*Tsukuba Psychological Research*
2011, 41, 69-82



# 不快情動体験過程に関する神経心理学的研究の動向

筑波大学大学院人間総合科学研究科　大久保智紗

筑波大学大学院人間総合科学研究科・心理学系　小川　俊樹

A Review of Neuropsychological Studies Concerning the Process of Negative Emotional Experience

Chisa Okubo and Toshiki Ogawa (*Institute of Psychology, Graduate School of Comprehensive Human Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572, Japan*)

To reveal the process of negative emotional experience, first we focus LeDoux's dual pathway model, and secondly, we propose a neural circuit model that improves on the LeDoux's model by drawing on the accumulated findings of neuropsychology. We review research on negative emotion, reframing it from the model. This review highlights the lack of studies on rising and experiencing emotions, even though a number of studies have been conducted to date on the functions of social cognition. In order to examine the processes of rising and experiencing negative emotions, we argue that it is effective to study them from a psychological perspective. Accordingly, we reframe psychological research on negative emotion from the neural circuit model, and propose some tasks for the future. It is hoped that future research on the experience of negative emotions will be conducted from a psychological perspective that considers a number of factors, such emotional response, attention, memory, and working memory.

**Key words:** negative emotion, amygdala, neural circuit, automatic process, integration of emotional information

## はじめに

こころの動きについて考えてみると，感情は，人間の活動の多くに伴っている。感情の中でも，「比較的対象，原因が明確である一時的な強い感情」（木村，2006）は情動と定義されることが多い。本論文では，状況や条件に応じて生起し，体験される情動に焦点をあてているため，以下，情動という言葉を用いることとする。また，情動を，種の保存ならびに個体の生存やそれに関わる欲求が，脅かされるあるいは充たされない，または，充たされそうであるあるいは充たされたという評価によって生じる，自律神経系・内分泌反応，行動表出，主観的体験を含むものと考える（佐藤，2004）。

情動は，上述のように種の保存ならびに個体の生存に関わるものであることから，人間の適応的な行動の選択に関わるシステムと言われている。つまり，適応が脅かされそうな場合には負の情動が，促進されるような場合には正の情動が生起し体験されることが大切となり，何らかのシステム不全が生じることで適応が損なわれてしまうと言える。ゆえに，情動が生起し体験される過程について，システム不全を含めて明らかにすることが重要であると考えられる。特に，負の情動をもたらす対象に対してはより敏感に反応がなされるのではないかと言われており（Taylor, 1991），不快情動の重要性を窺わせる。よって，不快情動の生起・体験過程に焦点をあて，それに関わるこれまでの研究を概観し，その問題点とこれからの課題を検討した上で，展望を述べる。

## 不快情動体験過程に関する研究の動向

### 不快情動生起過程の二経路モデル

情動の生起・体験過程に関する理論の歴史は古く，デカルトの情念論まで遡ることができるが，現在では，情動の生起において，扁桃体が重要な役割を果たしていること，情動を引き起こす刺激を認知することが必ずしも必要ではないことに見解の一致をみている（堀，1991）。この立場から，LeDoux（1996）は，情動が，視床から扁桃体に直接投射する下位経路と，視床から皮質を経由して扁桃体に投射する上位経路という二つの経路によって生起することを想定し，図式化している（Fig. 1）。視床から扁桃体に直接投射する下位経路（以下，皮質下経路）は，感覚皮質による刺激の処理を介していないため，刺激が何であるかを同定することはできないが，扁桃体による刺激の情動的意味を素早く評価し，それに応じた自律神経系などの反応を引き起こし，次に取るべき行動の準備態勢を整えるという情動反応を生起する。そして，視床から皮質を経由して扁桃体に投射する上位経路（以下，皮質経路）は，皮質下経路よりも時間は要するものの，皮質において刺激が認知され，その情動的意味が評価されることで，すでに起動されている情動反応について，準備された行動を実行するか，あるいは実行しないで別の行動を選択するよう調整する。これら二つの経路による情動生起過程をLeDouxの“二経路モデル”と呼ぶこととし，これまでの不快情動の生起過程に関する研究を，この二経路モデルの枠組みで概観する。

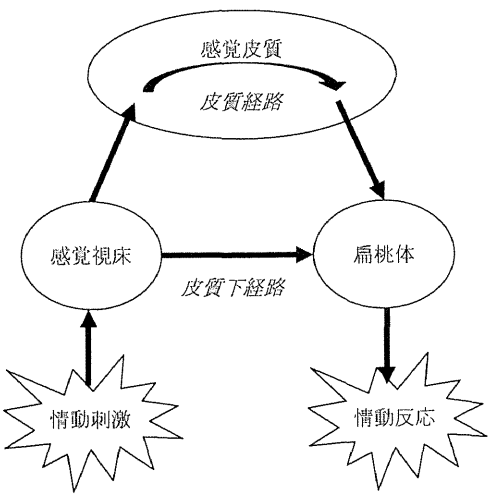


Fig. 1　LeDoux（1996）の二経路モデル

### 不快情動生起過程の二経路モデルに関する神経心理学的研究

不快情動生起過程の二経路モデルに関する研究を概観する際，皮質下経路に関する研究は，扁桃体の機能を示した研究，皮質下経路の存在を示した研究，皮質下経路の情動処理が及ぼす影響に関する研究に分けて概観する。

**扁桃体の機能に関する研究**　まず，皮質下経路において情動評価を担う扁桃体が，情動と密接に関係していると考えられるようになったのには，Klüver and Bucy（1937）が，サルの側頭葉を除去した結果，“精神盲”という症状を呈したと報告したことによる影響がある。以降，動物を対象とした側頭葉領域の切除による行動への影響を検討した同様の研究（Aggleton & Mishkin, 1990; Horel, Keating & Misanotone, 1975）や，より局所的な扁桃体のみの切除による研究（Amaral, Capitanio, Jourdain, Mason, Mendoza & Prather, 2003; Machado, Emery, Capitanio, Mason, Mendoza & Amaral, 2008）が行われ，扁桃体の切除あるいは損傷によって，Klüver and Bucy（1937）が報告したような情動行動の変化が生じることが確認されている。この情動行動の変化はKlüver-Bucy症候群と呼ばれ，①対象の情動的意味を認識できない，いわゆる精神盲，②性行動の亢進，③情動反応性の低下，④口唇傾向と不適切な摂食，⑤視覚刺激への過剰な反応として現れる（Hayman, Rexer, Pavol, Strite & Meyers, 1998）。ヒトにおいても，扁桃体の切除術や障害を受けた後に，示す症候やその程度は動物とは異なったり，症例ごとに差は見られたりするものの，Klüver-Bucy症候群に見られる症候が生じると報告されている（Ghika-schmid, Assal & Detribolet, 1995; Hayman, et al., 1998; 菅・石原・河村・片多・望月，2003）。Klüver-Bucy症候群に見られる情動行動の変化は，入力された刺激について，種の保存ならびに個体の生存に対してどのような意味があるか，またそれに伴う情動的意味を評価するという機能が，扁桃体の切除や障害によって損なわれたためであると捉えることができる。

扁桃体が，情動的意味の評価を行うということは，扁桃体損傷患者では情動の認知に障害が見られるということからも示唆されている。扁桃体を損傷した患者では，表情写真を用いた情動弁別課題において，表情における情動，特に恐怖表情や怒り表情，嫌悪表情の認知が損なわれやすいと報告した研究が多い（Adolphs, Tranel, Hamann, Young, Calder, Phelps, Anderson, Lee & Damasio, 1999; 佐藤・久保田・岡田・村井・吉川・扇谷，2000）。音声刺激

に関しても，障害の見られない症例も報告されているものの（Adolphs & Tranel, 1999），恐怖の認識が損なわれることが報告されている（菅他，2003；Scott, Young, Calder, Hellawell, Aggleton & Johnson, 1997）。また，事象関連電位を用いた研究では，健常者には見られる情動表情に対するN250の振幅の増大が見られないことも示されている（佐藤・久保田・河内山・松村・吉川・扇谷，2000）。脳画像研究では，Vuilleumier, Armony, Clarke, Husain, Driver and Dolan（2002）が，右半球の頭頂葉の損傷により消去現象（両側視野に刺激が同時に提示された場合に，損傷半球の対側視野の刺激の知覚が障害される現象）を呈する患者1名を対象にして，左視野に提示された表情写真を同定できる場合にも同定できない場合にも，左扁桃体において恐怖表情への活動が中性表情よりも活動することを示している。

脳画像研究では，脳損傷患者だけでなく健常者を対象とした情動刺激に対する扁桃体の反応を見た知見も増えている。幸福表情に対しても扁桃体が賦活することを報告する研究もあるが（Breiter, Etcoff, Whalen, Kennedy, Rauch, Buckner, Strauss, Hyman & Rosen, 1996），恐怖表情や悲しみ表情といった不快情動を表した表情に対する扁桃体の賦活を示した知見が多い（Blair, Morris, Frith, Perrett & Dolan, 1999; Dannlowski, Ohrmann, Jochen, Kaugel, Arolt, Heindel & Suslow, 2007）。また，怒り表情においては視線が自分に向いている条件で扁桃体の賦活がより高まることや（Sato, Yoshikawa, Kochiyama & Matsumura, 2004），顔からその人を信用できるかの判断といった社会的判断にも扁桃体が関わっているだろうことも示されている（Adolphs, Tranel & Damasio, 1998; 三田村・吉田・高山・村井，2005）。他にも，表情写真だけでなく，International Affective Picture Systems（以下，IAPS: Lang, Bradley & Cuthbert, 1999）などの情動喚起写真を用いた際にも，不快情動喚起写真に対する扁桃体の活動がより高まることが示されている（Straube, Pohlack, Mentzel & Miltner, 2008; Taylor, Liberzon & Koeppe, 2000）。脅威語や（Isenberg, Silbersweig, Engelien, Emmerich, Malavade, Beattie, Leon & Stern, 1999），恐怖を表した音声に対しても（Phillips, Young, Scott, Calder, Andrew, Giampietro, Williams, Bullmore, Brammer & Gray, 1998），扁桃体がより強く活動することが報告されており，扁桃体が様々な性質の刺激に対して，情動的意味の評価を行っているとされている。

さて，扁桃体の機能については，上述の情動的意味の評価に引き続いた別の機能的側面があることを示唆する知見がある。ラットにおいて扁桃体の損傷が恐怖反応の表出に障害を生じることや（Richardson, 2000），ウサギにおいて扁桃体への電気刺激で自律神経系活動の亢進や恐怖反応が引き起こされること（Applegate, Kapp, Underwood & McNall, 1983）が報告されている。ヒトにおいても同様に，右扁桃体の損傷によって聴覚刺激に対する驚愕反射に障害が認められることや（Angrilli, Mauri, Palomba, Flor, Birbaumer, Sartori & di Paola, 1996），扁桃体に電気刺激を加えると自律神経系の反応や表情の変化などいくらか自動的な行動反応が喚起されることを報告したもの（Fish, Gloor, Quesney & Olivier, 1993）が少ないながらも見られる。

皮膚電気反応を指標に検討したものもあり，佐藤・久保田・扇谷（2000）は，片側扁桃体損傷患者において，健常な半球に閾下入力した際に見られた中性刺激に比して高い不快刺激に対する皮膚電気反応が，切除半球に閾下入力された場合には見られなかったことを報告している。Glascher and Adolphs（2003）では，健常統制群にはIAPSの中の情動喚起写真を左半球に入力した際に，それが閾下であれ閾上であれIAPSの活性次元の値と皮膚電気反応の間の相関が見られたが，片側・両側扁桃体損傷患者においてはその相関が示されなかった。また，Williams, Phillips, Brammer, Skerrett, Lagopoulos, Rennie, Bahramali, Olivieri, David, Peduto and Gordon（2001）では，恐怖および中性の表情を見ているときに，皮膚電気反応と機能的磁気共鳴画像法（functionoal magnetic resonance imaging: 以下，fMRI）による脳活動を同時に計測したところ，扁桃体の活動と皮膚電気反応の変化との対応が認められている。扁桃体から大脳基底核および視床下部―脳幹系への出力があることも確認されており（西条・小野，2008），扁桃体には，情動反応を発現させる機能もあることが実証的に示されていると言える。

**皮質下経路の存在を示唆する研究**　動物において広い範囲の大脳皮質を除去しても情動的反応パターンは正常に認められるという報告は早くから認められており，Cannon-Bard説やPapez回路など感覚情報の一部は大脳皮質を介さないルートをたどることが提起されていた（LeDoux, 1996）。現在では，動物での解剖学的研究から，視覚刺激や聴覚刺激などが視床から扁桃体に直接投射するという皮質下経路の存在が確認されている（LeDoux, Farb & Romanski, 1991; Stepniewska, Ql & Kass, 2000）。

ヒトにおいても，刺激の認知がなくとも情動処理が行われていることや，動物で示されているような感覚皮質における情報処理を介さない皮質下経路で

の情動処理を示すような研究が蓄積されてきている。例えば，de Gelder, Vroomen, Pourtois and Weiskrantz (1999) は，左半球の1次視覚野を損傷し，右視野の刺激を知覚できない患者が，表情の静止画・動画に対する情動語でのラベリング課題において，右視野に提示された場合であっても偶然以上に高い正答率を示すと報告しており，Hamm, Weike, Schupp, Treig and Kessler (2003) は，両側の1次視覚野損傷患者1名において，刺激を一切知覚できないにも関わらず，電気ショックの随伴が条件づけられた画像に対して眼瞼反射が生じると報告した。さらに，Morris, de Gelder, Weiskrantz and Dolan (2001) では，左半球の1次視覚野損傷患者1名を対象に，刺激を知覚できない右視野に表情写真を提示した際にも，恐怖表情は幸せ表情に比べて，また，恐怖条件づけした怒り表情は条件づけされなかったものに比べて，両側扁桃体の強い活動が見られたことが示され，さらに，脳活動の回帰分析から，視床と扁桃体の間に正の関係を認めた。Vuilleumier, et al. (2002) では，右半球の頭頂葉損傷患者において，消去現象のために左視野に提示された表情写真を同定できない場合であっても，左扁桃体の恐怖表情への活動が中性表情よりも強く，視床枕や紡錘状回でも強い活動が見られた。これらは，視床から扁桃体へ直接投射する皮質下経路の存在を示唆した知見だと言える。また，刺激を閾下提示するという手法もよく用いられており，Whalen, Rauch, Etcoff, McInerney, Lee and Jenike (1998) は，健常者に表情写真を閾下提示している際の脳活動を，fMRI を用いて検討したところ，扁桃体の恐怖表情に対する活動が幸せ表情に対するものよりも強いことを示し，Suslow, Ohrmann, Bauer, Rauch, Schwindt, Arolt, Heindel and Kugel (2006) の健常者に対する表情写真の閾下提示実験においても，恐怖表情へは両側扁桃体が，怒り表情へは右扁桃体が，中性表情を提示したときに比べて強く活動したと示された。さらに，Morris, Öhman and Dolan (1999) の健常者を対象にした研究では，閾下提示された怒り表情に対して恐怖条件づけを行い，それに対する脳活動を陽電子放射断層撮影法（positron emission tomography: 以下，PET）を用いて検討したところ，右扁桃体においては上丘と視床枕との間に正の関係が認められ，上丘を介した視床枕—扁桃体という経路での情動処理があることが示唆されている。

**皮質下経路の情動処理が及ぼす影響に関する研究**

情動処理過程に皮質下経路による入力過程があることは，上述の通りある程度確認されていると言えるだろうが，皮質下経路が果たす役割とは何だろうか。

皮質下経路の情動処理の要である扁桃体から出力される神経投射から考える。まず，扁桃体には，大脳基底核および視床下部—脳幹系への出力があるため（西条・小野，2008），先述したように，自律神経系の反応，反射や表情の変化などのいくらか自動的な行動反応といった情動反応を起動していると考えられる（Fish, et al., 1993; Glascher & Adolphs, 2003）。

次に，扁桃体から後頭葉や側頭葉，前頭前野といった皮質領域に投射があることが知られている（石塚，2008）。ヒトを対象とした研究においても，それを実証しようとした研究が増えてきている。Anderson and Phelps (2001) は，単語刺激の高速逐次視覚提示において，注意の瞬き現象（1つの単語を同定するとその後一定期間，後続単語の知覚が妨害される現象）が生じるとされているが，後続刺激が嫌悪的意味を内包している場合，健常者群では同定正答率が高まる一方で，両側扁桃体損傷患者および左扁桃体損傷患者群では同定正答率が高まらなかったことを報告している。Vuilleumier and Schwartz (2001a, 2001b) では，頭頂葉損傷患者において見られる消去現象が，情動刺激では中性刺激よりも生じにくいことを示している。これらの知見から，皮質下経路による扁桃体への入力と扁桃体による情動評価の結果，注意喚起や知覚促進が生じることを示唆される。また，Morris, Öhman and Dolan (1999) の健常者を対象にした表情写真提示時の PET による脳活動の検討では，恐怖表情に対する左の扁桃体や視床枕，また島皮質の活動が幸せ表情に比べて高いこと，回帰分析によると扁桃体の活動が外線条皮質（視覚野）と正の関係にあることを示した。Sato, Kochiyama, Yoshikawa and Matsumura (2001) は，健常者を対象に情動表情の写真を用いて性別判断課題を行い，事象関連電位（event related potential: 以下，ERP）を測定したところ，恐怖表情と幸せ表情は，中性表情に比べて後頭部の N270 の振幅が大きいが，その発生源は辺縁系にあり，扁桃体の再入力投射を示していることを報告している。以上の知見は，皮質下経路によるより迅速な情動処理と，扁桃体からの感覚皮質や前頭前野などの皮質領域への再投射と，それによる注意や知覚の促進が，ヒトを対象にして実証的に確認したものと考えられる。

さらに，扁桃体には海馬や尾状核への投射があり，扁桃体が記憶の形成に影響するということも示されている（石塚，2008）。ヒトを対象とした研究では，Adolphs, Cahill, Schul and Babinsky (1997) は，両側扁桃体損傷患者と健常者を対象に，物語を伴うスライドを提示し，1日後，1週間後の記憶成績を調べた。その結果，健常者では情動的スライドの記

憶が他のスライドよりも良かったにも関わらず，扁桃体損傷患者ではそのような違いが認められなかった。また，健常者を対象にした脳画像研究においても，情動喚起写真を見たときの扁桃体の活動が大きいほど，その再生課題および再認課題の成績が良かったこと（Hamann, Ely, Grafton & Kilts, 1999），不快フィルムと中性のフィルムを提示したときの脳活動を計測し，3週間後の記憶テストにおいて不快フィルムの方が中性フィルムより成績が良く，また，不快フィルムでの記憶成績と扁桃体活動の間に相関関係が認められている（Cahill, Haier, Fallon, Alkire, Tang, Keator, Wu & McGaugh, 1996）。ゆえに，扁桃体から海馬や尾状核への投射が認められるとともに，皮質下経路によって記憶の促進がなされることが実証的に確認されてきていると言える。

**皮質経路に関する研究**　では，扁桃体を中心とした皮質下経路のみによる情動生起で十分なのだろうか，皮質下経路に損傷や障害があれば情動は生起しないのだろうか。

Anderson and Phelps（2002）は，扁桃体損傷患者と健常者に1ヵ月の主観的な感情経験（本研究の定義する情動は，比較的対象・原因が明確で一時的なものであるため，ここでは感情という言葉を用いた）について記録してもらい，それについて比較検討したが，体験強度および体験頻度に関しても差が見られなかったことを報告している。そのため，扁桃体を含む皮質下経路に障害があることで情動が生起しないとは言い切れない。また，Phelps, O'Connor, Gatenby, Gore, Grillon and Davis（2001）の健常者を対象にした研究では，ある色刺激を提示している間に電気ショックが与えられるかもしれないと脅迫すると，実際は電気ショックを与えていないにも関わらず，その刺激に対して皮膚電気反応と驚愕反応が観察され，fMRIの結果から，扁桃体の活動に島皮質からの影響があることが示唆された。これは，皮質経路による情動評価が情動生起に関わることを示唆した知見と考えられる。

加えて，皮質経路には，皮質下経路の迅速だが粗雑な情動評価とそれに基づく情動反応に対して，刺激をより詳細で正確に処理した上で情動的意味を評価し，調整するという重大な機能があるとされている。例えば，Anderson, Christoff, Panitz, De Rosa and Gabrieli（2003）では，情動表情写真に対して注意を向けている場合は，扁桃体は恐怖表情に，島皮質が嫌悪表情に対して特異的な反応を示すが，注意が向いていない場合には，扁桃体が恐怖表情だけでなく嫌悪表情にも反応するという違いがあることを示した。このことは，皮質下経路は脅威刺激に対して過敏に反応しているが，皮質経路は情報を精査し評価しなおすことを示していると言える。また，社会恐怖や外傷後ストレス障害などの不安障害，気分障害の患者では扁桃体の過活動が報告されることが多く（Birbaumer, Grodd, Diedrich, Klose, Erb, Lotze, Schneider, Weiss & Flor, 1998; Brunetti, Sepede, Mingoia, Catani, Ferretti, Merla, Del-Gratta, Romani & Babiloni, 2010; Yang, Simmons, Matthews, Tapert, Frank, Max, Bischoff-Grethe, Lansing, Brown, Strigo, Wu & Paulus, 2010），健常者においても特性不安の高い者に扁桃体の過活動が見られることも言われている（MacNamara & Hajcak, 2009）。この扁桃体の過活動には，腹側前頭前野や内側前頭前野との結合が弱いために，扁桃体の活動を抑制できないことによる可能性が示唆されており（Chepenik, Raffo, Hampson, Lacadie, Wang, Jones, Pittman, Skudlarski & Blumberg, 2010; Gilboa, Shalev, Laor, Lester, Louzoun, Chisin & Bonne, 2004），逆に，認知行動療法による症状の改善に伴って内側前頭前野の活動が上がることなども報告されている（西川・境・熊野・坂野・貝谷・松田・久保木，2007）。これらの知見を踏まえると，情動生起過程において，皮質経路による皮質下経路の情動調整がいかに重要であるかが示されていると言える。

## 不快情動体験過程の神経回路モデル

さて，これまで二経路モデルの枠組みで概観してきたことは，皮質下経路および皮質経路によって刺激の情動的意味が評価され，それに応じた自律神経系や表情などのより自動的な反応および，それを調整した情動反応が生起するまでにすぎない。情動の主観的体験過程まで解明するためには，二経路モデルをさらに一歩進める必要がある。情動体験には，情動評価に応じて生じた体性ならびに内臓性の情動反応自体のフィードバックが関与していることが示されている（Damasio, 1994）。ゆえに，主観的な不快情動体験とは，不快刺激に対して，皮質下経路による迅速な情動的意味の評価がなされ，それに応じた情動反応が生起するのと同時並行的に，やや遅れて皮質経路によってより精緻な情動的意味の評価がなされ，その評価とすでに生じている自身の情動反応が統合され意識されることであると考えられる。この皮質経路における評価と皮質下経路によって早い段階で生起した情動反応の統合，また，その意識化はどのようにしてなされるのだろうか。

不快情動体験過程という主観的体験までを含めて，その神経機構を明らかにしようとした研究は，“痛み”の研究の流れにおいては近年蓄積されてき

ている。ヒトにおいて，痛み刺激の処理経路は，脊髄から網様体，中心灰白質，扁桃体，視床下部に至る経路と，脊髄から視床を経て体性感覚野に至る経路が並列的にあり，前者は即時的な防御反応や自律神経系の反応の起動に関わり，後者は感覚の処理に関わると考えられている（Price, 2000）。そして，両経路からの情報が前部帯状皮質と島皮質において合流し，特に前部帯状皮質は主観的体験に関与していることが示唆されている（Rainville, 2002）。脊髄から扁桃体を介して視床下部に至る経路は皮質下経路に，脊髄から視床を介して体性感覚野という皮質領域に至る経路は皮質経路に相当するように見える。前部帯状皮質は，身体的な痛みのみならず，心理的苦痛にも反応することが示唆されている（Eisenberger, Lieberman & Williams, 2003）。

また，前部帯状皮質は，ERPを用いた研究で，被験者が間違った反応を選択した際に，その間違いの自覚の有無に関わらず生じるエラー関連電位の発信源であると考えられている（Dehaene, Posner & Tucker, 1994; Nieuwenhuis, Ridderinkhof, Blom, Band & Kok, 2001）。不快情動の主観的体験に関しても，種の保存ならびに個体の生存やそれに関わる欲求が脅かされる（かもしれない）という評価によって生じることから，情動反応や情動行動はより適切な方向に修正を動機づけると考えられ，前帯状皮質において統合された結果と考えることも妥当であるように見受けられる。

情動体験の意識化に限ったことではないが，最近では，人間の意識には前頭葉領域のワーキングメモリとの関連が指摘されており，前帯状皮質はワーキングメモリの実行回路に組み込まれている（LeDoux, 1996）。このことも，不快情動の主観的体験には，前帯状皮質を含む前頭葉領域を神経基盤としてもつ，ワーキングメモリの機能と関連している可能性を支持するように見える。そこで，現在のところ，不快情動が体験されるまでの過程に関して想定されるモデルはFig. 2のようなものである。

## 不快情動体験過程の神経回路モデルに関する神経心理学的研究

情動の主観的体験と前部帯状皮質との関連を支持していると示唆される研究には，まず，前部帯状皮質のロボトミー術後の変化に関するものが挙げられ（Foltz & White, 1962; Long, Pueechel & Hunter, 1978），前部帯状皮質を切除手術した患者は，痛みの知覚に変化はないが，痛みに煩わされる体験が減じると報告されている。また，Sawamoto, Honda, Okada, Hanakawa, Kanda, Fukuyama, Konishi and Shibasaki（2000）は，同一の体性感覚刺激を，痛み予期条件，痛み非予期条件で与えたときの脳活動を比較した結果，予期条件において体性感覚刺激に対する前部帯状皮質と島皮質の賦活が高く，主観的な不快感も高まることを報告している。まだまだ知見は少ないが，痛みの主観的体験とは，痛み刺激に対して即時的に生じた防御反応や自律神経系の反応についての情報と，感覚についての正確な情報が，前部帯状皮質で統覚され，前部帯状皮質を含む前頭前野の機能によって，それに意識が向く，すなわちワーキングメモリ内にポップアウトしている状態であると考えることができる。そして，まだ実証されていないため飛躍にすぎないが，不快情動においても同様に，皮質下経路による迅速な情動評価の結果生じた情動反応に関する情報と，皮質経路によってより精緻になされた情動的意味に関する情報が，前部帯状皮質で統覚され，前部帯状皮質を含む前頭前野の機能によってワーキングメモリ内にポップアウトしている状態が，不快情動が主観的に体験されている状態であると示される可能性もあるだろう。

また，情動の表象化（言語化）において，前頭前皮質内側部の活動が観察されていることから（Castelli, Happé, Frith & Frith, 2000; Gusnard, Akbudak, Shulman & Raichle（2001），やや飛躍してはいるだろうが，前部帯状皮質に統合された情報を，前頭前皮質内側部の関与によって表象化することで情動を言語性の主観的な体験へと変換するという可能性も考えうる。

## 不快情動体験過程に関する研究の問題点とこれからの課題

不快情動体験過程について，これまで蓄積されてきた神経心理学的研究の知見を踏まえて，まずは不快情動が生起するまでの過程を二経路モデルから考

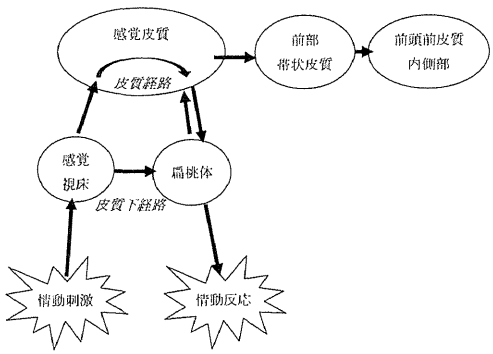


Fig. 2　不快情動体験過程の神経回路モデル

え，不快情動生起に関するこれまでの研究を二経路モデルの枠組みから捉えなおした。そして，不快情動が体験されるまでの過程についても，これまでの知見から想定される神経回路モデルを描き，その枠組みでこれまでの研究で示されてきたことを概観した。それらを通して見えてくる大きな問題は，確かに情動処理に関して研究はなされているが，例えば情動表情の認知などの扁桃体の社会的認知機能について検討されたものばかりであるという点である。確かに，池上（2000）が指摘するように，人間は本質的に社会的存在であり，社会的関係の中で生きていくためには自分に対し好意を示す他者に接近し，敵意を示す他者を回避することが重要となるため，社会的認知機能は非常に重大であり，それを解明することは意義あることであると言える。しかしながら，人間の情動を理解したいと思ったとき，情動反応が発現されるということを含めて主観的な情動体験について解明することもまた重要であり，興味深いことであると考える。そして，そのためには，これまで蓄積されてきた不快情動処理に関わる神経心理学的知見について，心理学的検討を加えることで，こころの動きや働きから知見や理解を深めることが有効であろうと考える。

では，これまでの不快情動体験過程に関して行われてきた心理学的知見を，Fig. 2で示されるような神経回路モデルから捉えなおしてみることで，今後の課題についても検討する。

## 不快情動体験過程に関する心理学的研究

### 不快情動生起過程の二経路モデルに関する研究

心理学的研究においても，認知を介さない情報処理というのは多くの関心を集め，非常に多くの研究がなされている。情動研究の流れにおいても，情動刺激の閾下提示や課題の性質による被験者の注意の操作から情動刺激に対する自動的処理がなされることを検討した研究も多い（Eldley & D'Agositino, 1988）。これらは，皮質下経路での情動処理過程が心理学的研究においても検証されてきたのだと考えることができる。そして，情動刺激の閾上提示など被験者が情動刺激を意識的に知覚できるよう提示した研究は，情動刺激に対する皮質下経路での自動的処理に加えて皮質経路による統制的処理も関与した研究だと考えることができる。これら二経路での情動処理に関する心理学的検討の中で，不快情動生起過程の研究として捉えられるものは，大きく，情動反応や情動行動に関するもの，注意に関するもの，記憶に関するものに分けられる。それぞれの研究において不快情動体験過程として解明されてきていること，これまでの研究の問題を明らかにし，今後の課題について述べる。

不快情動反応や不快情動行動に関する研究には，不快情動喚起後の自律神経系の反応や驚愕反射などの反射運動，表情筋の変化といったある程度自動的な情動反応に関するもの，情動行動への影響を検討したものなどがある。

自律神経系の反応に関しては，Esteves, Parra, Dimberg and Ohman（1994）は，表情に電気ショック刺激を連合させる恐怖条件づけを行ったあとに表情写真を閾下および閾上で提示すると，いずれの場合も皮膚電気反応が生じている。Ruiz-Padial and Vila（2007）では，IAPSから恐怖喚起写真と快情動喚起としての性的写真を閾下および閾上提示した際の驚愕反射の程度について，恐怖喚起写真は快情動喚起写真よりも強いこと，さらに，恐怖喚起写真も快情動喚起写真も閾下提示条件の方が閾上提示条件より強いことが示されている。これらは，皮質下経路による不快情動生起と，皮質経路による情動反応の調整まで含めた二経路モデルによる不快情動生起を確認したものだと言えるだろう。ただし，Esteves, et al.（1994）においては閾下提示と閾上提示の間の違いについては報告されておらず，皮質経路による情動反応の調整についてはさらなる検討が必要であろう。その際，情動表情写真を用いた研究では，その表情写真の視線によって反応が異なる報告を踏まえると（Roelofs, Putman, Schouten, Lange, Volman & Rinck, 2010; Sato, et al., 2004），皮質経路において，脅威が自身に迫っているかなどから情動評価が精査しなおされることで違いを生じさせている，という可能性から検討するのが有効なのではないかと考える。

表情筋の変化に関しては，情動喚起に伴って表情筋に変化が生じることは示唆されているが（Houtveen, Rietveld, Schoutrop, Spiering & Brosschot, 2001; 大平，1991），表情写真を提示されると，それが閾下であれ閾上であれ素早く自動的に表情模倣が生じることも報告されている（Dimberg & Thunberg, 1998; Dimberg, Thunberg & Elmehed, 2000）。表情筋の活動は，それに対応する情動を生起させることができるという体性フィードバックの知見もあるが（Zajonc, Murphy & Inglehart, 1989），情動表情の写真提示が自動的な表情模倣や社会的認知機能としての表情認知にとどまるのか，情動喚起も伴うかは明らかではない。ゆえに，この点を明らかにした上で，研究目的に応じて情動表情写真を刺激として使用することが必要だろう。

情動行動への影響を検討した研究としては，一つ

は，Go/No-go 課題を用いた研究が挙げられる。不快情動喚起刺激が Go 刺激となるときの反応時間は，中性刺激や快情動喚起刺激が Go 刺激となるときよりも遅延すると報告されている（赤嶺・木田，2001; Hare, Tottenham, Davidson, Glover & Casey, 2005）。また，刺激に対する情動的評価が，接近／回避という運動レベルでの情動反応を方向づけることを示す研究もある。Chen and Bargh（1999）は，提示された情動語に対して正負の判断をレバーの“引く”“押す”で答えてもらう実験を行ったところ，正の情動価を持つ単語に対しては“引く”方が“押す”より速く，負の情動価を持つ単語に対しては“押す”方が“引く”より速いことを報告した。その後，刺激について，情動語を閾下提示に変えて（Alexopoulos & Ric, 2007），情動表情写真にして（Roelofs, Putman, Schouten, Lange, Volman & Rinck, 2010）検討が行われているが，同様に負の情動価を持つ刺激に対しては“引く”が“押す”より遅く，“押す”は“引く”より早いことが示されている。これらの研究はすなわち，不快情動が喚起されたあとの情動行動としては回避や抑制という行動が起動されやすいことを示したものと言える。ただし，これら情動行動への影響を検討した研究は，被験者の意識的な知覚を伴って刺激が処理されているため，皮質下経路での自動的処理がなされた場合についての検討がなされていない。また，皮質経路での統制的処理によって行動の調整や修正が行われるかどうかについての検討も不十分であり，今後さらなる検討が必要である。

次に，注意に関する研究であるが，情動ストループ課題，ドットプローブ課題，両耳分離聴課題を用いた研究が挙げられる。情動ストループ課題とは単語の色名呼称を求める，あるいは情動刺激を提示したあとに提示されるターゲット刺激の色名呼称を求める課題であり，その単語が情動価，特に負の情動価を持つときに色名呼称が遅れやすいことが認められている（Mueller, Alpers & Reim, 2006; Phaf & Kan, 2007）。また，ドットプローブ課題を用いた研究では，刺激が脅威語であれ不快情動喚起写真であれ，負の情動価を持つ刺激が提示された位置と同じ位置に現れたドットの検出が速くなりやすい，あるいは，負の情動価を持つ刺激が提示された位置とは別の位置に現れたドットの検出が遅くなりやすいという報告がある程度一貫して認められている（Fox, 1993; Koster, Crombez, Verschuere & De Houwer, 2004）。すなわち，負の情動価を持つ刺激に対して注意が奪われやすいということが示唆されている。その一方で，プローブ刺激が提示されてからターゲットのドット刺激が提示されるまでの時間（いわゆる stimulus onset asynchrony: 以下，SOA）が空くと，逆に負の情動価を持つ刺激が提示されていた位置とは別の方向に注意が向きやすいということも報告されている（宮澤・岩崎，2005；Rohner, 2002）。これらの知見も踏まえると，皮質下経路によって自動的に不快情動が喚起された場合には，その刺激に対して注意補捉がなされるが，皮質経路での統制的処理によって不快な刺激に対する注意の抑制が見られると考えられる。

情動喚起に伴う記憶の働きに関する研究は，感情プライミングの手法を用いた研究に代表される。感情プライミングでは，ターゲット刺激への情動価判断は，プライム刺激の情動価に左右されやすく，プライム―ターゲット間の情動価が一致する場合には反応時間が速く，プライム―ターゲット間の情動価が不一致である場合には反応時間が遅くなるという気分一致効果がほぼ一貫して認められている（Avelo & Calvo, 2006; Zhang, Lawson, Guo & Jiang）。ただし，その気分一致による促進効果は，プライム刺激が閾下提示される場合の方が頑健であり，閾上提示された場合には効果が消失することもある（Murphy & Zajonc, 1993）。また，自動的処理（SOA ≦ 250ms）においては気分一致効果に見られる促進効果のみが認められるが，統制的処理（SOA ≧ 700ms）においては促進効果だけでなく，抑制効果が生じることが知られている（岡，2000）。これらのことから，まず，皮質下経路によって自動的に不快情動が喚起された場合には，気分一致効果が生じて，被験者の不快な記憶が活性化されやすい状態や，負の情動価を持つ刺激が処理されやすい状態が導かれると考えられる。しかしながら，やや遅れて生じる皮質経路による情動刺激のより精密な処理と，それに伴う情動反応の調整という統制的処理の結果，そのまま促進効果が生じる，あるいは抑制効果に転じると考えられる。しかしながら，これまでの感情プライミングを用いた研究では，SOA を 300ms とすることが典型のようであり（林，2002），皮質下経路と皮質経路の違いを踏まえた二経路モデルから不快情動体験過程を捉えなおすことに限っては，SOA の設定が適切とは言えない研究も多い。また，これまでの感情プライミング研究は，提示されるプライム刺激が情動語であるものが大部分を占め，近年は表情写真を提示したものも増え始めているが，IAPS などの情動喚起写真を提示している知見は多くない。特に，情動喚起写真を閾下提示して感情プライミング効果を検討したものは非常に少ない。Hermans, Spruyt, De Houwer and Eelen（2003）は，

IAPSから選出した情動喚起写真を閾下提示し感情プライミングを検討しているが，SOAが150msと短いにも関わらず，情動価一致による促進効果は得られず，不快情動喚起写真を提示された後の反応の遅延が見られている。先述した情動行動への影響を検討した研究を振り返ると（赤嶺・木田，2001；Hare, et al., 2005），不快情動が喚起されたあとには回避や抑制という情動行動が起動されやすいことが示されており，意味的要素の大きい情動語や社会的意味を持つ表情写真ではなく，情動喚起写真を用いたことで，情動行動との交絡が生じた可能性も考えられる。ゆえに今後，不快情動生起過程の位置づけで，情動喚起に伴う記憶の働きについてプライミングという手法を用いて検討する際には，プライム刺激としてはIAPSのように情動を喚起するような刺激を提示することや，皮質下経路や皮質経路における情報処理に要する時間を示唆した研究（e.g. Kawasaki, Adolphs, Kaufman, Damasio, H., Damasio, A., Granner, M., Bakken, Hori & Howard, 2001; Sato et al., 2001）を踏まえた上で，プライム刺激の提示時間やSOAを設定した研究が必要だろう。

**不快情動体験過程の神経回路モデルに関する研究**

これまで，不快情動体験過程の二経路モデルに相当するプロセスまでを述べた。残るは，体性ならびに内臓性の情動反応自体のフィードバックに関して，またそのフィードバック情報と皮質経路による情動的評価の情報を統合し，意識化されることに関してどのように検討するかを考える必要がある。

体性ならびに内臓性の情動反応のフィードバックに関しては，Damasio（1994）の言うソマティック・マーカー仮説を検証するに適したギャンブリング課題を用いることが有効な方法の一つだろうと考える。ギャンブリング課題とは，4つのデッキがあり，そのうちの2つは多くの報酬が得られるが罰金も多く長期的に見れば損失が上回るもの，残りの2つは報酬は少ないが罰金も少なく長期的に見れば利益が上回るものになっており，被験者はどのデッキからでも好きに選択して一度に1枚ずつ引いていく課題である。ギャンブリング課題で長期的に見て有利な選択をするにあたって，何度か損失を繰り返すうちに，長期的な損失の大きい組からカードを引く前に予期的な皮膚電気反応が出るようになり，次第にそのデッキからカードを引くことを避けるようになる。しかし，前頭前野の損傷する者は，予期的な皮膚電気反応が出るにも関わらず，目先の報酬の多いデッキからカードを引くことが示されており，自身の情動反応のフィードバックが生かされないと考えられている（Bechara, Damasio, Damasio & Lee, 1999; Leland & Grafman, 2005）。これはすなわち，前部帯状皮質において，罰に対する情動反応に関する身体からのフィードバック情報と，皮質経路によって評価された情報が統覚されていないと考えられる。さて，この課題は，前頭前野損傷患者だけでなく，ギャンブル依存者，精神病質（傾向）者などの衝動的行動をとってしまうような者においても検討されている Goudriaan, Oosterlaan, de Beurs & van den Brink, 2005; Mahmut, Homewood & Stevenson, 2008）。ただし，多くの人に日常的に体験される報酬や罰とはやや異なることが指摘できる。そこで，Izuma, Saito and Sadato（2008）は，報酬や罰をお金ではなく，社会的受容や賞賛などの社会的報酬を用いて検討されているものもある。

加えて，不快情動が体験されるには，情動反応に関する身体からのフィードバック情報と皮質経路によって評価された情報の統合から一歩進めて，表象化する必要やそれにスポットをあてる必要があるだろうが，表象化ができないアレキシサイミアや（e.g. Larsen, Brand, Bermond & Hijman, 2003），スポットをあてることのできない抑圧型の知見（e.g. Houtveen, et al., 2001）と統合することも有効だろう。

## おわりに

情動とは私たち人間のこころの動きの大きな一側面であり，不快情動は適応において不可欠である。だからこそ，その不快情動体験過程の解明は重要である。不快情動に関して，これまで積み重ねられてきた研究は膨大にあるが，脳とこころのつながりからの不快情動体験過程の解明はまだまだ不十分であり，統合された理解にはまだまだ及んでない。本論文では，神経心理学的知見から不快情動体験過程の神経回路モデルを整理し，その過程においてどのようなこころの動きや働きがあるかを考え，それらについての理解を深めるための心理学的手法やそれらに関する課題をまとめた。今後，それらの課題を克服し，実証的に検証することで，不快情動体験過程に関する総合的な理解に発展させることが望まれる。

## 引用文献

Adolphs, R., Cahill, L., Schul, R. & Babinsky, R. (1997). Impaired declarative memory for emotional material following bilateral amygdala damage in humans. *Learning & Memory*, 4 (3), 291-300.

Adolphs, R. & Tranel, D. (1999). Intact recognition of

emotional prosody following amygdale damage. *Neuropsychologia*, **37** (11), 1285-1292.

Adolphs, R., Tranel. D. & Damasio, A.R. (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, **393** (6684), 470-474.

Adolphs, R., Tranel, D., Hamann, S., Young, A.W., Calder, A.J., Phelps, E.A. anderson, A., Lee, G.P. & Damasio, A.R. (1999). Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, **37**, 1111-1117

Aggleton, J.P. & Mishkin, M. (1990). Visual Impairments in Macaques Following Inferior Temporal Lesions Are Exacerbated Selectively by Additional Damage to Superior Temporal Sulcus. *Behavioural Brain Research*, **39** (3), 262-274.

赤嶺亜紀・木田光郎 (2001). 不快情動刺激が反応時間に及ぼす効果:事象関連脳電位からの接近. 生理心理学と精神生理学, **19** (3), 205-215.

Alexopoulos, T. & Ric, F. (2007). The evaluation-behavior link: Direct and beyond valence. *Journal of Experimental Social Psychology*, **43** (6), 1010-1016.

Amaral, D.G., Capitanio, J.P., Jourdain, M., Mason, W.A., Mendoza, S.P. & Prather, M. (2003). The amygdala: is it an essential component of the neural network for social cognition? *Neuropsychologia*, **41** (2), 235-240.

Anderson, A.K., Christoff, K., Panitz, D., De Rosa, E. & Gabrieli, J.D. (2003). Neural correlates of the automatic processing of threat facial signals. *The Journal of Neuroscience*, **23** (13), 5627-5633.

Anderson, A.K. & Phelps, E.A. (2002). Is the human amygdala critical for the subjective experience of emotion? Evidence of intact dispositional affect in patients with amygdala lesions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **14** (5), 709-720.

Angrilli, A., Mauri, A., Palomba, D., Flor, H., Birbaumer, N., Sartori, G. & di Paola, F. (1996). Startle reflex and emotion modulation impairment after a right amygdala lesion. *Brain*, **119** (6), 1991-2000.

Applegate, C.D., Kapp, B.S., Underwood, M.D. & McNall, C.L. (1983). Autonomic and somatomotor effects of amygdala central N. stimulation in awake rabbits. *Physiology and Behavior*, **31** (3), 353-360.

Avero, P. & Calvo, M.G. (2006). Affective priming with pictures of emotional scenes: The role of perceptual similarity and category relatedness. *Spanish Journal of Psychology*, **9** (1), 10-18.

Bechara, A., Damasio, H., Damasio, A.R. & Lee, G.P. (1999). Different contributions of the human amygdala and ventromedial prefrontal cortex to decision-making. *Journal of Neuroscience* , **19** (13), 5473-5481.

Birbaumer, N., Grodd, W., Diedrich, O., Klose, U., Erb, M., Lotze, M., Schneider, F., Weiss, U. & Flor, H. (1998). fMRI reveals amygdala activation to human faces in social phobics. *Neuroreport*, **9** (6), 1223-1226.

Blair, R.J.R., Morris, J.S., Frith, C.D., Perrett, D.I. & Dolan, R.J. (1999). Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger. *Brain*, **122** (5), 883-893.

Breiter, H.C., Etcoff, N.L., Whalen, P.J., Kennedy, W.A., Rauch, S.L., Buckner, R.L., Strauss, M.M., Hyman, S.E. & Rosen, B.R. (1996). Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*, **17**, 875-887.

Brunetti, M., Sepede, G., Mingoia, G., Catani, C., Ferretti, A., Merla, A., Del Gratta, C., Romani, G.L. & Babiloni, C. (2010). Elevated response of human amygdala to neutral stimuli in mild post traumatic stress disorder: neural correlates of generalized emotional response. *Neuroscience*, **168** (3), 670-679.

Cahill, L., Haier, R.J., Fallon, J., Alkire, M.T., Tang, C., Keator, D., Wu, J. & McGaugh, J.L. (1996). Amygdala activity at encoding correlated with long-term, free recall of emotional information. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93** (15), 8016-8021.

Castelli, F., Happe, F., Frith, U. & Frith, C. (2000). Movement and mind: a functional imaging study of perception and interpretation of complex intentional movement patterns. *Neuroimage* **12** (3), 314-325.

Chen, M. & Bargh, J.A. (1999). Consequences of automatic evaluation: Immediate behavioral predispositions to approach or avoid the stimulus. *Personality and Social Psychology Bulletin*, **25** (2), 215-224.

Chepenik, L.G., Raffo, M., Hampson, M., Lacadie, C., Wang, F., Jones, M.M., Pittman, B., Skudlarski, P.

& Blumberg, H.P. (2010). Functional connectivity between ventral prefrontal cortex and amygdala at low frequency in the resting state in bipolar disorder. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, **182** (3), 207-210.

Damasio, A. (1994). *Decartes' Error—Emotion, Reason and the Human Brain*. New York: Grosset / Putnam.

Dannlowski, U., Ohrmann, P., Jochen, B., Kaugel, H., Arolt, V., Heindel, W. & Suslow, T. (2007). Amygdala reactivity predicts automatic negative evaluations for facial emotions. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, **154** (1), 13-20.

de Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G. & Weiskrantz, L. (1999). Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex. *Neuroreport*, **10** (18), 3759-63.

Dehaene, S., Posner, M.I. & Tucker, D.M. (1994). Localization of a Neural System for Error-Detection and Compensation. *Psychological Science*, **5** (5), 303-305.

Dimberg, U. & Thunberg, M. (1998). Rapid facial reactions to emotional facial expressions. *Scandinavian Journal of Psychology*, **39** (1), 39-45.

Dimberg, U., Thunberg, M. & Elmehed, K. (2000). Unconscious facial reactions to emotional facial expressions. *Psychological Science*, **11** (1), 86-89.

Eisenberger, N.I., Lieberman, M.D. & Williams, K.D. (2003). Does rejection hurt? An FMRI study of social exclusion. *Science*, **302** (5643), 290-292.

Eldley, C.A. & D'Agositino, R.D. (1988). Cognitive and Affective Components of Automatic Priming Effects. *Journal of Personality and Social Psychology*, **54** (5), 741-747.

Esteves, F., Parra, C., Dimberg, U. & Ohman, A. (1994). Nonconscious associative learning: Pavlovian conditioning of skin conductance responses to masked fear-relevant facial stimuli. *Psychophysiology*, **31** (4), 375-385.

Fish, D.R., Gloor, P., Quesney, F.L. & Olivier, A. (1993). Clinical responses to electrical brain stimulation of the temporal and frontal lobes in patients with epilepsy. Pathophysiological implications. *Brain*, **116** (2), 397-414.

Foltz, E.L. & White, L.E. (1962). Pain 'relief' by frontal cingulumotomy. *Journal of Neurosurgery*, **19**, 89-100.

Fox, E. (1993). Allocation of Visual-Attention and Anxiety. *Cognition & Emotion*, **7** (2), 207-215.

Ghika-schmid, F., Assal, G. & Detribolet, N. (1995). Klüver-Bucy Syndrome after Left Anterior Temporal Resection. *Neuropsychologia*, **33** (1), 101-113.

Gilboa, A., Shalev, A.Y., Laor, L., Lester, H., Louzoun, Y., Chisin, R. & Bonne, O. (2004). Functional connectivity of the prefrontal cortex and the amygdala in posttraumatic stress disorder. *Biological Psychiatry*, **55** (3), 263-272.

Glascher, J. & Adolphs, R. (2003). Processing of the arousal of subliminal and supraminal emotional stimuli by the human amygdala. *The Journal of Neuroscnience*, **23**, 102741-10282.

Goudriaan, A.E., Oosterlaan, J., de Beurs, E. & van den Brink, W. (2005). Decision making in pathological gambling: A comparison between pathological gamblers, alcohol dependents, persons with Tourette syndrome and normal controls. *Cognitive Brain Research*, **23** (1), 137-151.

Gusnard, D.A., Akbudak, E., Shulman, G.L. & Raichle, M.E. (2001). Medial prefrontal cortex and self-referential mental activity: Relation to a default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98** (7), 4259-4264.

Hamann, S.B., Ely, T.D., Grafton, S.T. & Kilts, C.D. (1999). Amygdala activity related to enhanced memory for pleasant and aversive stimuli. *Nature Neuroscience*, **2** (3), 289-293.

Hamm, A.O., Weike, A.I., Schupp, H.T., Treig, T., Dressel, A. & Kessler, C. (2003). Affective blindsight: intact fear conditioning to a visual cue in a cortically blind patient. *Brain*, **126** (2), 267-275.

Hare, T.A., Tottenham, N., Davidson, M.C., Glover, G.H. & Casey, B.J. (2005). Contributions of amygdala and striatal activity in emotion regulation. *Biological Psychiatry*, **57** (6), 624-632.

林　幹也（2002）．感情プライミング効果に関する議論と展望．名古屋大学大学院教育発達科学研究科紀要．心理発達科学，**49**，9-18.

Hayman, L.A., Rexer, J.L., Pavol, M.A., Strite, D. & Meyers, C.A. (1998). Klüver-Bucy syndrome after bilateral selective damage of amygdala and its cortical connections. The Journal of

neuropsychiatry and clinical neurosciences, **10** (3), 354-358.

Hermans, D., Spruyt, A., De Houwer, J. & Eelen, P. (2003). Affective priming with subliminally presented pictures. *Canadian Journal of Experimental Psychology-Revue Canadienne De Psychologie Experimentale*, **57** (2), 97-114.

Horel, J.A., Keating, E.G. & Misantone, L.J. (1975). Partial Klüver-Bucy syndrome produced by destroying temporal neocortex or amygdala. *Brain Research*, **94** (2), 347-359.

堀 哲郎 (1991). 脳と情動——感情のメカニズム 共立出版

Houtveen, J.H., Rietveld, S., Schoutrop, M., Spiering, M. & Brosschot, J.F. (2001). A repressive coping style and affective, facial and physiological responses to looking at emotional pictures. *International Journal of Psychophysiology*, **42** (3), 265-277.

池上知子(2000). 感情の自動性と表情. 心理学評論, **43** (2), 320-331.

Isenberg, N., Silbersweig, D., Engelien, A., Emmerich, S., Malavade, K., Beattie, B., Leon, A.C. & Stern, E. (1999). Linguistic threat activates the human amygdala. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96** (18), 10456-10459.

石塚典生 (2008). 扁桃体の細胞構築と線維結合. 臨床神経科学, **26**, 382-385.

Izuma, K., Saito, D.N. & Sadato, N. (2008). Processing of social and monetary rewards in the human striatum. *Neuron*, **58** (2), 284-294.

菅 弥生・石原健司・河村 満・片多史明・望月 聡 (2003). 扁桃体病変例における感情認知 高次脳機能研究, **23** (2), 160-167.

Kawasaki, H., Adolphs, R., Kaufman, O., Damasio, H., Damasio, A.R., Granner, M., Bakken, H., Hori, T. & Howard, M.A. Ⅲ (2001). Single-neuron responses to emotional visual stimuli recorded in human vetral prefrontal cortex. *Nature neuroscience*, **4** (1), 15-16.

木村 晴 (2006). 感情研究の新たな意義. In 高橋雅延・谷口高士 (編). 感情研究の新展開. 北大路書房, pp. 3-19.

Klüver, H. & Bucy, P.C. (1937). "Psychic blindness" and other symptoms following bilateral temporal lobectomy in Rhesus monkeys. *American Journal of Physiology*, **119** (1137), 352-353.

Koster, E.H.W., Crombez, G., Verschuere, B. & De Houwer, J. (2004). Selective attention to threat in the dot probe paradigm: differentiating vigilance and difficulty to disengage. *Behaviour Research and Therapy*, **42** (10), 1183-1192.

Lang, O.J., Bradley, M.M. & Cuthbert, B.N. (1999). *International Affective Picture System (IAPS) : Technical Manual and Affective Ratings*. Gainesville,FL: The Center for Research in Psyochophysiology, University of Florida.

Larsen, J.K., Brand, N., Bermond, B. & Hijman, R. (2003). Cognitive and emotional characteristics of alexithymia: a review of neurobiological studies. *Journal of Psychosomatic Research*, **54** (6), 533-541.

LeDoux, J. (1996). *The Emotional Brain*. New York: Simon & Schuster.

LeDoux, J.E., Farb, C.R. & Romanski, L.M. (1991). Overlapping projections to the amygdala and striatum from auditory processing areas of the thalamus and cortex. *Neuroscience Letters*, **134** (1), 139-144.

Leland, J.W. & Grafman, J. (2005). Experimental tests of the Somatic Marker hypothesis. *Games and Economic Behavior*, **52** (2), 386-409.

Liddell, B.J., Brown, K.J., Kemp, A.H., Barton, M.J., Das, P., Peduto, A., Gordon, E. & Williams, L.M. (2005). A direct brainstem-amygdala-cortical 'alarm' system for subliminal signals of fear. *Neuroimage*, **24** (1), 235-243.

Long, C.J., Pueschel, K. & Hunter, S.E. (1978). Assessment of the effects of cingulated gyrus lesions by neuropsychological techniques. *Journal of Neurophysiology*, **49** (2), 564-271.

Machado, C.J., Emery, N.J., Capitanio, J.P., Mason, W.A., Mendoza, S.P. & Amaral, D.G. (2008). Bilateral neurotoxic amygdala lesions in rhesus monkeys (Macaca mulatta): consistent pattern of behavior across different social contexts. *Behavioral Neuroscience*, **122** (2), 251-266.

MacNamara, A. & Hajcak, G. (2009). Anxiety and spatial attention moderate the electrocortical response to aversive pictures. *Neuropsychologia*, **47** (13), 2975-2980.

Mahmut, M.K., Homewood, J. & Stevenson, R.J. (2008). The characteristics of non-criminals with high psychopathy traits: Are they similar to criminal psychopaths? *Journal of Research in*

*Personality*, **42** (3), 679-692.

三田村啓子・吉田　瑞・高山吉弘・村井俊哉（2005）．両側扁桃体損傷と情動障害の症例　精神科治療学　**20**（3），255-261.

宮澤志保・岩崎祥一（2005）．陰性情動刺激と視覚的注意捕捉：SOAによる変化．電子情報通信学会技術研究報告．HIP，ヒューマン情報処理，**105**（479），1-4.

Morris, J.S., de Gelder, 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. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, **393** (6684), 467-470.

Morris, J.S., Öhman, A. & Dolan, R.J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating "unseen" fear. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96** (4), 1680-1685.

Mueller, J., Alpers, G.W. & Reim, N. (2006). Dissociation of rated emotional valence and Stroop interference in observer-rated alexithymia. *Journal of Psychosomatic Research*, **61** (2), 261-269.

Murphy, S.T. & R.B. Zajonc (1993). Affect, Cognition and Awareness-Affective Priming with Optimal and Suboptimal Stimulus Exposures. *Journal of Personality and Social Psychology*, **64** (5), 723-739.

Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K.R., Blom, J., Band, G.P. & Kok, A. (2001). Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: evidence from an antisaccade task. *Psychophysiology*, **38** (5), 752-760.

西条寿夫・小野武年（2008）．情動発現・社会的認知機能と扁桃体．臨床神経科学，**26**，390-394.

西川將巳・境洋二郎・熊野広昭・坂野雄二・貝谷久宣・松田博史・久保木富房（2007）．パニック障害の脳内機構．心身医学，**47**（8），697-703.

岡　直樹（2000）．意味記憶．In 太田信夫・多鹿秀継（編）記憶研究の最前線．北大路書房，pp. 67-97.

Phaf, R.H. & Kan, K.J. (2007). The automaticity of emotional Stroop: a meta-analysis. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, **38** (2), 184-199.

Phelps, E.A., O'Connor, K.J., Gatenby, J.C., Gore, J.C., Grillon, C. & Davis, M. (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nature Neuroscience*, **4** (4), 437-441.

Phillips, M.L., Young, A.W., Scott, S.K., Calder, A.J., Andrew, C., Giampietro, V., Williams, S.C.R., Bullmore, E.T., Brammer, M. & Gray, J.A. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265** (1408), 1809-1817.

Price, D.D. (2000). Psychological and neural mechanisms of the affective dimension of pain. *Science*, **288** (5472), 1769-1772.

Rainville, P. (2002). Brain mechanisms of pain affect and pain modulation. *Current Opinion in Neurobiology*, **12** (2), 195-204.

Richardson, R. (2000). Shock sensitization of startle: learned or unlearned fear? *Behavioural Brain Research*, **110** (1-2), 109-117.

Roelofs, K., Putman, P., Schouten, S., Lange, W.G., Volman, I. & Rinck, M. (2010). Gaze direction differentially affects avoidance tendencies to happy and angry faces in socially anxious individuals. *Behaviour Research and Therapy*, **48** (4), 290-294.

Rohner, J.C. (2002). The time-course of visual threat processing: High trait anxious individuals eventually avert their gaze from angry faces. *Cognition & Emotion*, **16** (6), 837-844.

Ruiz-Padial, E. & Vila, J. (2007). Fearful and sexual pictures not consciously seen modulate the startle reflex in human beings. *Biological Psychiatry*, **61** (8), 996-1001.

佐藤　徳（2004）．情動評価ならびにその調整に関わる神経システムについて――異常心理学の神経学的基礎　心理学評論，47（1），119-142.

佐藤　弥・久保田泰考・河内山隆紀・松村道一・吉川左紀子・扇谷　明（2000）．扁桃体損傷患者の情動表情認知に関するERP研究　電子情報通信学会技術研究報告．HCS，ヒューマンコミュニケーション基礎，**100**（112），13-20.

佐藤　弥・久保田泰考・扇谷　明（2000）．意識下と意識上での情動処理における扁桃体の機能：一側側頭葉切除からの知見　脳の科学，**22**（1），1203-1212.

佐藤 弥・久保田泰考・岡田 俊・村井俊哉・吉川左紀子（2000）．日本人両側扁桃体損傷患者の表情認識障害 電子情報通信学会技術研究報告．HCS, ヒューマンコミュニケーション基礎, **100** (482), 31-38.

Sato, W., Kochiyama, T., Yoshikawa, S. & Matsumura, M. (2001). Emotional expression boosts early visual processing of the face: ERP recording and its decomposition by independent component analysis. *Neuroreport*, **12** (4), 709-714.

Sato, W., Yoshikawa, S., Kochiyama, T. & Matsumura, M. (2004). The amygdala processes the emotional significance of facial expressions: an fMRI investigation using the interaction between expression and face direction. *Neuroimage*, **22** (2), 1006-1013.

Sawamoto, N., Honda, M., Okada, T., Hanakawa, T., Kanda, M., Fukuyama, H., Konishi, J. & Shibasaki, H. (2000). Expectation of pain enhances responses to nonpainful somatosensory stimulation in the anterior cingulate cortex and parietal operculum/posterior insula: an event-related functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, **20** (19), 7438-7445.

Scott, S.K., Young, A.W., Calder, A.J., Hellawell, D.J., Aggleton, J.P. & Johnson, M. (1997). Impaired auditory recognition of fear and anger following bilateral amygdala lesions. *Nature*, **385** (6613), 254-257.

Stepniewska, I., Ql, H.X. & Kaas, J.H.(2000). Projections of the superior colliculus to subdivisions of the inferior pulvinar in New World and Old World monkeys. *Visual Neuroscience*, **17** (4), 529-549.

Straube, T., Pohlack, S., Mentzel, H.J. & Miltner, W.H. (2008). Differential amygdala activation to negative and positive emotional pictures during an indirect task. *Behavioural Brain Research*, **191**, 285-288.

Suslow, T., Ohrmann, P., Bauer, J., Rauch, A.V., Schwindt, W., Arolt, V., Heindel, W. & Kugel, H. (2006). Amygdala activation during masked presentation of emotional faces predicts conscious detection of threat-related faces. *Brain and Cognition*, **61**(3), 243-248.

Taylor, S.E. (1991). Asymmetrical Effects of Positive and Negative Events: The Mobilization-Minimization Hypothesis. *Psychological Bulletin*, **110** (1), 67-85.

Taylor, S.F., Liberzon, I. & Koeppe, R.A. (2000). The effect of graded aversive stimuli on limbic and visual activation. *Neuropsychologia*, **38** (10), 1415-1425.

Vuilleumier, P., Armony, J.L. Clarke, K., Husain, M., Driver, J. & Dolan, R.J. (2002). Neural response to emotional faces with and without awareness: Event related fMRI in a pariental patient with visual extinction and spatial neglect. *Neuropsychologia*, **40**, 2156-2166.

Vuilleumier, P. & Schwartz, S. (2001a). Beware and be aware: capture of spatial attention by fear-related stimuli in neglect. *Neuroreport*, **12** (6), 1119-1122.

Vuilleumier, P. & Schwartz, S. (2001b). Emotional facial expressions capture attention. *Neurology*, **56** (2), 153-158.

Whalen, P.J., Rauch, S.L., Etcoff, N.L., McInerney, S.C., Lee, M.B. & Jenike, M.A. (1998). Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *Journal of Neuroscience*, **18**(1), 411-418.

Williams, L.M., Phillips, M.L., Brammer, M.J., Skerrett, D., Lagopoulos, J., Rennie, C., Bahramali, H., Olivieri, G., David, A. S., Peduto, A. & Gordon, E. (2001). Arousal dissociates amygdala and hippocampal fear responses: evidence from simultaneous fMRI and skin conductance recording. *Neuroimage*, **14**(5): 1070-1079.

Yang, T.T., Simmons, A.N., Matthews, S.C., Tapert, S.F., Frank, G.K., Max, J.E., Bischoff-Grethe, A., Lansing, A.E., Brown, G., Strigo, I.A., Wu, J., Paulus, M.P. (2010). Adolescents with major depression demonstrate increased amygdala activation. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, **49** (1), 42-51.

Zajonc, R.B., Murphy, S.T. & Inglehart, M. (1989). Feeling and Facial Efference-Implications of the Vascular Theory of Emotion. *Psychological Review*, **96** (3), 395-416.

Zhang, Q., Lawson, A., Guo, C. & Jiang, Y. (2006). Electrophysiological correlates of visual affective priming. *Brain Research Bulletin*, **71**. 316-323.

（受稿10月18日：受理10月20日）