

情動反応と学習過程の相互作用¹

渡邊言也

(日本学術振興会 (名古屋大学), 情報通信研究機構脳情報通信融合研究センター)²

The interaction between emotional response and learning process

Noriya Watanabe

(*Japan Society for the Promotion of Science/Nagoya University/Center for Information and Neural Networks, National Institute of Information and Communications Technology*)

(2015年7月13日受稿, 2015年9月3日受理)

In daily life, we are required to adapt our behavior continuously in situations in which much of our incoming information is emotional and unrelated to our immediate behavioral goals. Such information is processed both 'with' and 'without' our consciousness. However, it has not been clarified how such emotional factor, which is independent from reward, affects the learning process. Here, we addressed this issue with the reinforcement learning model and identified the neural substrates that underlie emotion-learning interaction by functional magnetic resonance imaging (fMRI). We observed that the emotional stimulus, represented consciously or unconsciously prior to the cue signal, enhanced the learning rate and accelerated the speed of probabilistic association learning. The fMRI results indicated that these phenomena were caused by the enhancement of reward prediction error signal by the striatum-amygdala interaction.

Key words: reinforcement learning, fMRI, amygdala, striatum

我々は自分自身を常に環境に適応させながら、自身が得られる利得を最大化するために意識的、また時には無意識的にも学習を行っている。その学習の中でも特に試行錯誤によって習得される学習がどのようなルールによって実現されているかはPavlovやSkinnerの時代から条件づけとして長く研究されてきた(Ferster & Skinner, 1957; Pavlov, 1927)。これらの理論の枠組みでは条件づけ学習には条件刺激、行動、無条件刺激のみが学習に不可欠な要素であり、その記述のシンプルさゆえに心理学において学習理論は

発展してきた。しかしながら、現実の世界においては、これら三つの情報だけでなく他にも膨大な情報が溢れている。その中には本来学習の成立そのものには不必要で無関係なものであるにも関わらず、学習者の情動に影響を与えることで学習の出来不出来や、その習得スピードを変化させてしまう可能性があるものもある。例えば、学校におけるクラスの雰囲気や、職場の緊張感のある空気などがそれである。このような環境に起因する学習者の情動反応は学習過程に影響する可能性はあるが、これまで定量的な検証はされてこなかった。本研究はヒトの情動反応が学習過程、特に条件づけ過程に対してどのように影響を与えるのかを、行動実験と学習理論を用いて検証したものである。

意思決定場面における脳内価値表現と情動要因の影響

報酬や罰に対する感度の個人差や、実験中に喚起される情動が主観的な価値表現にどのような影響を与えるかについては意思決定課題を用いてこれまでに多く検証されてきた。例えば、有名なものはKahneman

Correspondence concerning this article should be sent to: Noriya Watanabe, Department of Psychology, Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University, Furo-cho, Chikusa-ku, Nagoya, Aichi, 464-8601, Japan (e-mail: noriyawtnb@gmail.com)

¹ 本研究は独立行政法人情報通信研究機構の春野雅彦先生および、玉川大学の坂上雅道先生のご指導とご協力のもとで行われたものであり、本セミナー論文はそれを再編集したものです。先生方には謹んで御礼申し上げます。

² 現所属: Rutgers大学

& Tversky (1979) のプロスペクト理論によって報告されている損失回避傾向とその個人差であろう。一般的に人間はある金額報酬から得られる快より、同額の損失から得られる不快の方が大きく、その快不快の予測が意思決定にバイアスを与え、またこの傾向には個人差があるというものである。Tom, Fox, Trepel, & Poldrack (2007) は機能的脳画像法 (functional magnetic resonance imaging, fMRI) を用いた研究で、この報酬期待感度のバイアスに相関する活動が腹側線条体の脳活動の違いとして表現されていることを報告している。なお、ここで報告されている腹側線条体は報酬期待値や、実際に得られた報酬と期待値の誤差 (報酬予測誤差) に相関して発火するドーパミン放出神経細胞を多く含む中脳腹側被蓋野や黒質緻密部からの投射を多く受ける部位である (Fiorillo, Tobler, & Schultz, 2003; Schultz, Dayan, & Montague, 1997)。

また、Knutson, Wimmer, Kuhnen, & Winkielman (2008) はハイリスク・ハイリターンな選択肢とローリスク・ローリターンな選択肢のどちらかを選ばせる意思決定課題を行った際に、参加者に課題とは無関係な快を喚起する写真を提示すると、彼らのハイリスク選択確率が増え、その際に報酬期待値に相関する腹側線条体の活動も増加することを報告している。一方で、Delgado, Gillis, & Phelps (2008) は報酬期待値に相関する腹側線条体の活動の意図的な低下も可能であることを報告している。この実験では条件刺激と報酬の連合学習を行ったのち、報酬予測刺激を提示した際に、参加者が「これはうれしい刺激ではない」と意識的に抑制的コントロールをすると、それに伴って報酬期待値に相関する腹側線条体の活動とそれに伴う生理反応 (精神性発汗) は低下するという。

これらの報告が意味することは、意思決定場面においては様々な方法によって喚起された情動やその情動抑制は、腹側線条体における期待報酬の表現を変化させるということである。しかしながら、意思決定の連続であり、また最適な意思決定の基盤でもある学習過程において情動要因が脳内の価値表現、特に報酬予測誤差にどのような影響を与えるかはこれまでに検証されてこなかった。そこで我々の研究では、学習とは独立に喚起された情動反応が学習過程にどのような影響を与えるかを、ヒトを対象とした行動実験と強化学習モデル (Sutton & Barto, 1998)、そしてfMRIを用いて検証した。なお以下の内容はWatanabe, Sakagami, & Haruno (2013) およびWatanabe & Haruno (2015) を再編集したものである。実験の詳細や図はこれらの論文を参考していただきたい。

行動実験1：確率的連合学習と情動喚起プライマー

過去に精神・神経疾患のない大学生または大学院生20名 (男性10名, 女性10名) に対して4種の無意

味図形 (条件刺激) と2種の報酬を用いて確率的連合学習課題を行った。報酬量は65%で¥100が与えられるか、または35%で¥1が与えられる大報酬条件と、35%で¥100が与えられるか、または65%で¥1が与えられる小報酬条件であった。また条件刺激の前には情動喚起のために恐怖表情プライマー (20個)、または中立表情プライマー (20個) を100%の連合で提示した。よって「恐怖プライマー&大報酬」、「恐怖プライマー&小報酬」、「中立プライマー&大報酬」、そして「中立プライマー&小報酬」の4条件を意味する条件刺激を一実験においてランダムに提示し、4条件の学習過程を個別に検証した。ここで重要なことは確率的連合学習課題において提示される表情刺激は、報酬量とは無関係に (独立に) 提示されている点である。一試行の中でプライマーが1.0秒提示されたのち条件刺激が0.25秒提示され、参加者は各条件刺激が大報酬をもらいやすい刺激なのか、小報酬をもらいやすい刺激なのかを二択のボタン押しで1.75秒以内に答えた。その後、実際に与えられた報酬量 (¥100または¥1) が画面上に1.5秒間提示された。各条件80回、計320試行を行った。

結果1：指数関数を用いた解析

実験の結果、特に1-25試行程度の学習の初期段階において、恐怖表情プライマーとペアで提示した条件刺激の学習の速度が、中立表情プライマーと共に提示した条件刺激より学習に伴う誤答率の低下が早い傾向が得られた。この結果を量的に評価するために指数関数 $y=c+la^{-ls \cdot x}$ と最小二乗法を用いて各参加者の各条件の学習曲線をフィッティングした。なお、 c は指数関数の切片、つまり学習の収束値 (convergent value)、 la は学習の初期値と収束値の差、つまり学習の大きさ (learning amplitude)、そして ls は曲線の峻度、つまり学習速度 (learning speed) にそれぞれ対応している。この結果、 c および la については4条件間に有意な差は見られなかったが、 ls において恐怖表情プライマーと共に提示された条件刺激は中立表情プライマーと共に提示されたものよりも早く誤答数が減少することが明らかとなった。(表情×報酬量の分散分析: 表情の主効果 ($F(1, 19) = 6.597, p = .019$)。なお、報酬量の主効果および交互作用には統計的に有意な差は見られなかった。

結果2：強化学習モデルを用いた解析

次により詳細に情動プライマーの学習過程への影響を検証するために、強化学習モデル (Daw, 2011; Sutton & Barto, 1998) を用いた解析を行った。このモデルでは予測した価値と実際に与えられた報酬の誤差を意味する報酬予測誤差を用いて学習が行われていく。一般的に少なくとも報酬予測誤差を価値更

新に反映させる程度を意味する学習率パラメータ (ϵ) と選択における探索-搾取のバランスを決める探索パラメータ (β) (ソフトマックス法) が用いられるが、我々の研究ではこれらに加えて、¥100 選択バイアス (b) のパラメータを導入した。これは情動喚起プライマーの存在が学習とは関係なしに常に参加者の選択にバイアスを与える影響を考慮したものである。各参加者の学習過程を恐怖プライマー条件と中立プライマー条件で別々に最尤法によって推定した結果、上記の学習速度の亢進に一致して、中立条件より恐怖条件において学習率が上昇していることが明らかとなった (Wilcoxon の順位検定 $Z = -2.053, p = .0409$)。加えて ¥100 選択バイアスは恐怖条件では 0 から有意に低く (平均値: -0.211 , 標準誤差: 0.080 , $t(19) = 2.628$, $p = .017$)、つまり、恐怖表情プライマーが条件刺激に先行して提示されると学習の進捗に関係なく ¥1 がより選択されやすい傾向にあることが明らかとなった。なお、探索パラメータには有意な差は見られなかった。

これらの結果から、条件づけ学習中に存在する本来学習とは関係のない情動喚起因子の存在は、その学習の速度を上げることが示された。さらに強化学習モデルを用いた解析によって、この条件づけ学習の促進が報酬予測誤差による価値の更新レベルを調節する学習率パラメータの上昇によって実現されていることが明らかとなった。

fMRI 実験：腹側線条体と扁桃体の相互作用

続いて、この情動喚起プライマーによる学習率の上昇が脳内においてどのように表現されているのかを明らかにするため、新たに 34 名 (男性 17 名, 女性 17 名) に対してこれと同種の課題を行い、その際の脳活動を fMRI を用いて検証した。まず、情動喚起条件に関係なく報酬予測誤差に相関する活動を全脳から探したところ、両側の腹側線条体において強い活動が見られた (統計値、図に関しては原著 Watanabe et al., 2013 を参照)。さらに、この報酬予測誤差に相関した活動を恐怖表情と中立表情プライマーの 2 条件で分けて検討したところ、恐怖条件で中立条件より強く報酬予測誤差に相関する活動 (β value) が表現されていた (*one-sampled t*(33) = 2.132, $p = .041$)。この結果は上記の行動実験における学習率の上昇とどのような関係があるのだろうか。報酬予測誤差のサイズは、ある試行において「実際に得られた報酬」と「これまでの報酬獲得経験に基づく期待値」の差分によって一義的に計算される。一方で学習率は、この報酬予測誤差を価値更新に反映させる程度を司るパラメータ (0-1 の値をとる) であり、報酬予測誤差の大きさを乗算的に修飾している。よってここで観察された情動要因による報酬予測誤差に相関する脳活動の違いは学習率の違いに対

応した変化だと考えることができる。加えてこの解析と同様の方法で、報酬期待値に相関する活動についても情動要因による違いを検証したが、統計的な有意差は見られなかった。

さらに、我々は情動喚起刺激が提示された際の脳活動を検討した。その結果、表情刺激を用いたこれまでの多くの実験と同様に、扁桃体において恐怖表情条件で中立表情条件より強い反応が見られた。興味深いことに上記の腹側線条体と扁桃体の間には強い解剖学的な結合が存在する (Fudge, Breitbart, & McClain, 2004; Haber & Knutson, 2010)。そこで腹側線条体で見られた報酬予測誤差に対応する活動の増加が扁桃体の活動によって調節している可能性を機能的相関によって検証する psychophysiological interaction (PPI) 解析を用いて検証した。この解析の結果、情動刺激提示時の扁桃体の活動と報酬予測誤差に相関する活動の相互作用が表現されたものが腹側線条体と背側線条体の一部に存在し、さらにそれは中立表情条件時より恐怖表情条件時のほうが強いことが明らかとなった。

考察 1：報酬予測誤差に相関する脳活動と PPI 解析結果の意味づけ

行動実験から、条件刺激に先立つ情動プライマーは確率的連合学習を促進し、これは主には学習率の亢進によって実現されていることが明らかとなった。加えて、それに対応した fMRI 実験によって、情動が喚起されると腹側線条体における報酬予測誤差に相関する β value が増加することが明らかとなった。この増加は行動実験で見られた学習率パラメータの亢進と数式的に対応するものである。また、PPI 解析により情動プライマーが提示されたタイミングの扁桃体の活動が試行ごとの腹側線条体の報酬予測誤差信号を修飾していることが示唆された。しかしながら、考慮しなくてはならない点はこの PPI 解析はあくまで腹側線条体の報酬予測誤差に相関する活動の一部が扁桃体の活動に影響を受けているということを検討したものに過ぎず、その直接の因果関係は検証できていない点である。解剖学的知見としては扁桃体から線条体に向けて直接の投射が存在する一方で、それとは反対方向の投射は極めて少ないと考えられている (Fudge et al., 2004; Haber & Knutson, 2010)。しかしながら、他の脳部位を介して間接的に線条体から扁桃体へ影響を与えられている可能性は否定できない。それ以外にも扁桃体や扁桃体の一部と考えられている境界状床核は、中脳の腹側被蓋野や黒質緻密部へ投射しており (Fudge & Haber, 2001)、中脳腹側被蓋野から腹側線条体へのドーパミン投射が扁桃体中心核、または境界上床核から腹側被蓋野への投射によってコントロールされていることも報告されている (Ahn & Phillips, 2002)。つまり扁桃体-中脳腹側被蓋野-腹側

線条体という間接的経路も考えられる。感情の中核と考えられている扁桃体が条件づけ学習を司るドーパミンシステムにどのように働きかけているかは、fMRIを用いた研究だけでなく、今後とも齧歯類、霊長類などを用いてより詳細に検証する必要がある。

無意識な情動喚起と学習への影響

上記の実験では、本来の学習とは無関係ではあるが情動を喚起させる情報が、その学習過程に与える影響を検証した。しかしながら、環境から喚起される情動は常にその場において本人によって意識できるものとは限らない。それゆえ、日々の生活で我々は無意識のうちに情動が喚起され、そして学習率に影響が与えられている可能性もある。我々はこの問題に取り組むため、条件刺激を提示する前に、無意識のもしくは意識的なレベルで表情を提示した場合に、情動喚起条件で刺激報酬連合学習が亢進するのかを検証した。

行動実験2：様々な提示時間の情動喚起プライマーとその学習過程への影響

過去に精神・神経疾患のない大学生または大学院生91名（男性64名、女性27名）が参加した。学習課題に先立ち、超短時間刺激提示時における参加者の表情の弁別能力の限界を検証するために表情弁別課題を行った。この課題で参加者は20, 27, 33, 40, または47ミリ秒の同一人物の表情刺激が前後に300ミリ秒のランダムノイズを挟んで提示された。表情刺激は笑顔、または悲しみ表情の刺激であった。参加者はこの2枚の刺激が同じ表情であったか、異なる表情であったかを3.0秒以内に強制2択で答えたのち、さらに続く3.0秒間に3択でその答えの確信度を評価した。5種の提示時間×16試行（一致8回、不一致回）計80試行を行った。

この課題の後、各参加者は27, 33, 40, または47ミリ秒のどれかのプライマー提示時間条件で行動実験1と同種の学習課題を行った。この際に使われた情動プライマーは前実験と同様に恐怖表情と中立表情刺激であったが、これらの弁別を曖昧にするため以下のような提示方法が使用された。まず、プライマーとして300ミリ秒のマスクと同一表情刺激を交互に3回ずつ提示し、3回目の表情刺激の後にマスクと一緒に条件刺激となる無意味図形が300ミリ秒間提示された。この処理によって提示時間が表情弁別閾以下の場合には参加者は提示された表情を弁別することはできなかった。学習実験の全試行においてこのプライマーが使用された。その他は行動実験1と同一の連合学習課題であった（大報酬¥100, 小報酬¥1, 報酬確率0.65:0.35, 4種の条件刺激を各80試行、計320試行）。27, 33, 47ミリ秒条件は各20名、40ミリ秒条件は31名が実験に参加した。実験は専用のCRTディスプレイ（150Hz）

とビデオボードを用いてコントロールされた。

結果1：表情弁別課題

学習実験に先立ち、参加者の平均表情弁別閾を検討した。その結果、弁別成績について33ミリ秒提示と40ミリ秒提示の間に大きな成績の差が見られた（ $paired\ t(90) = -17.808, p < .001$ with Bonferroni correction (BC)) また、主観的な確信度についても33と40ミリ秒提示の間に大きな評価の差が見られた（ $paired\ t(90) = -17.033, p < .001$ with BC）。そこで、27から47ミリ秒いずれかのプライマーを用いた学習実験後に、27, 33ミリ秒提示をSubconscious条件、40, 47ミリ秒提示をConscious条件と分類して分析を行った。なお、SubconsciousとConscious条件の厳密な定義に関しては原著Watanabe & Haruno (2015)を参照していただきたい。

結果2：学習課題と強化学習モデルによる解析

まず、情動プライマーの提示時間に関係なく、全参加者のデータを用いて表情刺激ごとに行動実験1と同様の学習率（ ϵ ）、探索パラメータ（ β ）、¥100選択バイアス（ b ）を推定したところ、前回の実験と一致して学習率は中立条件より恐怖表情条件で有意に高かった。（ $paired\ t(90) = 3.077, p = .003$ ）。加えて¥100選択バイアスの恐怖表情条件も前回の実験と一致して負の傾向があった（ $one\ sampled\ t(90) = -4.687, p < .001$ with BC）。探索パラメータには前回と同様に条件差は見られなかった。

次に時間提示ごとの情動プライマーの影響を検証するために、4種の提示時間ごとに参加者のデータを分類し統計解析を行った。全体データの解析と一致して27, 33そして47ミリ秒提示条件にて恐怖呈示条件で有意な学習率の増加が見られた。（27ミリ秒, $paired\ t(19) = 2.211, p = .040$; 33ミリ秒, $paired\ t(19) = 2.482, p = .023$; 47ミリ秒, $paired\ t(19) = 2.194, p = .041$ ）しかしながら、興味深いことにこの効果は40ミリ秒提示条件では消滅した（40ミリ秒, $paired\ t(30) = -0.560, p = .580$ ）。

なぜこのような情動要因による学習促進の効果の谷が見られたのか。この現象の信頼性を確認するために、学習課題で使用された刺激提示時間と一致する弁別課題における正答率を参加者ごとに抽出し、その弁別成績に基づいて学習課題のデータを並び替えて再解析を行った。これによって弁別課題の成績の個人差を相殺することができる。解析の結果、この場合にも同様の効果の谷が観察された（詳細は原著Watanabe & Haruno, 2015を参照）。さらに、サンプリングバイアスの可能性を考慮し、参加者の性別、年齢、学力（所属大学・学部の偏差値から推定）、そして実験実施時間（朝晩の実施時間によって覚醒度が異なる可能性が

あるため)に群間差がないか検証した。しかし、どの要因にも40ミリ秒提示条件に特別なサンプリングバイアスは見られなかった。

考察2：情動喚起プライマーによる学習率亢進の谷の原因

上記の行動実験から、27, 33ミリ秒の表情を弁別不可能な情動プライマーによっても、47ミリ秒のそれが弁別可能なプライマーであるときと同様に学習率が亢進することが明らかとなった。しかしながら、40ミリ秒という無意識と意識の境界レベルではこの学習率の増加が最小、ほぼ0になることが本実験によって示された。この現象は参加者のサンプリングバイアスでは説明できなかった。加えてもし、そのタイミングで実験刺激の提示画面の機械的な同期に問題があったのであるなら、学習課題だけではなく、弁別課題でも同じような効果の谷が見られたはずだが、そのようなものは観察されなかった。

この学習率亢進の谷現象の原因として考えられるものに情動信号に関する二過程モデル (Two pathway model for emotional signal; Hannula, Simons, & Cohen, 2005; Tamietto & deGelder, 2010) がある。このモデルでは視覚情報が網膜で処理されてから情動の中核と考えられている扁桃体へ入力されるまでに大きく分けて二種類の処理特徴の異なる脳内経路が存在し、それぞれの処理特徴が異なることが示されている。一つ目は皮質経路 (cortical pathway) と呼ばれる一般的な視覚処理の経路で、網膜、視床外側膝状体、一次視覚野、第二次視覚野、そして高次の視覚野を経由して最終的に扁桃体へ入力されるものである。この経路は扁桃体に到達するまでに比較的時間がかかるが、細かい情報を処理を行うことで適切な行動を行うことを可能にしていると考えられている。しかしながら、我々は情動が喚起される状況では視覚に入ってきた障害物が何であるかを識別せずとも、まず逃避反応を引き起こすことがある。例えば、草原の中で何かしら目の前に黄色い物体が飛び込んできた際に、それが危険な蜂であるか、それとも害のない蝶であるかということを確認する前に、我々は反射的に逃避反応を起こすことができる。そのように物体の識別は曖昧だが、代わりに即座の反応を可能にしているのが網膜、上丘、視床枕、扁桃体というより少ない神経核を介した皮質下経路 (subcortical pathway) であると考えられている。前者の処理過程ははっきりとした意識的な知覚が生じた際に有意に活動する一方で、後者は弁別閾以下の情動刺激呈示で主に働くことが過去のfMRIを用いた研究で報告されている (Liddell, Brown, Kemp, Barton, Das, Peduto, Gordon, & Williams, 2005; Morris, Ohman, & Dolan, 1999; Williams, Das, Liddell, Kemp, Rennie, & Gordon, 2006)。また、この二つの経路は

相互抑制性のシステムである可能性も示唆されている (Williams et al., 2006)。このモデルを踏まえて本研究結果を解釈すると、27, 33ミリ秒提示条件はSubcortical pathwayが、47ミリ秒提示条件はCortical pathwayが主として働いている可能性が高い。しかし、本課題に対して40ミリ秒はどちらの経路も優位にならず、結果として扁桃体への情報入力が弱まってしまっているのではないか。この学習促進の谷から示唆されたことは、無意識的な学習率増強の基盤にある計算過程は、意識的な過程から少なくとも部分的に切り離せるということである。今後はこの仮説をfMRIなどの脳イメージング法を用いて検証する必要があるだろう。

まとめ

近年、我々は情動反応が条件づけ学習に及ぼす影響について数理モデルと脳機能イメージング法を用いて検証してきた。これは言い換えれば、情動要因を強化学習モデルの数式に組み込む作業であった。感情心理学においてはこれまでに「情動とは何か。」という疑問について多くの質的研究や分類研究がされてきたが、情動というものの曖昧性と複雑さのために現在でも一定の見解が得られているとは言いがたい。そのような複雑性の原因の一つは、情動はそれだけで存在するものではなく、情動が喚起された結果、生理反応、運動、表情、動機づけ、意思決定、記憶、注意、学習、課題成績などあらゆる行動に影響を与える形で存在するからである。しかしながら、そうであるならば「情動とは何か。」という問題を「情動は何に、どのように、影響を与えるのか。」という視点に置き換えて検証すべきではないだろうか。運動生理、意思決定、学習、記憶などの分野は情動という分野に比べ、多くの計算モデルが提唱・検証されている。これらのモデルに情動要因がどのような変数として組み込まれるべきか検証することは、情動とは何かという問題について示唆に富んだ知見を与えてくれるはずである。またそのようにして予測された計算モデルの一要因が、真に我々の脳において表現されているか検証することは情動システムの解明には重要である。近年我々が行った情動反応と学習過程の相互作用に関する研究もこのような視点が含まれていた。今後、情動反応とその影響を組み込んだ数理モデルを用いた感情研究とその神経基盤のより一層の理解が望まれる。

引用文献

- Ahn, S., & Phillips, A. G. (2002). Modulation by central and basolateral amygdalar nuclei of dopaminergic correlates of feeding to satiety in the rat nucleus accumbens and medial prefrontal

- cortex. *Journal of Neuroscience*, **22**, 10958–10965.
- Daw, D. N. (2011). Trial-by-trial data analysis using computational models. In M. R. Delgado, E. A. Phelps, & T. W. Robbins (Eds.), *Decision making, affect, and learning: Attention and performance XXIII* (pp. 3–38). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Delgado, M. R., Gillis, M. M., & Phelps, E. A. (2008). Regulating the expectation of reward via cognitive strategies. *Nature Neuroscience*, **11**, 880–881.
- Ferster, C. B., & Skinner, B. F. (1957). *Schedules of reinforcement*. East Norwalk, CT: Appleton-Century-Crofts.
- Fiorillo, C. D., Tobler, P. N., & Schultz, W. (2003). Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons. *Science*, **299**, 1898–1902.
- Fudge, J. L., Breitbart, M. A., & McClain, C. (2004). Amygdaloid inputs define a caudal component of the ventral striatum in primates. *Journal of Comparative Neurology*, **476**, 330–347.
- Fudge, J. L., & Haber, S. N. (2001). Bed nucleus of the stria terminalis and extended amygdala inputs to dopamine subpopulations in primates. *Neuroscience*, **104**, 807–827.
- Haber, S. N., & Knutson, B. (2010). The reward circuit: Linking primate anatomy and human imaging. *Neuropsychopharmacology*, **35**, 4–26.
- Hannula, D. E., Simons, D. J., & Cohen, N. J. (2005). Imaging implicit perception: Promise and pitfalls. *Nature Review Neuroscience*, **6**, 247–255.
- Kahneman, D., & Tversky, A. (1979). Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econometrica*, **47**, 263–291.
- Knutson, B., Wimmer, G. E., Kuhnen, C. M., & Winkielman, P. (2008). Nucleus accumbens activation mediates the influence of reward cues on financial risk taking. *Neuroreport*, **19**, 509–513.
- 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**, 235–243.
- Morris, J. S., Ohman, A., & Dolan, R. J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating “unseen” fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1680–1685.
- Pavlov, I. (1927). *Conditioned reflexes*. London: Oxford University Press.
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, **275**, 1593–1599.
- Sutton, R. S., & Barto, A. G. (1998). *Reinforcement learning: An introduction*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Tamietto, M., & deGelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Review Neuroscience*, **11**, 697–709.
- Tom, S. M., Fox, C. R., Trepel, C., & Poldrack, R. A. (2007). The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science*, **315**, 515–518.
- Watanabe, N., Sakagami, M., & Haruno, M. (2013). Reward prediction error signal enhanced by striatum-amygdala interaction explains the acceleration of probabilistic reward learning by emotion. *Journal of Neuroscience*, **33**, 4487–4493.
- Watanabe, N., & Haruno, M. (2015). Effects of subconscious and conscious emotions on human cue-reward association learning. *Scientific Reports*, **5**, 8478.
- 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**, 9264–9271.