

# 个体非言语情绪识别研究综述

谯悦, 何东军\*

成都医学院心理学院, 四川 成都

收稿日期: 2023年7月18日; 录用日期: 2023年9月18日; 发布日期: 2023年9月28日

## 摘要

个体通过视觉通道准确感知他人的情绪状态在社会人际交流过程中至关重要。面孔和肢体都是个体识别判断他人情绪状态的重要线索, 在不同情绪种类的识别中, 面孔与肢体的视觉加工处理上具有明显差异, 即个体以不同的扫视模式对情绪种类进行判断。在情绪的神经加工过程中, 面孔和肢体具有重叠的神经基础, 也能激活不同的特异性脑区活动。本文对非言语(面孔、肢体)情绪识别的视觉加工、神经基础研究以及情绪加工神经回路进行回顾, 并对未来个体情绪识别研究提出展望。

## 关键词

情绪识别, 面孔情绪, 肢体情绪, 加工机制

# A Review of Research on Individual Non-Verbal Emotion Recognition

Yue Qiao, Dongjun He\*

School of Psychology, Chengdu Medical College, Chengdu Sichuan

Received: Jul. 18<sup>th</sup>, 2023; accepted: Sep. 18<sup>th</sup>, 2023; published: Sep. 28<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

It is very important for individuals to accurately perceive others' emotional states through visual channels in the process of social interpersonal communication. Both faces and limbs are important clues for individuals to recognize and judge emotions. There are obvious differences in the visual processing of faces and limbs, and individuals judge emotion types with different saccades. In the neural processing of emotions, faces and limbs have overlapping neural bases and can also activate different specific brain regions. In this paper, we review the visual processing, neural ba-

\*通讯作者。

sis research and neural circuits of non-verbal (face, body) emotion recognition, and put forward the prospect of future emotion recognition research.

## Keywords

Emotion Recognition, Face Emotion, Body Emotion, Processing Mechanism

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

## 1. 引言

情绪是对客观事物形成的一种主观态度以及相应行为反应。当有机体产生情绪时,通常会引发生理指标等一系列的变化,通过改变面部肌肉,声音,以及身体姿态等外部行为表达出来。人具有社会属性,因此,情绪作为一种传递信息的功能,对个体的社会生存、适应尤为重要。

情绪识别是个体通过观察他人情绪的外部表现来判断个体当前环境下的心理状态和情绪强度。在人际互动交往过程中,因为无法对个体情绪产生的内部生理和心理变化进行直接的观察,所以观察情绪的外部表现是我们判断他人情绪的主要手段。当我们与他人接触互动,面孔往往是我们第一个注视落脚点,对方通过面部肌肉运动从而呈现表情,我们即可推断出他人当下的意图和情感状态,从而进行合适的回应,可见面部是个体重要的视觉信号,即能包含丰富的信息也能传达信息。根据近些年对情绪表达的研究,肢体被证实是人体传达情感信息的重要载体,尤其是当面部区域被遮挡、距离太远无法清楚观察他们面部信息,亦或是对方控制面部肌肉隐藏真实表情的时候,肢体的动作变化成为了获取情绪信息唯一的非言语信息来源。

在识别非言语情绪线索的视觉和神经机制研究中,取得了一系列的研究结果。本文就面孔情绪、肢体情绪的视觉以及神经认知加工的成果进行梳理,提出相关研究的局限性,及对未来研究的展望。

## 2. 面孔情绪识别的加工

面孔是情绪信息传递的载体之一,面部肌肉通过运动使面部形态发生变化(如皱眉、嘴角上扬或下扬等)从而产生表情,这些面孔表情为个体提供了知觉基础,反映了一个人的内在感受和情绪、动机和需求、意图和行动倾向(Ekman, 1992)。人类具有快速、有效地解码面孔情绪的能力(Jack et al., 2009),通过观察他人的面部变化就能进行良好的社会互动。

作为研究情绪识别的一种客观指标,面孔表情使得我们对人类社会信号检测的机制有很好的了解(Barrett et al., 2019)。对于面孔情绪的研究,现已经获得了大量关于人类面部情绪及其神经生物学基础的有价值的见解。

### 2.1. 面部情绪信息视觉编码

Ekman 通过跨文化研究确定了 6 种基本情绪(开心、悲伤、愤怒、厌恶、恐惧、惊讶)能够被人类准确识别。此后关于情绪的大多数研究就在这 6 种情绪的基础上进行扩展研究讨论(Tottenham et al., 2009; Recio et al., 2013)。回顾关于基本情绪的识别研究,能够发现情绪识别的行为实验的结果被不断的重复验证,即:在识别面孔情绪的反应时和准确率出现类别差异,个体对快乐的面孔反应最快,准确率最高,

惊讶、愤怒、悲伤和厌恶的面孔识别率和反应时差别不大, 而恐惧面孔的识别准确性最差, 识别反应时间最长。积极效价的面孔总是识别最快, 正确率最高, 被称为“快乐面孔优势”。这种现象的发生首先可能是因为快乐面孔是唯一表达积极情感的面孔, 容易辨别, 而其他面孔都是消极的(愤怒、恐惧、悲伤和厌恶)或模棱两可的(惊讶; 既可以接受积极和消极的解释), 这些具有共同的负性效价的面孔可能会受到相互干扰(Nummenmaa & Calvo, 2015)。其次, 快乐面孔上的嘴部区域上翘, 展露的笑脸是突出的和独特的, 相比于其他效价的面孔区域显得更为突出(Calvo & Nummenmaa, 2008), 引起更多注意和更多的注视停留时间, (Beaudry et al., 2013; Bombari et al., 2013)。最后, 在神经方面也有合理的解释, 从大脑的时间进程上看, 通过 ERP 的 N1 成分评估, 微笑能够在早期被注意到(刺激后 90~130 ms) (Beltrán & Calvo, 2015)。可见微笑标志能够被用作快速识别面部快乐的捷径。

此外, 研究中也发现了一些情绪混淆的现象(Recio et al., 2013), 惊讶与恐惧, 愤怒和厌恶, 这两组面孔情绪似乎没有一个类似快乐、悲伤情绪的清晰界限, 在识别分类的任务中经常被选择到同一类情绪中, 贴上错误的情绪标签, 这种现象的出现可能与它们在早期阶段共享知觉编码的处理和表达代码有关。

在研究面孔情绪识别会思考一个问题, 面孔是否存在某些关键区域能够提供具有真正价值的情感信息, 能够使个体忽略掉无关紧要的部分, 从而快速的识别出情绪? Schurgin 等人(Schurgin et al., 2014)在实验中将情绪面孔划分为 21 个面部 AOI (area of interest), 根据个体的眼动数据显示, 眼睛、上鼻部分、下鼻部分、上唇以及鼻窦这 5 个区域能够作为观察他人面孔主要的兴趣区, 只观察这些 AOI 域就能对情绪进行识别。在关于情绪面孔的其他研究结论也给出了面孔情绪主要以眼睛、鼻子、嘴巴这三大块区域的肌肉不同活动结构来完成, 成为提取关键面部情绪信息的主要区域。

在眼动实验中, 通过泡泡“Bubbles”技术探索具有高诊断信息的 AOI, 数据显示面部区域的 AOI 在基本情绪识别中有不同的主导性。嘴部区域是积极情绪进行信息诊断的主要区域, 而对于识别悲伤等负面情绪时, 个体倾向于从面部上半部分、眼部区域提取关键信息进行识别(Schurgin et al., 2014)。具体来说, 愤怒和恐惧表情的识别主要依赖于眼部特征, 高兴和厌恶的识别主要依靠嘴部特征, 而悲伤和惊讶表情的识别需要综合眼部和嘴部特征(Calvo et al., 2014)。愤怒和恐惧则依赖于眼部区域。(Eisenbarth & Alpers, 2011; Martin et al., 2017)

综合各项研究结果, 能得出一些确切的结论, 即情绪种类之间的识别正确率和反应时具有显著差异; 并不是全部的面孔区域都具有诊断价值; 至少有一些面部表情以一种固定的空间方式被个体扫描识别的。

## 2.2. 面孔情绪识别的神经基础

随着现代科学的进步发展, 出现的一系列先进技术和工具能够精确地了解情绪过程背后的神经机制和行为。根据已有的文献可知, 人类面孔处理背后涉及一个分布的神经网络, 包括梭状面部区(FFA)、枕部面部区(OFA)、颞上沟(STS)、杏仁核和岛叶(Adolphs & Spezio, 2006)以及部分视觉皮层如梭状回, 皮层下区域等(何蔚祺等, 2021; Malezieux et al., 2023)。这些脑区在情绪识别过程中发挥着不同的作用, 但又相互关联, 接受信息, 传递信息, 分析信息。在这里, 我将对几个重要的情绪面孔识别涉及的脑部结构进行回顾。

在情绪大脑的神经结构网络中, 边缘系统对情绪的加工处理非常重要, 当个体在识别不同情绪面孔时这块区域表现出重叠激活现象。边缘系统与个体的情感体验与表达有关, 其系统包括杏仁核、眼窝前额皮层(OFC)、前扣带皮层(ACC)、运动前皮层和躯体感觉皮层。在边缘系统中相比于其他结构, 杏仁核似乎居于核心地位, 这不仅是杏仁核本身是一个能够对感知到的事件赋予情感意义的重要大脑结构(Vuilleumier, 2009), 而且也表现在各研究中对杏仁核的情绪处理反复提及和强调的重要性。面孔情绪识别研究发现, 杏仁核对情绪的效价具有敏感性, 可能在情绪加工时优先对负性或正效价作出反应(Schmidt

et al., 2020)。除了厌恶情绪, 左侧杏仁核对快乐、愤怒、恐惧和悲伤面部表情有激活反应, 但相比于其他情绪, 杏仁核对恐惧的反应更为强烈(Lindquist et al., 2015), 因此有研究者提出了“杏仁核 - 恐惧假说”, 认为杏仁核是恐惧情绪的大脑回路里最重要的中枢, 这个假说被后续的研究者们给予高度的认同和引用。有研究发现, 当杏仁核损伤的患者在高度的二氧化碳环境中, 仍然能引发恐惧的体验(Feinstein et al., 2013), 这一个发现说明了杏仁核可能只是处理流的一部分, 并不是恐惧体验的基本神经基质(Barrett, 2017; Malezieux et al., 2023), 对于恐惧情绪的处理除了对杏仁核的依赖可能还与其他神经关联。对于厌恶情绪, 杏仁核对其是否起到关键作用还存在研究的争议和讨论, 在一些研究中观察到了恐惧引发了杏仁核的活动, 但在另一些研究文献中则表明在识别恐惧情绪时, 没有明显的杏仁核高度激活, 对此的争议可能需要更多的研究进行解决。此外, 根据研究的大脑激活的结论中能够发现双侧杏仁核对于情绪的作用并非是相等的, 相比于右侧杏仁核, 左侧杏仁核的敏感反应更大, 似乎说明左侧杏仁核在面部情绪识别处理中起着主导作用(Whalen et al., 2013; Wager et al., 2015), 这一结论还需要更多的杏仁核详细研究, 讨论两侧杏仁核结构功能的差异。

前脑岛被认为是与身体感觉的意识和情感感觉有关(Craig, 2009)的一个脑区, 在个体接受内部核心情感(Craig, 2005, 2009)与创造情感感觉(Lindquist et al., 2012)方面发挥着关键作用, 同时它与广泛的基本情绪和社会情绪密切相关(Lamm & Singer, 2010)。在对情绪大脑进行观察时能够发现, 当个体在意识范围内去评估他们的感受时, 前脑岛就会显示活动增加(Lindquist et al., 2012), 即脑岛的活动与内感受和情感感觉的意识相关。在情绪种类的比较中, 有多项研究结果表明脑岛对厌恶情绪似乎有更密切的联系。有研究表明前脑岛负责处理厌恶的面部表情(Sprengelmeyer et al., 1998; Xu et al., 2021), 当个体前脑岛和基底神经节受损, 难以识别带有厌恶情绪的面部表情(Adolphs et al., 2003; Calder et al., 2000), 当用电刺激脑岛会产生与厌恶类别一致的感觉(Penfifield & Falk, 1955)。

眶额皮层 OFC 是一个巨大的结构, 与许多心理现象有关, 心理建构主义认为 OFC 的一部分在核心情感中发挥重要作用, 它是一个整合外感受和内感受感觉信息, 然后指导个体外在行为的场所。当个体经历一系列的外感受(听觉刺激, 视觉图片)和内感受时, 左右 OFC 的活动可能会增加, (Lindquist et al., 2012)。在情绪种类中, 大量的研究将 OFC 与愤怒、攻击性联系起来, Harmon-Jones 和 Sigelman (Harmon-Jones & Sigelman, 2001)通过脑电的研究发现 PFC 的活动与对侮辱的愤怒经历有关, Frederike Beyer 等人利用 fMRI 对愤怒情绪图片进行探究, 结果显示 OFC 对愤怒面部表情的反应与攻击行为呈现负性相关。与愤怒挂钩的 OFC 参与社会负面情绪刺激的处理, 在个体的社会适应性反应和形成适当的行为具有重要地位。

此外, 在大脑神经中存在面孔感知中涉及特殊的神经机制(Kanwisher & Yovel, 2006), 功能磁共振成像(fMRI)显示, 枕颞叶皮层在面部感知时的区域被优先激活——中梭状回(FFA); 枕下回(OFA); 以及颞上沟后部(pSTS)。

梭状回面孔区(fusiform face area)FFA 被发现是一个高度专业化的面部感知区域, 相比于其他物体画面比如: 自然风景、花草树木, 在面对面孔时梭状回会显示更多的活动(Kanwisher et al., 1997)。FFA 能够在早期对面孔进行整体检测, 这表明早期视觉皮层和梭状回之间存在交替的皮质路径(Pitcher et al., 2011)。此区域同时对面孔表情变化也很敏感, 因此在进行面部情绪识别的处理中起着提取面部表情的关键作用(Xu & Biederman, 2010; Liu et al., 2021)。

右侧枕骨面孔区(OFA)是面部感知网络的必要组成部分, 这块大脑区域主要对面孔物理变化很敏感, (Pitcher et al., 2011)。当 OFA 被中断信号后, 发现个体在参与面孔/非面孔的识别能力不影响, 但是在对面孔身份的判断能力出现了障碍(Solomon-Harris et al., 2013)。虽然 OFA 在识别面孔上具有重要地位, 但是 OFA 似乎以二线的方式存在着, 检测人脸信息是由 FFA 整体驱动, 不需要 OFA 参与进行初始处理(de

Heering & Rossion, 2008), OFA 起到对人脸信息进行细致分析加工, 然后进行反馈的作用。

大脑后颞上沟 STS (pSTS) 的后部区域在编码面部的变化方面中起着关键作用(Engell & Haxby, 2007)。通过影像技术观察到 pSTS 能够对所有基本面部表情产生比中性面孔更强的反应, 但在基本表情中没有差别, 此外, 研究发现 pSTS 对情绪面孔的敏感性随强度的变化而变化(Harris et al., 2012)。

回顾关于情绪面孔的神经激活研究, 不难发现不同的情绪与独特而分布的神经激活模式有关, 开心与吻侧前扣带皮层的激活有关; 恐惧与杏仁核; 厌恶与岛叶; 悲伤与内侧前额叶皮层; 愤怒与眶额叶皮层, 这似乎揭示了在感知不同的面部表情时, 不同大脑区域的不同激活模式(Calvo & Nummenmaa, 2016)。但这些相对应的脑区并非是一些情绪的特异性脑区, 他们也能通过其他的情绪被激活, 只是激活的程度具有差异。由此可见核心情感的共同大脑区域与分布式网络相连, 而分布式网络广泛参与认知控制和概念化(Wager et al., 2015)。面部识别相关的 OFA 和 FFA、执行注意相关的 vIPFC 以及目标导向控制相关的 dlPFC 可能共同构成对面部表情核心情感的识别(Xu et al., 2021)。

### 3. 肢体情绪的识别加工

个体对情绪的感知来自各个方面, 面孔确实富含了很重要情绪信息, 但观察者不可能只关注面孔, 忽略个体其他的情绪信息, 如肢体动作。当个体在远距离观察他人情绪状态, 或是自身表达一些相对复杂的情绪时, 肢体似乎比面孔提供更丰富的情绪线索以及更好的展露自身状态(De Gelder & Huis In 't Veld, 2016; Martinez et al., 2016)。

在情绪研究早期阶段, 研究者们认为面孔是主要的情绪表达载体, 而肢体的动作、姿势无法明确表明情绪的本质和种类, 增强情绪的强烈程度是他唯一的作用(Harrigan et al., 2008)。因此肢体情绪的相关研究较落后于面孔情绪的研究, 但随着对情绪识别的深入探讨, 发现肢体情绪并非没有情绪传递的价值。De Gelder 和 Van den Stock (De Gelder & Van den Stock, 2011)通过让参与者对去掉面部信息的全身静态图片进行情绪识别分类, 结果表明个体能够通过无面孔的肢体摆放的动作姿势将情绪准确识别出来, 且高于概率之上, 即使在动态的肢体刺激中也表现出相同的识别效果, 具有识别的稳定性。由此可见肢体的动作姿势摆放与面孔肌肉运动都是个体情绪表达与识别的重要线索, 具有同等重要的情绪传递作用(Barrett et al., 2019; Calbi et al., 2021; Thoma et al., 2013)。

#### 3.1. 肢体情绪信息视觉编码

人的肢体包括头部、手臂、大腿, 躯干, 几乎占了全身所有面积, 具有良好的视线注视环境, 当肢体各部位运动时, 情绪自然而然的展露出来。Meaux 和 Vuilleumier (Meaux & Vuilleumier, 2016)研究发现, 个体在进行肢体情绪识别时, 可以通过单独观察肢体的某部位而做到对情绪的解码, 这表明情绪感知并不依赖于整个身体提供的信息(Blythe et al., 2023)。研究发现在肢体部位之间, 所包含的有效诊断信息存在显著差异。上半身的动作或者姿势可以为情绪识别提供核心特征信息, 使个体更好的完成识别任务(任翰林等, 2021; Ren et al., 2022), 而下肢对情绪识别的贡献占比很少。Fridin 通过行为学研究表明, 不同情绪相关的视觉模式之间也存在显著差异, 个体识别愤怒和恐惧的身体姿势时, 主要凝视着手和手臂, 而对于快乐的身体姿势, 他们则专注于从头部提取信息(Fridin et al., 2009), 其他情绪类型识别表现无太大差异。这一系列的结果表明, 肢体中的各部位以不同的比重对肢体情绪识别做出贡献。

相比于其他肢体部位, 手部似乎成为了肢体情绪里最明显的情绪行为特征, 手臂运动作为一种交际系统在非语言的情感交流中起着重要的作用(Dael et al., 2013)。Ross 和 Flack (Ross & Flack, 2020)通过将手臂和手从全身图像中删除, 让他人进行情绪识别, 发现当手臂和手都不在全身图像中时, 手部信息的缺失会对情绪识别的准确性产生负面影响。具体表现为对恐惧、愤怒、快乐和悲伤姿势的情绪识别的准

确性就会下降。但这并非说明仅凭对手部的观察就能准确洞察他人的情绪表达, Blythe 等人发现除开来自孤立的手、手臂部位, 对头部和躯干图像的情绪识别准确性在概率之上。情绪识别最准确的是从全身提取信息, 但从手中得到的识别表现比手臂、头部或躯干更准确(Blythe et al., 2023)。

这种手部的识别优势可能与大脑的独立神经元有关。格罗斯和他的同事发现了猴子颞下皮层中的一个单一神经元对手形刺激表现出强烈的选择性, 对手部的刺激信号非常敏感(Gross et al., 1969), Bracci 等人通过使用功能磁共振成像(fMRI)显示, 在左侧枕颞叶皮层和纹状体体外区域显示了手和全身的可分离表征(Bracci et al., 2010)。除此之外, 个体视觉场景中手部出现的频率随着年龄的增长而增加, 而面孔出现相对性的减少(Fausey et al., 2016), 手部在生活中的频繁出现, 从而导致个体出现对手部偏向注意的习惯, 以及更大程度的利用手势作为交流信号, 来传递个体的想法和感受, 这也是形成情绪识别“手部优势”原因之一。躯干及下肢部分对于情绪识别的价值相对较低, 可能因为躯干和下肢是对身体进行稳定支撑, 具有动作限制性, 无法保持身体稳定性的同时展露更多的动作去进行情绪的表达, 但并不意味着就没有情绪识别的价值。

### 3.2. 肢体情绪识别神经机制

从现已趋于成熟的面孔情绪神经激活的文献可知, 面孔情绪会激活特定的脑区。那么对于肢体情绪来说, 大脑中是否也存在对肢体运动或姿势敏感的特异脑区, 以及大脑的各脑区在识别肢体情绪时发挥了怎样的作用, 研究者们对此展开了探究。

首先, 基于身体感知的大脑功能磁共振成像研究显示, 对肢体是感知激活了与面孔感知相关的大脑区域(De Gelder, 2006; Peelen & Downing, 2007)。作为情绪神经系统的核心——杏仁核在感知肢体情绪的研究中同样被激活。De Gelde 通过对中性肢体情绪的对比, 发现恐惧情绪的肢体会加强对杏仁核的激活, 这与杏仁核相关的情绪研究结论一致, AMG 似乎是情绪身体处理的视觉运动系统和反射样系统之间的重要联系, 在肢体快速自动感知中起到重要作用。(Van den Stock et al., 2014; Vuilleumier et al., 2004)

此外, 颞上沟(STS)神经元也被证实对肢体的动作敏感, 通过对猴子的研究发现, 颞上沟(STS)神经元对各种类型的静态身体图像做出反应, 如身体方向、暗示运动的身体姿势, 说明 STS 在社会感知中起重要作用(Barracough et al., 2006)。而后侧 STS 在身体知觉中的作用已经在使用社会信号刺激的研究中得到不断证实(Peelen et al., 2010)。

小脑是对情绪进行处理重要的部位, Ferrari 通过经磁颅刺激小脑, 发现相比于面孔, 小脑对肢体情绪处理的贡献似乎更大(Ferrari et al., 2022)。除此之外面孔和肢体的情绪识别涉及的重叠脑区还有很多, 但随着研究的开展, 发现了肢体的感知涉及独立的神经结构脑区, 枕骨中回/颞中回的纹外体区(extrastate body area, EBA)、梭状皮质的梭状体区(FBA)为典型代表, 这两个结构都具有对肢体敏感相同的特异性属性, 能够解码来自肢体的信息。

在肢体研究早期发现了枕颞联合皮层(OTC)对肢体具有敏感性, 可能参与了对肢体表征的加工处理(Downing et al., 2001), 随着深入研究发现枕颞叶皮层(OTC)的有一个独特的区域, 对肢体敏感度很高, 但是对其他类别的物体都没有响应, 即后下侧颞上沟具有特异性区域的纹外体区域(EBA) (Downing & Peelen, 2011)。这个区域在在在一些经颅磁刺激发现, 对 EBA 的刺激降低了腹侧前运动皮层对肢体的敏感性, 而对于非肢体则不存在此敏感性, 证明了 EBA 参与了对肢体刺激信息的加工, 是躯体视觉分析的主要特异性脑区(Hanneke et al., 2013)。EBA 不但能够对整体肢体刺激的敏感, 还可以编码关于身体的形状、姿势和位置的细节, 处理躯体以及躯体部位信息的加工(Calvo-Merino et al., 2010)。

此后的研究又发现类似的特异性脑区, 梭状回中部(FG)的一个区域, 梭状体区域(FBA) (Goldberg et al., 2015), 这个区域对整个肢体敏感, 但是对于躯体部位并不敏感。(Poyo Solanas et al., 2020)如同对面孔

感知敏感的 OFA 类似, FBA 区域不参与肢体信息的初步加工处理(Hanneke et al., 2013), 它的作用是参与鉴别躯体的身份识别(即熟悉与不熟悉的躯体)以及参与自我躯体的识别(Hodzic et al., 2009; Taylor et al., 2007)。在肢体信息处理过程中, 经过脑磁图(MEG)和 fMRI 的结果分析, 发现 FBA 反映了视觉识别的后期阶段(van de Riet et al., 2009)。

EBA 和 FBA 虽然都对肢体具有高敏感性, 但在身体表达加工过程的时间进度与发挥的作用不同。EBA 可能先对躯体以及躯体各部分的信息进行视觉加工, FBA 随后将这些信息整合为一个整体(丁小斌等, 2017)。在情绪种类的研究中发现恐惧情绪能够调节 EBA 的活动, 而不调节 FBA 的活动(Peelen et al., 2007), 因为 EBA 被认为是知觉和运动过程之间的界面, 对恐惧的身体情绪敏感从生存的角度来看具有重要的意义(Gelder & Solanas, 2021)。

除此之外, de Gelder 等人发现运动区域参与了情绪身体表达的感知(De Gelder et al., 2004), 这一结论在后续的相关研究中也不断的证实和发现。在识别肢体动作时会激活躯体选择的前皮层、补充运动区和腹侧运动前皮层(Nummenmaa et al., 2008)。这些皮层中与运动相关结构, 如额下回、尾状核和壳核对情绪性的面孔并不活跃, 这可能是肢体情绪动作本身就代表着运动的一种状态, 从而使得激活运动相关的皮层, 能使我们能够更深入地理解情感大脑。

## 4. 情绪识别加工神经回路机制

根据已有的情绪相关文献可知情绪识别的生理机制非常复杂, 在研究过程中提出不同的生理机制学说, 本文回顾几个具有代表性的情绪识别加工神经回路机制。

### 4.1. 腹侧系统和背侧系统

情绪的感知过程可能与腹侧系统和背侧系统有关, 腹侧系统包括杏仁核、岛叶、腹侧纹状体、前扣带回和前额叶皮层的腹侧区域, 这个区域对于识别情感意义和状态具有重要意义, 同时对情绪的自动调节和调节也很重要。背侧系统主要包括海马体和背区域前扣带回和前额叶皮层, 主要是负责认知过程, 包括选择性注意, 计划, 努力, 但无法自动调节的情感状态。这两个神经系统之间存在相互的功能关系。腹侧神经系统对情绪材料的快速评估、情感状态的产生和自主反应调节很重要, 背侧神经系统对结果情感状态的努力调节很重要(罗跃嘉等, 2012)。Haxby 等人(Haxby et al., 2000)提出了面部感知模型, 即背侧通路和腹侧通路, 他认为腹侧流中的 FFA 在处理面部的不变方面(如身份或性别)方面发挥关键作用, 而背侧流中的 STS 处理面部的可变方面, 包括面部表情。这两条通路对于情绪信息的传递有重要作用。在背侧通路中大脑的 STS 神经元能够快速对面部表情做出反应, 而且相比于中性情绪, 对情绪面孔的反应更为强烈(Engell & Haxby, 2007)。虽然腹侧通路的中颞叶(MT)视觉区和 STS 能够对情绪视觉信息得到处理, 但是越来越多的研究表明腹侧通路似乎在情绪的加工信息的加工方面更加出色。腹侧通路中的 FFA 通过核磁成像被发现对情绪面孔的激活程度更大(Derntl et al., 2012), 而且在面对情绪面部表情时, 即使没有 STS 等背侧区域的激活, FFA 也能被观察到跟高的激活反应(Rauch et al., 2007)。根据后续的研究, Bernstein 等人(Bernstein & Yovel, 2015)修正了这个模型, 给了腹侧通路处理形式信息(如面部身份和面部表情)的意义, 而背侧流处理运动信息。在后续的相关研究结论表明腹侧流比背侧流更多地参与面部表情的处理, FFA 更负责面部表情的形式, 而 STS 更多地参与动态信息的提取(Liu et al., 2021)。

### 4.2. 皮层通路和皮下层通路

皮层通路与皮下层通路是关于情绪加工的大脑加工路径(Garvert et al., 2014; Pessoa & Adolphs, 2010; Tamietto & De Gelder, 2010)。皮层通路是由视觉信息进入视网膜后, 从外侧膝状体(LGN)将信息传递到初

级视觉皮层 V1、V2、V4 到达颞下区(TEO、TE), 然后再传递到杏仁核, 该通路主要与情绪的意识加工有关。而皮层下可以通过上丘脑(SC)与枕核传递到杏仁核, 通过一些通过 ERP 和 MRI 的研究可知, 这条路径具有快速处理情绪信号的能力, 能够使人快速觉察到危险信号, 从而避免危险的发生, 但对信息处理是较为粗糙的。但是关于皮层下通路是否存在具有一定的争议, Pessoa 和 Adolphs 他们分析了灵长类生物的一些研究结果, 表示并没有证据表明猴子有直接或间接的皮层下通路将杏仁核传递视觉信息, 所以, 他们不支持存在丘 - 枕窝 - 杏仁核视觉通路的观点。而对于情绪视觉信息的快速处理, 提出了多通路视觉路径, 他们认为视觉信息的初始处理同时沿着平行通道同时进行, 即使在没有特定的皮层下通路或诸如杏仁核的单一特定结构的情况下, 具有情感和动机意义的视觉刺激可以涉及多个大脑部位——包括 oFC、前脑岛和前扣带皮层。但是在最新发表的一篇研究文章中, 研究者利用 iERPs 技术进行探究, 其研究支持了皮层下通路的作用, 而对于 Pessoa 和 Adolphs 提出的多通路模型的还需要通过更多的技术手段验证(Wang et al., 2023)。

### 4.3. 情绪多层次处理

近年来, Panksepp (Panksepp, 2011a)提出情绪状态在嵌套解剖层次定义的三个不同层次上进行处理。根据 Panksepp 的研究, 情绪的原始特征在脑干、基底神经节、丘脑、下丘脑和杏仁核等皮层下深层结构中进行初步处理。次级过程定位于边缘系统, 一个由海马体、下丘脑、丘脑和杏仁核组成的大脑网络, 可能支持情绪学习和多方面刺激的评估和整合。最后, 第三过程, 包括认知和对感觉的主观评价, 被认为是由新皮质区域介导的(Panksepp, 2011b)。尽管这种层次模型普遍可信, 但有其他研究证据表明, 情绪并不是仅仅沿着单向流进行处理的, 而是信息在多个前馈和反馈循环中流动, 将不同的处理层次相互连接(Anderson & Adolphs, 2014)。虽然情绪的神经多层次受到质疑, 但其提出的情绪处理流程模型仍然值得去思考, 在以后的研究中挖掘和证明情绪的神经通路。

## 5. 结论与展望

在现在的科学研究中, 我们对情绪识别的研究是基于不同任务和分析的异质性的实验, 产生了很多相关的理论与解释, 这些结论在研究者们的探索下不断的被修正和证实, 使得我们能够对经典基本情绪的各种机制具有一定程度的了解, 并且根据研究结论应用在不同领域中, 比如人脸识别、特殊人群的筛查等, 很大程度上推进了社会进步的发展。

现如今大多数关于情绪的行为和神经科学研究都集中在经典的六种基本情绪上, 但在日常生活中个体表达的情绪并非像实验室具有单一的性质, 而是包含社会意义的复杂情感感受, 比如“羞愧”“骄傲”等, 这些情绪更能表现出个体的真实的内心活动。具有丰富内涵的情绪意味着背后识别机制会更加复杂, 以往对单一情绪的研究结论可能就无法适配这类情感的感知解释。为了更好的了解人类情绪感知和表达机制, 了解人类的情绪大脑, 以后可以将这类个体真实社会互动产生的“生活气息”的情绪纳入研究范围之内。

在现实生活中, 个体接受情绪信息是通过多个通道进行的, 声音、面部、肢体、环境等, 这些因素的整合使得个体能够正确识别情绪并做出合适的反应, 而非通过单一的情绪线索做出判断。在现在的情绪研究领域, 应该加强对情绪线索整合的研究, 了解他们之间的相互作用, 挖掘人体情绪表达的整体性的机制, 能够更好的了解社会情感神经科学。

## 参考文献

丁小斌, 康铁君, 赵鑫(2017). 情绪识别研究中被“冷落”的线索: 躯体表情加工的特点、神经基础及加工机制. *心理科学*, 40(5), 1084-1090.



- 何蔚祺, 李帅霞, 赵东方(2021). 群体面孔情绪感知的神经机制. *心理科学进展*, 29(5), 761-772.
- 罗跃嘉, 吴婷婷, 古若雷(2012). 情绪与认知的脑机制研究进展. *中国科学院院刊*, (S1), 11.
- 任翰林, 黄亮, 郑玉玮, 林国耀, 相慧杰, 陈顺森(2021). 自闭症谱系障碍儿童的肢体情绪加工特征: 来自眼动的证据. *中国临床心理学杂志*, 29(1), 8-13.
- Adolphs, R., & Spezio, M. (2006). Role of the Amygdala in Processing Visual Social Stimuli. *Progress in Brain Research*, 156, 363-378. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)56020-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)56020-0)
- Adolphs, R., Tranel, D., & Damasio, A. R. (2003). Dissociable Neural Systems for Recognizing Emotions. *Brain and Cognition*, 52, 61-69. [https://doi.org/10.1016/S0278-2626\(03\)00009-5](https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00009-5)
- Anderson, D. J., & Adolphs, R. (2014). A Framework for Studying Emotions across Species. *Cell*, 157, 187-200. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.03.003>
- Barraclough, N. E., Xiao, D., Oram, M. W., & Perrett, D. I. (2006). The Sensitivity of Primate STS Neurons to Walking Sequences and to the Degree of Articulation in Static Images. *Progress in Brain Research*, 154, 135-148. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)54007-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)54007-5)
- Barrett, L. F. (2017). The Theory of Constructed Emotion: An Active Inference Account of Interoception and Categorization. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12, 1833. <https://doi.org/10.1093/scan/nsx060>
- Barrett, L. F., Adolphs, R., Marsella, S., Martinez, A. M., & Pollak, S. D. (2019). Emotional Expressions Reconsidered: Challenges to Inferring Emotion from Human Facial Movements. *Psychological Science in the Public Interest*, 20, 1-68. <https://doi.org/10.1177/1529100619832930>
- Beaudry, O., Roy-Charland, A., Perron, M., Cormier, I., & Tapp, R. (2013). Featural Processing in Recognition of Emotional Facial Expressions. *Cognition and Emotion*, 28, 416-432. <https://doi.org/10.1080/02699931.2013.833500>
- Beltrán, D., & Calvo, M. G. (2015). Brain Signatures of Perceiving a Smile: Time Course and Source Localization. *Human Brain Mapping*, 36, 4287-4303. <https://doi.org/10.1002/hbm.22917>
- Bernstein, M., & Yovel, G. (2015). Two Neural Pathways of Face Processing: A Critical Evaluation of Current Models. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 55, 536-546. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.06.010>
- Blythe, E., Lúcia, G., & Longo, M. R. (2023). Emotion Is Perceived Accurately from Isolated Body Parts, Especially Hands. *Cognition*, 230, Article 105260. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2022.105260>
- Bombardi, D. et al. (2013). Emotion Recognition: The Role of Featural and Configural Face Information. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 66, 2426-2442. <https://doi.org/10.1080/17470218.2013.789065>
- Bracci, S., Ietswaart, M., Peelen, M. V., & Cavina-Pratesi, C. (2010). Dissociable Neural Responses to Hands and Non-Hand Body Parts in Human Left Extrastriate Visual Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 103, 3389-3397. <https://doi.org/10.1152/jn.00215.2010>
- Calbi, M., Langiulli, N., Siri, F., Umiltà, M. A., & Gallese, V. (2021). Visual Exploration of Emotional Body Language: A Behavioural and Eye-Tracking Study. *Psychological Research*, 85, 2326-2339. <https://doi.org/10.1007/s00426-020-01416-y>
- Calder, A. J., Keane, J., Manes, F., Antoun, N., & Young, A. W. (2000). Impaired Recognition and Experience of Disgust Following Brain Injury. *Nature Neuroscience*, 3, 1077-1078. <https://doi.org/10.1038/80586>
- Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2008). Detection of Emotional Faces: Salient Physical Features Guide Effective Visual Search. *Journal of Experimental Psychology General*, 137, 471-494. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18729711/> <https://doi.org/10.1037/a0012771>
- Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2016). Perceptual and Affective Mechanisms in Facial Expression Recognition: An Integrative Review. *Cognition and Emotion*, 30, 1081-1106. <https://doi.org/10.1080/02699931.2015.1049124>
- Calvo, M. G., Beltrán, D., & Fernández-Martín, A. (2014). Processing of Facial Expressions in Peripheral Vision: Neurophysiological Evidence. *Biological Psychology*, 100, 60-70. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.05.007>
- Calvo, M. G., Fernández-Martín, A., & Nummenmaa, L. (2014). Facial Expression Recognition in Peripheral versus Central Vision: Role of the Eyes and the Mouth. *Psychological Research*, 78, 180-195. <https://doi.org/10.1007/s00426-013-0492-x>
- Calvo-Merino, B., Urgesi, C., Orgs, G., Aglioti, S. M., & Haggard, P. (2010). Extrastriate Body Area Underlies Aesthetic Evaluation of Body Stimuli. *Experimental Brain Research*, 204, 447-456. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2283-6>
- Craig, A. D. (2005). Forebrain Emotional Asymmetry: A Neuroanatomical Basis? *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 566-571. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.10.005>
- Craig, A. D. (2009). Emotional Moments across Time: A Possible Neural Basis for Time Perception in the Anterior Insula. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 364, 1933-1942. <https://www.researchgate.net/publication/26257975> <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0008>

- Dael, N., Goudbeek, M., & Scherer, K. R. (2013). Perceived Gesture Dynamics in Nonverbal Expression of Emotion. *Perception*, 42, 642-657. <https://doi.org/10.1068/p7364>
- De Gelder, B. (2006). Towards the Neurobiology of Emotional Body Language. *Nature Reviews Neuroscience*, 7, 242-249. <https://doi.org/10.1038/nrn1872>
- De Gelder, B., & Huis In't Veld, E. M. J. (2016). Cultural Differences in Emotional Expressions and Body Language. In J. Chiao et al. (Eds.), *The Oxford Handbook of Cultural Neuroscience* (pp. 223-234). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199357376.013.16>
- De Gelder, B., & Van den Stock, J. (2011). The Bodily Expressive Action Stimulus Test (BEAST). Construction and Validation of a Stimulus Basis for Measuring Perception of Whole Body Expression of Emotions. *Frontiers in Psychology*, 2, Article 181. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21886632/>  
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00181>
- 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 of the United States of America*, 101, 16701-16706. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407042101>
- de Heering, & Rossion, B. (2008). Prolonged Visual Experience in Adulthood Modulates Holistic Face Perception. *PLOS ONE*, 3, e2317. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002317>
- Derntl, B., Finkelmeyer, A., Voss, B., Eickhoff, S. B., Kellermann, T., Schneider, F. et al. (2012). Neural Correlates of the Core Facets of Empathy in Schizophrenia. *Schizophrenia Research*, 136, 70-81. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22306196/>  
<https://doi.org/10.1016/j.schres.2011.12.018>
- Downing, P. E., & Peelen, M. V. (2011). The Role of Occipitotemporal Body-Selective Regions in Person Perception. *Cognitive Neuroscience*, 2, 186-203. <https://doi.org/10.1080/17588928.2011.582945>
- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M., & Kanwisher, N. (2001). A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science*, 293, 2470-2473. <https://doi.org/10.1126/science.1063414>
- Eisenbarth, H., & Alpers, G. W. (2011). Happy Mouth and Sad Eyes: Scanning Emotional Facial Expressions. *Emotion*, 11, 860-865. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21859204/>  
<https://doi.org/10.1037/a0022758>
- Ekman, P. (1992). Are There Basic Emotions? *Psychological Review*, 99, 550-553. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.99.3.550>
- Engell, A. D., & Haxby, J. V. (2007). Facial Expression and Gaze-Direction in Human Superior Temporal Sulcus. *Neuropsychologia*, 45, 3234-3241. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.06.022>
- Fausey, C. M., Jayaraman, S., & Smith, L. B. (2016). From Faces to Hands: Changing Visual Input in the First Two Years. *Cognition*, 152, 101-107. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27043744/>  
<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2016.03.005>
- Feinstein, J. S., Buzza, C., Hurlmann, R., Follmer, R. L., Dahdaleh, N. S., Coryell, W. H., & Wemmie, J. A. (2013). Fear and Panic in Humans with Bilateral Amygdala Damage. *Nature neuroscience*, 16(3), 270-272. <https://doi.org/10.1038/nn.3323>
- Ferrari, C., Ciricugno, A., Urgesi, C., & Cattaneo, Z. (2022). Cerebellar Contribution to Emotional Body Language Perception: A TMS Study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 17, 81-90. <https://doi.org/10.1093/scan/nsz074>
- Fridin, M., Barliya, A., Schechtman, E., Gelder, B. D., & Flash, T. (2009). *Computational Model and the Human Perception of Emotional Body Language (EBL)*. <https://www.researchgate.net/publication/29077694>
- Garvert, M. M., Friston, K. J., Dolan, R. J., & Garrido, M. I. (2014). Subcortical Amygdala Pathways Enable Rapid Face Processing. *NeuroImage*, 102, 309-316. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25108179/>  
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.07.047>
- Gelder, B. D., & Solanas, M. P. (2021). A Computational Neuroethology Perspective on Body and Expression Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 25, 744-756. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2021.05.010>
- Goldberg, H., Christensen, A., Flash, T., Giese, M. A., & Malach, R. (2015). Brain Activity Correlates with Emotional Perception Induced by Dynamic Avatars. *NeuroImage*, 122, 306-317. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.056>
- Gross, C. G., Bender, D. B., & Rocha-Miranda, C. D. (1969). Visual Receptive Fields of Neurons in Inferotemporal Cortex of the Monkey. *Science*, 166, 1303-1306. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.166.3910.1303>  
<https://doi.org/10.1126/science.166.3910.1303>
- Hanneke, 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*, 8, e71408. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24039712/>  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071408>

- Harmon-Jones, E., & Sigelman, J. (2001). State Anger and Prefrontal Brain Activity: Evidence That Insult-Related Relative Left-Prefrontal Activation Is Associated with Experienced Anger and Aggression. *Journal of Personality and Social Psychology*, *80*, 797-803. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11374750/>  
<https://doi.org/10.1037/0022-3514.80.5.797>
- Harrigan, J., Rosenthal, R., & Scherer, K. (Eds.) (2008). *The New Handbook of Methods in Nonverbal Behavior Research*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198529620.001.0001>
- Harris, R. J., Young, A. W., & Andrews, T. J. (2012). Morphing between Expressions Dissociates Continuous from Categorical Representations of Facial Expression in the Human Brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*, 21164-21169. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212207110>
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The Distributed Human Neural System for Face Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*, 223-233. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01482-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01482-0)
- Hodzic, A., Muckli, L., Singer, W., & Stirn, A. (2009). Cortical Responses to Self and Others. *Human Brain Mapping*, *30*, 699-1050. <https://doi.org/10.1002/hbm.20558>
- Jack, R. E., Blais, C., Scheepers, C., Schyns, P. G., & Caldara, R. (2009). Cultural Confusions Show That Facial Expressions Are Not Universal. *Current Biology*, *19*, 1543-1548. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.051>
- Kanwisher, N., & Yovel, G. (2006). The Fusiform Face Area: A Cortical Region Specialized for the Perception of Faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *361*, 2109-2128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1934>
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception. *Journal of Neuroscience*, *17*, 4302-4311. <https://www.researchgate.net/publication/14066306>  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-11-04302.1997>
- Lamm, C., & Singer, T. (2010). The Role of Anterior Insular Cortex in Social Emotions. *Brain Structure & Function*, *214*, 579-591. <https://doi.org/10.1007/s00429-010-0251-3>
- Lindquist, K. A., Satpute, A. B., Wager, T. D., Jochen, W., & Feldman, B. L. (2015). The Brain Basis of Positive and Negative Affect: Evidence from a Meta-Analysis of the Human Neuroimaging Literature. *Cerebral Cortex*, *26*, 1910-1922. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv001>
- Lindquist, K. A., Wager, T. D., Kober, H., Bliss-Moreau, E., & Barrett, L. F. (2012). The Brain Basis of Emotion: A Meta-Analytic Review. *Behavioral & Brain Sciences*, *35*, 121-143. <https://doi.org/10.1017/S0140525X11000446>
- Liu, M., Liu, C. H., Zheng, S., Zhao, K., & Fu, X. (2021). Reexamining the Neural Network Involved in Perception of Facial Expression: A Meta-Analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *131*, 179-191. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.09.024>
- Malezieux, M., Klein, A. S., & Gogolla, N. (2023). Neural Circuits for Emotion. *Annual Review of Neuroscience*, *46*, 211-231. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-111020-103314>
- Martin, W., Maria, V., Berna, K., Julia, S., Johanna, K., & Pavlova, M. A. (2017). Mapping the Emotional Face. How Individual Face Parts Contribute to Successful Emotion Recognition. *PLOS ONE*, *12*, e0177239. <https://www.researchgate.net/publication/317194366>  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177239>
- Martinez, L., Falvello, V. B., Aviezer, H., & Todorov, A. (2016). Contributions of Facial Expressions and Body Language to the Rapid Perception of Dynamic Emotions. *Cognition and Emotion*, *30*, 939-952. <https://doi.org/10.1080/02699931.2015.1035229>
- Meaux, E., & Vuilleumier, P. (2016). Facing Mixed Emotions: Analytic and Holistic Perception of Facial Emotion Expressions Engages Separate Brain Networks. *NeuroImage*, *141*, 154-173. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.004>
- Nummenmaa, L., & Calvo, M. G. (2015). Dissociation between Recognition and Detection Advantage for Facial Expressions: A Meta-Analysis. *Emotion*, *15*, 243-256. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25706834/>  
<https://doi.org/10.1037/emo0000042>
- Nummenmaa, L., Hirvonen, J., Parkkola, R., & Hietanen, J. K. (2008). Is Emotional Contagion Special? An fMRI Study on Neural Systems for Affective and Cognitive Empathy. *NeuroImage*, *43*, 571-580. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.08.014>
- Panksepp, J. (2011a). Cross-Species Affective Neuroscience Decoding of the Primal Affective Experiences of Humans and Related Animals. *PLOS ONE*, *6*, e21236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021236>
- Panksepp, J. (2011b). The Basic Emotional Circuits of Mammalian Brains: Do Animals Have Affective Lives? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *35*, 1791-1804. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21872619/>  
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.08.003>

- Peelen, M. V., & Downing, P. E. (2007). The Neural Basis of Visual Body Perception. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 636-648. <https://doi.org/10.1038/nrn2195>
- Peelen, M. V., Atkinson, A. P., & Vuilleumier, P. (2010). Supramodal Representations of Perceived Emotions in the Human Brain. *Journal of Neuroscience*, 30, 10127-10134. <https://www.researchgate.net/publication/45406568>  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2161-10.2010>
- Penfield, W., & Falk, M. E. (1955) The Insula. Further Observations on Its Function. *Brain*, 78, 445-470.  
<http://brain.oxfordjournals.org/content/78/4/445.extract>  
<https://doi.org/10.1093/brain/78.4.445>
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion Processing and the Amygdala: From a ‘Low Road’ to ‘Many Roads’ of Evaluating Biological Significance. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 773-782. <https://doi.org/10.1038/nrn2920>
- Pitcher, D., Walsh, V., & Duchaine, B. (2011). The Role of the Occipital Face Area in the Cortical Face Perception Network. *Experimental Brain Research*, 209, 481-493. <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2579-1>
- Poyo Solanas, M., Vaessen, M., & de Gelder, B. (2020). Computation-Based Feature Representation of Body Expressions in the Human Brain. *Cerebral Cortex*, 30, 6376-6390. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa196>
- Rauch, A. V., Ohrmann, P., Bauer, J. et al (2007). Cognitive Coping Style Modulates Neural Responses to Emotional Faces in Healthy Humans: A 3-T fMRI Study. *Cerebral Cortex*, 17, 2526-2535. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhl158>
- Rocio, G., Schacht, A., & Sommer, W. (2013). Classification of Dynamic Facial Expressions of Emotion Presented Briefly. *Cognition & Emotion*, 27, 1486-1494. <https://doi.org/10.1080/02699931.2013.794128>
- Ren, J., Ding, R., Li, S., Zhang, M., Wei, D., Feng, C. et al. (2022). Features and Extra-Striate Body Area Representations of Diagnostic Body Parts in Anger and Fear Perception. *Brain Sciences*, 12, Article 466.  
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35447997/>  
<https://doi.org/10.3390/brainsci12040466>
- Ross, P., & Flack, T. (2020). Removing Hand Form Information Specifically Impairs Emotion Recognition for Fearful and Angry Body Stimuli. *Perception*, 49, 98-112. <https://doi.org/10.1177/0301006619893229>
- Schmidt, S. N. L., Sojer, C. A., Hass, J., Kirsch, P., & Mier, D. (2020). fMRI Adaptation Reveals: The Human Mirror Neuron System Discriminates Emotional Valence. *Cortex*, 128, 270-280. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.03.026>
- Schurigin, M. W., Nelson, J., Iida, S., Ohira, H., Chiao, J. Y., & Franconeri, S. L. (2014). Eye Movements during Emotion Recognition in Faces. *Journal of Vision*, 14, 14. <https://doi.org/10.1167/14.13.14>
- Solomon-Harris, L. M., Mullin, C. R., & Steeves, J. K. E. (2013). TMS to the “Occipital Face Area” Affects Recognition but Not Categorization of Faces. *Brain and Cognition*, 83, 245-251. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.08.007>
- Sprengelmeyer, R., Rausch, M., Eysel, U. T., & Przuntek, H. (1998). Neural Structures Associated with Recognition of Facial Expressions of Basic Emotions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 1927-1931. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0522>
- Tamietto, M., & De Gelder, B. (2010). Neural Bases of the Non-Conscious Perception of Emotional Signals. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 697-709. <https://doi.org/10.1038/nrn2889>
- Taylor, J. C., Wiggett, A. J., & Downing, P. E. (2007). Functional MRI Analysis of Body and Body Part Representations in the Extrastriate and Fusiform Body Areas. *Journal of Neurophysiology*, 98, 1626-1633.  
<https://doi.org/10.1152/jn.00012.2007>
- Thoma, P., Bauser, D. S., & Suchan, B. (2013). Besst (Bochum Emotional Stimulus Set)—A Pilot Validation Study of a Stimulus Set Containing Emotional Bodies and Faces from Frontal and Averted Views. *Psychiatry Research*, 209, 98-109. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2012.11.012>
- Tottenham, N., Tanaka, J. W., Leon, A. C., Mccarry, T., Nurse, M., Hare, T. A. et al. (2009). The NimStim Set of Facial Expressions: Judgments from Untrained Research Participants. *Psychiatry Research*, 168, 242-249.  
<https://doi.org/10.1016/j.psychres.2008.05.006>
- van de Riet, W. A. C., 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.  
<https://doi.org/10.1080/17470910701865367>
- Van den Stock, J., Tamietto, M., Zhan, M., Heinecke, A., Hervais-Adelman, A., Legrand, L. B. et al. (2014). Neural Correlates of Body and Face Perception Following Bilateral Destruction of the Primary Visual Cortices. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8, Article 30. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00030>
- Vuilleumier, P. (2009). *The Role of the Human Amygdala in Perception and Attention*. The Guilford Press.
- Vuilleumier, P., Richardson, M. P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2004). Distant Influences of Amygdala Lesion on Visual Cortical Activation during Emotional Face Processing. *Nature Neuroscience*, 7, 1271-1278.  
<https://doi.org/10.1038/nn1341>

- Wager, T. D., Kang, J., Johnson, T. D., Nichols, T. E., Satpute, A. B., Barrett, L. F. et al. (2015). A Bayesian Model of Category-Specific Emotional Brain Responses. *PLOS Computational Biology*, *11*, e1004066. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004066>
- Wang, Y., Luo, L., Chen, G., Luan, G., Wang, X., Wang, Q., & Fang, F. (2023). Rapid Processing of Invisible Fearful Faces in the Human Amygdala. *Journal of Neuroscience*, *43*, 1405-1413. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1294-22.2022>
- Whalen, P., J., Raila, H. et al. (2013). Neuroscience and Facial Expressions of Emotion: The Role of Amygdala-Prefrontal Interactions. *Emotion Review*, *5*, 78-83. <https://doi.org/10.1177/1754073912457231>
- Xu, P., Peng, S., Luo, Y. et al. (2021). Facial Expression Recognition: A Meta-Analytic Review of Theoretical Models and Neuroimaging Evidence. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *127*, 820-836. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.05.023>
- Xu, X., & Biederman, I. (2010). Loci of the Release from fMRI Adaptation for Changes in Facial Expression, Identity, and Viewpoint. *Journal of Vision*, *10*, 36. <https://doi.org/10.1167/10.14.36>