



生物化学与生物物理进展
Progress in Biochemistry and Biophysics
ISSN 1000-3282, CN 11-2161/Q

《生物化学与生物物理进展》网络首发论文

题目: 社会信息加工对瞳孔大小的调节及其机制
作者: 葛乙平, 李硕, 王莉, 蒋毅
DOI: 10.16476/j.pibb.2023.0214
收稿日期: 2023-05-31
网络首发日期: 2023-08-15
引用格式: 葛乙平, 李硕, 王莉, 蒋毅. 社会信息加工对瞳孔大小的调节及其机制[J/OL]. 生物化学与生物物理进展. <https://doi.org/10.16476/j.pibb.2023.0214>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

http://www.pibb.ac.cn/pibbcn/article/abstract/20230214?st=recent_adopted



生物化学与生物物理进展
Progress in Biochemistry and Biophysics

社会信息加工对瞳孔大小的调节及其机制*

葛乙平^{1) 2)} 李硕^{1) 2)} 王莉^{1) 2)} ** 蒋毅^{1) 2)} **

(¹⁾ 中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 脑科学与智能技术卓越创新中心, 北京 100101;

²⁾ 中国科学院大学心理学系, 北京 100049)

摘要 瞳孔大小作为反映个体心理状态的窗口在社会互动中担任着重要的角色。除了非社会性信息(如刺激物理属性等因素)加工被发现影响瞳孔大小变化之外,越来越多的文献指出瞳孔大小与个体社会信息加工之间也存在密切关系。基于此,本文系统综述了社会性刺激(如面孔和生物运动)本身以及社会性刺激含有的情绪信息对于瞳孔大小的影响,总结出瞳孔大小变化不仅可以反映个体对社会信息感知,同样可以体现个体对更为复杂的社会互动情境的加工。这种社会性信息加工相关的瞳孔大小变化主要涉及个体的情绪唤醒和社会性注意过程。此外,对于自闭症谱系患者这一在社会互动中存在障碍的特殊群体,有关研究发现其对社会性刺激存在异常的瞳孔反应模式。这一特异性为进一步采用瞳孔指标对自闭症进行早期诊断提供了支持,具有重要的理论和实践意义。

关键词 瞳孔大小, 社会信息加工, 社会性刺激, 情绪, 自闭症

学科分类号 B842

DOI: 10.16476/j.pibb.2023.0214

* 科技部科技创新 2030-“脑科学与类脑研究”重大项目(2021ZD0203800, 2022ZD0205100)、国家自然科学基金(31830037)、中国科学院先导专项(XDB32010300)和中央高校基本科研业务费专项资金资助。

** 通讯联系人。

E-mail: wangli@psych.ac.cn; yijiang@psych.ac.cn

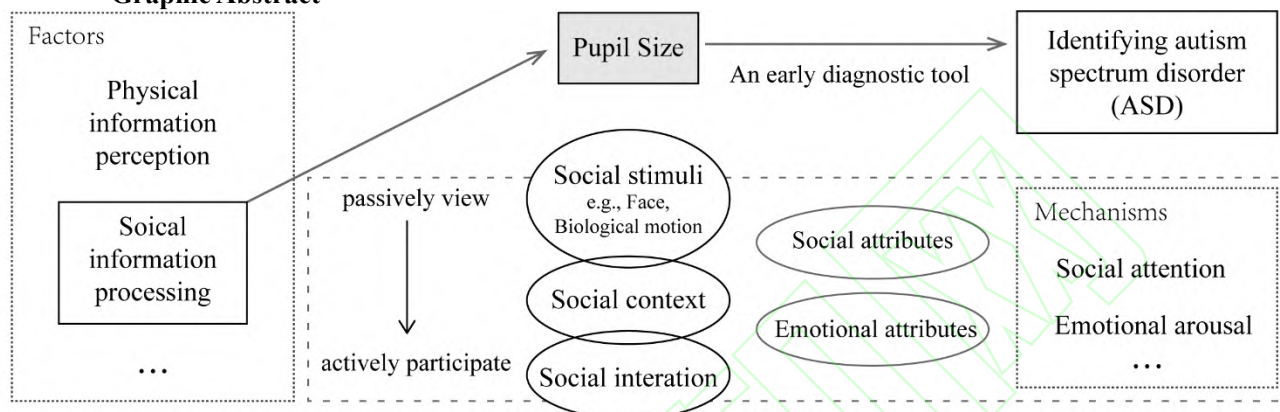
收稿日期: 2023-05-31, 接受日期: 2023-08-11

Modulation of social information processing on pupil size and its mechanisms*

GE Yi-ping¹⁾²⁾, LI Shuo¹⁾²⁾, WANG Li^{1)2)**}, JIANG Yi¹⁾²⁾ **

(¹⁾ State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, CAS Center for Excellence in Brain Science and Intelligence Technology, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²⁾ Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Graphic Abstract



Abstract

Pupil size, as a window into the minds of others, plays a crucial role in social interaction. While previous studies have focused on the influence of non-social factors, such as the physical properties of stimuli, on pupil diameter, recent research has emphasized the significant connection between social information processing and pupil size. In this comprehensive review, we aim to explore how the processing of social stimuli (e.g., face, biological motion) and their emotional characteristics affect pupil size. In essence, pupil size is believed to reflect an individual's perception of social stimuli. It goes beyond simple physical properties and encompasses the processing of complex social information, including social contexts and interactions. The modulation of pupil size in response to social stimuli is believed to be driven by two key mechanisms: emotional arousal and social attention. When individuals encounter emotionally charged social cues, their pupils tend to dilate, indicating heightened emotional engagement. Similarly, the dilation of pupils when individuals focus on specific social cues suggests an increased allocation of cognitive resources to process relevant social information. Furthermore, the connection between pupil size and social information processing has provided intriguing findings in

* This work was supported by grants from the STI2030-Major Projects (2021ZD0203800 and 2022ZD0205100), the National Natural Science Foundation of China (No. 31830037), the Strategic Priority Research Program (No. XDB32010300), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities.

** Corresponding author. E-mail: wangli@psych.ac.cn; yijiang@psych.ac.cn

Received: May 31, 2023 Accepted: August 11, 2023

individuals with autism spectrum disorder (ASD). Known for their significant social deficits, individuals with ASD exhibited abnormal pupillary responses when presented with social stimuli. These findings raise the possibility of utilizing pupillary responses as a potential index for identifying individuals with ASD at a relatively younger age. Moreover, the incorporation of pupillary response measurements in the diagnosis holds great promise in transcending the limitations of the minimum diagnostic age. This can have important implications both in terms of theoretical understanding and practical applications related to the diagnosis and intervention of ASD.

Keywords Pupil size; Social information processing; Social stimuli; Emotion; Autism

古人云“欲察神气，先观目睛”，瞳孔不仅是视觉系统的重要组成部分，同样是反映个体心绪的窗口。在日常生活中我们可以通过观察他人瞳孔变化快速推测其心理状态，瞳孔大小也因此受到了广泛的关注和研究^[1]。通过括约肌和扩张肌的拮抗作用，瞳孔可以自发调节其直径以通过更多或者更少的光线，从而达到视敏度（sensitivity）和视锐度（acuity）的平衡^[2]。尽管光照强弱是影响瞳孔大小变化最基本的因素，对基本视觉属性（如物理结构、颜色、运动模式等）的感知^[3, 4]，以及注意、记忆等认知加工过程同样可以引发瞳孔大小的改变^[5-8]。在这些一般性的感知觉因素之外，近来越来越多的研究指出社会信息加工过程同样可以调节瞳孔大小^[9, 10]。有关社会性信息加工的瞳孔研究最早可以追溯到 Hess 和 Polt 的实验^[11]，研究者向参与者呈现一系列包含风景、婴儿和不同性别半裸体的图片，并排除了亮度对瞳孔大小的影响，结果发现个体的瞳孔大小和主观兴趣体验呈现正相关，从而揭开了社会信息加工相关的瞳孔研究的序幕。近年来，随着测量技术的发展，瞳孔数据更加的精确和稳定，促使研究者们进一步探讨瞳孔大小变化作为反映社会认知活动指标的可能性。但是目前尚未有研究总结和归纳该领域的成果和不足，因此本文旨在综述瞳孔指标作为反映个体社会认知的窗口的实证证据。从社会性刺激（面孔和生物运动），到社会互动情境，本文系统阐述了社会信息加工相关的瞳孔研究的结果，探讨其背后可能存在的有关情绪唤醒和社会性注意的神经生理机制。此外，考虑到社会认知缺损是自闭症谱系患者的核心特征之一，而目前围绕言语和行为发展的鉴别手段存在最低年龄的限制^[12]，因此本文还聚焦于自闭症患者和正常被试在完成社会认知任务时瞳孔变化的差异，探讨瞳孔大小变化与社会信息加工的关系，以及利用瞳孔大小指标更早地区分自闭症人群而不受最低年龄限制的可行性。

1 社会性信息对瞳孔大小的影响

个体对社会性刺激（如面孔、生物运动）具有先天敏感性。从进化学的角度来看，社会性刺激本身可以传达是敌是友，或战或逃等生死攸关的关键信息。在这些社会性信息中，情绪是一项不可或缺的重要组成部分。负性情绪作为一种威胁信号，代表着冲突和危险；积极情绪则蕴含着潜在的人际互动和奖赏，可以说对于情绪信号的感知是后续更为复杂的社会互动的基础^[13]。因此本文将主要从社会性刺激本

身及其含有的情绪信息这两个方面展开论述社会信息加工如何影响个体的瞳孔大小变化。

1.1 社会性刺激

社会性刺激在人类进化和社会互动过程中扮演着重要角色。在所有的社会性刺激中，面孔刺激蕴含着尤为丰富的社会性信息，比如身份、性别、情绪、吸引力和可信程度等。人类对于面孔加工往往具有特异性，具体来说，相较于探测非面孔刺激（如日常用品、食物图片等），探测面孔或者类似面孔刺激时个体的反应速度更快^[14]；意识下呈现的正立面孔相较于倒立面孔可以更快地突破抑制^[15]，但采用房屋图片时并未观察到类似的倒置效应^[16]。同样，个体对于面孔加工的特异性也可以体现在瞳孔大小变化上，例如有研究采用被动观看任务（图 1），发现面孔呈现方向可以显著影响个体的瞳孔大小变化，正立面孔相较于倒立面孔可以诱发观察者更强的瞳孔收缩^[17]。尽管研究者将此更多地解释为方向信息对于瞳孔大小的调节^[18]，但考虑到倒立面孔相较于正立面孔基本物理属性保持不变，然而社会信息表达受到了破坏，因此可以认为分离的瞳孔大小变化模式在一定程度上也与探测刺激的社会性相关。值得注意的是，人类对于社会信息的敏感性甚至可以追溯到婴幼儿时期。在个体发展的早期阶段，瞳孔大小同样可以在观察面孔刺激和其他刺激时表现出分离。具体而言，相较于非社会性刺激（如几何图形、玩具或风景图片等），婴幼儿在观看面孔图片时瞳孔扩张更为显著^[19,20]（图 2），这些研究在一定程度上说明了人类对于生物性信息的敏感性在生命早期就存在并且可以在瞳孔大小指标上得到反映。与之类似，面孔加工对瞳孔大小的独特影响同样可以在其他物种中观察到。例如观察同类或者人类面孔同样会诱发猕猴显著的瞳孔大小变化^[17,21]。除了灵长类动物，有研究发现瞳孔大小也可以作为衡量犬类对面孔信息加工的指标之一^[22,23]。这些结果支持了瞳孔大小变化反映社会性信息的加工优势具有跨物种一致性。

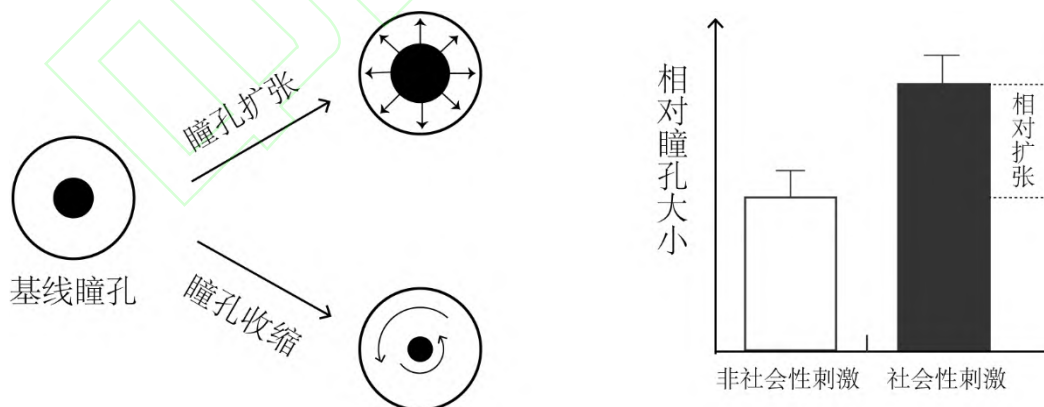


Fig. 1 The pupil size measurement paradigm

图 1 瞳孔大小测量范式

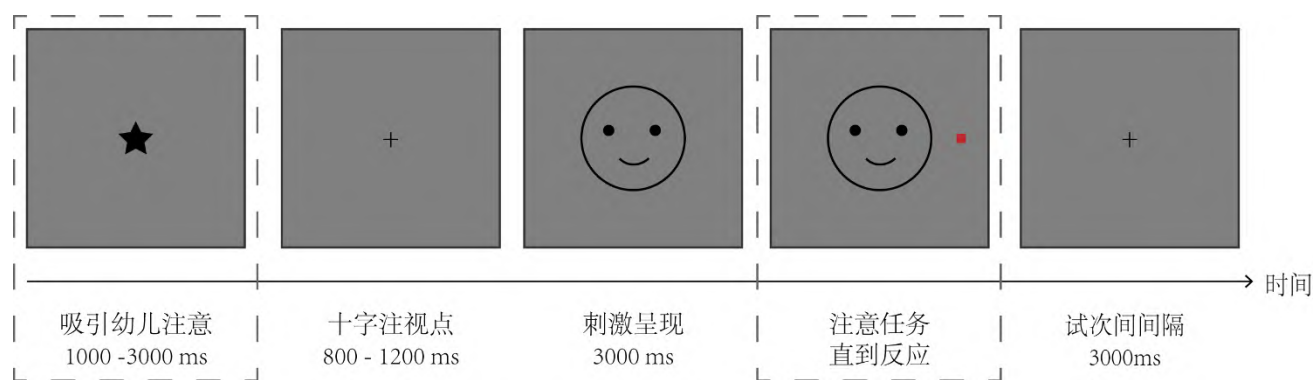


Fig.2 The modulation of social information on the pupil size

图 2 社会信息对于瞳孔大小的调节

值得注意的是,面孔刺激中的瞳孔大小同样会影响观察者的认知加工,并进一步体现在观察者本身的瞳孔大小上。这种个体瞳孔大小同步于其观察到的他人瞳孔大小变化的现象被概括为瞳孔传染(pupil contagion)^[24,25]。尽管部分学者质疑这一现象仅仅是瞳孔对光反射的一种延伸^[26],但更多研究肯定了瞳孔传染背后存在的社会性意义^[27-30]。此外,在瞳孔传染中也发现了面孔倒置效应。一篇婴幼儿研究发现5、6个月大的婴儿的瞳孔会随着所观察的正立而非倒立面孔图片中的瞳孔大小变化而变化^[31]。这一结果表明瞳孔传染并不仅仅是对明暗等基本视觉刺激的反映,社会性信息在其中担任了重要的作用。与此同时,瞳孔传染也受到许多社会认知变量的调节,比如观察者与被观察者的关系^[32],对被观察者的信任程度^[33],面孔情绪^[25]以及观察者的社会经济地位等^[34],进一步说明了这种瞳孔传染现象蕴含着社会互动意义。

除了面孔之外,生物运动也是一类非常重要的社会性刺激。个体对生物运动刺激的加工同样具有先天敏感性,并且这种敏感性同样跨物种成立^[35,36]。具体而言,生物运动是指人类(或动物)的(部分)躯体在空间上进行的整体性移动行为^[37]。尽管生物运动刺激拥有完全不同于面孔的物理形态,但目前的研究证据表明两者可能共享相同的认知神经机制^[38-40]。不过相比于面孔而言,探讨生物运动刺激如何传递社会信息的研究相对较少。尽管如此,目前已有的以瞳孔大小作为探测指标的研究,揭示了个体对生物运动刺激的加工存在着与面孔刺激加工类似的特异性。具体而言,人类肢体运动相比于机械运动可以诱发观察者更强的注意和唤醒,体现在更为明显的瞳孔扩张上^[41]。最近在 Cheng 等人的研究中被试需要被动观看光点行走小人,结果发现正立的光点小人相比于倒立的光点小人可以诱发更强的瞳孔扩张效应。这些结果说明生物运动刺激与面孔刺激类似,同样可以调节个体的瞳孔大小变化^[42]。

综上所述,人类对于蕴含生物性信息的社会性刺激,如面孔、生物运动等,具有先天的敏感性。这一敏感性可以体现为个体在观察社会性刺激时,相较于非社会性刺激,瞳孔显著扩张。此外,关于人类发展早期和其他动物的研究中也观察到了类似的瞳孔扩张反应,说明瞳孔作为一项反映社会信息加工

的生理指标, 具有发展维度上的一致性和跨物种的稳定性。

1.2 情绪信息

情绪信息是社会性刺激可以传达出的重要社会性信息之一。识别同伴的情绪状态对于社会互动具有重要意义, 因此在互动过程中人们会时刻关注他人表情或动作中含有的情绪信息以便做出恰当的社交行为。具体而言, 人们可以迅速且自动地加工基本面孔情绪如愤怒、开心等。研究表明在面孔刺激呈现约 100ms 后, 观察者即可分辨面孔含有的情绪信息^[43]。对于表情的识别甚至并不需要依赖意识, 情绪面孔可以在无意识状态下被快速加工, 并进一步影响后续的认知过程^[44-46]。与之类似, 生物运动刺激同样可以传达出情绪信息, 并且当生物运动具象为仅有代表主要关节的光点运动时, 人们仍能自动化加工其中蕴含的情绪状态^[47-50]。由此可见, 对他人情绪的感知是个体社会认知过程中的重要组成部分。瞳孔研究的结果同样可以证明这一结论。目前已有研究表明情绪性社会刺激相较于中性社会刺激, 可以诱发更强的瞳孔大小变化^[51,52]。并且情绪对瞳孔大小的调节同样不依赖于个体的主观意识, 当采用掩蔽范式将情绪面孔掩蔽于意识之外时, 瞳孔大小仍然会受到意识下情绪信息的影响^[53, 54]。

然而关于不同情绪类型的社会性刺激对于个体瞳孔大小的影响则存在不一致的结果。部分研究结果支持个体瞳孔对于不同情绪的反应趋于一致。例如, 有研究发现个体在观看每一种情绪性面孔或者姿态时均会表现出一定的瞳孔扩张, 但是不同情绪之间的差异并不显著^[55,56]。但与此同时也有研究发现了负性情绪优势的存在, 即个体在观看包含负性情绪信息如愤怒、恐惧以及悲伤的社会性刺激时, 表现出相较于观看其他情绪种类如高兴的社会性刺激时更强、持续时间更长的瞳孔扩张^[57,58]。这种分歧同样可以在婴幼儿研究中观察到。例如, Geangu 等发现了类似的负性优势: 6 或 12 个月大的婴儿在感知到同伴的苦恼情绪时, 相较于快乐情绪, 表现出持续更久的瞳孔扩张^[59]。Gredebäck 等人同样发现儿童在观看恐惧表情的陌生面孔时的瞳孔大小相较于观看中性面孔时明显更大, 但是在观看开心或者中性陌生面孔时的瞳孔大小则无显著差异^[60]。而另一些研究则没有发现婴幼儿观察不同效价的情绪面孔时瞳孔大小变化存在差异^[52]。

造成这种不一致的原因可能主要有以下三点: 其一是情绪类型本身的差异。相较于积极和中性情绪, 与生存威胁息息相关的负性情绪信息往往可以诱发更高的情绪唤醒、更强的注意偏向和脑部激活^[61-64], 这可能是部分研究得到负性情绪诱发的瞳孔扩张要强于正性情绪这一结果的原因。其二, 个体特质存在差异。瞳孔对于不同情绪的反应往往受到个体情绪特质的调节作用。例如有研究发现个体的特质焦虑水平可以正向预测负性情绪面孔对瞳孔扩张的影响^[55], 这可能是由于高焦虑特质的个体对威胁性刺激有更强注意偏向和情绪唤醒。此外, 恐惧、抑郁、睡眠缺乏等个体因素都会影响瞳孔对情绪信息的反应^[34], 然而许多研究并未对此类变量加以控制。其三, 不同研究中的研究范式也不尽相同。比如被试在被动观

看愤怒面孔和肢体动作时,表现出了强于观看其他情绪面孔和肢体动作时的瞳孔扩张^[58];但当任务涉及到情绪识别时,这种负性优势消失了^[55]。由此可见,不同任务所涉及到的唤醒状态、注意分配以及决策等认知过程的差异同样可能造成结果的不一致。总而言之,不同情绪类型对瞳孔大小影响是否存在区别仍需后续研究进一步的探讨。

除了上文所述固有的情绪属性可以影响瞳孔大小以外,研究表明新习得的情绪,尤其是恐惧情绪,同样可以诱发观察者瞳孔大小的变化^[65]。因此,瞳孔大小也被认为是可与心率和皮肤电等生理指标相互替代的一种稳定的恐惧习得的指标^[66]。大量研究通过联结中性刺激和负性物理刺激(如电刺激)的方式建立恐惧情绪的习得,发现新习得的恐惧刺激同样可以诱发出瞳孔大小的显著变化^[67-73]。不过,尽管人类对于含有情绪信息的社会性刺激(如面孔、生物运动)表现出了先天的敏感性,情绪面孔(例如恐惧面孔)也因此被认为是一种先天的情绪信息来源^[74],目前只有少量研究通过瞳孔指标探讨情绪面孔是否可以将情绪属性传递到同一个体的中性面孔上,即个体身份特征上^[75,76]。例如 Wiemer 等人发现个体在观察与该面孔恐惧表情以及厌恶性的尖叫声相联结的中性面孔时,相较于观察未与恐惧信息联结的中性面孔,有着更强的瞳孔扩张^[76]。不过一般性的、非社会性的物体是否可以通过类似与社会性刺激联结学习的方式获得恐惧属性并体现在个体的瞳孔大小变化上,还需要后续进一步的研究。除此之外,有研究者利用社会性刺激讨论了婴儿积极情绪习得与瞳孔大小变化的关系,结果表明相比于观看与陌生人录像相配对的形状,七个月大的婴儿在观看与母亲录像配对的形状图片时表现出更强的瞳孔扩张^[77]。考虑到对于婴儿来说,母亲代表着安全、温暖和食物等奖赏价值,因此这一结果可以在一定程度上看作瞳孔大小变化对婴儿积极情绪习得过程的反映。

值得注意的是,瞳孔大小和情绪之间存在着一种互相影响的双向关系:一方面,情绪信息影响观察者的瞳孔大小;另一方面,所观察到的客观瞳孔大小同样也会影响观察者对面孔刺激的情绪评估。概括而言,瞳孔越大会被认为含有更积极的情绪,相反瞳孔越小则会被认为更消极^[29]。瞳孔具有这样的情绪特性,在某种程度上是因为瞳孔在所有的面部特征中是一个相对易于捕获和加工的情绪线索。对于面孔情绪,尤其是愤怒和恐惧的表情的识别,很大程度上依赖于眼部的特征^[78]。而由于瞳孔变化并不受意识控制^[53,79],可以真实地反映出个体的内心状态,因此瞳孔大小在社会互动中往往会被无意识地加工,个体通过观察他人的瞳孔推测其感受和态度。此外,瞳孔大小影响情绪感知这一现象被发现受到个体社会化发展的调节。在 Kret 的实验中,不同年龄阶段的儿童需要在高兴面孔或者是生气面孔上补充画上瞳孔,结果发现随着年龄的增加,儿童在高兴面孔上画的瞳孔更大而在生气面孔上画的瞳孔更小^[80]。由此可见,瞳孔与情绪双向关系的形成伴随着个体社会认知的发展,从侧面说明了瞳孔大小变化与社会认知过程之间的紧密联系。

2 社会互动情境中的瞳孔大小变化

在上述的研究中,社会性刺激往往都是独立呈现的,瞳孔大小变化所代表的社会认知活动更多归结于个体对社会性刺激或者情绪信息的自动化反应。然而在现实环境中,社会信息一般存在于社会互动背景中。随之而来则会有这样一个问题:瞳孔大小变化是仅限于反映个体对社会性信息的感知,抑或“更上一层楼”,可以反映个体对于社会互动以及复杂社会关系的加工?针对这一疑问,目前已有研究发现了观看社会互动情境同样可以调节个体瞳孔大小,例如个体被动观看有关聚餐闲聊,骑行比赛等社会互动情境的影像时瞳孔扩张^[81, 82]。但是这些研究仍然无法区分瞳孔大小变化这一结果仅反映了个体对于社会互动情境中存在的社会性刺激本身或是情绪信息的感知,还是同时受到了社会互动认知加工的影响。最近 Cheng 等的研究为解决这一矛盾提供了新的思路^[42]。在他们的研究中,参与者被要求观看运动的光点小人,结果发现个体的瞳孔变化模式受到是否含有、以及含有何种视角的社会互动信息的调节而出现分离(图 3)。其中在部分试次中,研究者通过面对面呈现两个运动关联的光点小人以模拟社会互动情境:例如其中一个光点小人向另一个光点小人所处的方向摇摆手臂,另一个光点小人顺势站了起来,似乎两人在打招呼;但在其他试次中,尽管两个光点小人均在运动,但是两者的运动之间不存在任何社会意义上的关联。结果发现,相较于不具有社会互动意义的光点小人,被试观看含有社会互动意义的光点小时瞳孔扩张趋势显著更强。然而,当生物运动刺激倒置以致其介导的社会互动意义受损时,这一优势效应消失了。这些结果说明生物运动刺激含有的社会互动意义可以被观察者加工,并反映在瞳孔大小变化上。相较于成人研究,更多的发展性研究采用了瞳孔大小变化作为衡量婴幼儿加工社会互动情境以及社会关系的指标。具体而言,相较于非社会互动情境,幼儿在观察社会互动情境时瞳孔有着更强的扩张,意味着更高的唤醒和注意^[83]。在 Gredebäck 和 Melinder 的研究中瞳孔大小变化反映出婴儿对合理喂食行为的预期以及对互动双方行为含义的理解,如果婴儿观察到喂食者将食物送至被喂食者的手上而非张开的嘴中这种违背预期的喂食行为时,瞳孔显著扩张^[84]。此外瞳孔扩张趋势还被认为与儿童对他人帮助需求的感知相关^[85]。瞳孔扩张趋势越大,儿童给予帮助的可能性越高并且速度越快^[85, 86]。值得注意的是,瞳孔大小指标还可以揭示出儿童亲社会行为背后的动机并非源于渴望因自己的助人行为而获得荣誉感或者奖赏,而是真正关心别人:相较于观察到某人需要帮助而未受到帮助,无论是自己实施帮助行为还是观看他人施以援手,幼儿的瞳孔大小均有着相似的扩张^[87]。基于上述研究结果,我们可以概括得出复杂的社会情境同样可以调节观察者的瞳孔大小变化。瞳孔大小指标在探究个体,尤其是前语言阶段的婴幼儿对社会性信息的加工有着重要作用。

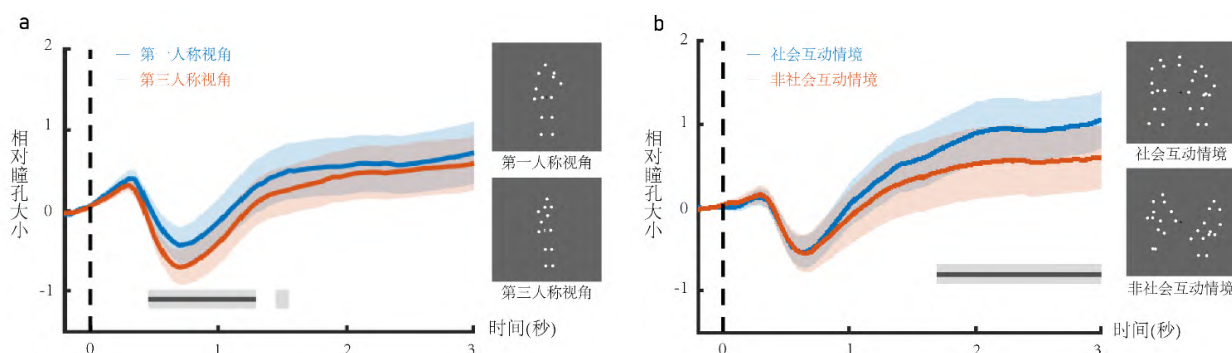


Fig.3 The modulation of social interaction and interaction perspectives on the pupil size

图 3 社会互动以及互动视角对于瞳孔大小的调节

社会互动情境中蕴含的情绪线索同样会诱发显著的瞳孔大小变化。不过目前只有少量触觉研究通过模拟人际接触情境中的愉悦触摸 (pleasant touch), 以探讨情境中的情绪信息如何影响成年个体的瞳孔大小。通过调节速度和触感以模拟人际接触的愉悦触摸, 可以引起被触摸者的积极情绪和享乐感受^[88]。相较于其他触摸方式, 愉悦触摸被发现可以诱发更强的瞳孔扩张效应, 尤其是与开心的面孔一同出现时^[89]。由此可见愉悦触摸诱发瞳孔扩张在一定程度上受到社会情境中存在的其他情绪线索的调节, 具体而言当情绪线索同为积极时, 个体的唤醒程度最高。不过也有研究认为瞳孔大小变化与触摸强度^[90], 以及诱发的情感强度有关^[91], 而与情绪效价无关。类似地, 在婴幼儿研究中同样也可以通过瞳孔大小变化推测婴幼儿对于社会互动情境中情绪信息的加工。例如, 相比于 10 个月的婴儿, 14 个月的婴儿在观察他人做出与情绪不一致的行为时 (如开心地捶打玩偶/生气地轻抚玩偶) 瞳孔扩张更强, 说明此时的婴儿开始对于情绪和动作的一致性敏感, 逐渐产生了情绪的抽象概念^[92]。此外, 在另一些发展研究中, 参与研究的儿童本身即是社会互动的参与者。例如, 2、3 岁的儿童意识到是自己的行为意外伤害了同伴时, 瞳孔大小显著扩张^[86]。Nuske 等人发现学龄前儿童在观看一名成年女性打开一个不透明的纸盒并流露出开心和恐惧的表情之后, 再次观看纸盒时瞳孔显著扩张^[93]; 这一结果说明在发展早期人类即可通过观察他人情绪反应习得对物体的态度。尽管目前已有的研究说明了瞳孔可以作为个体在社会互动情境中真实感受和认知状态的表达窗口, 但是相比于以不含互动信息的社会性刺激作为刺激材料, 采用含有互动信息的社会性刺激或者模拟真实社会互动情境的研究还相对较少。社会互动信息相比于情绪等基本社会属性, 对于个体的社会认知状态有着何种影响, 以及如何体现在瞳孔大小改变上, 仍需后续进一步的研究。

3 社会信息加工影响瞳孔变化的机制

一般感知和认知活动相关的瞳孔变化主要由三条神经通路共同作用^[94]。瞳孔对光收缩主要通过视网膜将光照信号传递至中脑顶前橄榄核 (pretectal olivary nucleus, PON), 再至 E-W 核 (Edinger-Westphal nucleus, EWN) 释放胆碱能, 继而激活自主神经系统。蓝斑 (LC)-去甲肾上腺素 (NE) 神经通路主要调节个体的整体唤醒状态从而影响瞳孔大小, 并与自上而下的皮层系统相互作用, 参与动机、决策、记忆等

多种认知活动^[95,96]。通过上丘中间层 (superior colliculus intermediate layer, SCi) 的神经通路主要负责注意相关的瞳孔变化^[94]。尽管目前并没有研究直接探讨社会信息加工相关瞳孔大小变化背后的认知以及神经机制, 基于以往研究和其他生理指标 (如心率、皮肤电等) 的结果, 我们可以推测社会信息加工影响瞳孔大小可能特异于一般性的认知加工, 并且这种特异性主要体现在影响个体的情绪唤醒和社会性注意上^[56,97-100]。其中, 情绪唤醒往往对应个体整体状态的唤醒, 被认为和 LC-NE 通路密切相关, 而社会性注意则应该更多受到 SCi 通路的调制。

社会性刺激蕴含的情绪信息通常会引起个体情绪状态的迅速唤醒^[101]。情绪唤醒作为情感 (affect) 评估的重要维度, 被定义为情绪激发的兴奋、动机激活和能量消耗程度^[102]。根据前人研究, 个体的情绪唤醒对瞳孔大小的调节可能是通过杏仁核的作用。在情绪唤醒期间, 杏仁核中的神经核团会产生 theta 活动^[103], 且无论是意识上还是意识下的情绪唤醒都会激活杏仁核^[104,105]。一方面, 激活杏仁核可以直接促进交感神经活动, 同时抑制副交感神经活动, 导致瞳孔扩张^[106,107]。另一方面, 杏仁核的激活被发现同样可以促进个体的整体唤醒, 间接地通过 LC-NE 神经环路影响瞳孔大小^[108,109]。具体而言, 个体情绪唤醒后, 蓝斑 (LC) 通过释放去甲肾上腺素 (NE) 促进交感神经活动并抑制副交感神经环路中动眼神经复合体的功能, 从而导致瞳孔扩张^[110]。这种杏仁核激活和瞳孔反应之间的关系可以概念化地理解成个体对社会信息的一种警觉。

除了与个体唤醒状态相关, 社会性信息还可以通过调节个体注意以影响瞳孔大小的改变。特异于一般性的注意过程, 个体在加工社会性刺激时会涉及社会性注意。社会性注意主要探讨个体的注意分配如何受到空间中的社会性刺激的影响^[111], 不少研究指出其与一般性的注意有着本质上的区分 (详见: ^[112])。尽管目前已有的瞳孔研究并未更进一步探讨社会性注意相关的瞳孔大小变化的脑机制, 但社会性注意无疑涉及更为广阔的神经网络, 包括与面孔加工、眼睛注视加工、注意和情绪相关的多个脑区^[113]。目前已知面孔的识别主要与外侧梭状回 (lateral fusiform gyrus) 相关, 梭状回和颞上沟 (superior temporal sulcus, STS) 区域则在眼睛注视线索加工中发挥重要作用^[114]。与此同时, 当涉及眼神交流和情绪反馈时, 个体的杏仁核和海马等区域也会有相应的激活^[115,116]。由此可见, 社会性注意相关的瞳孔变化除了涉及一般性的注意通路, 可能还与面部和生物运动感知有关的颞叶区域 (如梭状回、颞上沟) 以及与情绪相关的杏仁核等脑区的活动息息相关。相比之下, 注意非社会性信息引起的瞳孔大小变化则主要作用于上丘中间层 (SCi)^[94]。根据前人研究, 不同显著性的视觉 (听觉) 刺激引起的瞳孔大小变化和 SCi 神经活动变化模式类似^[117]。考虑到刺激显著性直接影响个体空间注意的分配, 由此可以认为非社会性注意调节瞳孔大小主要与 SCi 活动相关。但是截至目前, 并未有研究具体比较社会性刺激和非社会性刺激在引起个体瞳孔大小变化过程中注意机制和神经活动上的异同。

4 社会性信息对自闭症患者瞳孔大小的影响

上文基于前人研究详细论述了社会性信息加工如何调节瞳孔大小,并总结了瞳孔大小变化模式可以作为反映个体加工社会性信息以及情绪信息的生理指标之一。然而这些研究主要关注健康被试,尚未探索社会性信息加工相关的瞳孔大小变化是否适用于区分社会互动中存在明显缺陷的特定群体,如自闭症谱系障碍人群 (autism spectrum disorder, ASD)。自闭症是一种常见且可遗传的神经发育异常疾病,其主要特征包括社会沟通和互动困难,以及限制性的兴趣和重复性行为^[118]。目前,自闭症的评估主要基于行为观察和量表评估,属于相对主观的过程。然而,由于个体需要呈现相应的行为表现,早期自闭症诊断通常限定在 18-24 个月^[119],然而这一限制无疑错失了更早干预治疗的机会。相比之下,瞳孔大小作为一种相对稳定的生理指标,在更早的发展阶段即可反映婴儿对社会性信息加工的能力^[120]。例如一个月大的婴儿在观看母亲的面孔图片相较于其他非社会性的刺激图片时,表现出更强的瞳孔扩张反应^[120]。基于瞳孔指标的这一特点,研究者有望利用与社会性信息加工相关的瞳孔大小指标更早地区分正常儿童和自闭症儿童,并将其应用于自闭症谱系症状的早期评估,甚至可能突破目前最低诊断年龄的限制。

目前已有一些研究试图探索社会信息加工对正常群体和自闭症群体的瞳孔大小调节的异同。研究发现,对于人类面孔,自闭症患者表现出了异常的瞳孔反应模式。对于具有社会性的正立面孔,正常被试表现为瞳孔扩张,自闭症患者则表现为瞳孔收缩^[19];而对于破坏了社会性的倒立面孔,自闭症患者表现出了显著大于正常被试的瞳孔扩张^[121]。此外,有研究者探究了自闭症患者与正常被试对具有不同水平社会显著性 (social saliency) 的刺激的瞳孔反应模式^[57, 122],结果发现正常被试在观看真实人类面孔时的瞳孔大小变化曲线与观看虚拟人类面孔和一般物体时存在显著差异,然而自闭症患者的瞳孔大小变化模式则对刺激的社会显著性水平不敏感。总的来说,上述结果在瞳孔指标上较为一致地说明了自闭症患者对社会性刺激本身的加工存在异常。

情绪作为面孔刺激所传递的一种重要的社会信息,在自闭症相关的研究中也得到了关注。在目前已有的研究中,情绪对自闭症患者瞳孔大小的影响在意识上和意识下表现出了不同的结果。当刺激呈现在意识水平之上时,有研究在正常被试与自闭症患者中均发现了负性情绪优势,即负性情绪(难过、恐惧等)引发的瞳孔扩张程度显著大于其他情绪^[57, 123];也有研究在这两类被试中均未发现不同情绪在引发瞳孔大小改变上的差异^[124-126]。总的来看,意识上并未发现情绪相关的瞳孔大小变化在自闭症患者和正常被试之间存在差异,但是这一差异在意识下得到了一定的体现。例如有研究者采用视觉掩蔽范式,发现自闭症患者对于意识下呈现的恐惧面孔的瞳孔扩张程度要显著小于正常被试,但在意识上并未发现这一差异^[127]。这一结果暗示了瞳孔大小可能对于意识下呈现的情绪刺激更加敏感,从而能够进一步反映出自闭症患者在情绪加工上的损伤。此外,还有研究将情绪与眼睛注视线索相结合,发现正常被试在开

心面孔中存在对注视方向的敏感性, 表现为直视的面孔相比于转移视线的面孔能够诱发更大程度的瞳孔扩张, 而在自闭症患者中并未发现这一差异^[128]。

除了上述对独立呈现的社会性刺激材料的研究, 还有少量研究探究了自闭症患者在社会互动场景中的瞳孔反应, 发现社会互动情境在自闭症患者中引发的瞳孔扩张程度要显著弱于正常被试^[93, 129, 130]。比如 Müller 等人采用社会认知评估影片 (Movie for the Assessment of Social Cognition, MASC) 作为实验材料, 影片中呈现了两男两女共进晚餐的场景, 结果发现观看影片过程中自闭症患者的瞳孔扩张程度明显小于正常被试^[130]。

基于上述发现, 可以看出社会认知功能上的损伤在瞳孔指标上得到了一定的体现, 表现为自闭症患者异于正常被试的瞳孔反应模式。在采用了社会性刺激材料的研究中, 较为一致地发现了自闭症患者对社会性刺激本身不敏感, 表现出了不同于正常被试的瞳孔反应。因此, 社会性刺激材料引发的瞳孔大小的变化可能是鉴别出自闭症人群的一种稳定可靠的指标。Aguillon-Hernandez 等人的研究也支持了这一推测, 他们发现虚拟面孔和动态面孔引发的瞳孔扩张程度能够很好地对自闭症和正常被试进行区分^[57]。Anderson 等人采用真实面孔引发的瞳孔变化作为预测变量, 同样发现了其对被试组别较好的预测性^[19]。对于情绪引发的瞳孔反应, 目前对自闭症患者的研究还未得到一致的结果, 未来还有待进一步细化, 找到与情绪相关的可靠的瞳孔指标, 比如有研究发现意识下呈现的恐惧面孔在自闭症患者中诱发了更弱的瞳孔扩张就提供了一种可能的思路^[127]。在后续的研究中可以采用其他操纵视觉意识的实验范式, 如连续闪烁抑制范式 (CFS), 对这一结果进行验证和扩展。关于具体的社会互动情境, 由于其具有较高的生态效度, 在对于自闭症的预测和诊断中也起着十分重要的作用。虽然当前的研究结果较为一致地指出自闭症患者加工社会互动情境时的瞳孔扩张要弱于正常群体, 但是相关的研究数量依然较少, 并且这些研究涉及到了社会疼痛^[129]、社会认知^[130]和社会情绪校准^[93]等不同的研究主题, 彼此之间较为独立, 关联性不强, 未来还有待进行更加系统性的探索。

综上所述, 自闭症患者对社会信息的加工异常可以体现在一些特异性的瞳孔反应上, 这些特异性的瞳孔反应为进一步采用瞳孔指标对自闭症进行早期诊断提供了支持。此外, 考虑到瞳孔测量具有非侵入性和适用于前语言阶段的婴儿等优点, 找到有效预测自闭症的瞳孔指标也有望突破目前评估标准最低年龄的限制, 从而能够给予患者更及时的干预与治疗。

5 讨论与展望

毫无疑问, 个体所处的环境中充满着各种各样的社会性信息, 对这些信息的快速捕捉和加工对人类的生存和生活来说都具有重要的意义, 个体也因此进化出了对社会性刺激的先天敏感性。这一特异性的加工机制可以通过不同的行为指标、生理指标以及神经科学证据加以佐证。其中不少研究指出了社会信息加工与瞳孔大小变化的紧密关系。社会性刺激, 较为常见的如面孔和生物运动, 其本身以及含有的情

绪信息可以诱发个体的唤醒和注意,进而调节瞳孔大小。不仅如此,个体对更为复杂的社会互动关系以及社会情境的加工同样可以在瞳孔大小变化上得到体现。与此同时,瞳孔大小与社会信息加工之间的关联也为自闭症的早期诊断提供了新的思路。社会认知缺损作为自闭症谱系人群的典型症状之一,前人已经在瞳孔指标上发现了自闭症患者与正常被试在社会信息加工过程中存在一定差异。但是目前相关研究的数量仍然较少,并且结果不尽相同。总体来看,尽管目前已有的研究对社会信息加工和瞳孔大小变化之间的关系进行了多方面的探索,后续研究仍然可以从以下三个方面进一步丰富该领域的内容。

首先关于瞳孔测量方法,前人研究中瞳孔测量选取的时间窗各异,无疑为结论的横向比较增加了难度,因此后续研究需要更加注意时间窗的选取。例如刺激呈现后较短时间窗(如 450ms)和较长时间窗(如 2000ms)的瞳孔大小变化均可反映出个体对于社会互动信息的加工特异性,但是瞳孔大小变化的趋势相反^[42](图 3)。考虑到刺激呈现后较短时间窗内的瞳孔大小变化一般被认为与感知活动有关,如对明暗、亮度、视觉显著性等物理属性的感知,而认知加工过程和行为反应对瞳孔大小的调节则发生在较后的时程中^[131],因此上述结果的分歧可能是由于个体分别处于感知和认知加工阶段,且不同加工阶段的瞳孔大小变化均可体现出个体对社会性刺激的加工优势。不过这一假设是否成立还需后续研究系统地探讨。未来研究可以通过选取不同的时间窗,分别考察在社会信息感知和认知加工过程中自闭症谱系人群是否具有不同于正常人群的瞳孔反应,以期寻求稳定的瞳孔指标以鉴别潜在的自闭症患者。

除此之外,在目前大部分社会信息加工相关的瞳孔研究中个体可以有意识地加工社会性刺激,但在许多方面并未得到统一的结论。与此同时,越来越多的研究表明社会性信息同样可以在意识下得到表征和加工^[46, 132, 133],激活相应脑区^[134, 135],甚至进一步影响个体意识水平的认知和行为^[136-138]。值得注意的是,对于同一主题意识上和意识下的结果时常存在分歧。例如, Jiang 等人一项研究发现不可见的情绪唤醒图片可以影响观察者的空间注意分配,但是当这些图片处于可见状态时却并没有产生类似的注意效应^[139]。概括来讲,这些不一致的结果可能部分源于社会信息加工在有意识条件下具有不同的加工机制^[140],还可能由于意识上和意识下实验范式本身的差异性。相较于内隐的阈下设计,个体对于意识上社会性信息的加工更容易受到主观和外在因素(如社会认可)的影响。因此后续研究可以考虑更多地结合意识下的结果,探讨社会信息加工对个体瞳孔大小的调节。例如,对于情绪影响瞳孔大小变化,部分证据支持不同情绪类型均可诱发个体瞳孔的显著扩张^[55, 141],也有部分研究倾向支持负性优势效应的存在^[57, 58]。考虑到情绪刺激在无意识条件下也可激活杏仁核并诱发瞳孔大小变化^[142],后续研究可以结合意识下的结果进一步探讨不同情绪对瞳孔大小影响的异同。与此同时,有研究发现意识下恐惧面孔在自闭症谱系患者中诱发了相较于正常人群更弱的瞳孔扩张,而意识上并未发现两类群体观看恐惧面孔时瞳孔大小变化的显著差异^[127]。即意识上未发现分离的结果时,意识下加工诱发瞳孔变化的差异性为区分特定的人群提供了可能,进一步说明意识下的研究能在一定程度上对意识上研究的结果进行丰

富和补充。

最后,目前大部分社会信息加工相关的瞳孔研究仅采用面孔作为社会性刺激材料,尤其是在对自闭症谱系人群的研究中。相比之下,生物运动相关的瞳孔研究在数量以及主题的丰富程度上明显低于面孔研究。例如情绪面孔相较于中性面孔被发现可以引起更强的瞳孔扩张^[51,58],但是尚未有研究讨论情绪等其他心理因素是否调节个体对生物运动刺激的瞳孔反应。此外,据我们所知,以往社会信息加工相关的瞳孔研究只单独采用了某一种社会性刺激,并没有同时探讨面孔和生物运动刺激对个体瞳孔大小的影响。与面孔类似,生物运动刺激同样可以传递性别、身份、情绪等社会信息,帮助个体推测他人的意图、动机以及预测后续的社交行为^[143]。尽管生物运动刺激有着不同于面孔刺激的视觉特征,以往研究表明其仍然具有和面孔相似的加工特性。作为重要的社会线索,面孔和生物运动刺激被发现可以诱发类似的社会性注意效应^[144-146]。这种由面孔或生物运动线索引起的社会性注意效应也相似地受到情绪信息的调节,具体而言,开心而非悲伤的面孔或者生物运动线索可以诱发相较于中性线索更强的社会性注意^[50]。除此之外,倒置呈现面孔或者生物运动刺激均会损害个体对其的认知加工,出现倒置效应^[147,148]。生理学以及认知神经科学的证据则指出个体对面孔和生物运动刺激的感知可以诱发类似的瞳孔反应,激活社会认知加工相关的脑区,如 STS^[149],并有着相似的偏侧化加工优势^[150,151]。由此可见,即使生物运动刺激在物理形态上异于面孔刺激,同样可以作为反映个体社会认知加工过程的重要指标。基于此有研究者强调了使用这两种不同视觉特征的社会性刺激以描绘更广泛的社会知觉系统的重要性^[40],因此后续研究可以采取两者的联合指标代替仅选取某一种社会性刺激作为社会信息的来源。联合采用面孔和生物运动这两种不同物理形态的社会性刺激还可以排除低水平视觉特征的影响,对于探求核心的社会认知加工过程具有重要意义。值得注意的是,有关自闭症谱系人群的研究发现自闭症患者不仅缺乏对面孔刺激的先天敏感性,同样缺乏对生物运动刺激的注意偏好^[152]和脑部激^[153];对于生物运动刺激的加工能力可以在一定程度上预测后续人际互动能力的发展^[154,155]。由此看来,对面孔和生物运动等社会性刺激的加工缺陷可以作为自闭症谱系人群社会认知缺损症状的典型表现之一^[156]。后续研究可以考虑采用面孔和生物运动刺激的联合指标,探讨自闭症谱系人群和正常人群在社会认知加工过程中瞳孔大小变化的差异,以期寻得能够稳定预测自闭症的瞳孔反应模式,提前自闭症的评估,突破目前最低诊断年龄的限制,以便及时给予治疗和干预。

参考文献

- [1] 杨晓梦,王福兴,王燕青,等. 瞳孔是心灵的窗口吗?——瞳孔在心理学研究中的应用及测量. 心理科学进展 2020, **28**(7): 1029-1041
Yang X M, Wang F X, Wang Y Q, *et al.* Are pupils the window of our mind? Pupil-related application in psychology and pupillometry. *Advances in Psychological Science*, 2020, **28**(7): 1029-1041
- [2] Campbell F W, Gregory A H. Effect of size of pupil on visual acuity. *Nature*, 1960, **187**(4743): 1121-1123

- [3] Barbur J L, Harlow A J, Sahraie A. Pupillary responses to stimulus structure, colour and movement. *Ophthalmic Physiol Opt*, 1992, **12**(2): 137-141
- [4] Gamlin P D R, Zhang H, Harlow A, *et al.* Pupil responses to stimulus color, structure and light flux increments in the rhesus monkey. *Vision Res*, 1998, **38**(21): 3353-3358
- [5] Binda P, Pereverzeva M, Murray S O. Pupil size reflects the focus of feature-based attention. *J Neurophysiol*, 2014, **112**(12): 3046-3052
- [6] Clewett D, Gasser C, Davachi L. Pupil-linked arousal signals track the temporal organization of events in memory. *Nat Commun*, 2020, **11**(1): 4007
- [7] Kucewicz M T, Dolezal J, Kremen V, *et al.* Pupil size reflects successful encoding and recall of memory in humans. *Sci Rep*, 2018, **8**(1): 4949
- [8] Zénon A. Eye pupil signals information gain. *Proc Biol Sci*, 2019, **286**(1911): 20191593
- [9] Kret M E, De Dreu C K W. The power of pupil size in establishing trust and reciprocity. *J Exp Psychol Gen*, 2019, **148**(8): 1299-1311
- [10] Quesque F, Behrens F, Kret M E. Pupils say more than a thousand words: pupil size reflects how observed actions are interpreted. *Cognition*, 2019, **190**: 93-98
- [11] Hess E H, Polt J M. Pupil size as related to interest value of visual stimuli. *Science*, 1960, **132**(3423): 349-350
- [12] 陈光华, 陶冠澎, 翟璐煜, 等. 自闭症谱系障碍的早期筛查工具. 2022, **30**(4): 738-763
Chen G H, Tao G P, Zhai L Y, *et al.* Early screening tools for autism spectrum disorder in infancy and toddlers. *Advances in Psychological Science*, 2022, **30**(4): 738-763
- [13] Lang P J, Bradley M M. Emotion and the motivational brain. *Biol Psychol*, 2010, **84**(3): 437-450
- [14] Keys R T, Taubert J, Wardle S G. A visual search advantage for illusory faces in objects. *Atten Percept Psychophys*, 2021, **83**(5): 1942-1953
- [15] Jiang Y, Costello P, He S. Processing of invisible stimuli: advantage of upright faces and recognizable words in overcoming interocular suppression. *Psychol Sci*, 2007, **18**(4): 349-355
- [16] Zhou G, Zhang L, Liu J, *et al.* Specificity of face processing without awareness. *Conscious Cogn*, 2010, **19**(1): 408-412
- [17] Conway C A, Jones B C, Debruine L M, *et al.* Transient pupil constrictions to faces are sensitive to orientation and species. *J Vis*, 2008, **8**(3): 17
- [18] Strauch C, Wang C A, Einhäuser W, *et al.* Pupillometry as an integrated readout of distinct attentional networks. *Trends Neurosci*, 2022, **45**(8): 635-647
- [19] Anderson C J, Colombo J, Jill Shaddy D. Visual scanning and pupillary responses in young children with autism spectrum disorder. *J Clin Exp Neuropsychol*, 2006, **28**(7): 1238-1256
- [20] Fitzgerald H E. Autonomic pupillary reflex activity during early infancy and its relation to social and nonsocial visual stimuli. *J Exp Child Psychol*, 1968, **6**(3): 470-482
- [21] Ebitz R B, Pearson J M, Platt M L. Pupil size and social vigilance in rhesus macaques. *Front Neurosci*, 2014, **8**: 100
- [22] Karl S, Boch M, Zamansky A, *et al.* Exploring the dog-human relationship by combining fMRI, eye-tracking and behavioural measures. *Sci Rep*, 2020, **10**(1): 22273
- [23] Somppi S, Törnqvist H, Topál J, *et al.* Nasal oxytocin treatment biases dogs' visual attention and emotional response toward positive human facial expressions. *Front Psychol*, 2017, **8**: 1854
- [24] Axelsson E L, Fawcett C. Humans' pupillary contagion extends to cats and dogs. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2021, **16**(1-2): 153-166
- [25] Harrison N A, Singer T, Rotshtein P, *et al.* Pupillary contagion: central mechanisms engaged in sadness processing. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2006, **1**(1): 5-17
- [26] Derksen M, Van Alphen J, Schaap S, *et al.* Pupil mimicry is the result of brightness perception of the iris and pupil. *J Cogn*, 2018, **1**(1): 32

- [27] Amemiya S, Ohtomo K. Effect of the observed pupil size on the amygdala of the beholders. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2012, **7**(3): 332-341
- [28] Frisanco A, Biella M, Brambilla M, *et al.* All that meets the eye: the contribution of reward processing and pupil mimicry on pupillary reactions to facial trustworthiness. *Curr Psychol*, 2023, **42**: 11685-11692
- [29] Hess E H. The role of pupil size in communication. *Sci Am*, 1975, **233**(5): 110-119
- [30] Kret M E, De Dreu C K W. Pupil-mimicry conditions trust in partners: moderation by oxytocin and group membership. *Proc Biol Sci*, 2017, **284**(1850): 20162554
- [31] Tsuji Y, Kanazawa S, Yamaguchi M K. Face-specific pupil contagion in infants. *Front Psychol*, 2021, **12**: 789618
- [32] Hess U, Fischer A. Emotional mimicry as social regulation. *Pers Soc Psychol Rev*, 2013, **17**(2): 142-157
- [33] Kret M E, Fischer A H, De Dreu C K W. Pupil mimicry correlates with trust in in-group partners with dilating pupils. *Psychol Sci*, 2015, **26**(9): 1401-1410
- [34] Fawcett C, Nordenswan E, Yrttiaho S, *et al.* Individual differences in pupil dilation to others' emotional and neutral eyes with varying pupil sizes. *Cogn Emot*, 2022, **36**(5): 928-942
- [35] Parron C, Deruelle C, Fagot J. Processing of biological motion point-light displays by baboons (*Papio papio*). *J Exp Psychol Anim Behav Process*, 2007, **33**(4): 381-391
- [36] Vangeneugden J, Vaneleef K, Jaeggli T, *et al.* Discrimination of locomotion direction in impoverished displays of walkers by macaque monkeys. *J Vis*, 2010, **10**(4): 22, 1-19
- [37] Johansson G. Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, 1973, **14**(2): 201-211
- [38] Grossmann T, Johnson M H. The development of the social brain in human infancy. *Eur J Neurosci*, 2007, **25**(4): 909-919
- [39] Minnebusch D A, Daum I. Neuropsychological mechanisms of visual face and body perception. *Neurosci Biobehav Rev*, 2009, **33**(7): 1133-1144
- [40] Thompson J C, Hardee J E. The first time ever I saw your face. *Trends Cogn Sci*, 2008, **12**(8): 283-284
- [41] Williams E H, Cristino F, Cross E S. Human body motion captures visual attention and elicits pupillary dilation. *Cognition*, 2019, **193**: 104029
- [42] Cheng Y, Liu W, Yuan X, *et al.* The eyes have it: perception of social interaction unfolds through pupil dilation. *Neurosci Bull*, 2021, **37**(11): 1595-1598
- [43] Smith F W, Smith M L. Decoding the dynamic representation of facial expressions of emotion in explicit and incidental tasks. *NeuroImage*, 2019, **195**: 261-271
- [44] Kiss M, Eimer M. ERPs reveal subliminal processing of fearful faces. *Psychophysiology*, 2008, **45**(2): 318-326
- [45] 邓晓红, 张德玄, 熊亚萍. 情绪面孔的自动化加工. *中国临床心理学杂志*, 2011, **19**(1): 18-20+65
Deng X H, Zhang D X, Xiong Y P. Automatic processing of emotional face. *Chinese Journal of Clinical Psychology*, 2011, **19**(1): 18-20+65
- [46] 徐茜, 蒋毅. 无意识的情绪面孔加工及其潜在神经机制. *科学通报*, 2012, **57**(35): 3358-3366
Xu Q, Jiang Y. Unconscious processing of emotional faces and its probable neural mechanism. *Chinese Science Bulletin*, 2012, **57**(35): 3358-3366
- [47] Atkinson A P, Dittrich W H, Gemmell A J, *et al.* Emotion perception from dynamic and static body expressions in point-light and full-light displays. *Perception*, 2004, **33**(6): 717-746
- [48] Dittrich W H, Troscianko T, Lea S E, *et al.* Perception of emotion from dynamic point-light displays represented in dance. *Perception*, 1996, **25**(6): 727-738
- [49] Parkinson C, Walker T T, Memmi S, *et al.* Emotions are understood from biological motion across remote cultures. *Emotion*, 2017, **17**(3): 459-477
- [50] Yuan T, Ji H, Wang L, *et al.* Happy is stronger than sad: emotional information modulates social attention. *Emotion*, 2022, **23**(4): 1061-1074
- [51] Aktar E, Nimphy C A, Kret M E, *et al.* Pupil responses to dynamic negative facial expressions of emotion in

- infants and parents. *Dev Psychobiol*, 2021, **63**(7): e22190
- [52] Prunty J E, Keemink J R, Kelly D J. Infants show pupil dilatory responses to happy and angry facial expressions. *Dev Sci*, 2022, **25**(2): e13182
- [53] Jessen S, Altvater-Mackensen N, Grossmann T. Pupillary responses reveal infants' discrimination of facial emotions independent of conscious perception. *Cognition*, 2016, **150**:163-169
- [54] Laeng B, Sæther L, Holmlund T, *et al.* Invisible emotional expressions influence social judgments and pupillary responses of both depressed and non-depressed individuals. *Front Psychol*, 2013, **4**: 291
- [55] Kret M E, Stekelenburg J J, Roelofs K, *et al.* Perception of face and body expressions using electromyography, pupillometry and gaze measures. *Front Psychol*, 2013, **4**: 28
- [56] Wang C A, Baird T, Huang J, *et al.* Arousal effects on pupil size, heart rate, and skin conductance in an emotional face task. *Front Neurol*, 2018, **9**: 1029
- [57] Aguillon-Hernandez N, Mofid Y, Latinus M, *et al.* The pupil: a window on social automatic processing in autism spectrum disorder children. *J Child Psychol Psychiatry*, 2020, **61**(7): 768-778
- [58] Kret M E, Roelofs K, Stekelenburg J J, *et al.* Emotional signals from faces, bodies and scenes influence observers' face expressions, fixations and pupil-size. *Front Hum Neurosci*, 2013, **7**: 810
- [59] Geangu E, Hauf P, Bhardwaj R, *et al.* Infant pupil diameter changes in response to others' positive and negative emotions. *PLoS ONE*, 2011, **6**(11): e27132
- [60] Gredebäck G, Eriksson M, Schmitow C, *et al.* Individual differences in face processing: infants' scanning patterns and pupil dilations are influenced by the distribution of parental leave. *Infancy*, 2012, **17**(1): 79-101
- [61] Ito T A, Larsen J T, Smith N K, *et al.* Negative information weighs more heavily on the brain: the negativity bias in evaluative categorizations. *J Pers Soc Psychol*, 1998, **75**(4): 887-900
- [62] Vaish A, Grossmann T, Woodward A. Not all emotions are created equal: the negativity bias in social-emotional development. *Psychol Bull*, 2008, **134**(3): 383-403
- [63] 何蔚祺, 李帅霞, 赵东方. 群体面孔情绪感知的神经机制. *心理科学进展*, 2021, **29**(5): 761-772
He W Q, Li S X, Zhao D F. Neural mechanism underlying the perception of crowd facial emotions. *Advances in Psychological Science*, 2021, **29**(5): 761-772
- [64] 袁甜, 纪皓月, 于玮雯, 等. 面孔社会信息对注视提示效应的调制及其神经机制. *生物化学与生物物理进展*, 2022, **49**(6): 986-1003
Yuan T, Ji H, Yu Y, *et al.* Modulation of gaze cueing by social information contained in faces and its neural mechanisms. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2022, **49**(6): 986-1003
- [65] Finke J B, Roesmann K, Stalder T, *et al.* Pupil dilation as an index of Pavlovian conditioning. A systematic review and meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev*, 2021, **130**: 351-368
- [66] Korn C W, Staib M, Tzovara A, *et al.* A pupil size response model to assess fear learning. *Psychophysiology*, 2017, **54**(3): 330-343
- [67] Greenberg T, Carlson J M, Cha J, *et al.* Neural reactivity tracks fear generalization gradients. *Biol Psychol*, 2013, **92**(1): 2-8
- [68] Hermans E J, Kanen J W, Tambini A, *et al.* Persistence of amygdala-hippocampal connectivity and multi-voxel correlation structures during awake rest after fear learning predicts long-term expression of fear. *Cereb Cortex*, 2016, **27**(5): 3028-3041
- [69] Kluge C, Bauer M, Leff A P, *et al.* Plasticity of human auditory-evoked fields induced by shock conditioning and contingency reversal. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, **108**(30): 12545-12550
- [70] Pollak D D, Rogan M T, Egner T, *et al.* A translational bridge between mouse and human models of learned safety. *Ann Med*, 2010, **42**(2): 115-122
- [71] Reinhard G, Lachnit H. Differential conditioning of anticipatory pupillary dilation responses in humans. *Biol Psychol*, 2002, **60**(1): 51-68
- [72] Reinhard G, Lachnit H, König S. Tracking stimulus processing in Pavlovian pupillary conditioning.

- Psychophysiology, 2006, **43**(1): 73-83
- [73] Visser R M, De Haan M I, Beemsterboer T, *et al.* Quantifying learning-dependent changes in the brain: single-trial multivoxel pattern analysis requires slow event-related fMRI. *Psychophysiology*, 2016, **53**(8): 1117-1127
- [74] Olsson A, Nearing K I, Phelps E A. Learning fears by observing others: the neural systems of social fear transmission. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2007, **2**(1): 3-11
- [75] Allard E S, Wadlinger H A, Isaacowitz D M. Positive gaze preferences in older adults: assessing the role of cognitive effort with pupil dilation. *Neuropsychol Dev Cogn B Aging Neuropsychol Cogn*, 2010, **17**(3): 296-311
- [76] Wiemer J, Rauner M M, Stegmann Y, *et al.* Reappraising fear: is up-regulation more efficient than down-regulation? *Motiv Emot*, 2021, **45**(2): 221-234
- [77] Tummeltshammer K, Feldman E C H, Amso D. Using pupil dilation, eye-blink rate, and the value of mother to investigate reward learning mechanisms in infancy. *Dev Cogn Neurosci*, 2019, **36**: 100608
- [78] Calvo M G, Beltrán D. Brain lateralization of holistic versus analytic processing of emotional facial expressions. *NeuroImage*, 2014, **92**: 237-247
- [79] Alamia A, Vanrullen R, Pasqualotto E, *et al.* Pupil-linked arousal responds to unconscious surprisal. *J Neurosci*, 2019, **39**(27): 5369-5376
- [80] Kret M E. The role of pupil size in communication. Is there room for learning? *Cogn Emot*, 2018, **32**(5): 1139-1145
- [81] Bast N, Banaschewski T, Dziobek I, *et al.* Pupil dilation progression modulates aberrant social cognition in autism spectrum disorder. *Autism Res*, 2019, **12**(11): 1680-1692
- [82] Castellotti S, Scipioni L, Mastandrea S, *et al.* Pupil responses to implied motion in figurative and abstract paintings. *PLoS One*, 2021, **16**(10): e0258490
- [83] Hepach R, Vaish A, Muller K, *et al.* The relation between young children's physiological arousal and their motivation to help others. *Neuropsychologia*, 2019, **126**: 113-119
- [84] Gredeback G, Melinder A. Infants' understanding of everyday social interactions: a dual process account. *Cognition*, 2010, **114**(2): 197-206
- [85] Hepach R, Vaish A, Grossmann T, *et al.* Young children want to see others get the help they need. *Child Dev*, 2016, **87**(6): 1703-1714
- [86] Hepach R, Vaish A, Tomasello M. Children's intrinsic motivation to provide help themselves after accidentally harming others. *Child Dev*, 2017, **88**(4): 1251-1264
- [87] Hepach R, Vaish A, Tomasello M. Young children are intrinsically motivated to see others helped. *Psychol Sci*, 2012, **23**(9): 967-972
- [88] Löken L S, Wessberg J, Morrison I, *et al.* Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nat Neurosci*, 2009, **12**(5): 547-548
- [89] Ellingsen D-M, Wessberg J, Chelnokova O, *et al.* In touch with your emotions: oxytocin and touch change social impressions while others' facial expressions can alter touch. *Psychoneuroendocrinology*, 2014, **39**: 11-20
- [90] Van Hooijdonk R, Mathot S, Schat E, *et al.* Touch-induced pupil size reflects stimulus intensity, not subjective pleasantness. *Exp Brain Res*, 2019, **237**(1): 201-210
- [91] Bertheaux C, Toscano R, Fortunier R, *et al.* Emotion measurements through the touch of materials surfaces. *Front Hum Neurosci*, 2019, **13**: 455
- [92] Hepach R, Westermann G. Infants' sensitivity to the congruence of others' emotions and actions. *J Exp Child Psychol*, 2013, **115**(1): 16-29
- [93] Nuske H J, Vivanti G, Dissanayake C. Others' emotions teach, but not in autism: an eye-tracking pupillometry study. *Mol Autism*, 2016, **7**(1): 36
- [94] Joshi S, Gold J I. Pupil size as a window on neural substrates of cognition. *Trends Cogn Sci*, 2020, **24**(6): 466-480
- [95] Laeng B, Sirois S, Gredebäck G. Pupillometry: a window to the preconscious? *Perspect Psychol Sci*, 2012, **7**(1):

18-27

- [96] Unsworth N, Robison M K. A locus coeruleus-norepinephrine account of individual differences in working memory capacity and attention control. *Psychon Bull Rev*, 2017, **24**(4): 1282-1311
- [97] Bradley M M, Miccoli L, Escrig M A, *et al.* The pupil as a measure of emotional arousal and autonomic activation. *Psychophysiology*, 2008, **45**(4): 602-607
- [98] Golland Y, Keissar K, Levit-Binnun N. Studying the dynamics of autonomic activity during emotional experience. *Psychophysiology*, 2014, **51**(11): 1101-1111
- [99] Zantinge G, Van Rijn S, Stockmann L, *et al.* Concordance between physiological arousal and emotion expression during fear in young children with autism spectrum disorders. *Autism*, 2019, **23**(3): 629-638
- [100] 吴瑕, 徐静舟, 陈瀛. 时间任务需求对无关情绪面孔注意捕获的影响. *心理科学*, 2020, **43**(1): 2-8
Wu X, Xu J Z, Chen Y. The effect of temporal task demand on task-irrelevant emotional facial expressions in attentional capture. *Journal of Psychological Science*, 2020, **43**(1): 2-8
- [101] Snowden R J, O'farrell K R, Burley D, *et al.* The pupil's response to affective pictures: role of image duration, habituation, and viewing mode. *Psychophysiology*, 2016, **53**(8): 1217-1223
- [102] Deckert M, Schmoeger M, Auff E, *et al.* Subjective emotional arousal: an explorative study on the role of gender, age, intensity, emotion regulation difficulties, depression and anxiety symptoms, and meta-emotion. *Psychol Res*, 2020, **84**(7): 1857-1876
- [103] Paré D. Role of the basolateral amygdala in memory consolidation. *Prog Neurobiol*, 2003, **70**(5): 409-420.
- [104] Adolphs R. Social cognition and the human brain. *Trends Cogn Sci*, 1999, **3**(12): 469-479
- [105] Gläscher J, Adolphs R. Processing of the arousal of subliminal and supraliminal emotional stimuli by the human amygdala. *J Neurosci*, 2003, **23**(32): 10274-10282
- [106] Burley D T, Gray N S, Snowden R J. Emotional modulation of the pupil response in psychopathy. *Personal Disord*, 2019, **10**(4): 365-375
- [107] Szabadi E. Functional organization of the sympathetic pathways controlling the pupil: light-inhibited and light-stimulated pathways. *Front Neurol*, 2018, **9**: 1069
- [108] Lynch G. Using pupillometry to assess the atypical pupillary light reflex and LC-NE system in ASD. *Behav Sci (Basel)*, 2018, **8**(11): 108
- [109] Grueschow M, Stenz N, Thörn H, *et al.* Real-world stress resilience is associated with the responsivity of the locus coeruleus. *Nat Commun*, 2021, **12**(1): 2275
- [110] Samuels E R, Szabadi E. Functional neuroanatomy of the noradrenergic locus coeruleus: its roles in the regulation of arousal and autonomic function part I: principles of functional organisation. *Curr Neuropharmacol*, 2008, **6**(3): 235-253
- [111] Salley B, Colombo J. Conceptualizing social attention in developmental research. *Soc Dev*, 2016, **25**(4): 687-703
- [112] 纪皓月, 王莉, 蒋毅. 社会性注意的特异性认知神经机制. *生物化学与生物物理进展*, 2017, **44**(11): 959-971
Ji H, Wang L, Jiang Y. The specific cognitive and neural mechanisms of social attention. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2017, **44**(11): 959-971
- [113] Nummenmaa L, Calder A J. Neural mechanisms of social attention. *Trends Cogn Sci*, 2009, **13**(3): 135-143.
- [114] Langton S R H, Watt R J, Bruce V. Do the eyes have it? Cues to the direction of social attention. *Trends Cogn Sci*, 2000, **4**(2): 50-59
- [115] George N, Driver J, Dolan R J. Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *NeuroImage*, 2001, **13**(6): 1102-1112
- [116] Hooker C I, Paller K A, Gitelman D R, *et al.* Brain networks for analyzing eye gaze. *Brain Res Cogn Brain Res*, 2003, **17**(2): 406-418
- [117] Wang C-A, Boehnke S E, Itti L, *et al.* Transient pupil response is modulated by contrast-based saliency. *J*

- Neurosci, 2014, **34**(2): 408-417
- [118] Reisinger D L, Shaffer R C, Horn P S, *et al.* Atypical social attention and emotional face processing in autism spectrum disorder: insights from face scanning and pupillometry. *J Integr Neurosci*, 2019, **13**: 76
- [119] Zeidan J, Fombonne E, Scorsia J, *et al.* Global prevalence of autism: a systematic review update. *Autism Res*, 2022, **15**(5): 778-790
- [120] Jackson I, Sirois S. Infant cognition: going full factorial with pupil dilation. *Dev Sci*, 2009, **12**(4): 670-679
- [121] Falck-Ytter T. Face inversion effects in autism: a combined looking time and pupillometric study. *Autism Res*, 2008, **1**(5): 297-306
- [122] Martineau J, Hernandez N, Hiebel L, *et al.* Can pupil size and pupil responses during visual scanning contribute to the diagnosis of autism spectrum disorder in children? *J Psychiatr Res*, 2011, **45**(8): 1077-1082
- [123] Nuske H J, Vivanti G, Dissanayake C. Reactivity to fearful expressions of familiar and unfamiliar people in children with autism: an eye-tracking pupillometry study. *J Neurodev Disord*, 2014, **6**(1): 14
- [124] Galazka M A, Åsberg Johnels J, Zürcher N R, *et al.* Pupillary contagion in Autism. *Psychol Sci*, 2019, **30**(2): 309-315
- [125] Wagner J B, Hirsch S B, Vogel-Farley V K, *et al.* Eye-tracking, autonomic, and electrophysiological correlates of emotional face processing in adolescents with autism spectrum disorder. *J Autism Dev Disord*, 2013, **43**(1): 188-199
- [126] Wagner J B, Luyster R J, Tager-Flusberg H, *et al.* Greater pupil size in response to emotional faces as an early marker of social-communicative difficulties in infants at high risk for autism. *Infancy*, 2016, **21**(5): 560-581
- [127] Nuske H J, Vivanti G, Hudry K, *et al.* Pupillometry reveals reduced unconscious emotional reactivity in autism. *Biol Psychol*, 2014, **101**: 24-35
- [128] Sepeta L, Tsuchiya N, Davies M S, *et al.* Abnormal social reward processing in autism as indexed by pupillary responses to happy faces. *J Neurodev Disord*, 2012, **4**(1): 17
- [129] Krach S, Kamp-Becker I, Einhäuser W, *et al.* Evidence from pupillometry and fMRI indicates reduced neural response during vicarious social pain but not physical pain in autism. *Hum Brain Mapp*, 2015, **36**(11): 4730-4744
- [130] Müller N, Baumeister S, Dziobek I, *et al.* Validation of the movie for the assessment of social cognition in adolescents with ASD: fixation duration and pupil dilation as predictors of performance. *J Autism Dev Disord*, 2016, **46**(9): 2831-2844
- [131] Brascamp J W, De Hollander G, Wertheimer M D, *et al.* Separable pupillary signatures of perception and action during perceptual multistability. *eLife*, 2021, **10**: e66161
- [132] Axelrod V, Bar M, Rees G. Exploring the unconscious using faces. *Trends Cogn Sci*, 2015, **19**(1): 35-45
- [133] Pessoa L. To what extent are emotional visual stimuli processed without attention and awareness? *Curr Opin Neurobiol*, 2005, **15**(2): 188-196
- [134] Mattavelli G, Pisoni A, Romero Lauro L J, *et al.* TMS-EEG approach unveils brain mechanisms underlying conscious and unconscious face perception. *Brain Stimul*, 2019, **12**(4): 1010-1019
- [135] Tamietto M, De Gelder B. Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nat Rev Neurosci*, 2010, **11**(10): 697-709
- [136] Li W, Zinbarg R E, Boehm S G, *et al.* Neural and behavioral evidence for affective priming from unconsciously perceived emotional facial expressions and the influence of trait anxiety. *J Cogn Neurosci*, 2008, **20**(1): 95-107
- [137] Sato W, Okada T, Toichi M. Attentional shift by gaze is triggered without awareness. *Exp Brain Res*, 2007, **183**(1): 87-94
- [138] Zhan M, De Gelder B. Unconscious fearful body perception enhances discrimination of conscious anger expressions under continuous flash suppression. *Neuropsychologia*, 2019, **128**: 325-331

- [139] Jiang Y, Costello P, Fang F, *et al.* A gender- and sexual orientation-dependent spatial attentional effect of invisible images. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103**(45): 17048-17052
- [140] Morris J S, Öhman A, Dolan R J. Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, 1998, **393**(6684): 467-470
- [141] Chen L, Qiao C, Wang Y, *et al.* Subconscious processing reveals dissociable contextual modulations of visual size perception. *Cognition*, 2018, **180**: 259-267
- [142] Puviani L, Rama S, Vitetta G M. Computational psychiatry and psychometrics based on non-conscious stimuli input and pupil response output. *Front Psychiatry*, 2016, **7**: 190
- [143] 蒋毅, 王莉. 生物运动加工特异性: 整体结构和局部运动的作用. *心理科学进展*, 2011, **19**(3): 301-311
Jiang Y, Wang L. Biological motion perception: the roles of global configuration and local motion. *Advances in Psychological Science*, 2011, **19**(3), 301-311
- [144] Friesen C K, Kingstone A. The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by nonpredictive gaze. *Psychon Bull Rev*, 1998, **5**(3): 490-495
- [145] Frischen A, Bayliss A P, Tipper S P. Gaze cueing of attention: visual attention, social cognition, and individual differences. *Psychol Bull*, 2007, **133**(4): 694-724
- [146] Shi J, Weng X, He S, *et al.* Biological motion cues trigger reflexive attentional orienting. *Cognition*, 2010, **117**(3): 348-354
- [147] Troje N F, Westhoff C. The inversion effect in biological motion perception: evidence for a "life detector"? *Curr Biol*, 2006, **16**(8): 821-824
- [148] Valentine T. Upside-down faces: a review of the effect of inversion upon face recognition. *Br J Psychol*, 1988, **79** (4): 471-491
- [149] Allison T, Puce A, McCarthy G. Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends Cogn Sci*, 2000, **4**(7): 267-278
- [150] Jokisch D, Daum I, Suchan B, *et al.* Structural encoding and recognition of biological motion: evidence from event-related potentials and source analysis. *Behav Brain Res*, 2005, **157**(2): 195-204
- [151] Lochy A, De Heering A, Rossion B. The non-linear development of the right hemispheric specialization for human face perception. *Neuropsychologia*, 2019, **126**: 10-19
- [152] Annaz D, Campbell R, Coleman M, *et al.* Young children with autism spectrum disorder do not preferentially attend to biological motion. *J Autism Dev Disord*, 2012, **42**(3): 401-408
- [153] Koldewyn K, Whitney D, Rivera S M. Neural correlates of coherent and biological motion perception in autism. *Dev Sci*, 2011, **14**(5): 1075-1088
- [154] Kirby L A, Moraczewski D, Warnell K, *et al.* Social network size relates to developmental neural sensitivity to biological motion. *Dev Cogn Neurosci*, 2018, **30**: 169-177
- [155] Klin A, Lin D J, Gorrindo P, *et al.* Two-year-olds with autism orient to non-social contingencies rather than biological motion. *Nature*, 2009, **459**(7244): 257-261
- [156] Del Valle Rubido M, Hollander E, McCracken J T, *et al.* Exploring social biomarkers in high-functioning adults with autism and asperger's versus healthy controls: a cross-sectional analysis. *J Autism Dev Disord*, 2020, **50**(12): 4412-4430