

杏仁核在情绪加工中的特异性与非特异性

冯 柔, 何正明, 王福顺

四川师范大学脑与心理科学研究院, 四川 成都
Email: 1182839845@qq.com, 13814541138@163.com

收稿日期: 2021年6月29日; 录用日期: 2021年7月23日; 发布日期: 2021年8月2日

摘 要

情绪与个体的身心健康息息相关, 杏仁核是情绪加工的重要中枢, 杏仁核受损会严重影响动物和人类对恐惧情绪的认识、反应与学习。然而脑成像研究结果发现, 除恐惧情绪外, 其他基本情绪也能激活杏仁核, 因此杏仁核在情绪效价加工中可能具有非特异性。相反, 杏仁核的关键作用或许取决于情绪刺激的高唤醒度, 与注意网络等有重要关系。以及, 杏仁核半侧功能不对称性的特点, 对解析其在情绪加工中脑成像研究结果存在一定干扰。本文从情绪的效价和唤醒维度出发, 对杏仁核的特异性与非特异性加工作用进行探讨, 以期对未来情绪障碍的临床治疗提供指导意义。

关键词

杏仁核, 情绪加工, 效价, 唤醒度

Specificity and Nonspecificity of Amygdala in Emotional Processing

Rou Feng, Zhengming He, Fushun Wang

Institute of Brain and Psychology, Sichuan Normal University, Chengdu Sichuan
Email: 1182839845@qq.com, 13814541138@163.com

Received: Jun. 29th, 2021; accepted: Jul. 23rd, 2021; published: Aug. 2nd, 2021

Abstract

Emotions are closely related to an individual's physical and mental health, and the amygdala is an important center of emotional processing. The damage of the amygdala will seriously affect the

recognition, response and learning of fear in animals or humans. However, the results of brain imaging technology showed that emotional valence could not explain the specific response of emotional activation in the amygdala. Besides fear, other basic emotions could also activate the amygdala. The key role of the amygdala in emotion recognition may depend on high arousal and is important to the attention network; any survival significance of the stimulus can be quickly detected by the amygdala. And the amygdala has a semi-functional asymmetry, which has a certain interference effect on the study of emotional function of amygdala using brain imaging technology.

Keywords

Amygdala, Emotional Processing, Valence, Arousal

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 前言

恐惧、焦虑、愤怒、沮丧……, 研究表明 70% 以上的疾病都与情绪有关(逸明, 2016), 如抑郁症、创伤后应激障碍等, 对个体的身心健康发展与社会适应产生重要影响(刘丽, 2021)。因此情绪一直是心理学研究的热点之一, 情绪起源于包括杏仁核在内的边缘系统等大脑原始脑区, 杏仁核与下丘脑以及脑干许多部位的连接在婴儿刚出生时就已经具备完整的功能, 但杏仁核真正开始发挥功能是在婴儿 6~8 个月的时候, 半岁之后眶额皮质逐渐调节婴儿的情绪生活, 这时候婴儿开始真正感受到情绪(傅小兰, 2014)。而杏仁核受损、激活异常可能导致某些情感疾病的发展, 如焦虑症、精神分裂等(Bayet et al., 2017; Kosaka et al., 2002)。但事实上, 杏仁核在情绪加工中的特异性作用还有待进一步系统探究。

对情绪理论的研究主要分为两大取向: 维度取向和分类取向。维度取向认为情绪是一个连续体, 具有某些固定的特征, 如愉悦度(愉悦 - 非愉悦)和唤醒度(激活 - 非激活)(Russell, 2003)。这一理论虽被广泛应用, 但存在一定不足, 比如每一个维度不能单独概括所有情绪属性, 以及不同维度间并不相互独立。而分类取向认为情绪是个体在进化过程中发展出来的对刺激的适应性反应, 所有情绪都是由几种相互独立的基本情绪, 以及它们相互组合形成的多种复合情绪构成的(Ekman, 1999), 比如快乐、愤怒、恐惧、惊奇等。不同情绪反应与识别可能对应的不同加工脑区, 例如, 研究发现杏仁核可能是恐惧情绪加工的关键中枢。相比愤怒等其他情绪面孔, 恐惧刺激可以更大程度上可以激活杏仁核(LeDoux, 2003), 因此对警觉危险信息具有重要意义。但也有研究发现, 不仅是恐惧情绪刺激, 高兴、愤怒、悲伤等其他情绪性信息也会激活杏仁核(Breiter et al., 1996)。因此, 杏仁核在情绪识别与加工中的作用存在一定复杂性。随着现代神经生物学技术的发展, 通过事件相关电位(Event-related potential, ERP)、功能磁共振(Functional magnetic resonance imaging, fMRI)等脑成像技术可以进一步探究情绪背后的脑神经机制, 以进一步验证两种情绪理论。

综上所述, 杏仁核作为重要的情绪加工中枢, 其激活异常导致的情绪功能受损可能与部分情感障碍疾病有关, 因此, 进一步探讨杏仁核在情绪加工中的作用对于未来的临床治疗具有重要指导意义。另一方面, 在近来的研究中, 杏仁核已被确定参与多个神经网络从而作用于多种情绪的加工进程中, 本文结合已有的部分脑成像研究, 从效价和唤醒维度探讨杏仁核在情绪加工中的特异性与非特异性功能, 对于情绪理论发展以及其背后对应的脑生理机制探究具有重要意义。

2. 杏仁核与情绪效价特异性

2.1. 杏仁核情绪识别的特异性

恐惧的神经加工主要涉及以下五个脑区：杏仁核，海马，前扣带回，内侧额叶皮层，眶额皮层。从感知恐惧刺激到对恐惧做出反应需要各个脑区的相互作用和调节，它们共同决定着动物或人对恐惧的反应水平(冯攀, 冯廷勇, 2013)。内侧前额叶皮层(mPFC)通过自上而下的控制来调节回避反应，海马体也在回避中起调节作用。杏仁核位于颞叶，由多个核团构成，主要包括中央核(CeA, central nuclear)、外侧核(LA, lateral nuclear)、基底核(BA, basal nuclear)和副基底核。每个核团在恐惧调节过程中的作用是不同的，信息从 LA 传递到 BA，进而投射到 CeA，除 BA 外，LA 还直接向 CeA 发送投射，以调节恐惧反应(Carlson, 2016)，见图 1。不同回避反应的表达需要杏仁核内不同的活动来指导行为反应，比如，减少 CeA 的输出可以减少躯体僵硬(Susan et al., 2020)。在对 PTSD 患者杏仁核电刺激后情绪反应的结构相关性研究中，使用深部脑刺激来调节基底外侧核(BLA)的活动可以促进恐惧的消失，并诱导患者产生积极的情绪反应(Avecillas-Chasin et al., 2020)。以及，有研究发现，情绪血氧信号增强的潜伏期在不同的结构中明显不同(从场景开始后 2 秒到 6 秒不等)，杏仁核和下颞梭状回(2.4 和 2.1 s 延迟)是区分场景情感性的第一个区域，这表明杏仁核在人类情绪感知中起首要作用(Sabatelli & Frank, 2019)。

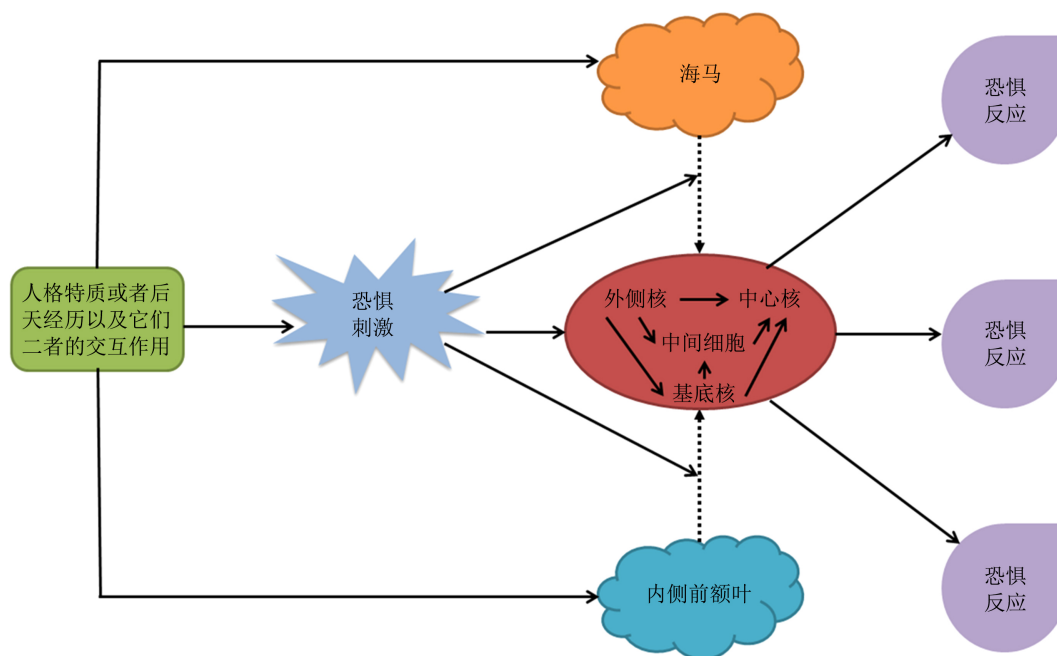


Figure 1. The neural mechanism of fear processing

图 1. 恐惧情绪加工的神经机制

并且，杏仁核似乎只对恐惧情绪的识别具有关键作用，是学习和表达恐惧回避反应的中枢。1937 年最早一项动物研究报告猴子被切除杏仁核后不能再识别危险刺激，表现为恐惧反应缺失，而其它情绪类型反应没有影响(Ono & Nishijo, 1992)；在人类身上发现，双侧杏仁核切除的患者 SM 只选择性地破坏了对恐惧面部表情的识别(Adolphs et al., 2005)。对于杏仁核在人类面部表情情绪识别中的特异性作用激发了许多研究者的兴趣，他们开展了大量与杏仁核有关的情绪识别任务研究，其中以喜、怒、悲、恐四种基本情绪为情绪变量的研究最多。在对正常人的研究中，让被试观看恐惧的表情图片激活了杏仁核，而

观看其他情绪图片却没有得到同样的激活(Méndez-Bértolo et al., 2016), 部分研究者认为, 这是因为不同的面部表情是由不同的神经通道负责加工的, 而杏仁核只对恐惧情绪的面部表情的加工具有特异性(Gerbella et al., 2017)。除了视觉情绪刺激, 杏仁核对听觉刺激情绪识别也具有重要作用, 杏仁核受损的患者虽然在识别音感上没有问题, 但识别音乐风格(恐怖)的能力遭到破坏(Adolphs et al., 2005), 进一步支持了杏仁核对恐惧情绪的识别具有特异性的观点。

不过, 在相关研究中, 也有研究者提出杏仁核并不是恐惧情绪识别的必要条件。因为在切除患者的杏仁核后发现, 并没有影响其对恐惧情绪的无意识加工, 这表明杏仁核对于无意识的、快速的恐惧检测可能是不必要的(Tsuchiya et al., 2009)。当杏仁核受损时, 或许是由其它与杏仁核紧密相关的脑区替代性地完成了情绪识别加工的过程, 比如, 丘脑枕核(陈珊珊, 蔡厚德, 2015)。而在以往报告的案例中, 可能这种重要的未知脑区的损伤才是患者情绪相关能力受损的真正原因, 这需要进一步的研究发现。

2.2. 杏仁核情绪激活的非特异性

在人类的单神经元记录中发现, 杏仁核虽然参与情绪化面部表情的识别, 但并不是选择性地识别恐惧的面部表情(Schneider et al., 1997)。因此, 存在另一种相反的观点, 杏仁核对恐惧情绪并不具有特异性, 而是对所有类型情绪刺激都反应。Costafreda 等(2008)对 2008 年以前的 385 项有关杏仁核的 fMRI 研究结果进行元分析发现: 虽然总体趋势上恐惧激活杏仁核的概率比快乐更高, 但愤怒、悲伤、高兴、惊奇等所有基本情绪都激活了杏仁核。即使对高兴情绪面孔进行掩蔽处理, 即在无意识条件下, 也可以发现高兴面孔引起的杏仁核激活(Juruena et al., 2009)。情绪效价之间的差异似乎只在于消极情绪更多激活左侧杏仁核, 而积极情绪更多激活右侧大脑。这些证据都直接否定了杏仁核在情绪识别中具有特异性的结论。

Tippett 等人(2018)利用病灶定位技术, 研究急性右半球中风患者的特定区域与典型情绪面孔识别受损间的相关。结果发现, 只有在杏仁核或前岛叶等关键部位有局灶性病变, 对面部情绪的识别能力才会有明显损害。并且, 杏仁核(和前岛叶)不是只识别特定情绪(恐惧)。事实上, 杏仁核在厌恶, 愤怒和快乐表情方面都特别重要, 这些区域的损害程度与识别受损的严重程度都存在独立相关。此外, 其他的灰质和白质区域中的急性损伤独立地导致了快乐面孔识别的错误率, 包括右上颞极和中颞极、钩状束和下额枕束(Tippett et al., 2018)。这表明, 如果这些区域中的一些被保留下来, 它们可能能够迅速承担起杏仁核在识别快乐面孔中的作用。因此可以推测, 在经典 SM 案例中, 没有观察到切除杏仁核后患者对其他情绪刺激的反应失常的原因可能是由于大脑中其他脑区的补偿或替代作用导致。

3. 杏仁核对刺激唤醒度特异性

3.1. 高唤醒与杏仁核

以往研究发现, 不论效价怎样, 杏仁核、背内侧前额叶皮层(Prefrontal Cortex, PFC)和腹内侧 PFC 对所有高唤醒图片或文字的反应都是一样的(Kensinger & Schacter, 2006)。有关情绪记忆的研究也发现, 一个事件中的唤醒度增加了刺激的编码和检索记忆中的“激活”效应, 并且唤醒刺激的显著性和相关性可以提供特定的关于何时唤醒的预测, 这种预测将增强对事件的记忆(Balconi & Cobelli, 2015)。因此, 除了将杏仁核视为是某种情绪的特有机制外, 也可以说, 激活杏仁核的关键因素不是情绪的效价, 而是高唤醒度(Small et al., 2003), 正如当次数作为一种变量时, 如果某种刺激出现概率较少, 那么这种刺激就具有了较高唤醒度会引起杏仁核的高警觉性(胡登宇等, 2018)。换言之, 杏仁核的作用是对外部威胁的监测和学习如何逃脱威胁(LeDoux, 2014)。在社会化过程中恐惧或其他一些负性情绪表情具有传递威胁信息的功能, 因此相比正性情绪, 杏仁核会对意味着潜在威胁的恐惧表情做出迅速反应。但这种警觉与快速识别并不是仅仅针对恐惧情绪表情或是其他情绪表情, 而是对任意显著或新异性刺激。

而在情绪识别的研究中最常用的情绪面孔表情是一种独特的进化信号，本身就具有原始唤醒度，因此，相比其它视觉刺激有更高的激活杏仁核的概率。即使是中性面孔表情本身也会通过可信度和吸引力来调节杏仁核的活动(Alexander & Engell, 2008)。而在对高特质焦虑被试的研究中也发现，高特质焦虑患者对恐惧面孔的注意回避和对中性面孔的敏感度增加，最终导致杏仁核对恐惧面孔的激活反应降低，但对中性面孔没有影响(Pedersen et al., 2017)，这进一步表明杏仁核对情绪刺激的反应依赖于注意力，尽管中性情绪效价刺激也可以在一定注意条件下诱发杏仁核的激活。在对经典 SM 患者的案例研究中发现，双侧杏仁核受损患者正确识别恐惧情绪的能力丧失或许是由于患者不能自发注视面部眼睛区域造成的(Adolphs et al., 2005)，因此杏仁核参与情绪识别的注意区域可能更多发生在眼部部位。

3.2. 杏仁核与注意网络

事实上，杏仁核的发育早于 PFC，这使杏仁核处在一个有利的位置，有助于吸引 PFC 及其与杏仁核的联系(直接通过自下而上的联系或间接通过调节注意机制)(Tottenham & Gabard-Durnam, 2017)，这与注意机制有密切相关。杏仁核作为调节警觉、定向、执行控制网络的关键结构，通过介导对情绪刺激的注意偏向以直接或间接的方式激活感知皮层，进而支持空间注意对情绪刺激的选择(李贺, 蔡厚德, 2013)。因此，唤醒度越高的刺激物越具有注意选择优势，最终导致更大程度的杏仁核激活，比如性刺激可以诱发杏仁核的显著激活；愤怒和恐惧虽然都属于高唤醒的情绪，但相比恐惧，愤怒导致的激活只是较小的(Posner et al., 2005)。

因此，杏仁核的重要作用可能不在于对情绪类型的识别，而是对具有生存意义的高唤醒潜在威胁刺激做出迅速反应。有关情绪识别的研究中已经发现，虽然结果并不完全一致，但基本上都发现杏仁核可以对几乎所有情绪都有激活反应，不过可以肯定的是负性情绪，特别是恐惧情绪刺激更容易激活杏仁核。这一点也能证明情绪的维度理论的缺陷，即使几种不同情绪刺激都没有引起可见反应，但某些刺激的“起始”唤醒度就远高于其他刺激。并且刺激的唤醒难易与刺激对于个体本身的意义有很大关系。

4. 杏仁核功能不对称性

左、右两侧杏仁核存在明显的半球特异性加工差异，在对压力和焦虑障碍患者的杏仁核静息状态功能连接研究中发现：在恐惧条件反射和随后的消退过程中，低到中等的焦虑水平健康参与者形成的左侧杏仁核的功能性神经连接在数天和数小时之后依然保留。这意味着左侧杏仁核在长期记忆保持中的作用可能比右杏仁核更持久(Martynova et al., 2020)。

不仅在记忆的持久保持中观察到杏仁核的不对称性，神经元习惯化以及被试的意识都可以观察到这种不对称性的影响(王翠艳, 刘昌, 2007)。杏仁核的功能侧化偏向左侧，与消极情绪高度相关(Baas et al., 2004)。但右侧杏仁核对恐惧面孔的反应更早，下降的速度也更快(Phillips et al., 2001)，因此可能更难检测。右侧杏仁核拥有一个自动检测情感刺激的系统(Morris et al., 1998)，对阈限下情绪面孔表现出更大的激活(Costafreda et al., 2008)，可以直接从皮层下视觉系统非常迅速地接收视觉信息，参与对刺激的检测和早期加工。而左侧杏仁核对有意识的、依赖于语言的加工更灵敏。由于语言传递情绪信息存在显著的左、右杏仁核偏侧性，由于右半球的激活概率降低，从而导致显著的相对左偏化，左侧杏仁核受损的患者在被口头传达威胁之后没有表现出惊吓反应增强，而对照组和右杏仁核受损患者都表现出了典型的惊吓反应(Phillips et al., 2001)。然而，在对以往研究的元分析中发现，效价与左、右侧大脑也存在交互作用，消极情绪更多激活左侧杏仁核，而积极情绪更多激活右侧大脑。结合这些发现，可以推测在不同实验范式下，通过已有的技术观察到的杏仁核对情绪面孔的激活结果的解读可能存在一些偏差。

左、右杏仁核在不同影响条件下的不一致反应使杏仁核在情绪中作用的研究变得更加复杂。Glascher

和 Adolphs (2003)以情绪加工理论为基础,提出两侧杏仁核在情绪加工过程的不同阶段起作用,任何唤醒刺激都能引起右侧杏仁核在整体水平的自动激活,左侧杏仁核则参与更专门化的、持续的情绪反应。而将这一理论以及相关的研究结果与杏仁核的双通路理论相比可以发现一些相似之处:右侧杏仁核主要参与的是双通路中的“低路”加工,在无意识水平下对威胁刺激更敏感,而左侧杏仁核更多参与的是“高路”加工,主要负责意识条件下的精细加工。

5. 总结

毋庸置疑,杏仁核在恐惧情绪反应中具有关键作用,但在其他情绪类型中也发现杏仁核的重要作用。并且,虽然在单独的研究或元分析中的确发现恐惧情绪比其他情绪刺激更大程度地诱发了杏仁核的激活,但不应该简单地归纳为杏仁核只对恐惧情绪具有效价特异性,而是需要对其作用进行更深入的研究。杏仁核可能对高唤醒刺激具有特异性激活。因此即便是中性刺激,也可能在操纵概率等实验条件的情况下,观察到杏仁核的激活反应。此外,大量研究已经证明杏仁核具有功能不对称性,这种差异必然会对实验的数据时空测量存在极大影响。

杏仁核在情绪识别中的具体作用一直以来都是研究者的关注重点,结果不一致可能存在多方面原因:

1) 实验过程中,被试、材料、范式的选用导致不一致的结果;此外,刺激呈现时间不同对情绪面孔的早期神经处理也有显著影响,即对于中性和情绪表情,内隐加工可能会有不同的影响:短时间(80 ms)的暴露条件下,三种类型的脸都激发了更大的脑岛激活,不过,中性脸的影响是单侧的,而情绪性的面孔则是双侧的。并且,研究发现中性的刺激在短时间内的眶额叶活动更大,而在长时间的情况下则没有,这表明在短时间情况下,任务对中性刺激的控制比情绪激动的控制要多。这意味着即使刺激暴露时间的微小变化也可能会改变情绪刺激的早期处理过程,并且这种影响在情绪刺激和通常用作基准的中性刺激之间可能并不一致。这对中性面孔构成中性基线的观点提出了挑战(Kouptsova et al., 2017)。

2) 性别、早期经历、基因等基线差异;比如,自尊对不同情绪强度的积极和消极刺激的大脑反应有很大的影响,与低自尊的人相比,高自尊的个体 P3 和 N2 波幅通常更容易受到高度(100%)和轻微(40%)的积极刺激影响,但对消极刺激的反应较少(Wang & Wu, 2019)。

3) 更重要的是,或许维度理论中的效价本身概念的局限性就使解释也具有一定的局限,而注意和唤醒度或许可以更好地帮助理解有关杏仁核与催产素参与情绪识别作用的结果。最后,虽然脑成像技术的发展为心理学研究提供了非常大的帮助,但没有任何技术是绝对完美的,已有的结论也可能存在误解,未来需要结合谨慎的实验设计,实验范式以及数据记录才能够尽量避免误差的产生。

致 谢

本课题受教育部人文社科项目资助(19YJAZH083 生态心理学视域下来华留学生跨文化适应的动态研究)。

参考文献

- 陈珊珊,蔡厚德(2015). 丘脑枕核参与情绪信息加工的多条通路. *心理科学进展*, 23(2), 234-240.
- 冯攀,冯廷勇(2013). 恐惧情绪加工的神经机制. *心理学探新*, 33(3), 209-214.
- 傅小兰(2014). *情绪心理学*. 上海:华东师范大学出版社.
- 胡登宇,刘芳芳,陈旭(2018). 杏仁核在恐惧识别与恐惧体验中特异性作用的分离. *中国临床心理学杂志*, 26(4), 688-693.
- 李贺,蔡厚德(2013). 情绪对注意功能网络的调制. *心理科学进展*, 21(1), 59-67.

- 刘丽(2021). 正念疗法改善不良情绪的研究进展. *心理月刊*, 16(14), 224-225.
- 苏彦捷(译)(2016). *生理心理学走进行为神经科学的世界*(第9版). 北京: 中国轻工业出版社. (R. Carlson, 2016)
- 王翠艳, 刘昌(2007). 杏仁核情绪功能偏侧化的成像研究述评. *心理科学进展*, 15(2), 313-318.
- 逸明(2016). 70%的疾病与情绪有关. *长寿*, (10), 22-23.
- Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P., & Damasio, A. R. (2005). A Mechanism for Impaired Fear Recognition after Amygdala Damage. *Nature*, 433, 65-68. <https://doi.org/10.1038/nature03086>
- Alexander, T., & Engell, A. D. (2008). The Role of the Amygdala in Implicit Evaluation of Emotionally Neutral Faces. *Social Cognitive Affective Neuroscience*, 3, 303-312. <https://doi.org/10.1093/scan/nsn033>
- Avecillas-Chasin, J. M., Justo, M., Levinson, S., Koek, R., Krahl, S. E., Chen, J. W., Bari, A. et al. (2020). Structural Correlates of Emotional Response to Electrical Stimulation of the Amygdala in Subjects with PTSD. *Brain Stimulation*, 13, 424-426. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2019.12.004>
- Baas, D., Aleman, A., & Kahn, R. S. (2004). Lateralization of Amygdala Activation: A Systematic Review of Functional Neuroimaging Studies. *Brain Research Reviews*, 45, 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2004.02.004>
- Balconi, M., & Cobelli, C. (2015). rTMS on Left Prefrontal Cortex Contributes to Memories for Positive Emotional Cues: A Comparison between Pictures and Words. *Neuroscience*, 287, 93-103. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.12.015>
- Bayet, L., Quinn, P. C., Laboissière, R., Caldara, R., Lee, K., & Pascalis, O. (2017). Fearful But Not Happy Expressions Boost Face Detection in Human Infants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, Article ID: 20171054. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1054>
- Breiter, H. C., Etcoff, N. L., Whalen, P. J., Kennedy, W. A., Rauch, S. L., Buckner, R. L., Rosen, B. R. et al. (1996). Response and Habituation of the Human Amygdala during Visual Processing of Facial Expression. *Neuron*, 17, 875-887. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80219-6](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80219-6)
- Costafreda, S. G., Brammer, M. J., David, A. S., & Fu, C. H. Y. (2008). Predictors of Amygdala Activation during the Processing of Emotional Stimuli: A Meta-Analysis of 385 PET and fMRI Studies. *Brain Research Reviews*, 58, 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.10.012>
- Ekman, P. (1999). Basic Emotions. In T. Dalgleish, & M. J. Power (Eds.), *Handbook of Cognition Emotion* (pp. 45-60). John Wiley and Son Ltd. <https://doi.org/10.1002/0470013494.ch3>
- Gerbella, M., Caruana, F., & Rizzolatti, G. (2017). Pathways for Smiling, Disgust and Fear Recognition in Blindsight Patients. *Neuropsychologia*, 128, 6-13. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.08.028>
- Glascher, J., & Adolphs, R. (2003). Processing of the Arousal of Subliminal and Supraliminal Emotional Stimuli by the Human Amygdala. *The Journal of Neuroscience*, 23, 10274-10282. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-32-10274.2003>
- Juruena, M. F., Giampietro, V. P., Smith, S. D., Surguladze, S. A., Dalton, J. A., Benson, P. J., Fu, C. H. Y. et al. (2009). Amygdala Activation to Masked Happy Facial Expressions. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 16, 383-387. <https://doi.org/10.1017/S1355617709991172>
- Kensinger, E. A., & Schacter, D. L. (2006). Processing Emotional Pictures and Words: Effects of Valence and Arousal. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 6, 110-126. <https://doi.org/10.3758/CABN.6.2.110>
- Kosaka, H., Omori, M., Murata, T., Iidaka, T., Yamada, H., Okada, T., Wada, Y. et al. (2002). Differential Amygdala Response during Facial Recognition in Patients with Schizophrenia: An fMRI Study. *Schizophrenia Research*, 57, 87. [https://doi.org/10.1016/S0920-9964\(01\)00324-3](https://doi.org/10.1016/S0920-9964(01)00324-3)
- Kouptsova, J. E., Leung, R. C., & Taylor, M. J. (2017). Stimulus Exposure Duration Alters Implicit Processing of Neutral and Emotional Faces. *Neuroscience*, 341, 154-159. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.030>
- LeDoux, J. (2003). The Emotional Brain, Fear, and the Amygdala. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 23, 727-738. <https://doi.org/10.1023/A:1025048802629>
- LeDoux, J. E. (2014). Coming to Terms with Fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 2871-2878. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400335111>
- Martynova, O., Teterewa, A., Balaev, V., Portnova, G., Ushakov, V., & Ivanitsky, A. (2020). Longitudinal Changes of Resting-State Functional Connectivity of Amygdala Following Fear Learning and Extinction. *International Journal of Psychophysiology*, 149, 15-24. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.01.002>
- Méndez-Bértolo, C., Moratti, S., Toledano, R., Lopez-Sosa, F., Martínez-Alvarez, R., Mah, Y. H., Strange, B. A. et al. (2016). A Fast Pathway for Fear in Human Amygdala. *Nature Neuroscience*, 19, 1041-1049. <https://doi.org/10.1038/nn.4324>
- Morris, J. S., Ohman, A., & Dolan, R. J. (1998). Conscious and Unconscious Emotional Learning in the Human Amygdala. *Nature*, 393, 467-470. <https://doi.org/10.1038/30976>
- Ono, T., & Nishijo, H. (1992). Neurophysiological Basis of the Klüver-Bucy Syndrome: Responses of Monkey Amygdaloid

- Neurons to Biologically Significant Objects. In J. Aggleton (Ed.), *The Amygdala: Neurobiological Aspects of Emotion, Memory, and Mental Dysfunction* (pp. 167-190). John Wiley & Sons.
- Pedersen, W. S., Muftuler, L. T., & Larson, C. L. (2017). Disentangling the Effects of Novelty, Valence and Trait Anxiety in the Bed Nucleus of the Stria Terminalis, Amygdala and Hippocampus with High Resolution 7T fMRI. *NeuroImage*, *156*, 293-301. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.05.009>
- Phillips, M. L., Medford, N., Young, A. W., Williams, L., Williams, S. C. R., Bullmore, E. T., Brammer, M. J. et al. (2001). Time Courses of Left and Right Amygdalar Responses to Fearful Facial Expressions. *Human Brain Mapping*, *12*, 193-202. [https://doi.org/10.1002/1097-0193\(200104\)12:4<193::AID-HBM1015>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/1097-0193(200104)12:4<193::AID-HBM1015>3.0.CO;2-A)
- Posner, J., Russell, J. A., & Peterson, B. S. (2005). The Circumplex Model of Affect: An Integrative Approach to Affective Neuroscience, Cognitive Development, and Psychopathology. *Development Psychopathology*, *17*, 715-734. <https://doi.org/10.1017/S0954579405050340>
- Russell, J. A. (2003). Psychological Construction of Emotion. *Psychological Review*, *110*, 145-172. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.110.1.145>
- Sabatinielli, D., & Frank, D. W. (2019). Assessing the Primacy of Human Amygdala-Inferotemporal Emotional Scene Discrimination with Rapid Whole-Brain fMRI. *Neuroscience*, *406*, 212-224. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.03.001>
- Schneider, F., Grodd, W., Weiss, U., Klose, U., Mayer, K. R., Nagele, T., & Gur, R. C. (1997). Functional MRI Reveals Left Amygdala Activation during Emotion. *Psychiatry Research: Neuroimaging Section*, *76*, 75-82. [https://doi.org/10.1016/S0925-4927\(97\)00063-2](https://doi.org/10.1016/S0925-4927(97)00063-2)
- Small, D. M., Gregory, M. D., Mak, Y. E., Gitelman, D., Mesulam, M. M., & Parrish, T. (2003). Dissociation of Neural Representation of Intensity and Affective Valuation in Human Gustation. *Neuron*, *39*, 701-711. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(03\)00467-7](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00467-7)
- Susan, S. et al. (2020). Know Safety, No Fear. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *108*, 218-310. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.11.006>
- Tippett, D. C., Godin, B. R., Oishi, K., Oishi, K., Davis, C., Gomez, Y., Hillis, A. E. et al. (2018). Impaired Recognition of Emotional Faces after Stroke Involving Right Amygdala or Insula. *Seminars in Speech and Language*, *39*, 87-100. <https://doi.org/10.1055/s-0037-1608859>
- Tottenham, N., & Gabard-Durnam, L. J. (2017). The Developing Amygdala: A Student of the World and a Teacher of the Cortex. *Current Opinion in Psychology*, *17*, 55-60. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.06.012>
- 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*, 1224-1225. <https://doi.org/10.1038/nn.2380>
- Wang, J. F., & Wu, Y. (2019). Self-Esteem Modulates the ERP Processing of Emotional Intensity in Happy and Angry Faces. *PLoS ONE*, *14*, e0217844. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217844>