Buschman, 2013)。情绪刺激被认为是视觉场景中的显著刺激, 可以以自下而上刺激驱动的方式引起注意转移或注意偏向 (Vuilleumier, 2005)。研究表明 LIP 对显著刺激较为敏感, 并被认为是大脑皮层中自下而上注意信号的来源, 上丘可能为 LIP 提供了重要的信息输入 (Miller & Buschman, 2013)。Troiani 和 Schultz (2013) 研究了在排除自上而下注意机制干扰条件下, 由刺激驱动引起的大脑的激活情况。研究发现, 恐惧面孔 (情绪刺激) 和房子 (非情绪刺激) 引起的杏仁核的激活水平无显著差异, 但在恐惧面孔条件下, 杏仁核与丘脑枕核、顶叶 (包括 LIP) 以及 FEF 区之间的激活水平呈显著的正相关。因此研究者认为, 丘脑枕核和顶叶可能是大脑中最早识别动机性刺激的神经机制的一部分。另外, 由于信息在上丘、丘脑枕核和皮层之间能够迅速传递 (最快可达 2.3ms), 使得上丘-丘脑枕核-皮层通路非常适合运动探测和显著性刺激加工 (Berman & Wurtz, 2010)。该通路可以使个体对视觉场景中非注意条件下的显著刺激进行快速定向, 使注意的焦点从当前刺激转移到显著刺激上来, 从而有利于个体根据外界环境迅速做出某种适应性行为 (Bar, 2007)。

但是, 无论丘脑枕核-皮层通路的视觉输入来自上丘还是视觉皮层, 丘脑枕核均可以通过控制皮层神经元的兴奋水平提高皮层间信息交流的效率。同时, 通过设立皮层间神经元的振荡模式, 快速反应的丘脑枕核可以允许皮层-皮层间信息传递前馈机制的早期调节, 这种调节可能是发生在来自外侧膝状体-纹状皮层通路的视觉信息到达视觉皮层之前的 (Saalmann & Kastner, 2013)。当携带情绪信息的刺激信号较微弱时, 丘脑枕核-皮层通路可以整合来自皮层和皮层下的信息, 通过增强信号来扩大刺激的行为影响力 (Padmala et al., 2010)。

4 总结与展望

丘脑枕核与皮层和皮层下连接的复杂性使丘脑枕核参与情绪信息加工的多条通路成为可能。它不仅可以把来自上丘的情绪信息传递到杏仁核, 使信息在没有视觉皮层参与的情况下得到加工;

也可以把来自上丘的信息传递到皮层, 以刺激驱动的方式调节注意。由于上丘的视觉输入来自视网膜, 因此视网膜-上丘-丘脑枕核-皮层通路可能代表了一条独立于视网膜-外侧膝状体-皮层通路的视觉信息加工通路 (Saalmann & Kastner, 2011)。除此之外, 丘脑枕核也可以从视觉皮层接受视觉输入, 在注意的调节下对情绪信息进行加工。由于丘脑枕核-皮层通路的视觉输入既可以来自上丘, 又可以来自视觉皮层, 丘脑枕核可能通过有选择性的规定信息在皮层间传递路径的方式来促进信息的加工 (图 3)。

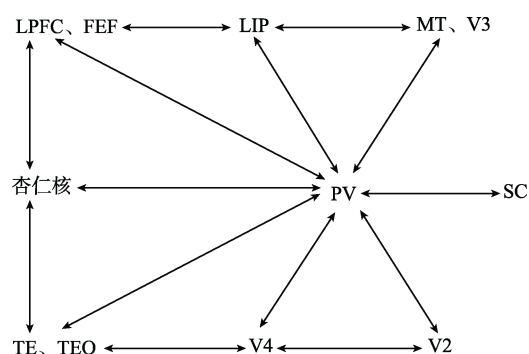


图3 丘脑枕核参与的多条情绪信息加工的神经通路

既然丘脑枕核-视觉皮层通路也可以从上丘接受低空间频率的情绪信息并对其进行快速、有效的加工, 似乎没有必要分离出一条皮层下通路用于对情绪信息进行快速知觉。并且, 上丘、丘脑枕核、杏仁核三者之间在结构上是否存在连接, 动物和人类的研究存在着不一致性 (Day-Brown et al., 2010; Jones & Burton, 1976; Lyon et al., 2010; Schmid et al., 2010; Tamietto et al., 2012)。因此研究者对上丘-丘脑枕核-杏仁核通路存在的真实性和必要性提出了质疑 (Cauchoix & Crouzet, 2013; Faivre et al., 2012)。鉴于丘脑枕核复杂的结构以及与皮层和皮层下脑区存在着广泛的神经连接, 我们还无法确定丘脑枕核专门参与到其中一条神经通路而排除丘脑枕核参与其他神经通路的可能性。并且大脑中存在加工情绪信息的多条通路不仅更有利于情绪信息的加工 (Pessoa & Adolphs, 2011), 而且能更好的解释由显著刺激引起的神经系统的反应 (Garrido et al., 2012)。

Nguyen 等人 (2013) 通过观察猴子的丘脑枕核

神经元对类似面孔刺激的反应发现,丘脑枕核神经元对视觉刺激的反应可以分为两个不同的阶段:早期的快速反应阶段和晚期的逐渐增强反应阶段。早期阶段神经元的反应主要是对视觉刺激进行编码,晚期阶段神经元的反应主要是对视觉刺激进行分类。研究者认为,丘脑枕核神经元早期反应阶段的信息输入可能来自上丘的表层和视网膜,晚期阶段的信息输入主要来自视觉皮层、前额叶皮层等。从解剖结构来看,丘脑枕核下侧和外侧主要从视网膜、上丘表层和视觉皮层接收视觉输入,是丘脑枕核主要的视觉区域;丘脑枕核中部,一般被认为是丘脑枕核的高级区域,除了与视觉皮层之间有连接之外,还与顶叶、前额叶、扣带回、杏仁核等有神经连接(Correia, 2011; Grieve et al., 2009)。丘脑枕核中部受损影响个体对恐惧面孔而非其他种类的情绪面孔的识别,丘脑枕核前部 and 外侧受损对情绪面孔的识别没有影响(Ward et al., 2007)。因此,是否存在这样一种可能,即丘脑枕核的不同子区域在不同的时间段内参与到加工情绪信息的不同神经通路中,对情绪信息的加工分别起不同的作用?目前,国内外关于此类的研究仍比较匮乏,今后的研究或许应该重点研究丘脑枕核不同子区域在情绪信息加工中的作用而不是继续争论丘脑枕核到底通过哪条通路起作用。

参考文献

- Bach, D. R., Talmi, D., Hurlmann, R., Patin, A., & Dolan, R. J. (2011). Automatic relevance detection in the absence of a functional amygdala. *Neuropsychologia*, 49(5), 1302–1305.
- Bar, M. (2007). The proactive brain: Using analogies and associations to generate predictions. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(7), 280–289.
- Berman, R. A., & Wurtz, R. H. (2010). Functional identification of a pulvinar path from superior colliculus to cortical area MT. *Journal of Neuroscience*, 30(18), 6342–6354.
- 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.
- Cauchois, M., & Crouzet, S. M. (2013). How plausible is a subcortical account of rapid visual recognition? *Front in Human Neuroscience*, 7, 39. doi: 10.3389/fnhum.2013.00039
- Cecere, R., Bertini, C., & Ladavas, E. (2013). Differential contribution of cortical and subcortical visual pathways to the implicit processing of emotional faces: A tDCS study. *Journal of Neuroscience*, 33(15), 6469–6475.
- Correia, S. (2011). Pulvinar. In *Encyclopedia of clinical neuropsychology* (pp. 2082–2086). New York: Springer.
- Day-Brown, J. D., Wei, H., Chomsung, R. D., Petry, H. M., & Bickford, M. E. (2010). Pulvinar projections to the striatum and amygdala in the tree shrew. *Frontiers in Neuroanatomy*, 4, 143.
- De Gelder, B., Morris, J. S., & Dolan, R. J. (2005). Unconscious fear influences emotional awareness of faces and voices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(51), 18682–18687.
- De Gelder, B., van Honk, J., & Tamietto, M. (2011). Emotion in the brain: of low roads, high roads and roads less travelled. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(7), 425.
- De Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G., & Weiskrantz, L. (1999). Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex. *Neuroreport*, 10(18), 3759–3763.
- Faivre, N., Charron, S., Roux, P., Lehericy, S., & Kouider, S. (2012). Nonconscious emotional processing involves distinct neural pathways for pictures and videos. *Neuropsychologia*, 50(14), 3736–3744.
- Gainotti, G. (2012). Unconscious processing of emotions and the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 50(2), 205–218.
- Garrido, M. I., Barnes, G. R., Sahani, M., & Dolan, R. J. (2012). Functional evidence for a dual route to amygdala. *Current Biology*, 22(2), 129–134.
- Grieve, K. L., Rivadulla, C., & Cudeiro, J. (2009). Visual Role of the Pulvinar. In: *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 4333–4336). Berlin Heidelberg: Springer.
- Hamilton, J. P., Chen, M. C., & Gotlib, I. H. (2013). Neural systems approaches to understanding major depressive disorder: an intrinsic functional organization perspective. *Neurobiology of Disease*, 52, 4–11.
- Hamilton, J. P., Etkin, A., Furman, D. J., Lemus, M. G., Johnson, R. F., & Gotlib, I. H. (2012). Functional neuroimaging of major depressive disorder: A meta-analysis and new integration of baseline activation and neural response data. *American Journal of Psychiatry*, 169(7), 693–703.
- Johnson, M. H. (2005). Subcortical face processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(10), 766–774.
- Jones, E. G., & Burton, H. (1976). A projection from the medial pulvinar to the amygdala in primates. *Brain Research*, 104(1), 142–147.
- 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.

- Liebermann, D., Ostendorf, F., Kopp, U. A., Kraft, A., Bohner, G., Nabavi, D. G.,... Ploner, C. J. (2013). Subjective cognitive-affective status following thalamic stroke. *Journal of Neurology*, 260(2), 386–396.
- 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.
- Lyon, D. C., Nassi, J. J., & Callaway, E. M. (2010). A disynaptic relay from superior colliculus to dorsal stream visual cortex in macaque monkey. *Neuron*, 65(2), 270–279.
- Maier, R. S., Hori, E., Tomaz, C., Ono, T., & Nishijo, H. (2010). The monkey pulvinar neurons differentially respond to emotional expressions of human faces. *Behavioural Brain Research*, 215(1), 129–135.
- Miller, E. K., & Buschman, T. J. (2013). Cortical circuits for the control of attention. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(2), 216–222.
- Morris, J. S., DeGelder, B., Weiskrantz, L., & Dolan, R. J. (2001). Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field. *Brain*, 124(6), 1241–1252.
- 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.
- Nguyen, M. N., Hori, E., Matsumoto, J., Tran, A. H., Ono, T., & Nishijo, H. (2013). Neuronal responses to face-like stimuli in the monkey pulvinar. *European Journal of Neuroscience*, 37(1), 35–51.
- Padmala, S., Lim, S. L., & Pessoa, L. (2010). Pulvinar and affective significance: Responses track Moment-to-Moment stimulus visibility. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. doi: 10.3389/fnhum.2010.00064
- 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., & Adolphs, R. (2011). Emotion and the brain: Multiple roads are better than one. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(7), 425–425.
- Saalmann, Y. B., & Kastner, S. (2011). Cognitive and perceptual functions of the visual thalamus. *Neuron*, 71(2), 209–223.
- Saalmann, Y. B., & Kastner, S. (2013). A role for the pulvinar in social cognition (commentary on Nguyen et al.). *European Journal of Neuroscience*, 37(1), 33–34.
- Saalmann, Y. B., Pinsk, M. A., Wang, L., Li, X., & Kastner, S. (2012). The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands. *Science*, 337(6095), 753–756.
- Schmid, M. C., Mrowka, S. W., Turchi, J., Saunders, R. C., Wilke, M., Peters, A. J.,... Leopold, D. A. (2010). Blindsight depends on the lateral geniculate nucleus. *Nature*, 466(7304), 373–377.
- Stepniewska, I. (2004). The pulvinar complex. In J. H. Kaas & C. E. Collins (Eds.), *The primate visual system* (pp. 53–80). Boca Raton, FL: CRC Press.
- Tamietto, M., Castelli, L., Vighetti, S., Perozzo, P., Geminiani, G., Weiskrantz, L., & de Gelder, B. (2009). Unseen facial and bodily expressions trigger fast emotional reactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(42), 17661–17666.
- Tamietto, M., & de Gelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(10), 697–709.
- Tamietto, M., Pullens, P., de Gelder, B., Weiskrantz, L., & Goebel, R. (2012). Subcortical connections to human amygdala and changes following destruction of the visual cortex. *Current Biology*, 22(15), 1449–1455.
- Theyel, B. B., Llano, D. A., & Sherman, S. M. (2010). The corticothalamocortical circuit drives higher-order cortex in the mouse. *Nature Neuroscience*, 13(1), 84–88.
- Troiani, V., & Schultz, R. T. (2013). Amygdala, pulvinar, and inferior parietal cortex contribute to early processing of faces without awareness. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 241. doi: 10.3389/fnhum.2013.00241. eCollection 2013
- 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.
- Van den Stock, J., Tamietto, M., Sorger, B., Pichon, S., Grézes, J., & de Gelder, B. (2011). Cortico-subcortical visual, somatosensory, and motor activations for perceiving dynamic whole-body emotional expressions with and without striate cortex (V1). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(39), 16188–16193.
- Van Le, Q., Isbell, L. A., Matsumoto, J., Nguyen, M., Hori, E., Maier, R. S.,... Nishijo, H. (2013). Pulvinar neurons reveal neurobiological evidence of past selection for rapid detection of snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(47), 19000–19005.
- Vuilleumier, P. (2005). How brains beware: Neural mechanisms of emotional attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(12),

- 585–594.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neuroscience*, 6(6), 624–631.
- Ward, R., Calder, A. J., Parker, M., & Arend, I. (2007). Emotion recognition following human pulvinar damage. *Neuropsychologia*, 45(8), 1973–1978.
- Ward, R., Danziger, S., & Bamford, S. (2005). Response to visual threat following damage to the pulvinar. *Current Biology*, 15(6), 571–573.
- Williams, L. M., Das, P., Liddell, B. J., Kemp, A. H., Rennie, C. J., & Gordon, E. (2006). Mode of functional connectivity in amygdala pathways dissociates level of awareness for signals of fear. *Journal of Neuroscience*, 26(36), 9264–9271.

Pulvinar Involves in Multiple Pathways of Emotion Processing

CHEN Shanshan; CAI Houde

(*Lab of Brain and Behavior, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China*)

Abstract: The pulvinar complex plays an important role in emotion processing by involving in multiple pathways. First, pulvinar involves in superior colliculus-pulvinar-amygdala pathway, which can process the emotional stimuli rapidly without the involvement of visual cortex. Second, pulvinar involves in pulvinar-cortical pathway in two different forms—cortico-pulvino-cortico circuits and colliculo-pulvinar-cortical pathway. This neural mechanism can increase the efficacy of information exchange by controlling the degree of synchrony between cortical regions, and can amplify signals in a manner that enhances their behavioral impact by coordinating the signals between cortical and subcortical regions.

Key words: pulvinar; colliculo-pulvinar-cortical pathway; pulvinar-cortical pathway; emotion processing