

孙宁,张琰,谢留威,等. 犬面部表情应用于评估情绪的研究进展 [J]. 中国实验动物学报, 2025, 33(4): 567-580.

SUN N, ZHANG Y, XIE L W, et al. Research progress on facial expressions for assessing emotions in dogs [J]. Acta Lab Anim Sci Sin, 2025, 33(4): 567-580.

Doi:10.3969/j.issn.1005-4847.2025.04.011

犬面部表情应用于评估情绪的研究进展

孙宁¹, 张琰^{1,2}, 谢留威¹, 徐澍¹, 黄和³, 许现新^{1,4},
孙祎凡¹, 陶施帆^{3*}

(1. 中国刑事警察学院, 沈阳 110048; 2. 河南省郑州市公安局, 郑州 450000;
3. 沈阳医学院, 沈阳 110034; 4. 海南省临高县公安局, 海南 三沙 571800)

【摘要】 情绪状态是评估动物福利的核心要素。面部表情作为一种非侵入性方法, 越来越多地被用于评估动物情绪状态。犬 (*Canis familiaris*) 与人类关系密切, 面部表情对于种间交流和情感表达至关重要。本综述通过对犬面部表情的神经生物学机制、犬面部肌肉解剖结构以及演变历程、犬与人类面部表情的类比以及不同情绪下犬面部各部位的表情进行阐述, 表明犬面部表情是一种有潜力的动物福利指标, 犬可作为研究种间面部情绪交流的模型动物。犬面部表情应用于情绪的评估对神经科学、精神药理学、动物行为学和动物福利科学等多学科领域的研究具有重要价值。

【关键词】 面部表情; 犬; 情绪; 评估

【中图分类号】 Q95-33 **【文献标志码】** A **【文章编号】** 1005-4847 (2025) 04-0567-14

Research progress on facial expressions for assessing emotions in dogs

SUN Ning¹, ZHANG Yan^{1,2}, XIE Liuwei¹, XU Shu¹, HUANG He³,
XU Xianxin^{1,4}, SUN Yifan¹, TAO Shifan^{3*}

(1. Criminal Investigation Police University of China, Shenyang 110048, China; 2. Zhengzhou Municipal Public Security Bureau of Henan Province, Zhengzhou 450000, China; 3. Shenyang Medical College, Shenyang 110034, China; 4. Lingao County Public Security Bureau of Hainan Province, Sansha 571800, China)

Corresponding author: TAO Shifan. E-mail: syxyzqw@163.com

【Abstract】 Emotions are an integral part of animal welfare. Facial expressions are increasingly used as a non-invasive method for assessing the emotional state of animals. Dogs (*Canis familiaris*) are closely related to humans, and facial expressions are crucial for interspecies communication and emotional expression. This paper reviews the neurobiological mechanisms of facial expressions and the anatomical structure of the facial muscles and their evolution in dogs, the analogy between dog and human facial expressions, and the expression of various parts of the dog's face under different emotions. These studies demonstrate that dog's facial expressions can be used as a potential indicator

【基金项目】 中央高校基本科研业务费项目 (D2024005), 中国刑事警察学院研究生教学案例库建设项目 (YALK202407)。

Funded by Fundamental Research Funds for the Central Universities (D2024005), Criminal Investigation Police University of China Graduate Student Teaching Case Bank Construction Project (YALK202407).

【作者简介】 孙宁, 女, 硕士, 教授, 硕士生导师, 研究方向: 警犬技术及动物行为。Email: 1336794661@qq.com

【通信作者】 陶施帆, 女, 硕士, 助教, 研究方向: 计算机视觉技术。Email: syxyzqw@163.com

of animal welfare, and that dogs can be used as a model animal for studying interspecies facial emotional communication. The use of dog's facial expressions to assess emotions will aid multidisciplinary research, including in the fields of neuroscience, psychopharmacology, animal behavior, and animal welfare.

【Keywords】 facial expressions; dogs; emotions; assessment

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

准确识别动物福利状态在生物科学领域至关重要。国际公认的动物福利包括五个领域:营养、环境、健康、行为和情绪状态^[1]。其中,情绪状态是评估动物福利的核心要素^[2],与生理福利共同构成动物福利的两大维度。生理福利易于量化,而情绪福利则较难衡量^[3]。人类可以通过语言表达情绪^[4],但动物依靠行为与生理变化间接表达情绪状态^[5-6],行为(如活动、注意力、姿势和叫声)因其即时性和非侵入性,常被用作情绪标记^[5],但其单一指标难以全面反映动物的情绪状态^[7],且测量方法的可靠性仍有争议^[8]。由于动物情绪无法像人类语言那样直接评估,研究人员需要确定更可靠、有效的测量工具来推断动物的情绪状态。

面部表情可作为量化情绪状态的方法^[9]。在人类中,面部表情被广泛研究^[10],是情绪识别的可靠指标^[11]。人类面部表情和情绪状态之间的关联早已通过心理学的系统研究建立起来。心理学家 NELSON 等^[12]认为,人类的日常交流有 55% 的信息通过面部表情传递。研究表明,哺乳动物同样具有丰富的面部表情,如马(17 种)^[13],猫(15 种)^[14],犬(20 种)^[15-16],人类(21 种)^[17]。犬和马的面部活动区域相同(耳、鼻、眼睛和嘴唇),但犬的面部表情变化更广^[13,15-16]。面部表情作为动物的非语言手段,可以反映意图^[18]、社交信号^[19-20]及情绪状态^[21]。1872 年, DARWIN^[22]在他的开创性著作《人与动物的情绪表达》中,认为面部表情伴随着人类和非人类动物的情绪状态。自 DARWIN^[22]提出动物情绪表达理论以来,一些研究进一步证实犬的面部表情与特定情绪状态(如期待奖励、社交孤立或与主人团聚)有关^[23-26],并可根据人类的基本情绪分类法进行分类^[24]。WALLER 等^[26]研究犬对不同情绪刺激的面部表情,使用了诱发快乐(与主人一起玩耍)、积极预期(与食物、户外游戏相关)、沮丧(无法获得玩具、食物)和恐惧(经历雷暴)的

情绪刺激,研究发现犬对各种情绪刺激表现出特定的面部表情^[16]。神经科学研究进一步支持这一关联: KARL 等^[27]使用功能磁共振成像评估了 12 头犬对积极社交和非社交的中性刺激的反应,结果表明,犬在积极社交时,情感相关脑区(如左侧杏仁核、下丘脑和岛叶皮层等边缘区域)被激活,且与面部表情变化一致。情绪状态及其面部表情涉及外周神经、自主神经、内分泌和肌肉系统的协同作用,并依赖于杏仁核、下丘脑和脑干等核心脑区的调控^[28]。作为情绪的外在表征,面部表情整合了行为、声音等多重生理反应及其神经通路^[29],因而可作为评估犬情绪状态的一种简单、无创的指标。

迄今为止,犬面部表情与情绪状态的定量研究仍有限。识别犬的面部情绪指标是一项重大挑战,系统性分析在非灵长类动物中尤为缺乏。犬作为高度社会化的物种,与人类关系密切,其情绪理解对改善动物福利至关重要^[30]。基于犬和人类的特殊互动关系,有必要深入研究犬的面部表情在跨物种交流中的作用,以开发可靠的动物福利监测工具。

1 犬面部表情的神经生物学机制

由于动物无法通过语言表达情绪,因此了解情绪感知的神经机制尤为重要。面部表情的产生始于外界刺激激活中枢神经系统,主要涉及边缘系统(包括扣带回的腹侧和背侧区域、前额皮质、腹侧纹状体、丘脑背内侧核和杏仁核)的调控^[31]。杏仁核作为核心结构,不仅负责情绪处理和面部表情生成,还参与整合情绪记忆及多种感觉信息^[32]。边缘系统通过多种神经递质、神经肽和激素介导内部通讯,包括儿茶酚胺、多巴胺(dopamine, DA)、去甲肾上腺素(noradrenaline, NA)、催产素(oxytocin, OXT)、5-羟色胺(serotonin, SE)和肾上腺素(adrenaline, A)等,这些神经化学物质既调控恐惧、焦虑和快乐等情

绪^[33],又直接支配面部肌肉的相应运动。

DA 系统与情绪调节密切相关。DA 信号主要通过大脑皮质结构(包括内侧前额叶皮质、前扣带回和嗅觉皮质)以及皮质下结构(如纹状体、杏仁核和海马)的相互作用,参与处理积极情绪和奖赏相关刺激。这些信号最终被整合到腹侧被盖区和伏隔核等关键脑区^[34],因此,DA 浓度的降低与慢性焦虑等消极情绪有关,而其升高则与引发积极情绪的事件(如运动和抚摸等能减轻犬压力的活动)有关^[35]。NA 和 SE 在情绪调节中也扮演重要角色。血浆中的 NA 和 SE 水平与放松状态有关,其中 SE 特别参与调节攻击性行为 and 面部表情的表达。研究发现,具有攻击倾向的动物前额叶皮层中的 SE 水平较低。OXT 则通过增强杏仁核与其他脑区(包括眶额皮层、扣带回和颞沟)的功能联系,抑制杏仁核对恐惧、愤怒等消极情绪及相应面部表情的激活^[36]。在不同物种中,基础 OXT 水平低下通常与消极情绪相关。

在积极情绪状态下,如当犬接触熟悉的人类或同伴时,杏仁核神经机制会促使 OXT、DA 和 SE 的水平升高,此时犬表现出典型的愉悦表情,包括张嘴、下巴放松和唇角上扬等类似微笑的动作。当面临威胁或消极刺激(如争夺领地)时,杏仁核神经机制会促使儿茶酚胺(包括 A 和 NA)的分泌,这些神经递质通过激活运动皮层及其传出纤维来改变面部表情,此时犬表现出耳朵外耷、内眉提升以扩大视野等恐惧表情。当感知到不利的外部刺激(如陌生人或动物)时,犬体内儿茶酚胺水平升高,同时 OXT、DA 和 SE 水平下降,这些神经递质触发杏仁核与运动皮层及面部神经的协同作用,此时犬表现为一系列的恐惧表情:耳朵压平、皱鼻、上唇提升、白色巩膜外露以及发声行为,以此作为威胁的信号。

以上面部表情的神经生物学机制表明,面部表情的产生主要是由于中枢神经系统通过边缘系统之间的联系对外界刺激进行调节,通过释放神经递质介导面部肌肉的运动变化。尽管以上的研究已表明激素等化学物质可介导面部肌肉的运动变化,但犬的面部表情究竟是反映真实情绪,还是对人类手势的社会交流策略,目前尚存争议。

2 犬的面部表情肌肉

面部表情是面部肌肉的运动,犬的面部解剖结构具有一系列肌肉,主要肌肉包括:颊肌(buccinator),犬齿肌(caninus),额肌(frontalis),眼内侧提肌(levator anguli oculi medialis, LAOM),上唇提肌(levator labii maxillaris, LLM),鼻唇提肌(levator nasolabialis, LN),颞肌(mentalis),眼轮匝肌(orbicularis oculi, OOc),口轮匝肌(orbicularis oris, OOr),颈阔肌(platysma),眼外侧牵拉肌(retractor anguli oculi lateralis, RAOL),颧肌(zygomaticus)等。

犬的面部肌肉可以产生特定运动,比如,额肌、眼外侧牵拉肌、眼内侧提肌和眼轮匝肌可实现提眉和闭眼等动作^[37];二腹肌后腹、颊肌、口轮匝肌、颧肌、颞肌、犬齿肌、上唇提肌和鼻唇提肌可将下巴提升、张开犬嘴、加深鼻唇沟或嘴部伸展^[38]。当情绪状态变化时,引发面部的相应系列肌肉运动,比如,当疼痛或恐惧等消极刺激时,由鼻唇提肌、上唇提肌和犬齿肌收缩引发上唇抬起而产生皱鼻,或是由下耳内收肌、额锯肌和眼外侧牵开肌引发耳朵变平^[38]。

3 犬面部肌肉解剖结构的演变

犬在 33 000 多年前被驯化^[39],在驯化过程中,选择性压力通常会经由环境因素或人为选择对物种的遗传特征施加压力,致使驯化物种的形态、行为、生理等性状出现显著性差异^[16]。选择性压力塑造了犬的解剖结构和行为,使其成为人类最好的朋友。研究证明,与狼相比,犬已经进化出特殊的面部肌肉,能够通过面部表情表达情绪与情感^[26,40]。

KAMINSKI 等^[40]比较了犬与其现存近亲灰狼(*Canis lupus*)的面部解剖结构,发现两者仅在眼部周围的肌肉组织存在差异。其中,犬的 LAOM 特别发达,该肌肉收缩时能够显著提升内眉。相比之下,灰狼的 LAOM 仅含有少量肌肉纤维且被大量结缔组织包围,导致其提升内眉能力受限。这种解剖学差异带来了行为表现的不同:犬提升内眉的动作幅度较大,这一动作会增加眼眶的高度,使眼睛显得更大、更可爱,类似于人类悲伤时的面部表情,更易引发人类的关爱^[26]。

KAMINSKI 等^[40]站在犬舍前,观察了犬和灰狼的内眉上提动作,与狼相比,犬的内眉上提更频繁、幅度更大,做这种提眉动作较多的犬很快被人领养,表明内眉上扬的特征给犬带来选择性优势。这一研究结果表明,犬发达的 LAOM 是犬为适应与人类交流而进化的结果。

狼和犬面部肌肉还有一个差异是 RAOL。RAOL 的功能是将眼睑外侧角拉向耳朵,狼的 RAOL 比犬更为纤细,由稀疏的肌纤维束组成。所有品种的犬都有 RAOL,西伯利亚哈士奇犬(Siberian Husky)除外,哈士奇属于古老的犬种,与狼的亲缘关系比其他犬种更为密切^[41],哈士奇的眼部几乎没有表情。

LAOM 和 RAOL 这两块肌肉与人犬的跨物种交流有关。犬与人的相互凝视是犬在驯化而得,对于人犬互动至关重要^[42]。犬(而不是狼)在无法独立解决问题时会与人类目光接触^[43]。因此,相互凝视是人类文明进程中人与犬独特关系的标志,这种人与犬的交流特征,导致犬和狼之间眼部肌肉的解剖学差异,这种差异是驯化选择还是数百年来人类后天训练的结果,仍待研究。

4 犬与人类面部表情的类比

自 DARWIN^[22]研究以来,人们一直在研究跨物种面部情绪表达的共性,其中大部分研究主要集中在与人类关系密切的灵长类物种上。目前还不清楚在系统发育上相距甚远却与人类情感交流密切的物种(如犬)是否具有类似的面部表情。犬与人类共同生活了 15 000 ~ 30 000 年,人类环境可被视为该物种的自然生态位^[44]。鉴于犬和人类独特的种间关系,犬为面部情绪表达的研究提供了一个独特的非灵长类动物模型。

人类面部表情的主要作用是传达复杂的情绪信息。POWELL 等^[45]的研究指出,人类面部表情的丰富性与头颈部肌肉数量的增加有关,这种进化特征支持了人类在思维活动、情感表达和语言交流等方面的特殊能力。然而 POWELL 等^[45]也强调,人类在整体形态上并不比其他灵长类动物更复杂,事实上大多数哺乳动物都具有与人类相似的面部肌肉组织^[46]。这种跨物种在情绪表达形式和功能上的相似性,表明了它们可能拥有共同的进化根源^[46]。WALLER 等^[46]揭示了不同

物种之间存在的系统发育相似性。研究显示,包括黑猩猩、长臂猿、马、犬和猫在内的多个物种,其面部肌肉中至少有 47% 具有共同的肌肉基础。这一发现表明,尽管犬和人类在系统发育上属于远缘类群,但二者具有同源的面部解剖结构。另外,犬在驯化过程将自己融入了人类的生活方式,产生了行为和解剖学上的适应性改变(如进化出类似孩童的面部表情^[26]),实现了与人类的面部交流,体现出趋同进化。鉴于哺乳动物面部肌肉组织的共同起源、相似的情绪反应机制以及长期密切联系,犬与人类具有共同的面部表情相关性(即相同的情绪与相同的核心面部肌肉运动密切相关),因此,可以参照人类的面部表情来解析犬的面部表情含义。

CAEIRO 等^[16]比较了人类和犬对不同情绪刺激的面部表情。研究发现,虽然人类和犬在基础面部肌肉构成上高度相似,但其具体面部运动并不完全对应。CAEIRO 等^[16]发现人类与犬的面部同源性可能仅存在于肌肉组织结构层面,而在功能表达上存在显著区别。灵长类动物之间(包括人类)的面部表情有更大的相似性^[47],它们不仅在肌肉层面,而且在表情表达上都表现出连续性。相比之下,犬的面部表情则展现出独特的物种特异性,犬和人类面部肌肉组织表达情感方式显然不同。这种差异可能源于多方面因素:首先,犬的面部特征(如缺乏局部脂肪沉积)限制了其肌肉运动方式;其次,犬缺失人类特有的面部肌肉,使其无法完成特定表情动作。例如,人类的杜兴式微笑(Duchenne smile)需要眼轮匝肌产生面颊上提^[48],这一动作在犬身上从未观察到。同样,人类恐惧表情的关键特征——上眼睑提升和嘴唇拉伸动作(即眼睛睁大,嘴唇向侧下方伸展),犬缺乏产生上眼睑提升动作的上睑提肌或产生嘴唇拉伸的笑肌,于是不能产生同样的面部表情。在表达悲伤情绪时,人类依靠颧小肌产生鼻唇沟加深的表情,而犬缺乏颧小肌,通过产生喘气、舔嘴唇等替代性动作来表达类似情绪。相较于人类将多个面部动作整合为完整的表情模式,犬对特定情绪刺激往往表现出更为单一和特异的反应动作。表 1 汇总了人类和犬在面部表情动作及相关肌肉的异同,为理解两者面部表情的共性和差异提供了重要参考。

表 1 人类和犬的面部表情动作和面部肌肉的比较

Table 1 Comparison of action units and the facial muscles in humans and dogs

面部动作 Facial action		面部肌肉 Facial musculature	
人类 Humans	犬 Dogs	人类 Humans	犬 Dogs
内眉提升 Inner brow raise	内眉提升 Inner brow raise	额肌(内侧) Frontalis (medial)	额肌存在但无法提升眉毛区域。眼 内侧提肌可提升眉毛内侧区域 Frontalis is present but it does not seem to raise the brow region. LAOM raises the inner brow region
外眉提升 Outer brow raise	未观察到 Not observed	额肌(外侧) Frontalis (lateral)	
眉毛降低 Brow lowere	未观察到 Not observed	降眉肌、皱眉肌、降眉肌 Procerus, corrugator supercilii, depressor supercilii	不存在 Not present
上眼睑提升 Upper lid raise	未观察到 Not observed	上睑提肌 Levator palpebrae superioris	未描述 Not described
面颊提升 Cheek raise	仅观察到闭眼眨眼 Observed only with eye closure and blink	眼轮匝肌 Orbicularis oculi	存在 Present
眼睑收紧 Lid tighten	未观察到 Not observed		
闭眼 Eye closure	闭眼 Eye closure	上睑提肌松弛 Relaxation of levator palpebraesuperioris	眼轮匝肌 Orbicularis oculi
眨眼 Blink	眨眼 Blink		
鼻部隆起(皱鼻) Nose wrinkle (nasal scrunch)	鼻部隆起和上唇提 升共同作用-鼻部隆 起不单独出现	鼻唇提肌 Levator labii superioris	鼻唇提肌、犬齿肌、上唇提肌 Levator nasolabialis, caninus, levator labii maxillaris
上唇提升 Upperlip raise	Nose wrinkle and upperlip raise-nose wrinkler hard to code independently	上唇提肌 Levator labii superioris	
鼻唇沟加深 Nasiolabial furrow deepen	未观察到 Not observed	颧小肌 Zygomaticus minor	不存在 Not present
唇角上扬(微笑) Lip corner pull (smiles)	唇角上扬 Lip corner pull	颧大肌 Zygomaticus major	颧肌 Zygomaticus
唇尖牵拉 Sharp lip pull	未观察到 Not observed	犬齿肌 Caninus	-
薄唇 Dimple	未观察到 Not observed	颊肌 Buccinator	-
唇角压低 Lip corner depress	未观察到 Not observed	降口角肌 Depressor anguli oris	不存在 Not present
下唇压低 Lower lip depress	下唇压低 Lower lip depress	下唇降肌 Depressor labii inferioris	颈阔肌 Platysma
下巴提升 Chin raise	未观察到 Not observed	颏肌 Mentalis	-
噘嘴 Lip pucker up	噘嘴 Lip pucker up	上、下唇裂肌和口轮匝肌 Incisivii labii (superioris andinferioris), orbicularis oris	仅存在口轮匝肌 Only orbicularis oris present
嘴唇拉伸 Lip stretch	未观察到 Not observed	笑肌 Risorius	不存在 Not present
嘴唇漏斗(将嘴唇向 外推,像说“吹”) Lip funnel(Push your lips outward, like saying “blow”)	未观察到 Not observed	口轮匝肌 Orbicularis oris	-

续表 1

面部动作 Facial action		面部肌肉 Facial musculature	
人类 Humans	犬 Dogs	人类 Humans	犬 Dogs
嘴唇收紧 Lip tighten	未观察到 Not observed	颈阔肌 Platysma	—
嘴唇加压 Lip press	未观察到 Not observed	口轮匝肌 Orbicularis oris	—
张嘴 Lips part	张嘴 Lips part	口轮匝肌、下唇降肌、 上唇提肌 Orbicularis oris, depressor labiiinferioris, levator labii superioris	口轮匝肌、犬齿肌、上唇 提肌、鼻唇提肌、颈阔肌 Orbicularis oris, caninus, levator labii maxillaris, levator nasolabialis, platysma
下巴下垂 Jaw drop	下巴下垂 Jaw drop	非表情肌;咬肌、颞肌、翼状肌和二腹肌 Non-mimetic muscles: masseter, temporalis, pterygoid and digastricus	
嘴部伸展 Mouth stretch	嘴部伸展 Mouth stretch		
抿嘴 Lips towards each other	未观察到 Not observed	口轮匝肌 Orbicularis oris	—
颈部收紧 Neck tighten	未观察到 Not observed	颈阔肌 Platysma	—
鼻孔扩张 Nostrils dilate	嗅闻期间观察到 Observed during sniff	鼻肌 Nasalis	上唇提肌 Levator labii maxillaris
鼻孔收缩 Nostril compress			

5 不同情绪下犬面部各部位的表情

按照面部从上至下顺序,从眉部、眼部、鼻部、颊部、口、下颌部以及耳部依次阐述犬不同情绪下的面部表情。由于耳朵的位置变化同样是由面部肌肉控制,因此耳朵的运动也被归类为面部表情。

5.1 眉部

5.1.1 内眉上提(inner brow raise)

人类在惊讶和恐惧等消极情绪状态下会出现眉毛上提的现象^[49]。在灵长类动物、马和犬等物种也有类似表现^[13,26,50]。尽管犬并不具备眉毛(眉毛是人类独有的解剖特征),但其眼睛上方有一条独特的脊状结构,内眼角上方有一个柔软的突起(由真皮层增厚形成),这一区域具有活动性,且在不同品种中呈现不同颜色。从解剖学角度看,“提眉”动作主要指内侧眉毛的上提。犬的这一动作由 LAOM 完成,而人类则由额肌控制,部分灵长类动物(如黑猩猩^[51])也类似。犬的内眉上提动作比较频繁和夸张^[40],人类可以直接观察到这一行为。

当犬内眉上提时,眼内侧提肌收缩会将内眼角上方的突起向背侧牵拉,表现为眼部上方的突起向中线倾斜移动,同时扩大眼眶区域。这种现象具有重要的进化意义;较大的眼睛比例是许多哺乳动物幼崽的特征,而眉毛上提常被视为悲伤的表达^[52],这些特征能引发人类的关爱反应^[53]。然而,关于这一行为的功能存在不同观点。BREMHORST 等^[54]研究发现,犬的内眉上提可能并非情绪表达,而是一种交流行为。他们的实验显示,人类是否存在(分别为社交和非社交环境)显著影响犬的内眉上提频率,在非社交情境下该行为出现更频率($P < 0.000\ 01$, $F = 24.62$),表明犬的面部表情受到人类关注度的影响。但更多研究表明,犬的内眉上提确实与特定情绪有关。BLOOM 等^[24]观察到,犬在惊讶时会轻微提眉并倾斜头部。特别是在疼痛状态下,犬会持续上扬内眉^[55],这与人类疼痛时眉毛下垂的典型表现形成鲜明对比^[56]。目前,包括动态交互式视觉模拟量表在内的多个犬疼痛评估系统(如墨尔本大学和科罗拉多大学开发的疼痛评估量表)都将内眉上提与耳朵、眼睛的动作共同作为重要指

标,用于评估从 0 级(无痛)到 4 级(剧痛)的疼痛程度^[57]。

综合来看,犬在面对威胁、消极刺激、兴奋以及疼痛时,都会出现不同程度的内眉上提动作。因此,内眉位置的变化成为评估犬面部表情的关键指标^[55]。

5.2 眼部

5.2.1 眼睛睁大

犬的内眉上提会增大眼眶区域,但并不会增加眼睑开度(即不会使眼睛睁大)^[21]。眼睑开度的调节是情绪表达的重要部分,在人类和其他动物中,眼睛睁大和白色巩膜外露通常与消极情绪相关^[58]。在大多数哺乳动物中,眼睑开度主要由上睑提肌控制。人类在恐惧、愤怒和惊讶时,眼睑开度会增大^[58],这有助于扩大视野范围,提高警惕性^[59]。然而,根据 EVANS 等^[60]的《Miller's Anatomy of the Dog》,犬并不具备上睑提肌。因此,当犬因恐惧或压力而睁大眼睛时,实际是由于内侧提眉肌收缩及眼球运动,导致白色巩膜外露,使眼睛看起来更大^[26,38]。

5.2.2 白色巩膜外露

白色巩膜外露是由眼球在眼窝内的运动引起的(犬的眼内侧提肌嵌入眼球突出部,可控制眼球运动),而非眼睑开度的变化^[13]。犬的巩膜虽为白色,但通常不可见,只有在特定情况下(如恐惧时)才会显露。由于这一体征非常明显, BURZA 等^[61]认为恐惧是犬最易识别的情绪,仅通过眼部表现即可判断。白色巩膜外露有时也被称为“鲸鱼眼”(whale eye)^[21]。这一术语源于鲸鱼通过转动眼球(而非移动头部)观察人类习性。类似地,英语中的“side-eye”描述人类从眼角斜视而不转动头部的行为,此时白色巩膜暴露更多,通常暗示恐惧或不信任^[62]。神经影像学研究表明,人脑的杏仁核会对白色巩膜外露的表情产生反应^[63],且这种恐惧信号可在种内和种间传递^[64]。从进化角度看,人类识别犬的恐惧情绪是一种有利的社会学习策略^[59],有助于警惕潜在威胁。此外,白色巩膜外露常伴随眉毛运动,当犬向上看时,内眉会上提,呈现出“萌态”表情。

5.2.3 眯眼

与眼睛睁大相反,眯眼(缩小眼睑开度)在某些情况下与消极情绪有关。例如,小鼠(*Mus*

musculus) 在激烈的社交环境中会眯眼,以保护脸部敏感部位免受攻击^[65]。这一现象在入侵小鼠和常驻小鼠的对抗中得到验证:常驻小鼠的面部被咬伤,而入侵小鼠(不表现眯眼)则更多遭受背部攻击^[66]。在人类中,眯眼通常与愤怒有关,表示一种威胁信号^[21]。然而,犬科动物和灵长类动物的威胁信号更多表现为直勾勾地凝视^[67]。有趣的是,眯眼也与积极情绪有关,例如人类、猫和犬在玩耍或放松时也会眯眼^[67-68]。人类在积极和消极情绪下的眯眼存在差异^[69],积极情绪(如快乐)时,眼眶下区域抬高,眼睑自然松弛或收缩;消极情绪(如愤怒)时,眉毛下垂,眼睑紧绷。目前,这种差异是否适用于非人类动物仍有待研究。

5.2.4 闭眼和眨眼

在灵长类动物中,闭眼和眨眼由上睑提肌松弛引发^[21]。然而,犬类的眼部结构和运动机制与灵长类存在显著差异。犬具有 3 个眼睑:上眼睑、下眼睑以及位于内眼角的第三眼睑;犬的上眼睑缺乏灵长类动物特有的睫状弓(superciliary arch)和上睑褶(epicanthal fold);资料证实犬并不具备上睑提肌^[60]。这些解剖学上的差异导致犬的闭眼和眨眼动作依赖眼轮匝肌及上、下眼睑的协同运动来完成。研究发现,犬的眨眼频率与情绪状态密切相关。消极状态下(如恐惧、压力)眨眼频率增加^[15,70-72]。MILLS^[71]观察到犬在焰火之夜表现出更高的眨眼率(尽管未达显著性差异),这可能与惊吓反射有关^[73],类似地,人类在压力或焦虑时也会增加眨眼^[74]。此外, BREMHORST 等^[15]发现,挫折情境同样会提高犬的眨眼频率,表明眨眼次数可能反映犬广义的压力反映,而非特定情绪。然而, PEDRETTI 等^[75]的研究显示,实验人员的注视(即使非威胁性)也会导致犬眨眼次数增多,犬可能将这种注视视为轻微威胁,从而表现出减少目光接触、增加闭眼和眨眼的行为。除情绪表达外,眨眼在犬类行为中还可能具有其他功能。有观点认为眨眼可能是犬在冲突情境下表现出的安抚姿态^[76],但目前尚缺乏充分的实证证据支持这一假设。同时需要强调的是,作为哺乳动物的正常生理行为,眨眼在维持眼部湿润方面具有重要作用^[71],因此在情绪判断时需要将其与情绪性眨眼加以区分。

综上所述,犬眼部区域的动作较为丰富,眼睛睁大、白色巩膜外露、闭眼和眨眼通常与犬的消极情绪相关,而眯眼可能反映犬的积极情绪。由于眼部区域动作具有较高的可观测性和反应灵敏度,使其成为评估犬类情绪状态的可靠指标。

5.3 鼻部

5.3.1 皱鼻

人类皱鼻常用于表达厌恶情绪^[21],由鼻唇提肌收缩引发,导致鼻背侧形成皱纹。该动作可与上唇提肌引发的上唇抬高独立发生,这一特征在黑猩猩等灵长类动物中同样存在。犬的皱鼻行为多表达愤怒或威胁等消极情绪,常见于咆哮时,伴随龇牙动作,表现为鼻部和上唇同时向背侧移动,与猕猴的表现相似^[49]。犬的皱鼻和上唇抬高通常协同发生,由鼻唇提肌、犬齿肌、上唇提肌共同完成。其中鼻唇提肌和深层的犬齿肌负责上唇抬高,前者还能将上唇和鼻子向更眉间斜向牵拉。犬齿肌和上唇提肌沿口角水平分布,紧密相连附着于鼻唇部,收缩时共同将鼻部和上唇内侧向背尾侧牵拉。另外,上唇提肌在犬嗅闻时也会激活,通过抬高上唇增强鼻部运动幅度。

5.4 颊部

人类颧小肌收缩会加深鼻唇沟,表达悲伤情绪^[21],但犬缺乏该肌肉。在积极情绪表达上,人类特有的杜兴式微笑(发自内心的微笑)由眼轮匝肌收缩引发脸颊上扬,区别于非杜兴式微笑(应酬式的微笑)^[49]。目前尚未在犬等动物中发现类似的表情机制。

5.5 口、下颌部

犬在表达情感状态、进行社会交流以及移位行为时,经常会有口腔和下颌运动。常见行为包括:

5.5.1 移位行为

许多动物(包括人类)的移位行为表现为口腔动作^[77]。移位行为是动物在冲突或受挫时表现出的与当前动机无关的行为模式,作为一种应对应激源的平衡策略^[77]。

犬常见的移位行包括舔唇鼻、打哈欠、抓挠、伸展、自我梳理、嗅闻环境和视线转移^[78]。这些明显的行为表现被认为具有交流功能,在犬种内以及人犬互动中起到安抚信号的作用,能有效降低犬攻击行为发生率^[79-80]。然而,这些行为究竟

是由于社交伙伴(犬或人)的存在引发,还是由于实验情境导致,仍需要进一步确定。

5.5.2 唇角上扬

灵长类动物具有颧大肌和颧小肌,其中颧大肌通过将唇角斜向颊骨方向牵拉产生微笑表情。犬仅具有 1 块颧肌,其收缩会使唇角向耳部方向后拉,类似微笑。

在情绪表达上,人类通过颧大肌引发的唇角上扬动作来表现快乐情绪,包括放松的面部表情、大笑和微笑^[81],类似的表情也出现在黑猩猩等灵长类中,可分为两类:不露上牙的唇角上扬游戏表情,以及露出上牙的呲牙表情^[82]。值得注意的是,这种游戏表情在犬科动物如金豺(*Canis aureus*)和灰狼中也有发现,其特征表现为唇角上扬、下巴放松和不同程度的上牙暴露^[22,67]。而呲牙表情通常发生在犬攻击时,并伴随皱鼻、身体紧张等肢体信号,综合考虑就能将两种表情区分开来^[21]。BREMHORST 等^[70]的研究揭示了犬嘴唇上扬表情的特殊性。在消极条件下,犬对玩具奖励的期待会引发比食物奖励更频繁的上扬嘴唇动作,表明这一表情具有特定的情境相关性,可能反映与玩具相关的特定动机。值得注意的是,在研究的各种面部表情中(包括耳朵内收、耳朵变平、耳朵向下、眨眼、嘴唇分开、下巴下垂、露出舌头、舔鼻子和拉嘴角等),只有嘴唇上扬表现出与奖励类型的相关性。这一发现提示,嘴唇上扬可能反映特定动机而非普遍情绪状态,因此,不适合作为评估犬情绪状态的可靠指标。

5.5.3 下巴下垂

下巴下垂是指下颌放松导致嘴巴微微张开的动作。该动作主要由咬肌、颞肌、翼状肌和二腹肌等非表情肌控制,常发生于犬喘气时。对于沙皮犬(Shar-Pei)等具有下垂嘴唇和皮肤皱褶的品种,这一动作很难辨别^[26]。研究表明,犬的喘气行为与恐惧反应存在关联。GÄHWILER 等^[72]发现,犬对烟花的恐惧会显著增加喘气行为,而烟花噪音正是犬最常见的恐惧源^[83]。虽然喘气的主要功能是调节体温,但也被认为是短期压力、恐惧或焦虑的指标^[84]。这种关联可能源于应激反应导致核心体温升高^[85],类似现象在小鼠等其他哺乳动物也有报道^[86]。尽管恐惧刺激通常会增加喘气频率^[84],但也有研究发现 6 个月以下

的幼犬在恐惧刺激下喘气减少,而与主人分离的犬在团聚时则表现出喘气增加^[87]。这表明喘气可能反映积极或消极情绪,需结合具体情境和其他行为指标进行综合判断。

5.5.4 嘴部伸展

嘴部伸展表现为下颌主动向下运动,暴露出下牙、舌头及口腔。与下巴下垂相比,其张口幅度更大且下颌活动更明显。该动作同样由咬肌、颞肌、翼状肌和二腹肌等非表情肌控制,常见于犬打哈欠(Yawning)时。在灵长类动物中,哈欠常出现在焦虑或冲突情境中,例如,黑冠猴(*Macaca nigra*)、猕猴(*Macaca mulatta*)、黑猩猩(*Pan troglodytes*)。这一现象也见于其他物种,包括非哺乳动物,如鸵鸟(*Struthio camelus*)^[21]。JOLY-MASCHERONI 等^[88]提出,犬的哈欠可能是由压力反应的表现,轻度压力环境可能诱发“紧张性哈欠”。虽然这种哈欠与困倦性哈欠相似,但常伴随其他应激行为,如喘气、颤抖、身体抖动、舔嘴唇或呜咽^[89],可作为鉴别依据。

5.5.5 舔鼻子和舔嘴唇

犬常表现出用舌头快速擦拭鼻子或嘴唇的行为,这一现象在灵长类动物中尚未发现。具体而言,舔唇是指舌头沿上唇外侧从中线向嘴角移动的动作,而舔鼻则是舌头伸出擦拭鼻子的行为,这些行为通常被视为犬的安抚信号^[78],用来表达和平意图。在犬种内交流、狼群社交互动以及人类互动中都能观察到这种行为^[21,30,79],它们往往传递着友好或顺从的信号^[30]。早期研究认为舔唇/舔鼻与犬的急性应激反应相关^[90],但后续研究提出不同见解。GÄHWILER 等^[72]研究发现,即使是烟花这类强恐惧刺激也不会增加犬舔嘴唇或打哈欠的频率。同样,FRANZINI 等^[91]也观察到雷雨声并不会导致犬舔嘴唇和打哈欠行为增多。可见,社交性刺激情境下,舔嘴唇和打哈欠并不能有效评估犬的恐惧程度,它们可能更多地在社交交流中发挥作用。

先前研究已提出,犬舔唇/舔鼻频率的增加可以反映社会环境中的急性压力^[90]。压力和情绪经常单独提及^[92],但也密切相关。LAZARUS^[92]提出有压力就有情绪,压力被定义为情绪状态的子集^[92],通常在面对厌恶性情境时产生消极情绪状态^[93]。所以,舔唇/舔鼻被视为

是压力指标之一^[90]。研究发现,在挫折情境(如无法获得食物奖励)下,犬舔唇/舔鼻的频率增加^[15,78]。FIRNKES 等^[30]进一步发现,轻微社会威胁会增加舔嘴唇行为,而严重威胁时这种行为反而减少,犬会转而表现出屈服或逃跑行为。这表明,舔唇行为在犬类社交交流中具有重要作用。此外,住院犬的舔鼻行为与唾液皮质醇水平呈正相关^[94],但与尿皮质醇/肌酐比率呈负相关。而 PEDRETTI 等^[75]的研究则未发现皮质醇浓度与舔鼻行为的关联,提示社交伙伴的存在可能是引发该行为的关键因素。

另一方面,部分研究显示舔唇/舔鼻可能与积极情绪相关。犬在与主人互动或重逢时会出现这种行为^[87]。CAEIRO 等^[16]发现积极情绪下,犬会表现出舔唇/舔鼻并伴随“耳朵内收”,而 BREMHORST 等^[15]的研究显示舔鼻在消极条件下更常见。这种差异可能源于研究背景的不同。ALBUQUERQUE 等^[95]的研究特别指出,与积极视觉刺激(人类和犬的快乐表情)相比,犬在面对消极视觉刺激(人类和犬的愤怒表情)时舔唇频率更高,且对人类愤怒表情的反应比对同类愤怒表情更强烈,这表明犬可能具备识别人类愤怒表情的能力。

5.6 耳部

犬具有丰富的表型多样性,不同品种的耳朵形态差异明显。野生犬科动物及部分品种的成年犬保持立耳(erect ears)特征,这种耳朵活动性强,能传递丰富的交流信息。而垂耳(floppy ears)则是驯化物种(包括犬、牛、山羊和兔子等)的典型特征^[96]。立耳的位置变化比垂耳更易观察,但某些品种的长毛覆盖或传统剪耳习俗会增加耳朵动作识别的难度,例如杜伯文犬(Dobermann)。

5.6.1 犬耳朵的动作状态

灵长类动物(猕猴除外)的耳部肌肉不发达,但犬拥有发达的耳部肌肉,其解剖结构复杂,在有限空间内分布多组肌肉,使得精确识别每个动作的肌肉来源具有难度。犬的耳朵活动极为频繁和多样,主要包括:

(1)耳朵向前:表现为耳廓转向正前方。立耳犬的耳廓呈现为坚挺、紧张,半折耳犬的耳廓可见明显前转和上翘,而垂耳犬的这一动作较难识别。

(2) 耳朵内收: 表现为耳朵向头部中线靠拢, 耳根间距缩小。

(3) 耳朵压平: 表现为耳朵向尾部方向拉伸并紧贴头部。立耳犬的耳廓塌陷成扁平状, 半折耳犬的耳廓被拉向尾部, 从犬的正面观察时耳朵会从视线中消失。

(4) 耳朵旋转: 表现为耳廓向外侧旋转, 这一现象仅见于直立耳犬种^[26], 垂耳犬(如拉布拉多犬)未观察到。

(5) 耳朵外耷: 表现为耳朵向腹侧和外侧下垂, 而不是尾侧。HANDELMAN^[97] 描述其为“飞机耳”状态。这是耳朵内收的反向动作, 耳根间距增大。立耳犬的耳廓通常转向腹侧, 从犬正面观察时耳朵仍可见。

5.6.2 不同情绪下犬耳朵的动作状态

与其他耳朵灵活的动物(如小鼠、猫、牛)类似, 犬的耳朵位置是其社会交流和情绪状态的重要指标^[21]。研究表明, 犬和狐狸(*Vulpes vulpes*)等犬科动物在焦虑或恐惧时会降低耳朵位置^[90]。“耳朵压平”被广泛认为与多种动物的消极情绪有关(如小鼠、绵羊、山羊、猪、马、猫)^[21, 98], 在郊狼、狐狸和狼等犬科动物中也常见于受惊情境^[67]。虽然传统上将其解释为屈服、顺从^[72]或恐惧的表现^[21], 但科学验证这一关联的研究仍显不足。BEERDA 等^[90]的经典实验证实, 在威胁性刺激下, “耳朵压平”伴随姿势蹲伏和尾巴下垂构成犬的恐惧表现。BREMHORST 等^[15]进一步发现, 该动作不仅反映恐惧, 也出现在挫折情境, 且出现频率更高, 提示“耳朵压平”可能是广泛的消极情绪指标, 而不仅仅是反映某一种具体的离散情绪(即恐惧或沮丧)。未来研究需要针对不同消极情境, 从持续时间、频率、动作转换等维度深入分析“耳朵压平”的具体特征, 以区分其反映的特定消极状态。

在积极情绪方面, BREMHORST 等^[15]和 CAEIRO 等^[16]的研究一致表明“耳朵内收”是可靠的积极情绪指标, 这一现象在放松状态下的猫身上也有所体现^[99]。PEDRETTI 等^[75]则发现“耳朵向前”与积极情绪相关, 反映犬对任务的专注程度。早期研究认为这一动作与注意力、警觉性和自信心有关^[22, 97], 而注意力增强正是积极预期的主要特征^[100]。PEDRETTI 等^[75]还发现“耳

朵向前”与唾液皮质醇浓度呈负相关, 进一步支持其作为积极情绪指标的有效性。不过需注意, 高度警惕的犬在潜在恐惧情境下也可能会“耳朵向前”, GÄHWILER 等^[72]提出此时可通过观察耳根是否后转来辅助判断犬的情绪状态。为了更好地了解犬耳的表情功能, 仍需对耳朵位置、动作细节及相关情境开展更深入的研究。

6 局限性与展望

本研究通过系统分析犬面部表情的神经生物学机制、犬面部肌肉解剖结构以及演化历程, 探讨了犬与人类面部表情的相似性, 并详细阐述了不同情绪下犬面部各部位的表情特征。研究表明犬的面部表情确实能够反映其情绪状态, 且与情绪密切相关, 这使犬成为研究种间面部情绪交流的理想模型动物。虽然面部表情具有作为动物福利评估指标的潜力, 但由于驯化过程的影响、人与犬的密切关系以及犬表型的高度多样性, 对犬面部表情进行客观评估仍面临诸多挑战。

6.1 解剖学差异

犬不同品种之间的解剖学差异(如头部形态、毛色、耳朵形状等)是面部表情识别面临的首要挑战。全世界 400 多个犬品种^[101]在头部和面部特征上表现出极大的形态差异^[102]。从头部长度来看, 不同品种的犬, 其头部长度范围为 7 ~ 28 cm^[103], 其中短头型(brachycephalic)和中头型(mesocephalic)的头部明显短于长头型(dolichocephalic)^[60]品种, 这种解剖差异直接影响面部肌肉的发育空间; 短头和中头犬种的口鼻部、嘴唇和鼻部肌肉因空间受限, 导致其面部结构较为紧凑^[104], 限制了面部表情的表达能力。皮毛的颜色也影响面部表情的评估^[105], 黑色皮毛会干扰对某些肌肉群收缩的观察, 如眶上(supraorbital)和眶下(infraorbital)。而沙皮犬等面部皱褶明显的品种也难以准确识别面部肌肉运动。一些古老犬种, 如哈士奇犬、阿拉斯加雪橇犬(Alaskan Malamute)中, 某些特定面部肌肉的缺失可能导致对恐惧、痛苦等消极情绪的误判^[14]。现有研究多采用拉布拉多犬(Labrador Retriever)等形态中等的犬种作为研究对象, 其研究结论的普适性有待验证, 未来需纳入更多不同形态特征的犬种进行研究。

6.2 情绪表达的多模态特征

犬情绪识别的复杂性还源于其情绪表达的多模态特征。犬具有丰富的行为表现(例如,发声、身体姿势和嗅觉行为等),而且相似的行为可能出现在不同情境中,且个体对情绪刺激的反应存在差异。这种复杂性提示,未来的研究在比较不同品种和形态的犬时,需要整合发声特征、肢体行为、嗅觉信号等多种行为指标,并结合心率、皮质醇等生理参数,以建立更准确的面部表情情绪识别系统。

综上所述,虽然面部表情作为动物福利评估指标具有重要潜力,但要将现有研究成果推广到所有犬种和其他情绪环境仍需更多证据支持。开发基于计算机视觉技术的犬面部表情深度学习工具,将成为评估犬面部表情与情绪、福祉关系的有效途径,也为临床应用提供了新的技术手段。

参 考 文 献(References)

- [1] LECORPS B, WEARY D. Animal affect, welfare and the Bayesian brain [J]. Anim Welf, 2024, 33: e39.
- [2] BROOKS H, DAVIDSON M, MENDL M, et al. Examining personality dimensions in rats using a caregiver questionnaire [J]. Appl Anim Behav Sci, 2024, 271: 106170.
- [3] FRAGOSO A A H, CAPILÉ K, TACONELI C A, et al. Animal welfare science: why and for whom? [J]. Animals (Basel), 2023, 13(11): 1833.
- [4] CÁCERES-MATOS R, CASTILLO-GARCÍA M, MAGNI E, et al. Effectiveness of virtual reality for managing pain, fear, and anxiety in children and adolescents undergoing needle-related procedures: systematic review with meta-analysis [J]. Nurs Rep, 2024, 14(3): 2456–2484.
- [5] SCHILLER D, YU A N C, ALIA-KLEIN N, et al. The human affectome [J]. Neurosci Biobehav Rev, 2024, 158: 105450.
- [6] HALL C, KAY R. Living the good life? A systematic review of behavioural signs of affective state in the domestic horse (*Equus caballus*) and factors relating to quality of life. Part 2: Horse-human interactions [J]. Anim Welf, 2024, 33: e41.
- [7] WAGNER B, TORO J M, MAYAYO F, et al. Do rats (*Rattus norvegicus*) perceive octave equivalence, a critical human cross-cultural aspect of pitch perception? [J]. R Soc Open Sci, 2024, 11(5): 221181.
- [8] WALLACE V C J, NORBURY T A, RICE A S C. Ultrasound vocalisation by rodents does not correlate with behavioural measures of persistent pain [J]. Eur J Pain, 2005, 9(4): 445–452.
- [9] ZYCH A D, GOGOLLA N. Expressions of emotions across species [J]. Curr Opin Neurobiol, 2021, 68: 57–66.
- [10] EGGLESTON A, TSANTANI M, OVER H, et al. Preferential looking studies of trustworthiness detection confound structural and expressive cues to facial trustworthiness [J]. Sci Rep, 2022, 12(1): 17709.
- [11] CHWE J A H, VARTIAINEN H I, FREEMAN J B. A multidimensional neural representation of face impressions [J]. J Neurosci, 2024, 44(39): e0542242024.
- [12] NELSON N L, RUSSELL J A. Dynamic facial expressions allow differentiation of displays intended to convey positive and hubristic pride [J]. Emotion, 2014, 14(5): 857–864.
- [13] WATHAN J, BURROWS A M, WALLER B M, et al. EquiFACS: the equine facial action coding system [J]. PLoS One, 2015, 10(8): e0131738.
- [14] CAEIRO C C, BURROWS A M, WALLER B M. Development and application of CatFACS: are human cat adopters influenced by cat facial expressions? [J]. Appl Anim Behav Sci, 2017, 189: 66–78.
- [15] BREMHORST A, SUTTER N A, WÜRBEL H, et al. Differences in facial expressions during positive anticipation and frustration in dogs awaiting a reward [J]. Sci Rep, 2019, 9(1): 19312.
- [16] CAEIRO C, GUO K, MILLS D. Dogs and humans respond to emotionally competent stimuli by producing different facial actions [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 15525.
- [17] BURROWS A M, KAMINSKI J, WALLER B M, et al. Dog faces exhibit anatomical differences in comparison to other domestic animals [J]. Anat Rec (Hoboken), 2021, 304(1): 231–241.
- [18] WALLER B M, WHITEHOUSE J, MICHELETTA J. Rethinking primate facial expression: a predictive framework [J]. Neurosci Biobehav Rev, 2017, 82: 13–21.
- [19] CRIVELLI C, FRIDLUND A J. Inside-out: from basic emotions theory to the behavioral ecology view [J]. J Nonverbal Behav, 2019, 43(2): 161–194.
- [20] CRIVELLI C, FRIDLUND A J. Facial displays are tools for social influence [J]. Trends Cogn Sci, 2018, 22(5): 388–399.
- [21] DESCOVICH K A, WATHAN J, LEACH M C, et al. Facial expression: an under-utilised tool for the assessment of welfare in mammals [J]. ALTEX, 2017, 34(3): 409–429.
- [22] DARWIN C. The expressions of the emotions in man and animals [M]. London: William Clowes and Sons; 1872.
- [23] SCHIRMER A, SEOW C S, PENNEY T B. Humans process dog and human facial affect in similar ways [J]. PLoS One, 2013, 8(9): e74591.

- [24] BLOOM T, FRIEDMAN H. Classifying dogs' (*Canis familiaris*) facial expressions from photographs [J]. Behav Processes, 2013, 96: 1–10.
- [25] NAGASAWA M, KAWAI E, MOGI K, et al. Dogs show left facial lateralization upon reunion with their owners [J]. Behav Processes, 2013, 98: 112–116.
- [26] WALLER B M, PEIRCE K, CAEIRO C C, et al. Paedomorphic facial expressions give dogs a selective advantage [J]. PLoS One, 2013, 8(12): e82686.
- [27] KARL S, SLADKY R, LAMM C, et al. Neural responses of pet dogs witnessing their caregiver's positive interactions with a conspecific: an fMRI study [J]. Cereb Cortex Comm, 2021, 2(3): tgab047.
- [28] KONOK V, NAGY K, MIKLÓSI Á. How do humans represent the emotions of dogs? The resemblance between the human representation of the canine and the human affective space [J]. Appl Anim Behav Sci, 2015, 162: 37–46.
- [29] PANKSEPP J. The basic emotional circuits of mammalian brains: do animals have affective lives? [J]. Neurosci Biobehav Rev, 2011, 35(9): 1791–1804.
- [30] FIRNKES A, BARTELS A, BIDOLI E, et al. Appeasement signals used by dogs during dog-human communication [J]. J Vet Behav, 2017, 19: 35–44.
- [31] NELSON X J, TAYLOR A H, CARTMILL E A, et al. Joyful by nature: approaches to investigate the evolution and function of joy in non-human animals [J]. Biol Rev Camb Philos Soc, 2023, 98(5): 1548–1563.
- [32] KLEPZIG K, DOMIN M, WENDT J, et al. Structural integrity of the insula and emotional facial recognition performance following stroke [J]. Brain Commun, 2023, 5(3): fcad144.
- [33] HERNÁNDEZ-AVALOS I, MOTA-ROJAS D, MENDOZA-FLORES J E, et al. Nociceptive pain and anxiety in equines: physiological and behavioral alterations [J]. Vet World, 2021, 14(11): 2984–2995.
- [34] ALEXANDER R, ARACÓN O R, BOOKWALA J, et al. The neuroscience of positive emotions and affect: implications for cultivating happiness and wellbeing [J]. Neurosci Biobehav Rev, 2021, 121: 220–249.
- [35] BERTESELLI G. Evaluation of immunological, stress and behavioural parameters in dogs (*canis familiaris*) with anxiety-related disorders [A]. Proceedings of the 5th international veterinary behavioural meeting [C]. West Lafayette, US: Purdue University Press; 2005.
- [36] ZHANG H, CHEN K, BAO J, et al. Oxytocin enhances the triangular association among behavior, resting-state, and task-state functional connectivity [J]. Hum Brain Mapp, 2023, 44(17): 6074–6089.
- [37] HARE B, TOMASELLO M. Human-like social skills in dogs? [J]. Trends Cogn Sci, 2005, 9(9): 439–444.
- [38] WALLER B M, CAEIRO C C, PEIRCE K, et al. DogFACS: the dog facial action coding system manual [M]. Cambridge: University of Portsmouth; 2013.
- [39] BOUGIOURI K, ANINTA S G, CHARLTON S, et al. Imputation of ancient canid genomes reveals inbreeding history over the past 10, 000 years [J]. bioRxiv, 2024, 3: 585179.
- [40] KAMINSKI J, WALLER B M, DIOGO R, et al. Evolution of facial muscle anatomy in dogs [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2019, 116(29): 14677–14681.
- [41] PARKER H G, KIM L V, SUTTER N B, et al. Genetic structure of the purebred domestic dog [J]. Science, 2004, 304(5674): 1160–1164.
- [42] NAGASAWA M, MITSUI S, EN S, et al. Social evolution. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds [J]. Science, 2015, 348(6232): 333–336.
- [43] MARSHALL-PESCINI S, RAO A, VIRÁNYI Z, et al. The role of domestication and experience in 'looking back' towards humans in an unsolvable task [J]. Sci Rep, 2017, 7: 46636.
- [44] ALOMONS H, SMITH K C M, CALLAHAN-BECKEL M, et al. Cooperative communication with humans evolved to emerge early in domestic dogs [J]. Curr Biol, 2021, 31(14): 3137–3144.
- [45] POWELL V, ESTEVE-ALTAVA B, MOLNAR J, et al. Primate modularity and evolution: first anatomical network analysis of primate head and neck musculoskeletal system [J]. Sci Rep, 2018, 8(1): 2341.
- [46] WALLER B M, MICHELETTA J. Facial expression in nonhuman animals [J]. Emot Rev, 2013, 5(1): 54–59.
- [47] PARR L A, WALLER B M. Understanding chimpanzee facial expression: insights into the evolution of communication [J]. Soc Cogn Affect Neurosci, 2006, 1(3): 221–228.
- [48] CAI C Q, LAVAN N, CHEN S H Y, et al. Mapping the differential impact of spontaneous and conversational laughter on brain and mind: an fMRI study in autism [J]. Cereb Cortex, 2024, 34(5): bhae199.
- [49] CORREIA-CAEIRO C, HOLMES K, MIYABE-NISHIWAKI T. Extending the MaqFACS to measure facial movement in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) reveals a wide repertoire potential [J]. PLoS One, 2021, 16(1): e0245117.
- [50] CAEIRO C C, WALLER B M, ZIMMERMANN E, et al. OrangFACS: a muscle-based facial movement coding system for orangutans (*Pongo spp.*) [J]. Int J Primatol, 2013, 34(1): 115–129.

- [51] VAN BERLO E, ROTH T S, KIM Y, et al. Selective and prolonged attention to emotional scenes in humans and bonobos [J]. *Proc Biol Sci*, 2024, 291(2028): 20240433.
- [52] PAUL E S, COOMBE E, MCGREEVY P D, et al. Are brachycephalic dogs really cute? Evidence from online descriptions [J]. *Anthrozoös*, 2023, 36(4): 533–553.
- [53] GLOCKER M L, LANGLEBEN D D, RUPAREL K, et al. Baby schema in infant faces induces cuteness perception and motivation for caretaking in adults [J]. *Ethology*, 2009, 115(3): 257–263.
- [54] BREMHORST A, MILLS D S, STOLZLECHNER L, et al. ‘puppy dog eyes’ are associated with eye movements, not communication [J]. *Front Psychol*, 2021, 12: 568935.
- [55] MOTA-ROJAS D, MARCET-RIUS M, OGI A, et al. Current advances in assessment of dog’s emotions, facial expressions, and their use for clinical recognition of pain [J]. *Animals (Basel)*, 2021, 11(11): 3334.
- [56] PRKACHIN K M. Assessing pain by facial expression: facial expression as nexus [J]. *Pain Res Manag*, 2009, 14(1): 53–58.
- [57] TESSIER M H, MAZET J P, GAGNER E, et al. Facial representations of complex affective states combining pain and a negative emotion [J]. *Sci Rep*, 2024, 14(1): 11686.
- [58] VEMULA S, MUVAVARIRWA T, DOORNBOS F, et al. Neuromuscular junction development differs between extraocular and skeletal muscles and between different extraocular muscles [J]. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 2024, 65(5): 28.
- [59] SUSSKIND J M, ANDERSON A K. Facial expression form and function [J]. *Commun Integr Biol*, 2008, 1(2): 148–149.
- [60] EVANS H E, DE LAHUNTA A. Miller’s anatomy of the dog, 4th edition [M]. Missouri: Elsevier; 2013.
- [61] BURZA L B, BLOOM T, TRINDADE P H E, et al. Reading emotions in dogs’ eyes and dogs’ faces [J]. *Behav Processes*, 2022, 202: 104752.
- [62] CARNEY D R. Ten things every manager should know about nonverbal behavior [J]. *Calif Manag Rev*, 2021, 63(2): 5–22.
- [63] WHALEN P J, KAGAN J, COOK R G, et al. Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites [J]. *Science*, 2004, 306(5704): 2061.
- [64] TSUJI Y, KANAZAWA S, YAMAGUCHI M K. The other-race effect of pupil contagion in infancy [J]. *Sci Rep*, 2024, 14(1): 9418.
- [65] SWAN J, BOYER S, WESTLUND K, et al. Decreased levels of discomfort in repeatedly handled mice during experimental procedures, assessed by facial expressions [J]. *Front Behav Neurosci*, 2023, 17: 1109886.
- [66] 许佳玲, 刘坤, 邢影, 等. 啮齿类动物实验性经前烦躁症模型研究进展 [J]. *中国比较医学杂志*, 2023, 33(9): 90–98.
- XU J L, LIU K, XING Y, et al. Research progress of experimental premenstrual dysphoria models in rodents [J]. *Chin J Comp Med*, 2023, 33(9): 90–98.
- [67] FOX M W. A comparative study of the development of facial expressions in canids; wolf, coyote and foxes [J]. *Behaviour*, 1970, 36(1/2): 49–73.
- [68] EKMAN P, DAVIDSON R J, FRIESEN W V. The Duchenne smile: emotional expression and brain physiology. II [J]. *J Pers Soc Psychol*, 1990, 58(2): 342–353.
- [69] HUANG K, TIAN Z, ZHANG Q, et al. Reduced eye gaze fixation during emotion recognition among patients with temporal lobe epilepsy [J]. *J Neurol*, 2024, 271(5): 2560–2572.
- [70] BREMHORST A, MILLS D S, WÜRBEL H, et al. Evaluating the accuracy of facial expressions as emotion indicators across contexts in dogs [J]. *Anim Cogn*, 2022, 25(1): 121–136.
- [71] MILLS D. Management of noise fears and phobias in pets [J]. *Pract*, 2005, 27(5): 248–255.
- [72] GÄHWILER S, BREMHORST A, TÓTH K, et al. Fear expressions of dogs during new year fireworks: a video analysis [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 16035.
- [73] RYLANDER R. Physiological aspects of noise-induced stress and annoyance [J]. *J Sound Vib*, 2004, 277(3): 471–478.
- [74] GIANNAKAKIS G, PEDIADITIS M, MANOUSOS D, et al. Stress and anxiety detection using facial cues from videos [J]. *Biomed Signal Process Contr*, 2017, 31: 89–101.
- [75] PEDRETTI G, CANORI C, MARSHALL-PESCINI S, et al. Audience effect on domestic dogs’ behavioural displays and facial expressions [J]. *Sci Rep*, 2022, 12(1): 9747.
- [76] SINISCALCHI M, D’INGEO S, MINUNNO M, et al. Communication in dogs [J]. *Animals (Basel)*, 2018, 8(8): E131.
- [77] PEDRETTI G, CANORI C, BIFFI E, et al. Appeasement function of displacement behaviours? Dogs’ behavioural displays exhibited towards threatening and neutral humans [J]. *Anim Cogn*, 2023, 26(3): 943–952.
- [78] KUHNE F, HÖBLER J C, STRUWE R. Emotions in dogs being petted by a familiar or unfamiliar person: Validating behavioural indicators of emotional states using heart rate variability [J]. *Appl Anim Behav Sci*, 2014, 161: 113–120.
- [79] MARITI C, FALASCHI C, ZILOCCHI M, et al. Analysis of calming signals in domestic dogs: are they signals and are

- they calming? [J]. J Vet Behav, 2014, 9(6): e1-e2.
- [80] COOLS A K A, VAN HOUT A J M, NELISSEN M H J. Canine reconciliation and third-party-initiated postconflict affiliation: do peacemaking social mechanisms in dogs rival those of higher primates? [J]. Ethology, 2008, 114(1): 53-63.
- [81] WALLER B M, PARR L A, GOTHARD K M, et al. Mapping the contribution of single muscles to facial movements in the *Rhesus* macaque [J]. Physiol Behav, 2008, 95(1/2): 93-100.
- [82] DE WAAL F B M. Darwin's legacy and the study of primate visual communication [J]. Ann N Y Acad Sci, 2003, 1000: 7-31.
- [83] SALONEN M, SULKAMA S, MIKKOLA S, et al. Prevalence, comorbidity, and breed differences in canine anxiety in 13 700 finnish pet dogs [J]. Sci Rep, 2020, 10(1): 2962.
- [84] DRESCHER N A, GRANGER D A. Physiological and behavioral reactivity to stress in thunderstorm-phobic dogs and their caregivers [J]. Appl Anim Behav Sci, 2005, 95(3/4): 153-168.
- [85] TRAVAIN T, COLOMBO E S, HEINZL E, et al. Hot dogs: Thermography in the assessment of stress in dogs (*Canis familiaris*)—a pilot study [J]. J Vet Behav, 2015, 10(1): 17-23.
- [86] ADRIAAN BOUWKNECHT J, OLIVIER B, PAYLOR R E. The stress-induced hyperthermia paradigm as a physiological animal model for anxiety: a review of pharmacological and genetic studies in the mouse [J]. Neurosci Biobehav Rev, 2007, 31(1): 41-59.
- [87] FLINT H E, COE J B, SERPELL J A, et al. Identification of fear behaviors shown by puppies in response to nonsocial stimuli [J]. J Vet Behav, 2018, 28: 17-24.
- [88] JOLY-MASCHERONI R M, SENJU A, SHEPHERD A J. Dogs catch human yawns [J]. Biol Lett, 2008, 4(5): 446-448.
- [89] MADSEN E A, PERSSON T. Contagious yawning in domestic dog puppies (*Canis lupus familiaris*): the effect of ontogeny and emotional closeness on low-level imitation in dogs [J]. Anim Cogn, 2013, 16(2): 233-240.
- [90] BEERDA B, SCHILDER M B H, VAN HOOFF J A R A M, et al. Manifestations of chronic and acute stress in dogs [J]. Appl Anim Behav Sci, 1997, 52(3/4): 307-319.
- [91] FRANZINI DE SOUZA C C, DIAS D P M, DE SOUZA R N, et al. Use of behavioural and physiological responses for scoring sound sensitivity in dogs [J]. PLoS One, 2018, 13(8): e0200618.
- [92] LAZARUS R S. Stress and emotion: a new synthesis: risk management [M]. New York, US: Springer Publishing Co; 1999.
- [93] GUEVARA R D, LÓPEZ-VERGÉ S, PASTOR J J, et al. When the neighbors are noisy: effect of social challenge in collateral pens of stressed animals [J]. Front Vet Sci, 2024, 11: 1433628.
- [94] HEKMAN J P, KARAS A Z, DRESCHER N A. Salivary Cortisol concentrations and behavior in a population of healthy dogs hospitalized for elective procedures [J]. Appl Anim Behav Sci, 2012, 141(3/4): 149-157.
- [95] ALBUQUERQUE N, GUO K, WILKINSON A, et al. Mouth-licking by dogs as a response to emotional stimuli [J]. Behav Processes, 2018, 146: 42-45.
- [96] BOYKO A R, QUIGNON P, LI L, et al. A simple genetic architecture underlies morphological variation in dogs [J]. PLoS Biol, 2010, 8(8): e1000451.
- [97] HANDELMAN B. Canine behavior a photo illustrated handbook [M]. Wenatchee: Dogwise; 2008.
- [98] DEFENSOR E B, CORLEY M J, BLANCHARD R J, et al. Facial expressions of mice in aggressive and fearful contexts [J]. Physiol Behav, 2012, 107(5): 680-685.
- [99] BENNETT V, GOURKOW N, MILLS D S. Facial correlates of emotional behaviour in the domestic cat (*Felis catus*) [J]. Behav Processes, 2017, 141(Pt 3): 342-350.
- [100] FORGET B, GARCIA E M, GODINO A, et al. Cell-type- and region-specific modulation of cocaine seeking by micro-RNA-1 in striatal projection neurons [J]. Mol Psychiatry, 2022, 27(2): 918-928.
- [101] FOGLE B. The encyclopedia of the dog [M]. London: Dorling Kindersley; 1996.
- [102] MASON M J, LEWIS M A. Structure and scaling of the middle ear in domestic dog breeds [J]. J Anat, 2024, 245(2): 324-338.
- [103] PAUL E S, PACKER R M, MCGREEVY P D, et al. That brachycephalic look: Infant-like facial appearance in short-muzzled dog breeds [J]. Anim Welf, 2023, 32: e5.
- [104] LILJA-MAULA L I O, MÄKI K H, AROMAA M K, et al. Evaluation of brachycephalic obstructive airway syndrome breeding test results in Finland from 2017 to 2022 [J]. Acta Vet Scand, 2024, 66(1): 35.
- [105] BLOOM T, TREVATHAN-MINNIS M, ATLAS N, et al. Identifying facial expressions in dogs: a replication and extension study [J]. Behav Processes, 2021, 186: 104371.