

Neural Mechanism of Bodily Expression Processing

Cong Fan¹, Shunsen Chen¹, Lingcong Zhang¹, Wenbo Luo^{2,3*}

¹Department of Education, Minnan Normal University, Zhangzhou

²School of Psychology, Liaoning Normal University, Dalian

³School of Education, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing

Email: wenbo9390@sina.com

Received: Apr. 23rd, 2014; revised: May 5th, 2014; accepted: May 14th, 2014

Copyright © 2014 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

In recent years, bodily expression perception has become an important field in the research of emotional processing. In order to deeply know of the intrinsic mechanisms of processing bodily expressions, an increasing number of foreign researchers have used event-related potential, magneto encephalography and functional magnetic resonance techniques to investigate the neural mechanisms of processing bodily expressions. They found that emotion and behavior are closely associated, and that three possible mechanisms may explain the roles of bodily expression in emotional processing, and that the processing of bodily expression is modulated by attentional resources in abnormal and normal participants. Future researches can examine the effect of facial expression on processing bodily expression, and the relationship between attentional resources and valence of bodily expressions, as well as the relationship between attentional resources and arousal of bodily expressions.

Keywords

Bodily Expression, Emotion Processing, Neural Mechanism, Attentional Resources

身体表情加工的神经机制

范 聪¹, 陈顺森¹, 张灵聪¹, 罗文波^{2,3*}

¹闽南师范大学教育学院, 漳州

*通讯作者。

²辽宁师范大学心理学院, 大连

³重庆文理学院教育学院, 重庆

Email: wenbo9390@sina.com

收稿日期: 2014年4月23日; 修回日期: 2014年5月5日; 录用日期: 2014年5月14日

摘要

近些年来, 身体表情加工已成为情绪加工研究中的一个重要领域。为深入了解身体表情加工的内在机制, 越来越多的国外研究者使用事件相关电位、功能性磁共振以及脑磁图等技术研究身体表情加工的神经机制, 并且发现, 情绪与行为是紧密联系的; 身体表情在情绪加工过程中存在三个潜在的作用机制; 注意资源调节异常和正常被试对身体表情的加工。未来研究可以从面孔表情对身体表情情绪加工的影响, 身体表情的情绪效价和情绪唤醒度与注意资源的关系等方面来开展。

关键词

身体表情, 情绪加工, 神经机制, 注意资源

1. 引言

传统情绪加工理论提出, 人们普遍通过基本的面孔表情识别情绪(Izard, 1971; Ekman, 1993)。然而, 在现实生活中, 面孔通常和与其同时出现的身体共同传达人们的情绪状态。尤其当人与人之间存在一定距离而无法识别面孔表情时, 可见的身体所传达的表情仍能使人们进行情绪识别。

一般认为, 身体表情(情绪性身体语言, emotional body language, EBL)包括整体身体表现的情绪、协调一致的运动以及有意义的行为(de Gelder, 2006)。自十九世纪起, 研究者开始关注身体表情。起初, Darwin(1872/1965)在《人类和动物的表情》这一著作中涉及到对身体姿势的描述; James(1890)在《心理学原理》一书中使用整体身体姿势图片探讨了情绪识别。后来, Frijda(1988)和 Tomkins(1995)在各自的著作中都强调了情绪和行为的紧密联系, 从而使研究者开始探究人类如何加工身体表情刺激。然而, 传统情绪加工理论持有人们普遍通过基本的面孔表情识别情绪这一观点(Izard, 1971; Ekman, 1993), 并且身体表情加工的相关研究缺乏系统的理论框架。因此, 在这一时期, 探究面孔表情的加工占据了情绪加工研究领域的主导地位。最近几十年, 身体表情加工成为情绪加工研究中的一个重要领域。一些研究使用单独的身体表情刺激揭示, 与面孔表情的识别相似, 人们对身体表情的识别具有较高的一致性(de Meijer, 1989; Wallbott, 1998; Atkinson, Dittrich, Gemmell & Young, 2004; Grèzes, Pichon & de Gelder, 2007; Pichon, de Gelder & Grèzes, 2008, 2009; Stienen & de Gelder, 2011)。尤其在近十年, 越来越多的研究者采用事件相关电位(event-related potential, ERP)、功能性磁共振(functional magnetic resonance imaging, fMRI)以及脑磁图(magneto encephalography, MEG)等技术研究身体表情加工的神经机制, 从而揭示大脑如何加工身体表情刺激。

在理论上, 身体表情加工的相关研究强调, 身体表情作为一种与适应性行为相关的线索在情绪识别中起作用, 这向传统情绪加工理论提出挑战。同时, 将身体表情的加工纳入情绪加工研究领域来探讨面孔和身体表情加工的异同点, 这有助于完善情绪加工理论。此外, 探究身体表情加工还有重要的实践意义。在日常生活中, 身体表情作为一种线索, 使人们更好地识别情绪; 在临床中, 从身体表情加工的角度

度研究临床人群的情绪交流障碍问题，可以推动临床观察和诊断工具的研究进展。为使人们深入了解身体表情加工的内在机制，本文将从神经机制这一角度对其相关研究做出综述，以供未来研究参考。

2. 身体表情情绪加工的神经机制

大多数研究者发现面孔加工受到情绪的调节(Haxby, Hoffman & Gobbini, 2002; Luo, Feng, He, Wang & Luo, 2010; Kret, Pichon, Grèzes & de Gelder, 2011)。相似地，情绪也会调节大脑对身体刺激的加工。Van Heijnsbergen, Meeren, Grèzes 和 de Gelder(2007)使用 ERP 技术发现，相对于中性身体刺激，恐惧身体刺激引起 P1 成分更短的峰潜伏期。之后，Meeren, de Gelder, Ahlfors, Hämäläinen 和 Hadjikhani(2013)依据结构性现实分配式资源模型，采用 MEG 技术发现，在身体刺激呈现 120 ms 后，枕极(occipital pole)、前颞叶(anterior temporal lobe)、顶枕沟(parieto-occipital sulcus)以及顶内沟(intraparietal sulcus)对恐惧与中性身体刺激的反应存在差异。目前，研究者探究情绪在大脑对身体刺激加工过程中的调节作用，并由此发现情绪与行为的紧密联系以及自闭症谱系障碍患者对恐惧情绪的识别缺陷。

2.1. 情绪与行为的紧密联系

来自 fMRI 的证据表明，情绪与行为之间存在紧密联系。de Gelder, Snyder, Greve, Gerard 和 Hadjikhani (2004)监测了大脑加工恐惧和中性的静态身体刺激时的脑区活动。fMRI 结果发现，恐惧的静态身体刺激激活了调节行为的神经通路，说明情绪与行为之间存在内在联系。此外，研究者同时使用动态和静态(从相同的动态刺激中提取)的身体表情刺激，探讨情绪与行为之间的关系。Grèzes 等人(2007)研究被试如何识别恐惧的身体刺激。他们分析情绪类型(恐惧或中性)与呈现方式(静态或动态)的交互作用得出，相对于恐惧的静态刺激，恐惧的动态刺激激活了颞上沟(superior temporal sulcus)和前运动皮层(premotor cortex)。而颞上沟和前运动皮层的激活水平与观察和理解行为有关(Grèzes & Decety, 2001)。因此，研究者认为，这可能说明，恐惧的动态身体刺激调节大脑对情绪性行为进行优先反应。之后，Pichon 等人(2008)考察愤怒的动态身体刺激对运动脑区的调节作用。结果发现，当被试加工愤怒的动态身体刺激时，下丘脑(hypothalamus)、背侧的前运动皮层(the dorsal part of the premotor cortex)和腹正中前额皮层(the ventromedial prefrontal cortex)均被明显激活。这些脑区的激活反映了与防御性行为相关的自动化回应和运动反应。这表明，愤怒的动态身体刺激影响加工防御性行为脑区的激活水平。因此，这些研究说明，情绪与行为之间是紧密联系的。目前，相关研究涉及的因素比较有限，研究者在未来研究中可以考察不同情绪效价和不同情绪唤醒度的身体刺激与行为之间的具体联系。

2.2. 自闭症谱系障碍患者的情绪识别缺陷

一些研究者发现，自闭症谱系障碍患者在理解人类行为中蕴含的情绪信息方面存在缺陷。他们将这种缺陷归因于杏仁核、梭状回以及颞上回区域的功能紊乱(Pierce, Haist, Sedaghat & Courchesne, 2004; Schultz, 2005; Ashwin, Baron-Cohen, Wheelwright, O'Riordan & Bullmore, 2007)。此外，另一些研究者发现，自闭症谱系障碍患者加工情绪性和中性的面孔刺激时，面孔识别的神经网络，尤其是杏仁核以及镜像神经元系统(mirror neuron system, MNS)出现异常(Dapretto et al., 2006; Hadjikhani, Joseph, Snyder & Tager-Flusberg, 2007; Hall, West & Szatmari, 2007; Pelphrey, Morris, McCarthy & Labar, 2007; Kleinhans et al., 2008)。然而，由于自闭症谱系障碍患者本身不愿意注视面孔刺激，上述研究也许并不能直接证实，自闭症谱系障碍患者对情绪识别存在缺陷。为避免这一问题，研究者探究了自闭症谱系障碍患者如何加工情绪性身体刺激。他们使用功能性磁共振技术扫描了被试加工静态身体表情刺激时的脑部活动。结果显示，正常个体对恐惧和中性身体表情的脑区激活模式存在差异，而自闭症谱系障碍个体则与之相反。这个结

果表明,在正常个体中存在正常参与恐惧身体表情加工的神经网络;但在自闭症谱系障碍个体中,相关的神经网络则出现异常(Hadjikhani et al., 2009)。相似地,Grèzes 等人(2009)探究自闭症谱系障碍患者对动态身体表情刺激的加工。研究者使用 fMRI 技术监测被试识别恐惧和中性刺激时脑区的激活水平。行为数据表明,相比恐惧刺激,自闭症谱系障碍患者能更好地识别中性刺激。当自闭症谱系障碍患者观看恐惧性手势时,杏仁核(amygdala)、额下回(inferior frontal gyrus)和前运动区皮层未被激活。这说明,对自闭症谱系障碍患者而言,恐惧身体表情激活的脑区没有参与加工,因而他们无法识别恐惧的身体刺激。上述结果说明,自闭症谱系障碍患者对恐惧身体刺激的加工存在缺陷,从而证实自闭症谱系障碍患者存在情绪识别的缺陷。未来研究可以探究其他情绪障碍患者对身体刺激的加工模式,从而为情绪障碍患者的诊断以及干预提供依据。

3. 身体表情对情绪识别的潜在作用机制

在身体表情对情绪识别的潜在作用机制上,研究者有一些不同的解释。一种观点是,面孔表情可能具有模糊性(Frijda, 1986; Van den Stock, Righart & de Gelder, 2007)。另一种观点是,身体表情比面孔表情传达更多的行为信息(de Gelder & Van den Stock, 2012)。第三种观点是,身体和面孔表情加工的神经机制之间存在部分重叠(de Gelder & Van den Stock, 2012)。下面,作者将从行为学和神经机制的角度来阐述以上三种观点。

3.1. 面孔表情可能具有模糊性

少数极端情境(例如非常暴怒的情境或万分恐慌的情境)下,面孔表情是不模糊的。而在现实生活的其他情境中,人们能够控制自己的面部表情,从而使面孔表情变得模糊而不易被识别(de Gelder, 2009)。例如,在遇到困难而感受到压力时,一些人会保持面无表情,我们就无法识别他们当时的情绪状态。

对于面孔表情模糊性的神经机制,目前还未有研究者进行探讨。所以,作者将从行为学角度说明其存在的可能性。Van den Stock 等人(2007)把在快乐和恐惧之间变化的面孔表情分别与快乐和恐惧的身体表情结合,制作成复合刺激图片,并要求被试对面孔传达的情绪分类。结果显示,在面孔表情最模糊(面孔表情的情绪处于快乐与恐惧变化的中间部分)时,面孔表情的识别率受到身体表情所传达情绪的影响最大;随着面孔模糊性的降低,这种影响减小。因此,面孔表情的模糊性被认为是情绪性身体表情影响面孔表情情绪识别的原因。之后,Aviezer, Hassin, Bentin 和 Trope(2008)在实验中呈现厌恶的面孔表情与上半身姿势(恐惧、悲哀、愤怒或厌恶的)以及其他环境线索(恐惧、悲哀、愤怒或厌恶的)相结合的复合刺激,要求被试判断面孔表情的情绪类型。结果发现,被试对单独呈现的厌恶面孔表情的识别正确率只有 65.6%。因此,面孔表情被认为具有模糊性。此外,结果还显示,当身体表情的情绪类型从厌恶变成愤怒时,被试对厌恶的面孔表情的识别正确率从 91% 降至 11%。这个结果表明,在面孔表情模糊的情况下,面孔表情的情绪识别受到身体表情情绪信息的影响。最近,Aviezer, Tropeh 和 Todorov(2012)探究了在现实生活情境中,人们如何辨别强烈的积极和消极情绪。实验者将在专业高风险网球比赛中,运动员赢得或失去比分的即时最大情绪反应分别定义为强烈的积极和消极情绪。实验要求被试观看含有情绪信息的单独面孔刺激、单独身体刺激以及面孔与身体的复合刺激,并且区分刺激的情绪效价。结果发现,身体表情而非面孔表情能够区分强烈的积极情绪和消极情绪。研究者认为,在现实生活情境中,面孔表情存在内在模糊性,而环境信息会快速解决这种模糊性问题。根据以上三个行为实验,研究者得出一种假设:当面孔表情具有模糊性时,身体表情对情绪识别起作用。但是,相关神经机制仍尚未明晰,未来研究需要对此进行探讨。

3.2. 身体表情可能比面孔表情传达更多的行为信息

依据 Frijda 和 Tomkins 的观点, 情绪与行为之间存在紧密联系。研究者认为, 情绪刺激诱发了“情绪程序”, 而这种程序会引起个体神经生理学上持续的变化(或者是这种变化发生在个体的情绪平复阶段), 并且与进化上相协调的行为有关(Darwin, 1872; Frijda, 1986; Tomkins, 1995; Panksepp, 1998; Russell & Feldman Barrett, 1999)。因此, 情绪的识别也许涉及全身而不只是面孔表现出的行为信息。近些年来, 一些研究者发现, 身体表情传达了行为信息。de Gelder 等人(2004)的研究指出, 相对于中性身体刺激, 恐惧身体刺激激活了尾状核(caudate nucleus)和壳核(putamen)。de Gelder, Hortensius 和 Tamietto(2012)认为, 尾状核和壳核是形成反射性行为(reflexive action)所激活的脑区。因此, 恐惧身体表情传达出一定的行为信息(例如, 恐惧引起的僵住, 退缩等)。根据 Adolphs(2002)的面孔表情加工模型, 人们加工面孔表情时没有激活上述脑区。这可能说明, 身体表情比面孔表情传达更多的行为信息。

研究者直接比较身体表情和面孔表情所传达的行为信息, 发现身体表情比面孔表情传达更多的行为信息。van de Riet, Grèzes 和 de Gelder(2009)使用 fMRI 技术监测被试识别面孔和身体表情刺激时所激活的脑区。结果显示, 情绪性身体刺激激活皮层和皮层下与运动相关的结构, 如额下回、尾状核和壳核。但情绪性面孔刺激不能激活这些与运动相关的区域, 研究者认为, 这些与运动相关脑区的激活可能反映了隐含在身体表情中的适应性行为(adaptive behavior)(如观看恐惧 EBL 后自动产生的恐惧行为)(de Gelder et al., 2004)。之后, 在一项 fMRI 研究中, Kret 等人(2011)探究情绪性的动态面孔和身体刺激所激活的脑区是否存在差异。结果也发现, 情绪性身体刺激比情绪性面孔刺激激活了更多与运动相关的脑区。因此, 以上研究说明, 较面孔表情而言, 身体表情传达更多的行为信息。所以, 当人们需要行为信息作为一种“补充”来帮助自己识别情绪时(de Gelder & Hadjikhani, 2006), 身体表情所传达的行为信息可能影响情绪识别。未来, 为说明来自身体表情的行为信息对情绪加工的影响, 研究者仍需继续考察情绪性身体刺激是否激活其他与行为相关的运动区域。

3.3. 身体和面孔表情加工的神经机制之间存在部分重叠

近些年来, 研究者探讨大脑对情绪性身体和面孔表情加工时激活的脑区是否重叠。对双侧杏仁核受损患者的早期研究结果表明, 他们识别恐惧面孔表情和恐惧身体表情的缺失是相同的(Sprengelmeyer et al., 1999)。这从另一个侧面说明, 杏仁核在人们加工面孔和身体表情的情绪信息时起到重要作用。之后, Hadjikhani 和 de Gelder(2003)使用 fMRI 技术研究情绪性身体表情加工的内在机制。结果显示, 相对于中性的身体刺激, 恐惧的身体刺激激活了梭状回(fusiform gyrus)和杏仁核。近几年来, Pichon 等人(2008)探究了被试对愤怒身体表情刺激加工的脑机制。他们发现, 相对于中性的刺激, 愤怒的刺激激活了梭状回和杏仁核。而面孔表情加工的相关研究表明, 梭状回和杏仁核对于人们加工恐惧面孔表情也是至关重要的(Haxby et al., 2002)。此外, 一些研究者直接比较了情绪性面孔和身体刺激激活脑区的相似性。研究指出, 杏仁核和梭状回对人们加工情绪性面孔和身体表情刺激都起作用(van de Riet et al., 2009; Kret et al., 2011)。这些结果说明, 在人们加工情绪性面孔和身体表情时, 梭状回和杏仁核起一定作用。

此外, 在情绪性面孔和身体表情的加工过程中, 可能存在一条相似的神经通路。在面孔表情的加工模型中, Adolphs(2002)强调, 通过一条皮层下通路, 人们可以对诸如恐惧和愤怒等威胁性面孔表情进行快速自动化的加工。其中, 涉及的皮层下结构包括上丘、丘脑枕和杏仁核。近些年来, 研究者考察被试对威胁性身体刺激的加工。de Gelder 等人(2004)的研究指出, 相对于中性刺激, 恐惧的刺激激活了上丘(superior colliculus)、丘脑枕(pulvinar)和杏仁核。相似地, Pichon 等人(2009)的研究发现, 相对于中性刺激, 威胁性刺激激活了丘脑枕和杏仁核。de Gelder, Hortensius 和 Tamietto(2012)认为, 在身体识别的双

路线理论模型中，上丘、丘脑枕和杏仁核是负责对威胁性身体表情进行快速自动化加工的神经通路的一部分。所以，在快速自动化加工威胁性面孔和身体表情的神经通路上，可能存在重叠的脑区。综上所述，人们加工情绪性身体和面孔表情时，激活的脑区存在部分重叠。所以，与面孔表情类似，身体表情也对情绪识别起作用。然而，身体和面孔的情绪加工所激活的脑区也存在差异。而这种差异对情绪识别的影响仍需得到探讨。

以上是身体表情对情绪识别的三种潜在作用机制及其神经机制。未来，研究者仍需对这三种潜在作用机制进行验证。

4. 身体表情加工的注意机制

目前，研究者探究注意资源如何调节人们对身体表情的加工，发现盲视被试可以对情绪性身体表情进行无意识加工，而正常被试可以对威胁性身体表情进行自动化加工。以下将从神经机制的角度对这两方面进行阐述。

4.1. 盲视被试对情绪性身体表情的无意识加工

研究发现，盲视被试能够不受注意资源的影响，对身体表情进行无意识加工。在一项 fMRI 研究中，研究者探究单侧纹状皮层受损而患有盲视的被试对情绪性身体刺激的加工。在实验中，被试被要求观看呈现在盲视野(右视野)内的快乐和中性的身体刺激并识别身体刺激的情绪类型。行为数据显示，被试无法意识到呈现的情绪刺激，但对盲视野刺激的分辨率为 67%，这表明被试能够对盲视野中呈现身体刺激的情绪类型进行有效区分。fMRI 结果发现，快乐的身体表情(未被看到)激活了与行为加工有关的 MT 视觉区域和丘脑枕核(pulvinar nucleus)。因此，在单侧纹状皮层存在缺陷的情况下，盲视被试能够对情绪性身体刺激进行无意识加工(de Gelder & Hadjikhani, 2006)。最近，一项 fMRI 研究探讨单侧纹状皮层受损而患有盲视的被试对动态身体表情刺激的加工。实验者要求患者观看呈现在他们的盲视半视野和正常半视野中的愤怒和中性的身体刺激并识别身体刺激的情绪类型。行为数据发现，被试没有意识到刺激的出现与消失，但被试对盲视野刺激的分辨率为 69%。这表明，被试可以有效辨别在盲视半视野中呈现的身体刺激的情绪类型。fMRI 结果显示，在盲视半视野情况下，相对于中性刺激，愤怒的刺激激活双边上丘、丘脑枕核、杏仁核和右侧梭状回。直接对比盲视半视野和正常半视野中的情绪调节作用显示，愤怒的刺激选择性地激活了右侧上丘和双边枕核/丘脑枕。而这些皮层下结构被认为可以选择性地参与无意识的视觉情绪感知(Van den Stock et al., 2011)。因此，这几项研究表明，盲视被试可以不受注意资源的影响，对身体表情的情绪信息进行无意识加工。

4.2. 正常被试对威胁性身体表情的自动化加工

研究者也探究了注意资源如何调节正常被试对身体表情的加工。相关的 fMRI 研究(de Gelder et al., 2004; de Gelder, 2006; Grèzes, Pichon & de Gelder, 2007; Pichon et al., 2008, 2009; Conty, Dezecache, Hugueville & Grèzes, 2012)表明，人们可以不受注意力的控制(attentional control)，对威胁性的身体刺激进行自动化加工。最近，Pichon, Gelder 和 Grèzes(2012)使用 fMRI 技术探究注意资源对身体表情加工的影响。实验者要求被试观看动态的恐惧、愤怒和中性的身体刺激，之后完成情绪命名任务和颜色命名任务。fMRI 数据表明，在两种任务情况下，相对于中性身体刺激，威胁性身体刺激都更强地激活中脑导水管周围灰质(periaqueductal gray, PAG)和后下丘脑内侧(posterior medial hypothalamus)。PAG 和后下丘脑内侧属于皮层下结构，在自动的条件反射和综合的防御行为(autonomic reflexes and integrated defensive behaviors)中起重要作用(Mobbs et al., 2007)。因此，这个结果说明，身体刺激所传达的威胁性信息自动激活产生防御性

行为的脑区。上述研究结果表明，正常被试可以不受注意力的控制，对威胁性的身体刺激进行自动化加工。

综上所述，盲视被试能够不受注意资源的影响，对身体表情进行无意识加工；正常被试可以不受注意力的控制，对威胁性的身体刺激进行自动化加工。

5. 总结与展望

为揭示身体表情的加工及其神经机制，未来的研究工作可以关注以下几个方面。首先，研究者无法提供丰富的 ERP 数据来解释人们对身体表情刺激的加工。相对而言，识别情绪性图片的 ERP 相关研究较多。研究者指出，情绪效价与选择性注意有关，影响早期的(100~250 ms)ERP 成分(P1, N1, P2, N2)；而情绪唤醒度与注意资源的分配有关，影响较晚的(200~1000 ms)ERP 成分(EPN, P300 和正向慢波——LPP)(Olofsson, Nordin, Sequeira & Polich, 2008)。由于刺激材料相似，因此，未来研究中，研究者可以以时间进程为线索，从情绪效价和唤醒度两个角度探究身体表情加工的神经机制以及注意资源如何调节人们对身体表情的加工。

其次，目前，身体环境效应的研究主要关注身体表情如何影响面孔表情的识别。事实上，由于身体和面孔表情加工的神经功能基础之间存在部分重叠。所以，当呈现身体和面孔表情的复合刺激时，身体表情和面孔表情可能是相互影响的。因此，未来研究可以涉及面孔表情如何影响身体表情的加工以及其神经机制。

第三，现今的研究主要以视觉刺激材料为主。然而，听觉刺激的相关研究也许同样能够解释身体表情的加工及其神经机制。所以，未来可对此进行探究。

综上所述，身体表情作为一种与适应性行为相关的线索，在情绪识别中起作用。身体表情加工的相关研究不仅有助于我们深入了解情绪加工的内在机制，还有助于我们了解临床人群的情绪交流障碍问题。未来需要进一步探究身体表情的加工及其神经机制，从而为拓展身体表情加工乃至情绪加工的理论模型奠定基础。

致 谢

此项工作得到了国家自然科学基金面上项目(批准号：31371033)的支持。

参考文献 (References)

- Ashwin, C., Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., O’Riordan, M., & Bullmore, E. T. (2007). Differential activation of the amygdala and the “social brain” during fearful face processing in Asperger Syndrome. *Neuropsychologia*, 45, 2-14.
- Adolphs, R. (2002). Recognizing emotion from facial expressions: Psychological and neurological mechanisms. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1, 21-62.
- Atkinson, A. P., Dittrich, W. H., Gemmell, A. J., & Young, A. W. (2004). Emotion perception from dynamic and static body expressions in point-light and full-light displays. *Perception*, 33, 717-746.
- Aviezer, H., Hassin, R. R., Bentin, S., & Trope, Y. (2008). Putting facial expressions back in context. In N. Ambady & J. Skowronski (Eds.), *First Impressions* (pp. 255-286). New York, NY: Guilford Press.
- Aviezer, H., Trope, Y., & Todorov, A. (2012). Body cues, not facial expressions, discriminate between intense positive and negative emotions. *Science*, 338, 1225-1229.
- Conty, L., Dezacache, G., Hugueville, L., & Grèzes, J. (2012). Early binding of gaze, gesture, and emotion: Neural time course and correlates. *The Journal of Neuroscience*, 13, 4531-4539.
- Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., & Iacoboni, M. (2006). Understanding emotions in others: Mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature Neuroscience*, 9, 28-30.
- Darwin, C. (1872). *The expressions of emotions in man and animals*. London, UK: John Marry.

- de Gelder, B., Snyder, J., Greve, D., Gerard, G., & Hadjikhani, N. (2004). Fear fosters flight: A mechanism for fear contagion when perceiving emotion expressed by a whole body. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *47*, 16701-16706.
- de Gelder, B. (2006). Towards a biological theory of emotional body language. *Biological Theory*, *1*, 130-132.
- de Gelder, B., & Hadjikhani, N. (2006). Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport*, *6*, 583-586.
- de Gelder, B. (2009). Why bodies? Twelve reasons for including bodily expressions in affective neuroscience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *1535*, 3475-3484.
- de Gelder, B., Hortensius, R., & Tamietto, M. (2012). Attention and awareness each influence amygdala activity for dynamic bodily expressions—A short review. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *6*, 54.
- de Gelder, B., & Van den Stock, J. (2012). Real faces, real emotions: Perceiving facial expressions in naturalistic contexts of voices, bodies and scenes. In A. J. Calder, G. Rhodes, J. V. Haxby, & M. H. Johnson (Eds.), *The Handbook of Face Perception*. Oxford: Oxford University Press.
- de Meijer, M. (1989). The contribution of general features of body movement to the attribution of emotions. *Journal of Nonverbal Behavior*, *13*, 247-268.
- Ekman, P. (1993). Facial expression and emotion. *American Psychologist*, *48*, 384-392.
- Frijda, N. (1988). The laws of emotion. *American Psychologist*, *43*, 349-358.
- Grèzes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: A meta-analysis. *Human Brain Mapping*, *12*, 1-19.
- Grèzes, J., Pichon, S., & de Gelder, B. (2007). Perceiving fear in dynamic body expressions. *Neuroimage*, *35*, 959-967.
- Grèzes, J., Wicker, B., Berthoz, S., & de Gelder, B. (2009). A failure to grasp the affective meaning of actions in autism spectrum disorder subjects. *Neuropsychologia*, *8-9*, 1816-1825.
- Hadjikhani, N., & de Gelder, B. (2003). Seeing fearful body expressions activates the fusiform cortex and amygdala. *Current Biology*, *24*, 2201-2205.
- Hadjikhani, N., Joseph, R. M., Snyder, J., & Tager-Flusberg, H. (2007). Abnormal activation of the social brain during face perception in autism. *Human Brain Mapping*, *28*, 441-449.
- Hadjikhani, N., Joseph, R. M., Manoach, D. S., Naik, P., Snyder, N., Dominick, K., et al. (2009). Body expressions of emotion do not trigger fear contagion in autism spectrum disorder. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *1*, 70-78.
- Hall, G. B., West, C. D., & Szatmari, P. (2007). Backward masking: Evidence of reduced subcortical amygdala engagement in autism. *Brain and Cognition*, *65*, 100-106.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, *1*, 59-67.
- Izard, C. E. (1971). *The face of emotion*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*. New York: Holt.
- Kleinmans, N. M., Richards, T., Sterling, L., Stegbauer, K. C., Mahurin, R., Johnson, L. C., & Aylward, E. (2008). Abnormal functional connectivity in autism spectrum disorders during face processing. *Brain*, *131*, 1000-1012.
- Kret, M., Pichon, S., Grèzes, J., & de Gelder, B. (2011). Similarities and differences in perceiving threat from dynamic faces and bodies. An fMRI study. *NeuroImage*, *54*, 1755-1762.
- Luo, W. B., Feng, W. F., He, W. Q., Wang, N. Y., & Luo, Y. J. (2010). Three stages of facial expression processing: ERP study with rapid serial visual presentation. *Neuroimage*, *49*, 1857-1867.
- Meeren, H. K., de Gelder, B., Ahlfors, S. P., Hämäläinen, M. S., & Hadjikhani, N. (2013). Different cortical dynamics in face and body perception: An MEG study. *PLoS One*, *9*, e71408.
- Mobbs, D., Petrovic, P., Marchant, J. L., Hassabis, D., Weiskopf, N., Seymour, B., et al. (2007). When fear is near: Threat imminence elicits prefrontal-periaqueductal gray shifts in humans. *Science*, *317*, 1079-1083.
- Olofsson, J. K., Nordin, S., Sequeira, H., & Polich, J. (2008). Affective picture processing: An integrative review of ERP findings. *Biological Psychology*, *77*, 247-265.
- Panksepp, J. (1998). *Affective neuroscience: The foundation of human and animal emotions*. New York: Oxford University Press.
- Pelphrey, K. A., Morris, J. P., McCarthy, G., & Labar, K. S. (2007). Perception of dynamic changes in facial affect and identity in autism. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *2*, 140-149.
- Pichon, S., de Gelder, B., & Grèzes, J. (2008). Emotional modulation of visual and motor areas by dynamic body expressions of anger. *Society for Neuroscience*, *3*, 199-212.
- Pichon, S., de Gelder, B., & Grèzes, J. (2009). Two different faces of threat. Comparing the neural systems for recognizing

- fear and anger in dynamic body expressions. *Neuroimage*, 47, 1873-1883.
- Pichon, S., de Gelder, B., & Grèzes, J. (2012). Threat prompts defensive brain responses independently of attentional control. *Cerebral Cortex*, 2, 274-285.
- Pierce, K., Haist, F., Sedaghat, F., & Courchesne, E. (2004). The brain response to personally familiar faces in autism: Findings of fusiform activity and beyond. *Brain*, 127, 2703-2716.
- Russell, J. A., & Barrett, L. F. (1999). Core affect, prototypical emotional episodes, and other things called emotion: Dissecting the elephant. *Journal of Personality and Social Psychology*, 76, 805-819.
- Schultz, R. T. (2005). Developmental deficits in social perception in autism: The role of the amygdala and fusiform face area. *International Journal of Developmental Neuroscience*, 23, 125-141.
- Sprengelmeyer, R., Young, A. W., Schroeder, U., Grossenbacher, P. G., Federlein, J., Büttner, T., & Przuntek, H. (1999). Knowing no fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266, 2451-2456.
- Stienen, B. M. C., & de Gelder, B. (2011). Fear detection and visual awareness in perceiving bodily expressions. *Emotion*, 5, 1182-1189.
- Tomkins, S. S. (1995). Exploring affect. In E. V. Demos (Ed.), *The Selected Writings of S. S. Tomkins*. Cambridge: Cambridge University Press.
- van de Riet, W. A., Grèzes, J., & de Gelder, B. (2009). Specific and common brain regions involved in the perception of faces and bodies and the representation of their emotional expressions. *Social Neuroscience*, 4, 101-120.
- Van den Stock, J., Righart, R., & de Gelder, B. (2007). Body expressions influence recognition of emotions in the face and voice. *Emotion*, 3, 487-494.
- Van den Stock, J., Tamietto, M., Sorger, B., Pichon, S., Grèzes, J., & de Gelder, B. (2011). Cortico-subcortical visual, somatosensory and motor activations for perceiving dynamic whole-body emotional expressions with and without V1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 39, 16188-16193.
- Van Heijnsbergen, C. C. R. J., Meeren, H. K. M., Grèzes, J., & de Gelder, B. (2007). Rapid detection of fear in body expressions, an ERP study. *Brain Research*, 1186, 233-241.
- Wallbott, H. E. (1998). Bodily expression of emotion. *European Journal of Social Psychology*, 28, 879-896.