

Neural Processing Mechanism of Potential Threat

Ji Li, Meng Zhang, Qinghua He*, Yijun Liu

Faculty of Psychology, Southwest University, Chongqing
Email: lijipsy@hotmail.com, *heqinghua@swu.edu.cn

Received: Jan. 1st, 2016; accepted: Jan. 17th, 2016; published: Jan. 20th, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

The processing of potential threat is important to human survival. To illustrate such a process helps preventing dangerous events effectively. The neural processing mechanism of potential threat includes potential threat detection and appraisal. Potential threat detection relates to two neural channels: the subcortical channel and the cortical channel, in which the amygdala served as the corehub. Potential threat appraisal involves the activation of the medial prefrontal cortex, anterior cingulate cortex and some other neural structures. To correctly cope with dangerous situations, potential threat processing needs not only a superposition of such two processes, but including the cooperation with other brain regions. However, these mechanisms still need further research to clarify.

Keywords

Potential Threat, Amygdala, Medial Prefrontal Cortex, Anterior Cingulate Cortex, Neural Mechanism

潜在威胁信息加工的神经机制

李 济, 张 猛, 何清华*, 刘一军

西南大学心理学部, 重庆
Email: lijipsy@hotmail.com, *heqinghua@swu.edu.cn

收稿日期: 2016年1月1日; 录用日期: 2016年1月17日; 发布日期: 2016年1月20日

*通讯作者。

摘要

潜在威胁加工对人类的生存具有重要的意义。明晰潜在威胁加工过程是有效应对危险事件的前提。潜在威胁加工主要涉及以杏仁核为主要节点的检测过程，包括皮层下的快速通道和皮层通道的精细加工；以及内侧前额叶皮层、前扣带皮层等结构对潜在威胁性信息的评估过程。潜在威胁加工不单只是两个过程的叠加，还需要其他脑区的共同协作来正确应对潜在威胁情景。这些协作整合过程仍需要进一步的研究来阐明。

关键词

潜在威胁，杏仁核，内侧前额叶皮层，前扣带皮层，神经机制

1. 引言

人的大脑时刻接受着不同感觉信息的涌入，由于感觉系统加工资源的限制，大脑只能选择性一部分刺激信息进行完全的加工。在这一过程中，额顶注意网络(frontoparietal attention network)通常会自上而下的对刺激进行过滤，从而进行自上而下的调节(Brosch & Wieser, 2011)。然而威胁性刺激则具有优先加工的特性(Reeck, LaBar, & Egner, 2012)。

长久以来，行为学家从大量动物防御反应的观察中发现，哺乳动物(mammals)进化出了不同的适应性反应来分别应对即时威胁(immediate threat)和潜在威胁(potential threat) (Blanchard, Griebel, Pobbe, & Blanchard, 2011; Woody & Szechtman, 2011)。针对这两种威胁，McNaughton 和 Corr (2004)认为，即时威胁是近身的、时间上非常接近的，而潜在威胁在时间和空间上都显得更久远。即时威胁被确定存在于当前的环境中，潜在威胁只是被怀疑存在于当前环境，或者危险并未发生(Fiddick, 2011)。例如，从动物的角度讲，怀疑几百米外可能有捕食者是一种潜在威胁，被捕食者猛追的过程则是一种即时威胁。

为了能迅速做出威胁评估并采取应对方式以提高生存机率，对潜在威胁相关信息进行快速准确的自动化加工对于人类既有重要的进化意义(Boyer & Bergstrom, 2011)。潜在威胁加工过程通常指向以杏仁核为节点的条件性恐惧作用(Öhman & Mineka, 2001)，另外海马、终纹床核及前额叶皮层等脑区也参与其中(Larson, Aronoff, Sarinopoulos, & Zhu, 2008; Morris, Öhman, & Dolan, 1999; Pantazatos, Talati, Pavlidis, & Hirsch, 2012a, 2012b)。早期的研究发现，杏仁核能够检测潜在威胁性刺激并反馈给皮层系统从而促进该类刺激的加工(Dalgleish, 2004; J. LeDoux, 2003)。前扣带皮层在疼痛感知中对疼痛感的评估也表明了其在潜在威胁评价中的作用(Nielsen, Balslev, & Hansen, 2005; Peyron, Laurent, & Garcia-Larrea, 2000)。大脑对潜在威胁加工过程主要涉及潜在威胁检测、潜在威胁评价两个过程，然而上述脑区在潜在威胁加工过程中的具体分工不十分明了。潜在威胁相关信息的有效加工对个体或种群提高生存能力非常重要。因此明晰加工过程的神经机制也具有重要意义，对我们采用医疗或训练手段来探索各种有效威胁应对机制有重大帮助。

2. 潜在威胁检测的神经机制

近年关于潜在威胁性刺激检测的研究认为杏仁核的早期加工皮层下结构的刺激输入，而后期受注意调节的加工则接收皮层的刺激输入。当面对潜在威胁情景时，大脑通过两条通路的协同工作完成检测过程。

2.1. 潜在威胁检测的皮层通路

人类大脑皮层能对各种刺激进行精细加工，皮层结构对潜在威胁性信息的检测则是潜在威胁加工的重要过程之一(Pantazatos et al., 2012a, 2012b)。事件相关电位(event-related potential, ERP)的研究表明 C1 成分是初级视觉皮层(primary visual cortex)活动重要指标，刺激呈现时，注意偏向即表现为 C1 成分的波动(Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2009)。Eldar 等人(2010)在研究焦虑障碍(anxiety disorder)患者对潜在威胁性刺激的注意偏向时发现患者 C1 成分在潜在威胁面孔呈现时的波幅显著增大。

Jensen 等人(2007)关于神经震荡的研究指出 γ 波段(40~100 Hz)的同步化和去同步化在注意的认知加工中有重要作用。Rotermund 等人(2009)发现非灵长类动物视觉皮层中 γ 波的能量变化和反应效果之间存在正相关，表现为皮层神经活动能够让个体更容易知觉到刺激的变化。Luo 等人(2007)采用较高时间和空间分辨率的 MEG 研究 γ 波活动与潜在威胁刺激加工之间关系，研究指出，在潜在威胁刺激呈现后的 250 ms 内视觉皮层和杏仁核的 γ 波的变化与意识的参与无关，阈上和阈下的潜在威胁刺激都能导致 γ 波活动增强。

Han (2008)和 Qin (2009a, 2009b)等人对大脑与社会潜在威胁、个人潜在威胁进行了一系列的研究，结果表明对潜在威胁信息的加工涉及前额叶皮层、顶上小叶、颞中回及小脑等皮层结构。Larson 等人(2008)采用具有潜在威胁特征简单几何图形探究潜在威胁性信息检测的神经回路，结果发现该类图形的识别过程显著激活了梭状回、颞上回等皮层结构。

这些研究结果都表明了皮层结构在潜在威胁检测过程中重要作用。但进一步有关脑损伤的研究发现，初级视觉皮层受损的盲视病人仍然能够对恐惧面孔做出迅速反应，这表明潜在威胁检测可能拥有另一条皮层下结构通路。

2.2. 潜在威胁检测的皮层下回路

Morris 等人(1999)认为杏仁核加工视觉信息的直接通路可能在潜在威胁检测的过程中有重要作用。恐惧和焦虑相关的神经生理学研究共同表明了杏仁核在威胁识别中的核心节点作用(LeDoux, 2000)。

Etkin 等人(2004)在特质焦虑和阈上阈下威胁面孔识别的关系研究中发现，杏仁核的基底外侧部分(basolateral)主要识别阈下的威胁面孔，并且和特质焦虑等人格特质相关联；相对应的，背侧部分(dorsal)则主要识别阈上威胁面孔，与人格特质不相关。这些结果表明了杏仁核在识别或检测潜在威胁中的重要作用。

杏仁核一方面接受感觉皮层信息的输入，另一方面接受丘脑、脑干等皮下结构的直接投射(Morris et al., 1999)。对视觉皮层受损病人的研究发现皮层下结构存在一条从脑干经丘脑和枕核到杏仁核的视觉信息加工快速通路(Weiskrantz, Warrington, Sanders, & Marshall, 1974)。

脑干等组成的网状结构不仅具有保持机体唤醒状态的重要作用，还具有快速定向潜在威胁刺激的作用(Liddell et al., 2005; Williams, 2006)。有关丘脑和枕核的脑损伤研究也为皮层下快速通路在潜在威胁加工过程中的重要作用提供了支撑作用。Maior 等人(2011)发现被神经毒素阻断上丘 - 杏仁核通路的卷尾猴对潜在威胁刺激并无恐惧反应，这表明了上丘脑在潜在威胁感知的重要作用。Arend 等人(2008)在对枕核损伤的病人的研究中，发现枕核损伤的病人空间注意、时间注意都出现明显的缺损，这表明了枕核在时间空间注意调节中的关键作用。此外，Liddell 等人(2005)发现“上丘 - 枕核 - 杏仁核”这一皮层下的警觉系统在潜在威胁性信息检测中发挥重要作用，Tamietto 和 de Gelder (2010)的研究验证了上述通路的作用中。

Cecere 等人(2014)在左外侧膝状体终纹(geniculo-striate)受损病人的 ERP 研究中发现，观看高兴面孔引发的 N170 波振幅在盲视视野同时伴随恐惧面孔时会选择性的增大。这表明，当膝状体 - 终纹回路受损时，皮层下的快速威胁信号加工会加强面孔的编码过程。

这些研究表明以杏仁核为节点的皮层下直接通路是对潜在威胁信息无意识状态下进行快速识别的重要回路。

2.3. 皮层及皮层下通路协同作用

皮层下回路对不确定信息的加工由于快速的原因通常是一种粗略加工；而对潜在威胁刺激的精准检测必须依赖皮层结构。两者的协同合作才是有效和精确加工的保证。

Pantazatos 等人(2012a)研究了潜在威胁刺激加工的脑功能连接, 结果发现, 在非注意情景下面对阈下威胁面孔时, 颞上沟、顶枕区及小脑间的功能连接在阈下威胁识别过程中非常重要; 同时, 右侧杏仁核与右侧楔前叶(precuneus)的功能联结显著增强, 而双侧杏仁核之间的功能联结则减弱。这些阈上威胁加工所涉及到的脑区在非注意情景下仍然参与威胁识别过程, 这说明了皮层通路比皮层下通路参与更多的加工过程, 对潜在威胁的识别检测作用更加重要。Pantazato 等人认为右侧杏仁核对阈下刺激的检测有重要作用; 角回同海马之间功能连接在加工阈上威胁面孔重要作用; 而丘脑与阈上阈下的潜在威胁刺激检测都有关。

Achaibou 等人(2015)在探究大脑皮层对面孔威胁性变化时发现, 腹内侧前额叶皮层和梭状回(fusiform)能识别面孔的微小变化, 杏仁核则仅能识别中性面孔到恐惧面孔的变化。正是前者的自上而下注意调节和后者自下而上的注意捕获共同作用才使得我们完成面孔变化识别任务。

皮层和皮层下结构在潜在威胁刺激检测中的作用既有联系又有区别: 联系在于两者的协同作用保证信息的有效加工。区别在于不同脑区之间功能联结的紧密程度的变化, 因此, 参与阈上潜在威胁和阈下潜在威胁加工的大脑结构回路是不同的; 而不同大脑结构回路传递了何种信息、传递的信息量、信息传递的方向性及不同刺激特征如何影响不同通路的参与都需要进一步研究。

3. 潜在威胁评价的神经机制

3.1. 条件性恐惧作用的神经机制

条件性恐惧作用通常被认为是潜在威胁评价的基础(Etkin, Egner, & Kalisch, 2011)。条件性恐惧作用指的是当中性刺激通常与非条件恐惧刺激(UCS)配对呈现, 中性刺激重复地或者猛烈的伴随非条件刺激时, 该中性刺激就会引发与非条件刺激相同的恐惧反应(LeDoux, 2003)。

前扣带皮层在时间维度上的远程条件恐惧记忆中起到了重要作用。Farr 等人(2000)通过足电刺激训练小鼠完成 T 迷宫实验; 训练后的 3 分钟内, 分别对小鼠的前扣带皮层(ACC)注射类胆固醇的(cholinergic)、GABA 神经能的(GABAergic)、血清素(serotonergic)及核分化抗原受体(MNDA-receptor)激动剂和拮抗剂。注射完成后训练持续一周。研究结果发现, 类胆固醇激动剂和核分化抗原受体激动剂增强了小鼠在迷宫实验中的表现, 而对应的拮抗剂则降低了行为表现。另外, 同 GABA (Kalueff & Nutt, 2007)和五羟色胺(serotonin)在焦虑中的作用一样, GABAergic 和血清素的激动剂降低小鼠的行为表现, 对应的拮抗剂则增强行为表现。

Frankland 等人(2004)关于小鼠基因表达的研究中重复验证了前扣带皮层在条件性恐惧作用中的必要性。首先实验者在训练室中对小鼠进行无信号足电击。接下来的 1 天或 36 天后, 分别对小鼠的 zif268 和 -fos 基因进行测定, 并与神经活动进行联合分析。结果发现, 同 1 天后的测定相比, 36 天接受连续电刺激的小鼠前扣带皮层、内侧前额叶皮层及颞叶等脑区基因表达量显著增加, 海马的基因表达量有显著降低。在进一步的实验中, Frankland 等人将分别对前扣带皮层和内侧前额叶注射利多卡因(局部麻醉剂)的小鼠分为四组, 分别训练 1、3、18 及 36 天。注射后训练 1 天组和注射后训练 3 天组的小鼠, 利多卡因并没有对小鼠行为表现造成影响。而在注射后训练 18 天组及注射后训练 36 天组中, 前扣带皮层利多卡

因的灌注显著降低了小鼠的防御行为表现，前额叶皮层利多卡因对小鼠的防御行为并无影响。

3.2. 社会风险评价的神经机制

近年有关社会性的潜在威胁刺激阐明了前额叶皮层在潜在威胁评价过程中的重要作用。

Vorhold 等人(2007)在研究健康个体风险性材料评价的神经机制时，向被试呈现一组既包含由名词或短语组成的风险材料及非风险材料，实验组被试需要对材料的风险性进行 4 点量表的评价，控制组被试则计算特定字母 E 出现的次数。实验结果发现，实验组被试相对控制组被试对潜在威胁项目的评分引起了内侧前额叶皮层(mPFC)、前扣带皮层、左侧额下回、右侧小脑等区域的显著激活。

秦军港等人(Qin & Han, 2009a)研究了风险性和安全的环境性事件以及风险和安全的个人事件对大脑的影响。研究发现，与评价安全性的环境事件相比，被试对有风险的事件进行评判激活了其左侧后扣带回(PCC, BA31/5/7)和左侧腹侧前扣带皮层(vACC, BA 10/32)。除了小脑区域，Vorhold 等人的发现得到了进一步验证。另外，秦军港等人(Qin & Han, 2009b)在有风险和安全的社会性风险项目评价研究中，被试在评价有风险的材料时激活了左侧内侧前额叶皮层和前扣带皮层(BA 9/10/32)、左侧后扣带皮层(BA 31/23)、左侧颞中回(BA 21)和左侧角回(BA 39)等区域。

上述研究中，当健康被试被明显的要求评价不同性质不同类型事件的风险时，前扣带皮层及内侧前额叶皮层始终表现出更高强度的激活状态，这为前额叶皮层在潜在威胁评价中的重要作用提供了强有力的证据。

3.3. 潜在威胁加工的神经机制

潜在威胁加工过程主要涉及到潜在威胁性信息的检测和评估过程。通过这两个过程再完成进一步的行为反应。

潜在威胁性信息的检测过程涉及皮下皮上两条通路，一方面杏仁核直接接受丘脑、脑干等皮层下结构的信息快速投射；另一方面杏仁核也接受大脑皮层的信息输入，对潜在威胁性信息进行进一步的加工。潜在威胁性信息的评估过程主要涉及到内侧前额叶皮层、前扣带皮层等结构。然而潜在威胁加工过程不是简单的由检测及评估两个过程构成，面对潜在威胁，大脑还会调动相关的知识经验参与评估过程，同时，个体所处的环境也会对潜在威胁加工过程造成影响(McNaughton & Corr, 2004; Woody & Szechtman, 2011)。潜在威胁加工的过程是大脑各个脑区协同工作的结果。

4. 总结与展望

杏仁核接受不同通路的信息对潜在威胁进行检测，同时高级认知评估对潜在威胁进行评估以此完成潜在威胁信息的加工。由于杏仁核接受不同感觉通道的刺激输入，并在有无意识参与的情况表现出不同的加工特点，因此杏仁核在加工潜在威胁刺激面临速度与准确率的权衡问题。另外，大脑整体究竟如何处理各个脑区之间信息的流向也仍未得到解决。进一步研究可以从以下几个方面深入探讨潜在威胁加工过程的脑机制。

首先，杏仁核接受不同感觉通道(视觉、听觉、触觉、嗅觉、味觉等)信息的输入，不同感觉通道加工过程是否拥有同样的加工机制？彼此之间的协同整合过程究竟如何进行？对不同感觉通道的整合研究有助于形成完整的潜在威胁检测网络，这可以为明晰潜在威胁加工过程提供基础。

其次，杏仁核接受皮层和皮层下两条通路信息的输入，大脑如何分配资源以决定面临不同威胁时主要采用何种方式优先加工？在不同通路之间的时间如何分配？这些过程在信息进入高级皮层精细加工之前如何整合？因此，有必要进一步研究潜在威胁信息在这一整合过程中的流向。

再次,潜在威胁加工过程主要涉及杏仁核、内侧前额叶皮层、前扣带皮层等核心区域,然而这些脑区相互之间信息的有效流向确不明确。另外,这些核心加工区域同其他如视听皮层、初级运动皮层等相关脑区又是如何协同合作以完成整个加工过程。后续研究应以脑区间的功能连接、有效连接(effective connectivity)为基础,探讨潜在威胁加工的脑网络。

最后,进一步研究可以从比较心理学的角度阐明潜在威胁加工的神经机制的进化过程。潜在威胁加工的过程如何由最初的趋利避害、负性偏向进化为一个完整的加工机制?这一加工过程同动物潜在威胁预警机制有何异同?这些问题的解决有助于我们进一步探索完善的时间维度上的神经机制发展历程,预测潜在威胁机制的发展可能性。

潜在威胁加工的重要性对物种的生存发展不言而喻。对该领域的深入研究无疑会对我们提高生存力提供支撑作用。然而目前的研究仍然使我们停留在比较浅显的理论层面上。将来的研究应从实践的角度出发,将潜在威胁加工过程放在真实情景中以更好的明晰这一加工机制。另外,研究工具的不断发展和将有助于探索研究的进步。

参考文献 (References)

- Achaibou, A., Loth, E., & Bishop, S. J. (2015). Distinct Frontal and Amygdala Correlates of Change Detection for Facial Identity and Expression. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*. First Published Online August 4, 2015. <http://dx.doi.org/10.1093/scan/nsv104>
- Arend, I., Rafal, R., & Ward, R. (2008). Spatial and Temporal Deficits Are Regionally Dissociable in Patients with Pulvinar Lesions. *Brain*, 131, 2140-2152. <http://dx.doi.org/10.1093/brain/awn135>
- Blanchard, D. C., Griebel, G., Pobbe, R., & Blanchard, R. J. (2011). Risk Assessment as an Evolved Threat Detection and Analysis Process. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35, 991-998. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.10.016>
- Boyer, P., & Bergstrom, B. (2011). Threat-Detection in Child Development: An Evolutionary Perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35, 1034-1041. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.08.010>
- 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, 14451-14452. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-11.2011>
- Cecere, R., Bertini, C., Maier, M. E., & Ladavas, E. (2014). Unseen Fearful Faces Influence Face Encoding: Evidence from ERPs in Hemianopic Patients. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26, 2564-2577. http://dx.doi.org/10.1162/jocn_a_00671
- Dalgleish, T. (2004). The Emotional Brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 582-589. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn1432>
- Eldar, S., Yankelevitch, R., Lamy, D., & Bar-Haim, Y. (2010). Enhanced Neural Reactivity and Selective Attention to Threat in Anxiety. *Biological Psychology*, 85, 252-257. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsycho.2010.07.010>
- Etkin, A., Egner, T., & Kalisch, R. (2011). Emotional Processing in Anterior Cingulate and Medial Prefrontal Cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 15, 85-93. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2010.11.004>
- Etkin, A., Klemenhagen, K. C., Dudman, J. T., Rogan, M. T., Hen, R., Kandel, E. R., & Hirsch, J. (2004). Individual Differences in Trait Anxiety Predict The Response of the Basolateral Amygdala to Unconsciously Processed Fearful Faces. *Neuron*, 44, 1043-1055. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2004.12.006>
- Farr, S., Uezu, K., Creonte, T., Flood, J., & Morley, J. (2000). Modulation of Memory Processing in the Cingulate Cortex of Mice. *Pharmacology, Biochemistry, and Behavior*, 65, 363-368. [http://dx.doi.org/10.1016/S0091-3057\(99\)00226-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0091-3057(99)00226-9)
- Fiddick, L. (2011). There Is More Than the Amygdala: Potential Threat Assessment in the Cingulate Cortex. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35, 1007-1018. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.09.014>
- Frankland, P., Bontempi, B., Talton, L., Kaczmarek, L., & Silva, A. (2004). The Involvement of the Anterior Cingulate Cortex in Remote Contextual Fear Memory. *Science*, 304, 881-883. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1094804>
- Han, S., Gao, X., Humphreys, G. W., & Ge, J. (2008). Neural Processing of Threat Cues in Social Environments. *Human Brain Mapping*, 29, 945-957. <http://dx.doi.org/10.1002/hbm.20439>
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human Gamma-Frequency Oscillations Associated with Attention and Memory. *Trends in Neurosciences*, 30, 317-324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tins.2007.05.001>
- Kalueff, A. V., & Nutt, D. J. (2007). Role of GABA in Anxiety and Depression. *Depress Anxiety*, 24, 495-517. <http://dx.doi.org/10.1002/da.20262>

- Larson, C. L., Aronoff, J., Sarinopoulos, I. C., & Zhu, D. C. (2008). Recognizing Threat: A Simple Geometric Shape. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 1523-1535. <http://dx.doi.org/10.1162/jocn.2009.21111>
- LeDoux, J. (2003). The Emotional Brain, Fear, and the Amygdala. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 23, 727-738. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1025048802629>
- LeDoux, J. E. (2000). Emotion Circuits in the Brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155-184. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.155>
- Liddell, B. J., Brown, K. J., Kemp, A. H., Barton, M. J., Das, P., Peduto, A. *et al.* (2005). A Direct Brainstem-Amygdala-Cortical "Alarm" System for Subliminal Signals of Fear. *Neuroimage*, 24, 235-243. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.08.016>
- 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, 839-847. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.09.023>
- Maior, R. S., Hori, E., Barros, M., Teixeira, D. S., Tavares, M. C., Ono, T. *et al.* (2011). Superior Colliculus Lesions Impair Threat Responsiveness in Infant Capuchin Monkeys. *Neuroscience Letters*, 504, 257-260. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2011.09.042>
- McNaughton, N., & Corr, P. J. (2004). A Two-Dimensional Neuropsychology of Defense: Fear/Anxiety and Defensive Distance. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 28, 285-305. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.03.005>
- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1999). A Subcortical Pathway to the Right Amygdala Mediating "Unseen" Fear. *Neurobiology*, 96, 1680-1685. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.96.4.1680>
- Nielsen, F. A., Balslev, D., & Hansen, L. K. (2005). Mining the Posterior Cingulate: Segregation between Memory and Pain Components. *Neuroimage*, 27, 520-532. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.034>
- Öhman, A., & Mineka, S. (2001). Fears, Phobias, and Preparedness: Toward an Evolved Module of Fear and Fear Learning. *Psychological Review*, 108, 483-522. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.108.3.483>
- Pantazatos, S. P., Talati, A., Pavlidis, P., & Hirsch, J. (2012a). Cortical Functional Connectivity Decodes Subconscious, Task-Irrelevant Threat-Related Emotion Processing. *Neuroimage*, 61, 1355-1363. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.03.051>
- 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, e1002441. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002441>
- Peyron, R., Laurent, B., & Garcia-Larrea, L. (2000). Functional Imaging of Brain Responses to Pain. A Review and Meta-Analysis. *Clinical Neurophysiology*, 30, 263-288. [http://dx.doi.org/10.1016/S0987-7053\(00\)00227-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0987-7053(00)00227-6)
- Qin, J., & Han, S. (2009a). Neurocognitive Mechanisms Underlying Identification of Environmental Risks. *Neuropsychologia*, 47, 397-405. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.09.010>
- Qin, J., & Han, S. (2009b). Parsing Neural Mechanisms of Social and Physical Risk Identifications. *Human Brain Mapping*, 30, 1338-1351. <http://dx.doi.org/10.1002/hbm.20604>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1002/hbm.20636>
- Reeck, C., LaBar, K. S., & Egner, T. (2012). Neural Mechanisms Mediating Contingent Capture of Attention by Affective Stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24, 1113-1126. http://dx.doi.org/10.1162/jocn_a_00211
- 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, 10120-10130. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5508-08.2009>
- Tamietto, M., & de Gelder, B. (2010). Neural Bases of the Non-Conscious Perception of Emotional Signals. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 697-709. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn2889>
- Vorhold, V., Giessing, C., Wiedemann, P. M., Schutz, H., Gauggel, S., & Fink, G. R. (2007). The Neural Basis of Risk Ratings: Evidence from a Functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI) Study. *Neuropsychologia*, 45, 3242-3250. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.06.023>
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual Capacity in the Hemianopic Field Following a Restricted Occipital Ablation. *Brain*, 97, 709-728. <http://dx.doi.org/10.1093/brain/97.1.709>
- Williams, L. M. (2006). An Integrative Neuroscience Model of "Significance" Processing. *Journal of Integrative Neuroscience*, 5, 1-47. <http://dx.doi.org/10.1142/S0219635206001082>
- Woody, E. Z., & Szechtman, H. (2011). Adaptation to Potential Threat: The Evolution, Neurobiology, and Psychopathology of the Security Motivation System. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35, 1019-1033. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.08.003>