

体味传递情绪：情绪体味影响情绪交流的作用机制及其生物学意义*

周兴攀 刘沛菡 吴奇 雷怡

(四川师范大学脑与心理科学研究院, 成都 610066)

摘要 情绪体味(emotional body odors)是由情绪唤起时交感神经系统激活外分泌腺分泌的物质,经皮肤微生物分解后产生的挥发性化合物。这些化合物以化学信号的形式编码并传递情绪信息。当个体嗅到情绪体味时,通常可诱发相似的情绪状态,实现嗅觉情绪交流,但其作用机制与生物学意义却不清晰。研究发现消极情绪体味改变接收者的生理唤醒、认知偏向和行为反应,介导不同的防御性功能;积极情绪体味促进情绪感染和社交联结,增强生理适应性和认知功能。两者共同构成生物进化中“防御-联结”的双向调控体系,提高社会生存适应性。为明确情绪体味调控功能在群体进化中的意义,本文提出“际化学演化假说”,通过解构情绪体味从化学线索(代谢副产物化)、化学信号(社会适应工具)到信息素(进化稳定策略)的功能层级跃迁,为人类情绪体味的生物学意义提供了时间维度与选择机制的解释框架。未来研究可以采用社会交互实验范式、双生子研究和虚拟现实技术,结合高级化学分析技术进一步揭示情绪体味的社交功能和生物学意义,为情绪障碍患者的情绪识别和表达缺陷提供嗅觉干预新靶点。

关键词 情绪体味, 情绪交流, 嗅觉, 信息素, 化学交流

分类号 B842; B845

1 引言

情绪交流是建立和维系人际关系的基础。通过准确传递自己的情绪和理解他人的情绪,个体间能建立信任、合作和情感纽带,这对于群体的合作、情感支持以及社会适应具有重要意义(Van Kleef & Côté, 2022)。视听觉情绪信号系统能有效传递即时情绪信息(Leung et al., 2022),但其固有的感知局限性值得关注。视觉通道中,面部表情的肌肉运动仅维持约0.5~4秒(Ekman & Friesen, 2003);听觉通道的语音情绪信号则随声波衰减而消失(Moore, 2012)。相较之下,情绪体味(emotional body odors)作为情绪唤起时交感神经系统激活外分泌腺产生的挥发性有机物,通过嗅觉系统传递

情绪信息时展现出独特的跨时空持续性特征,当情绪体味释放后,其化学稳定性可使情绪信息在长距离传输与长时间间隔后依然持续作用(Gomes et al., 2020)。因此,在错失视听觉通道信息时,嗅觉通道可以为个体的情绪识别提供重要的补偿路径。他人接收到这种嗅觉信号后通常能感染相似的情绪状态,诱发阈下情绪启动效应,显著加快接收者对情绪面孔的识别速度(Gomes & Semin, 2021; Kamiloğlu et al., 2018)。然而,以往情绪交流中缺乏嗅觉通道在情绪交流中作用机制的整理。因此,我们在本文中整合神经影像、电生理、行为实验与化学分析等多学科证据,系统阐释情绪体味对情绪交流的影响及作用机制,总结不同情绪体味如何传递情绪进而影响接收者的生理、心理和行为。

“Do pheromones influence human behavior?”是*Science*提出的125个未解科学问题之一(Science, 2005),这一问题至今仍是人类化学通讯研究领域的挑战。信息素是由发送者体外分泌、被同种接

收稿日期: 2025-05-19

* 国家自然科学基金面上项目(32271142)、教育部哲学社会科学重大课题攻关项目(21JZD063)资助。

通信作者: 雷怡, E-mail: lei yi821@vip.sina.com

收者以特化感受途径检测,并引发先天的、特定的生理或行为反应的化学物质(Karlson & Lüscher, 1959)。根据信息素作用效果的时间尺度分为直效信息素(Releaser Pheromones)和调节信息素(Primer Pheromones)两种类型,前者能引起接收者即时、短暂的行为反应,如吸引、逃避或聚集;后者缓慢且持久地影响接收者的生理或发育状态(Regnier & Law, 1968)。在人类群体中,情绪体味作为情绪状态驱动下释放的化学载体,已被证实可传递情绪信息并立即调控他人的生理、心理及行为反应(Calvi et al., 2020; de Groot et al., 2012, 2014, 2018, 2021; de Groot, Smeets, Kaldewaij et al., 2015; de Groot, Smeets, & Semin, 2015; Dimitroff et al., 2017; Ferdowsi et al., 2020; Gomes et al., 2023; Wunder et al., 2023)。并且,作为代谢的副产物,情绪体味的释放是无意识的,而接受者也不能辨别情绪体味和中性体味,其接收也是无意识的(Endevelt-Shapira et al., 2018)。这样看来,情绪体味似乎符合信息素中释放信息素的定义。然而,情绪体味的生物学定位仍存争议:首先,情绪体味的关键活性成分及其特异性受体尚未完全解析(Wyatt, 2020);其次,情绪体味的释放对产生者和种群的进化适应价值缺乏实证支撑。基于此,本文聚焦两大核心议题:1)情绪体味对个体生理活动、情绪认知和行为表现的调控模式;2)情绪体味从个体跨越到群体的生物学意义。通过整合多学科证据,本文旨在解析情绪体味在情绪交流中的作用机制,并构建其从化学线索到信息素的动态演化理论框架,从而为社会互动优化、情绪识别增强等应用场景提供跨层级理论支持。

2 情绪体味影响情绪交流的作用机制

情绪体味来源于情绪状态下分泌的外分泌液,经皮肤表面的微生物分解之后产生的挥发性化合物(Di Cicco et al., 2023),其生成涉及中枢-自主神经协同调控机制。当个体经历离散情绪唤起时,不仅会引发面部表情等行为反应,还产生生理响应:恐惧、愤怒、焦虑和快乐情绪瞬时激活交感神经系统(Sympathetic Nervous System; Behnke et al., 2022),随后 SNS 通过交感神经-肾上腺髓质轴(Sympathetic-Adrenal-Medullary Axis, SAM)系统促使肾上腺髓质释放肾上腺素(Sakamoto et al., 2025),肾上腺素通过血液循环作用于 β_2 和 β_3 肾

上腺素受体激活顶泌汗腺分泌汗液(Chen et al., 2020);当人感到悲伤时,杏仁核处理这些情绪信号并通过中央自主网络传递至下丘脑和中脑导水管周围灰质,然后激活脑干的泪腺核,触发副交感神经通路刺激泪腺分泌泪液(Bylsma et al., 2019)。这些体液经过皮肤表面的微生物分解之后产生情绪体味,情绪信息被编码进情绪体味,其化学成分因情绪状态不同而有所差异(Smeets et al., 2020)。那么,不同类型的情绪体味是怎么影响情绪交流的呢?

2.1 消极情绪体味

2.1.1 恐惧体味(fear body odor, FBO)

FBO 在情绪体味研究中占据主导地位,这可能源于进化塑造的警觉性认知偏向。因为从行为生态学视角,威胁信号错报代价具有非对称性,即相较于误判中性信号为威胁,忽视真实恐惧线索将导致更高的生存风险(Zhou & Chen, 2009)。研究表明, FBO 在威胁感知中的确存在增效作用,其诱发的反应强度显著高于中性体味(neutral body odor, NBO)和快乐体味(happy body odor, HBO; Silva et al., 2020),这种效应通过三级联动的适应性机制实现:生物力学层面, FBO 触发面部动作编码系统特征性改变,引发眼轮匝肌与皱眉肌收缩强度增加(de Groot et al., 2014, 2018),通过促进吸气效率与扩大视野范围显著增强环境监测能力(Susskind et al., 2008)。自主神经层面, FBO 诱导交感神经主导的自主神经调控,表现为心率变异性降低与迷走神经张力抑制(Ferreira et al., 2018),为战斗或逃跑反应提供生理准备。认知加工层面, FBO 不仅加速恐惧面孔的认知处理速度,对厌恶、中性及快乐面孔无显著影响(Kamiloğlu et al., 2018),还将模糊的表情知觉为恐惧表情(Zhou & Chen, 2009),揭示其对威胁线索的特异性调控。此外,由于女性对威胁和嗅觉信号更敏感(Maier et al., 2019),女性被试吸入 FBO 后,其生理激活和认知加速比男性更显著(de Groot et al., 2014; Sorokowski et al., 2019)。对于 FBO 偏向的认知机制, Gomes 和 Semin 最初通过觅食警戒任务发现 FBO 不能提高接收者对任务外威胁刺激的监测率,只加快检测到威胁刺激后的反应速度。因此他们认为 FBO 带来的偏向性并非通过提高接收者的警惕性改变威胁监测策略,而是提高接收者在检测威胁相关事件时的反应速度(Gomes & Semin,

2021)。但最近他们改编看不见的大猩猩范式,发现 FBO 与 NBO 相比,使个体的意外刺激检测率提升约 10% (Semin et al., 2024),这表明 FBO 不仅加快了个体对威胁刺激的反应速度,还通过增加个体投放到意外刺激上的注意力改变了威胁监测策略。

神经机制研究解释了这种认知偏向: FBO 通过激活杏仁核-梭状回-腹内侧前额叶通路,实现信号整合(Maier et al., 2019)。其中,杏仁核的作用是对威胁刺激评估与自动情绪反应(Fox et al., 2015),梭状回增强面部威胁特征提取(Hadjikhani & de Gelder, 2003),而腹内侧前额皮层则调节个体对威胁刺激的注意分配和杏仁核的激活(Holton et al., 2024; Motzkin et al., 2015)。整体表明 FBO 通过激活情绪加工网络,形成威胁优先加工状态,从而加速了对威胁信息(如恐惧面孔)的处理和识别。这一系列变化具有进化适应性(指一种通过自然选择优化,以提高生物体在特定环境中生存和繁殖的特质或行为; Futuyma & Kirkpatrick, 2023),解释了为何 FBO 能低于意识阈值直接驱动防御反应,其作用模式本质上是自动化化学警报系统。值得注意的是,慢性恐惧状态引发的持续性高警觉状态是 PTSD 患者的症状之一(Ressler et al., 2022),长期暴露在 FBO 中可能产生负面影响。

2.1.2 焦虑体味(Anxiety Body Odor, AnxBO)

社会心理学研究表明,焦虑情绪具有显著的社会传染特性(Dimitroff et al., 2017),这种情绪传染在嗅觉通道同样存在。个体在焦虑状态下释放出 AnxBO (de Groot, Smeets, & Semin, 2015),嗅到 AnxBO 的接收者产生连锁反应:生理层面,吸入 AnxBO (相较于 NBO)导致迷走神经张力降低、惊吓反射增强(Pause et al., 2009; Prehn et al., 2006; Rocha et al., 2018),并伴随主观焦虑水平显著升高(Albrecht et al., 2011)。认知层面,AnxBO 会影响个体的决策倾向和社会信息加工。一方面,暴露于 AnxBO 使接收者在风险决策任务中表现出更大的风险偏好。比如,在一种模拟风险赌博的决策游戏中,闻到 AnxBO 的被试更倾向于做出高风险选择,并且做出这些选择的反应时间也显著延长(Haegler et al., 2010)。另一方面,AnxBO 改变了对含糊情绪线索的归类方式,使模棱两可的表情更易被解读为威胁,将含糊的愤怒或恐惧表情归为恐惧(Mujica-Parodi et al., 2009; Wudarczyk

et al., 2016)。值得注意的是,AnxBO 的社会传染性还会显著改变社交互动行为,女性暴露者在信任博弈中减少给予合伙人的资金分配和风险投资意愿(Meister & Pause, 2021)。更关键的是,AnxBO 的作用效果已突破实验室环境。相对于 NBO,在 AnxBO 的影响下,牙科医生的临床操作表现明显更差(Singh et al., 2018)。

神经机制研究显示,AnxBO 通过改变神经活动影响多种认知表现:1)注意加工:吸入 AnxBO 的个体相较于吸入空气或 NBO 的对照组,观看所有面孔时都诱发更大的 N1、P1、N170 及 LPP,其中高社交焦虑个体的增幅效应尤为显著(Adolph et al., 2013; Rubin et al., 2012),AnxBO 可能通过上调感觉皮层兴奋性,增强个体对环境整体警觉水平。2)社会情绪处理:AnxBO 比 NBO 更明显地激活涉及社会情绪解码的梭状回、共情相关的脑岛、楔前叶和扣带皮层,以及注意调控的丘脑、背内侧前额叶和情绪调节的小脑(Mujica-Parodi et al., 2009; Prehn-Kristensen et al., 2009; Wudarczyk et al., 2015, 2016),这些区域与镜像神经系统介导的情绪理解机制存在功能关联(Jabbi et al., 2007),表明个体将他人感受转化为内部感受来促进共情发生。3)社会排斥响应:在社会排斥情境中,相对于 NBO,AnxBO 暴露导致社会认知相关脑区(颞中回、颞上回)和显著性加工相关脑区(额下回)活动抑制(Wudarczyk et al., 2015),结合海马在事件编码阶段的活动减弱,提示 AnxBO 可能通过削弱负性事件的情景记忆,使个体脱离社会排斥情境以减少社会排斥带来的心理痛苦(Wudarczyk et al., 2015)。

综上所述,AnxBO 通过加速刺激加工与改变风险决策的双重机制,重塑接收者的行为模式。一方面,AnxBO 通过激活 SAM 提升警觉水平,显著提升社会信息加工效率(包括情绪性和中性面孔);另一方面,其对社会疼痛相关脑区的抑制作用,可能导致对风险行为社会后果的预期评估失真而表现出风险偏好。个体既因“化学警报”产生防御性警觉,又因后果评估缺陷而降低风险规避,这表示 AnxBO 的影响具有显著的情境依赖性。值得注意的是,AnxBO 的进化适应性功能(警觉水平提高)与潜在病理风险(状态焦虑诱发)并存,这为解析焦虑情绪的群体扩散机制及临床行为矫正提供了新的理论框架。

2.1.3 愤怒体味(Angry Body Odor, AngBO)

AngBO 作为社会威胁信号的重要载体, 通过整合神经内分泌与自主神经反应, 驱动接收者的适应性防御行为(Roseman, 2018; Williams, 2017)。生理层面, 暴露于 AngBO 的个体比对照组(NBO)皮肤电反应更强, 且特质焦虑水平越高的人越明显(Adolph et al., 2010)。认知层面, AngBO 引起威胁认知偏向, 在情绪 Stroop 任务(快乐, 中性, 愤怒和焦虑)中, 由于被词语包含的负性情绪信息吸引, 导致个体对愤怒与焦虑情绪词的颜色命名效率显著低于 NBO (Mutic et al., 2016)。这些结果提示, AngBO 可能通过激活下丘脑-垂体-肾上腺轴与 SAM, 进而触发应激激素释放及自主神经防御, 促使认知资源向威胁性社会信息倾斜。

神经机制研究解释了 AngBO 带来的认知偏向, AngBO 通过激活边缘系统威胁预测网络调控威胁评估与注意力分配从而诱发认知资源偏向。Mutic 等人(2017)的磁共振研究发现, 相较于 NBO, AngBO 激活丘脑(情绪信号初级中继枢纽; Barson et al., 2020)、下丘脑(应激激素释放调控中枢; Feldt-Rasmussen et al., 2021)、脑岛(愤怒情绪具身化表征区; Mazzola et al., 2020)及杏仁核-扣带回网络(威胁预警与冲突监测核心组件; Alexandra Kredlow et al., 2022)。这一多节点协同模式构建了威胁加工优先通道, 促使接收者将认知资源向潜在风险信号倾斜。事件相关电位研究为此提供了时间动态证据: AngBO 暴露导致负性刺激诱发的 P2 振幅显著增大, 反映早期注意捕获的增强; 后期 P3 潜伏期延长, 提示高阶认知系统需要更多时间整合威胁线索以优化决策(Pause et al., 2020)。此外, 这种认知偏向存在显著的性别差异, 女性接收者对男性 AngBO 的 P3 波幅显著高于同性 AngBO, 而男性则未表现出此类差异(Pause et al., 2020)。这可能源于进化压力塑造的威胁识别性别差异, 作为体力弱勢方, 女性对高攻击性个体的化学信号具有更敏感的检测机制, 以此规避生存风险并维持群体稳定。然而, 目前研究都脱离现实社交情境, AngBO 在群体动态中既可能作为“社会黏合剂”, 通过共享威胁感知增强内群体凝聚力, 也可能作为“冲突放大器”加剧外群体敌意, 但目前不得而知。因此未来研究可以从“单一威胁响应”范式向“社会情境嵌入式”范式转型, 为阐明情绪体味功能的普遍性与情境特异性提供整合性

框架。

2.1.4 悲伤体味(Sadness Body Odor, SBO)

SBO 作为亲社会化学信号, 其神经调控机制与攻击性行为之间存在深层的进化关联。研究表明, 人类 SBO 通过多级通路抑制攻击性。从行为层面看, 与盐水相比, 男性接触女性 SBO 后, 性唤起和睾酮水平降低, 导致男性认为女性人脸的性吸引力下降(Gelstein et al., 2011), 同时攻击性行为减少 43.7% (Agron et al., 2023)。这一现象可能源于 SBO 对性唤醒相关脑区的抑制作用——脑成像结果显示, 丘脑与梭状回的活动在 SBO 暴露后受到显著抑制(Gelstein et al., 2011), 视觉刺激的神经加工通路被部分阻断。此外, 攻击性调控网络的关键节点(包括左侧前脑岛、前额叶及右侧杏仁核)活动减弱(Agron et al., 2023), 而左前脑岛皮层与右颞极延伸到右杏仁核和梨状皮质的功能性连接增强, 进一步强化嗅觉系统对攻击性神经基质的调控, 形成从激素分泌到神经环路的多层次抑制效应。从进化视角分析, 这一机制与哺乳动物的“化学示弱-攻击抑制”策略具有同源性, 因为动物研究也发现雌鼠眼泪可以抑制雄鼠攻击性并调节交配行为(Ferrero et al., 2013)。

人类在悲伤场景中通过“拥抱-嗅闻”行为实现 SBO 的近距离传递, 那么 SBO 信号可能作为进化选择的亲社会工具(Gračanin et al., 2017, 2018)。然而, 目前尚未发现 SBO 具有明确的情绪传递作用, 它提示情绪体味的生物效应可能独立于情绪解码过程, 通过直接调节生理状态影响行为输出。此外, 对 SBO 的研究挑战了传统研究对顶泌汗腺分泌物的过度关注, 强调了探索其他腺体来源化学信号的可能性。

2.1.5 消极情绪体味作用的性别差异

研究表明, 性别在部分消极情绪体味的感知与反应中表现出显著差异, 涉及行为、神经生理和认知加工等多个层面(表 1)。女性接收者在 FBO 感知中展现跨性别敏感性, 无论体味来源性别如何, 均表现出更强烈的恐惧面部表情(皱眉肌和额肌激活增强)。反之, 男性接收者对女性体味(无论情绪)表现出更强的面部肌肉反应(de Groot et al., 2014)。在处理 AnxBO 时, 社交焦虑个体中, 男性早期处理 AnxBO 更快(N1 潜伏期缩短), 女性则早期反应更强(N1 波幅增大)。非社交焦虑女性投入更多认知资源, 表现为内侧前额叶 P3 波幅增大,

而非社交焦虑男性对焦虑与中性体味反应无差异 (Pause et al., 2010)。此外, 男性在产生 AnxBO 时皮质醇水平显著高于女性 (Wunder et al., 2023)。在 AngBO 方面, 女性接收者对男性 AngBO 的识别率高于男性中性体味, 并伴随显著的 P3 波幅增强和背内侧前额叶激活; 男性接收者无此识别差异, 且对男性体味的总体识别率高于女性体味 (Pause et al., 2020)。性取向进一步调节男性反应: 男同性恋者对男性 AngBO 的 P3-1 波幅强于异性恋男性, 伴随双侧额下回激活, 且对所有体味的早期 (P2) 和晚期 (P3-2) 反应均更强, 女性无类似差异 (Lübke et al., 2024)。这些性别差异可能反映了进化过程中形成的适应性分工。女性对消极情绪体味的敏感性或源于对潜在威胁的警觉需求, 而男性对女性体味的普遍反应增强, 则可能与择偶相关。而性取向的调节效应进一步提示, 情绪体味的加工机制还受社会认知的影响。

综上所述, 消极情绪体味通过化学信号编码系统, 从多维度构建威胁防御与社会适应功能模式。根据其作用对象与功能差异, 主要体现为两类防御机制: 1) 针对接收者的警报式防御。愤怒、焦虑和恐惧体味激活接收者的 SAM 系统反应, 为

战斗/逃跑反应提供能量储备; 在认知行为层面, 诱发威胁注意偏向与风险规避决策, 形成预判性生存策略。这类体味功能类似于警报信息素 (Verheggen et al., 2010), 当个体感知到环境危险 (如捕食者) 时释放, 可在同种群体中迅速传播并引发接收者的防御性行为 (如逃跑、攻击或聚集)。2) 针对释放者的安抚式防御。悲伤体味则体现了对释放者的保护功能, 其核心作用是降低接收者的攻击性与性唤起, 从而避免释放者自身遭受潜在的暴力或性侵犯风险。这类体味功能类似于安抚信息素 (Riddell et al., 2021), 通过调节接收者的情绪状态 (如降低焦虑、恐惧) 和行为倾向 (如降低攻击性、性动机) 来保障释放者的安全。两类消极情绪体味都依托边缘系统-自主神经整合环路 (杏仁核/脑岛/下丘脑-前额叶调控轴), 实现对接收者认知和行为的调控。但不同亚型情绪体味在此共性框架下又展现出功能特异性分化: FBO 强化生存优先响应; AnxBO 导致风险控制失衡; AngBO 驱动攻击性防御动员; SBO 介导亲社会攻击抑制。

总体而言, 这些消极情绪体味通过差异化 (警报式或安抚式) 的信号识别-响应启动-社会关系

表 1 情绪体味作用的性别差异

情绪体味	诱导方式	产生者	接收者	性别差异	研究
恐惧体味	恐怖视频	13 女/13 男	26 女/26 男	女性接收者: 皱眉肌和额肌激活 ↑, 与产生者性别无关 男性接收者: 对女性发送者的汗液面部肌肉反应 ↑, 无论情绪	de Groot et al., 2014
焦虑体味	口语考试	13 女/13 男	非社交焦虑组: 12 女/16 男 社交焦虑组: 8 女/8 男	女性(非社交焦虑): 内侧前额叶 P3 波幅 ↑ 男性(非社交焦虑): 焦虑体味与中性体味认知反应无差异 女性(社交焦虑): N1 波幅 ↑ 男性(社交焦虑): N1 潜伏期 ↓	Pause et al., 2010
	特里尔社会压力测试	19 女/20 男	健康组: 20 女/20 男 抑郁组: 24 女/13 男	产生者皮质醇: 男性 > 女性	Wunder et al., 2023
愤怒体味	点减法攻击范式	17 女/17 男	25 女/23 男	体味识别率: 男性体味 > 女性体味 (无论情绪) 异性愤怒体味识别率: 女性 > 男性 女性接收者 p3 波幅和背内侧前额叶激活: 男性愤怒体味 > 男性中性体味和女性愤怒体味	Pause et al., 2020
	点减法攻击范式	17 女/17 男 均为异性恋	同性恋: 19 女/17 男 异性恋: 25 女/23 男	女性 P3-1 波幅: 愤怒体味 > 中性体味 男性愤怒体味诱发的 P3-1 波幅: 同性恋男性显 > 异性恋男性, 特异性激活双侧额下回, 女性无此差异 体味诱导的 P2 和 P3-2 波幅: 同性恋男性 > 异性恋男性	Lübke et al., 2024

调节功能架构, 不仅提升个体在危机环境中的适应性, 更在群体层面促进情绪传染与行为协调, 以维持社会稳定性。其进化意义在于将生物防御机制转化为社会适应工具。但是, 需要警惕警报式防御相关体味的慢性激活导致的病理转化风险。

2.2 积极情绪体味

HBO 通过影响生理和神经活动提升情绪体验与认知表现。暴露于 HBO 不仅显著增强情绪感染效率, 使接收者对中性符号的愉悦度评分提升(相较于 FBO), 同时通过颧大肌与眼轮匝肌特异性激活诱发杜彻尼微笑(Chen & Haviland-Jones, 2000; de Groot, Smeets, Rowson et al., 2015), HBO 引发比 NBO 更大的 LPP 振幅, 进一步证实对积极情绪信息的持续性注意调控(Callara et al., 2022)。此外, HBO 暴露降低的心率和提升的心率变异性与自主神经系统适应能力增加密切相关(Dal Bò et al., 2024; Heiss et al., 2021; Richard Ortegón et al., 2022), 这种生理调节作用可能解释其对认知表现的促进作用: 在创造性任务中显著提升任务流畅性、灵活性及问题解决速度(Richard Ortegón et al., 2022), 并在消费决策中优化支出合理性(Alcañiz et al., 2023), 这与消极情绪体味诱发的风险偏好型消费倾向形成鲜明对比(Haegler et al., 2010), 情绪体味对决策模式有双向调节作用。值得注意的是, 将 HBO 与香水混合后, 使嗅闻时长和吸气量增加, 进一步提升了愉悦感和幸福感(Ortegón et al., 2023), 说明 HBO 在意识下层面起作用, 并且在气味复杂的现实环境中仍具有稳定性。上述发现系统阐释了 HBO 作为生物适应机制的多模态属性, 其作用涵盖情绪感染、认知增强与社会关系维护等关键维度。

综上所述, 积极情绪体味通过多层级生物机制实现情绪效价传递。其核心功能体现为: 行为层面, 诱发镜像情绪反应, 显著提升情绪感染效率; 生理层面, 心率变异性增强反映自主神经系统适应性提升, 与认知灵活性、问题解决速度成正相关。这种多模态调控体系不仅强化社会联结的进化适应性, 还实现从情绪状态改善到认知决策优化的跨维度效益延伸。类似动物聚集信息素: 促进社会联结、合作, 信号安全环境, 增强群体凝聚力(Guo et al., 2023)。未来研究可以探索积极情绪体味功能的神经机制, 例如前额叶-边缘系统、镜像神经网络和默认模式网络之间的动态交互,

从而为积极情绪体味的应用提供更多理论支撑。

2.3 消极与积极情绪体味的功能异同

消极和积极情绪体味均作为挥发性有机化合物的化学信号, 通过外分泌液挥发释放情绪信息, 进而影响接收者的生理活动与情绪状态。在生理层面, 两者都影响自主神经活动。消极情绪体味降低心率变异性, 反映交感神经激活; 积极情绪体味提高心率变异性, 增强副交感神经优势。在认知与行为层面, 两者均影响注意分配与行为输出: FBO 加速恐惧面孔的认知处理(Kamiloglu et al., 2018), HBO 提升创造性任务的流畅性与灵活性(Richard Ortegón et al., 2022); AnxBO 表现出显著的社会传染性(Dimitroff et al., 2017), HBO 则具有高效的情绪感染能力(de Groot, Smeets, Rowson et al., 2015)。在神经机制方面, 情绪体味通过嗅球直达边缘系统, 快速调节情绪与记忆; 磁共振脑功能成像研究显示, 它们都激活社会信息处理相关脑区, 如角回和扣带回。在进化适应性层面, 消极情绪体味通过威胁防御机制增强生存适应性, 而积极情绪体味通过促进社会联结与群体合作优化决策与社会和谐。这些共同点表明, 情绪体味作为化学通讯工具, 在情绪交流中具有跨效价的共同作用(表 2)。

尽管消极与积极情绪体味均通过化学信号影响情绪交流, 但在功能重点与神经机制上存在显著差异。消极情绪体味主要激活威胁防御机制, 生理上触发 SAM 反应, 例如 FBO 降低心率变异性(Ferreira et al., 2018; Cecchetto et al., 2025), AnxBO 增强惊吓反射(Prehn et al., 2006), AngBO 增强皮肤电反应(Adolph et al., 2010)。在认知和行为上, 它们诱发威胁注意偏向与风险行为改变, 如 FBO 加速恐惧面孔识别(Kamiloglu et al., 2018), AnxBO 增强风险偏好(Haegler et al., 2010), 并降低信任(Meister & Pause, 2021), SBO 则可抑制攻击性(Agron et al., 2023)。其神经机制依托边缘系统—自主神经通路, 如杏仁核、梭状回和脑岛等区域(Gelstein et al., 2011; Maier et al., 2019; Mutic et al., 2017; Prehn-Kristensen et al., 2009)。这些信号通过威胁预警和防御增强生存适应性。相比之下, 积极情绪体味更侧重社会联结与心理优化, 能提高心率变异性(Dal Bò et al., 2024), 诱发微笑反应(de Groot, Smeets, Rowson et al., 2015), 提升愉悦度(Callara et al., 2022), 促进创造性与决策表

表2 不同情绪体味的功能

情绪体味	来源	生理活动	认知加工	神经机制	潜在的生物学意义
恐惧体味	汗液	面部肌肉收缩(眼轮匝肌、皱眉肌); 交感神经激活(降低心率变异性, 抑制迷走神经张力)	加速恐惧面孔处理; 恐惧感知偏向; 提高意外刺激检测率(约 10%); 加快威胁反应速度	激活杏仁核-梭状回-腹内侧前额叶通路; 杏仁核评估威胁; 梭状回提取威胁特征; 腹内侧前额叶调节注意分配	警报信息素: 当个体遭遇捕食者或危险时, 向同种个体传递危险信息, 触发防御和提高警惕
焦虑体味	汗液	降低迷走神经张力; 增强惊吓反射; 提高主观焦虑水平	增加风险偏好; 偏向恐惧表情归类; 减少信任和投资意愿	增强早期视觉处理(N1、P1、N170); 激活社会情绪区(梭状回、脑岛); 抑制社会排斥相关区(颞中回、额下回)	
愤怒体味	汗液	增强皮肤电反应	威胁认知偏向; 减慢愤怒和焦虑词处理	激活丘脑、下丘脑、脑岛、杏仁核-扣带回网络	
悲伤体味	泪液	降低性唤起; 减少睾酮水平; 减少攻击性	改变吸引力感知; 降低攻击行为	抑制丘脑、梭状回、脑岛、前额叶、杏仁核; 增强脑岛-杏仁核/颞极连接	安抚信息素: 调节接收者的情绪状态和行为倾向来保障释放者的安全
快乐体味	汗液	诱导杜氏微笑; 降低心率; 增强心率变异性	提升创造力(流畅性、灵活性); 优化决策合理性	更大 LPP 振幅, 持续关注极刺激	聚集信息素: 促进社会联结、合作, 信号安全环境, 增强群体凝聚力

现(Alcañiz et al., 2023; Richard Ortégón et al., 2022)。两者都具有跨物种调节作用, 但作用效果各有差异: 狗(D'Aniello et al., 2018)、猫(d'Ingeo et al., 2023)和马(Lanata et al., 2018)在嗅闻FBO后的心率会增加, 寻求主人或熟悉的人接近; 暴露在AnxBO的绵羊(Larrigaldie et al., 2024)、狗(Wilson et al., 2022)、奶牛和小鼠(Destrez et al., 2021)表现出紧张、回避或警戒行为; 成年犬(D'Aniello et al., 2023)与马(Sabiniewicz et al., 2020)在接触HBO后表现出探索行为增加及应激水平降低。

消极和积极情绪体味通过化学信号在情绪交流中发挥关键作用, 共同影响生理、认知和行为, 体现进化适应性。消极情绪体味聚焦威胁警惕与防御, 积极情绪体味促进社会联结和认知增强, 两类情绪体味共同构建起生物进化中“防御-联结”的双向调控体系。

3 情绪体味的生物学意义

尽管情绪体味通过情绪传递促进社会适应, 然而在现有研究的框架下, 情绪体味只是表现出类似信息素的特性, 情绪体味是否能作为人类信息素加以定义, 还需要从不同角度深入分析。因此, 我们将从微观和宏观两个层面, 分别阐述为

何情绪体味目前尚不能被视为人类信息素, 并指出其可能成为信息素的潜力。

3.1 情绪体味的分子机制与受体通路

基于分子生物学与感官生理学的信息素属性, 当前将情绪体味归类为人类信息素面临三重关键科学挑战。首先, 候选化合物的生物学效度尚未确证。研究发现, 被大量研究“假定的人类信息素”雄二烯酮(androstenone)和雌四烯醇(estratetraenol), 并不能诱发人类稳定可重复的行为反应(Hare et al., 2017; Lu et al., 2024), 其研究结果的不稳定可能与雄二烯酮和雌四烯醇的使用剂量有关(Bensafi et al., 2004)。其次, 气相色谱-质谱分析表明, FBO与NBO的挥发性有机物谱系未达到统计学显著差异(de Groot et al., 2023)。最后, 信息素传导的核心解剖学基础存在疑问。犁鼻器是动物信息素解码的核心部位, 然而人类犁鼻器虽在胚胎期短暂存在, 但成年后既无功能性受体表达, 也未发现其特异性配体(Rodriguez et al., 2000), 这从根本上动摇了人类存在信息素的可能性。

然而, 新兴证据提示情绪体味可能通过非经典路径介导类信息素效应。关键发现包括: 1) 特定脂肪酸的效价编码特性, 如十二烷酸与焦虑程度的浓度依赖性关联(Gioia et al., 2022), 十六烷酸

在恐惧情绪传递中起中介作用(de Groot et al., 2023); 2)主嗅觉系统的代偿机制, 动物研究表明例如甲硫基甲硫醇、雄烯酮等信息素是由主嗅觉系统编码(Liberles., 2014), 同时检测到脊椎动物信息素的主要受体基因 V1RL1 在人类主嗅觉系统嗅黏膜中存在功能性表达, 综合表明人类可能也通过主嗅觉受体实现化学信号解码(Rodriguez et al., 2000; Voznessenskaya et al., 2022); 3)神经编码的特异性, 梨状皮质对体味混合物的整体表征模式为化学信号-情绪联结提供了神经生物学基础(Howard & Gottfried, 2014)。这些发现共同指向一个可能性: 人类可能演化出独立于犁鼻器系统的化学通讯机制, 其作用模式既保留信息素的核心功能特征, 又适应复杂社交情境的需求。

3.2 情绪体味的演化谱系

生物信息素的演化本质上是信号产生者与接收者在生态选择压力下形成的动态适应系统, 其发展过程涉及自然选择、环境适应及社会结构复杂化等多维度驱动机制(Steiger et al., 2011)。de Groot 等人(2017)提出三因素理论解释情绪与体味关系的形成, 他们认为每一种情绪状态拥有独特的化学特征, 个体通过学习将体味与情绪状态建立联结, 情绪与体味的反复共现是形成群体共识的基础, 情绪体味在群体中的一致作用源于后天学习。然而情绪体味具有跨越文化和人种的作用一致性, 后天学习虽能通过增强行为可塑性允许个体调整对化学信号的响应和偏好, 从而间接影响种群水平的进化动态, 但其作用依赖遗传基础的自然选择(Simpson, 1953)。因此, 我们把 Groot 等人提出的三因素理论放到进化背景下, 提出“交际化学演化假说”, 根据动物信息素进化的过程, 推测情绪体味如何从偶然的的行为通过自然选

择演变成普遍又稳定的交流方式。鉴于情绪体味的作用与直效信息素的三种基本类型(警报信息素、性信息素和聚集信息素)极其相似(Regnier & Law, 1968), 该假说通过建立“化学线索-信号-信息素”的连续演化谱系, 系统阐释情绪与体味联结的进化轨迹及其信号属性转变机制(图 1), 试图证明人类情绪体味是直效信息素:

在初级演化阶段, 体味作为情绪诱发的代谢副产物是化学线索, 接收者从情绪体味中推断并获得一些情绪信息。通过情境化联想学习形成条件反射式联结后, 化学线索进化为化学信号。具体而言, 当特定情绪状态(如恐惧)与对应体味在生态情境中反复共现时, 接收者通过外源性因素(情境情绪标签与体味共现模式)和内源性因素(自主神经激活状态)的交互作用, 逐步建立情绪效价与化学特征的关联网, 情绪体味可以直接激活生理活动。如: FBO 可稳定诱发心率加速、皮肤电导增强及威胁相关肌群激活(Cecchetto et al., 2025; de Groot et al., 2012), 且该生理反应模式在跨情境实验中展现出高度稳定性(de Groot et al., 2014, 2020, 2021, 2023), 同时这种变化提高了接收者的危险环境适应能力(Semin et al., 2024)。在高级演化阶段, 具备情绪体味产生和接收基因的个体因情绪体味的接收提高生存适应水平或繁殖能力; 个体通过后天学习调整情绪体味的释放、响应和偏好, 使情绪体味交流方式具有更高的适应性。在基因与学习的共同作用下, 自然选择将表达情绪体味释放和接收的有利基因从个体扩散到群体, 促进群体的生存和繁衍。情绪体味沟通方式在进化中变成更固定和夸张的社交沟通策略(Steiger et al., 2011), 情绪体味进化为释放信息素。

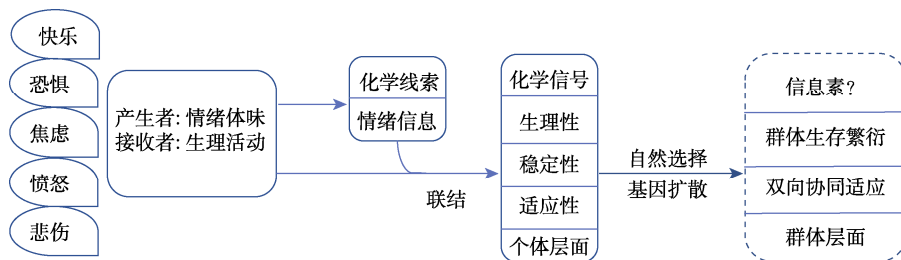


图 1 化学线索: 个体从他人情绪体味中读出情绪信息并通过感知这些线索来做出反应; 化学信号: 情绪体味稳定地诱导接受者特定的生理反应, 提高个体环境适应性; 信息素: 同一物种间有目的释放的化学信号, 提升种群生存与繁衍能力。

依据本假说, 目前情绪体味只能被定义为化学信号, 还未发现满足高级演化阶段的证据。要证明情绪体味是信息素还需满足两个核心条件: 其一, 产生者与接收者需建立基于信号效价的动态协同适应机制; 其二, 信号系统需通过迭代的社会交互形成进化稳定策略。因为只有情绪体味的产生者与接收者都从情绪体味交流中获益, 两者才能协同进化, 使该化学交流方式更高效。但是目前的研究只是单向的, 只研究了情绪体味对接收者的影响, 却忽略了情绪体味的接收对产生者的反馈。同时一个个体不能“完成进化”, 只有有利基因从个体扩散到群体时, 化学信号才能对群体的生存与繁衍产生影响, 在群体层面达到统一和稳定。因此, 当情绪体味交流方式被证明从个体上升到群体, 并被自然选择得以固化时, 情绪体味才可被界定为直效信息素。

4 总结与展望

情绪体味通过嗅觉通道对人类情绪交流产生潜在影响, 这类化学信号不仅能传递情绪状态, 还能引发接收者生理、心理和行为层面的连锁反应, 这是以往被忽略的情绪交流方式。本综述系统梳理不同情绪状态诱发的特异性体味在情绪交流中的作用机制, 发现情绪体味在实现情绪信息编码的同时, 通过神经-行为耦合机制, 赋予化学信号社会适应功能, 对接收者的情绪识别效率、共情能力及适应性行为产生促进作用。随后对情绪体味的作用模式对人类有什么意义进行讨论, 从生物化学层面认为情绪体味因缺乏特异性受体及可鉴别的化学特征, 不符合信息素的定义标准。从进化层面本文创新性地提出“际际化学演化假说”, 证明情绪体味作用模式更符合广义化学信号的定义。然而, 以往研究都使用单向暴露的方法, 将情绪体味的采集与暴露分离, 关于情绪体味在复杂社交活动中的功能仍知之甚少。因此, 我们在分析现有研究局限性的基础上, 探讨未来的研究方向与展望。

4.1 情绪体味功能的边界条件

积极与消极情绪体味构成生物进化中协同演化形成的“防御-联结”双向调控体系, 分别在危机快速响应与社会协作强化中发挥核心作用。然而, 消极情绪体味引发的持续性高警觉状态可能产生神经适应性损伤, 这一病理过程与焦虑障碍

的形成机制存在关联(LeDoux & Pine, 2016)。当前研究尚未系统探讨长期暴露于消极情绪体味是否会导致类似的神经行为改变(Semin et al., 2024)。同时积极情绪体味对情绪和认知的改善效果仅来自单次干预(Cecchetto et al., 2025), 多次的干预之后是否具有长期的效果还不得而知。其次嗅觉化学信号的作用效果在多感官信息整合时, 是否会因为其绕开丘脑直接激活边缘系统, 从而在多感官信息整合中占更多权重尚不明确。因此, 未来研究可以让接收者长期暴露于消极情绪体味下, 评估其对焦虑水平、压力激素(如皮质醇)和神经活动的影响, 配合功能性磁共振成像、脑电图等技术观察大脑功能变化, 特别是杏仁核和前额叶皮层的活动; 设计纵向研究, 让参与者每周暴露于积极情绪体味, 持续数周, 评估情绪状态、压力水平和认知功能的变化来揭示积极情绪体味是否具有累积或持久的益处; 采用双任务或注意分配实验, 在执行情绪识别任务的同时操控对嗅觉或其他感官信息的注意优先级, 以评估不同通道信息的相对权重和资源竞争; 厘清上述机制将推动构建情绪体味的定量化调控模型, 为开发基于嗅觉通路的精准化社会行为干预策略提供理论基石。

4.2 将情绪体味推向信息素

现有研究虽未能证实情绪体味符合经典信息素的定义——后者通常具有遗传性与群体互惠性(Stökl & Steiger, 2017)。研究发现东亚人和高加索人(分别携带 ABCC11-AA 和 ABCC11-GA/GG 等位基因, 该基因控制汗腺分泌)产生的情绪体味对东亚人和高加索人接收者的影响不存在差异(de Groot et al., 2018, 2023)。同时恐惧体味可以重复再暴露产生相同效果(Gomes et al., 2020), 说明情绪体味具备初步普遍性和稳定性。但目前情绪体味的相关研究高度依赖于实验室环境, 情绪体味直接输送到鼻腔或在鼻孔 2cm 位置处暴露, 这与真实社交情境差异巨大, 因此, 为明确情绪体味是否在社会交互中形成进化稳定策略, 未来可以研究: 1)情绪体味功能遗传性验证: 比较同卵和异卵双生子对情绪体味的反应差异, 探究个体对情绪性体味的反应是否独立于社会化经验, 结合代际追踪研究揭示体味与情绪联结的遗传或表观遗传传递路径; 2)适应意义解析: 寻找情绪体味的释放对产生者及人类群体层面的社交收益。通过多人互动情境实验, 探究情绪体味的接收者是否会

帮助身处危险的同伴,观察情绪体味产生者与接收者在互动中的合作程度、帮助行为、亲近度、非语言交流等,评估情绪体味在真实社交情境中的作用。理解情绪体味在人类社交网络演化中的选择压力,以及其在维系群体协作中的潜在功能。这些探索将最终确立情绪体味在人类社会化进程中的生物学定位。

4.3 在真实社交场景中应用情绪体味

情绪体味产生于社交情境之中,因此,研究应从实验室环境回归到真实的社交互动场景。现有研究已证实情绪体味对个体的生理、心理及行为反应具有显著影响。然而,这些结论多基于实验室条件下单向暴露范式得出,可能无法真实反映情绪体味在复杂社交互动中的作用机制(Smith & Semin, 2007)。为解决这一局限,未来研究可结合社会互动实验模型(Quintana et al., 2019)与沉浸式虚拟现实技术(Meister & Pause, 2021; Ortegón et al., 2023),在模拟的真实社交场景中实现情绪体味的同步产生与接收。并利用高精度嗅觉刺激设备(如吸气同步嗅觉仪, Wu et al., 2024)及高时间分辨率电生理技术(如化学感觉事件相关电位),深入解析情绪体味调控社会行为的神经机制。同时,上述研究的成果具有重要的实践价值。在情感计算领域,通过整合情绪体味的化学信号特征(Miranda et al., 2021),可开发适用于复杂社交场景的情绪识别辅助系统。赋予人工智能化学感官辅助的情绪识别能力后,此类系统有望帮助孤独症患者提升情绪识别能力。在心理咨询领域,积极情绪体味可用于增强社交焦虑患者的社交联结(Cecchetto et al., 2025),使患者放松,平衡创伤幸存者的防御反应,从而降低病理风险。消极情绪体味可应用于创伤后应激障碍的暴露疗法,扩大患者的预期误差,以提高患者的康复效果。这些应用不仅深化我们对社会行为的理解,还为心理健康干预提供创新路径。

参考文献

- Adolph, D., Meister, L., & Pause, B. M. (2013). Context counts! Social anxiety modulates the processing of fearful faces in the context of chemosensory anxiety signals. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 283.
- Adolph, D., Schlösser, S., Hawighorst, M., & Pause, B. M. (2010). Chemosensory signals of competition increase the skin conductance response in humans. *Physiology & Behavior*, 101(5), 666–671.
- Agron, S., de March, C. A., Weissgross, R., Mishor, E., Gorodisky, L., Weiss, T., ... Sobel, N. (2023). A chemical signal in human female tears lowers aggression in males. *PLoS Biology*, 21(12), e3002442.
- Albrecht, J., Demmel, M., Schöpf, V., Kleemann, A. M., Kopietz, R., May, J., ... Wiesmann, M. (2011). Smelling chemosensory signals of males in anxious versus nonanxious condition increases state anxiety of female subjects. *Chemical Senses*, 36(1), 19–27.
- Alcañiz, M., Giglioli, I. A. C., Carrasco-ribelles, L. A., Minissi, M. E., López, C. G., & Semin, G. R. (2023). How priming with body odors affects decision speeds in consumer behavior. *Scientific Reports*, 13(1), 609.
- Alexandra Kredlow, M., Fenster, R. J., Laurent, E. S., Ressler, K. J., & Phelps, E. A. (2022). Prefrontal cortex, amygdala, and threat processing: Implications for PTSD. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 247–259.
- Barson, J. R., Mack, N. R., & Gao, W. J. (2020). The paraventricular nucleus of the thalamus is an important node in the emotional processing network. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 14, 598469.
- Behnke, M., Kreibitz, S. D., Kaczmarek, L. D., Assink, M., & Gross, J. J. (2022). Autonomic nervous system activity during positive emotions: A meta-analytic review. *Emotion Review*, 14(2), 132–160.
- Bensafi, M., Tsutsui, T., Khan, R., Levenson, R. W., & Sobel, N. (2004). Sniffing a human sex-steroid derived compound affects mood and autonomic arousal in a dose-dependent manner. *Psychoneuroendocrinology*, 29(10), 1290–1299.
- Bylsma, L. M., Gračanin, A., & Vingerhoets, A. J. (2019). The neurobiology of human crying. *Clinical Autonomic Research*, 29, 63–73.
- Callara, A. L., Cecchetto, C., Dal Bò, E., Citi, L., Gentili, C., Vanello, N., ... Greco, A. (2022, July). Human body odors of happiness and fear modulate the late positive potential component during neutral face processing: A preliminary ERP study on healthy subjects. In *2022 44th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine & Biology Society (EMBC)* (pp. 4093–4096).
- Calvi, E., Quassolo, U., Massaia, M., Scandurra, A., D'Aniello, B., & D'Amelio, P. (2020). The scent of emotions: A systematic review of human intra- and interspecific chemical communication of emotions. *Brain and Behavior*, 10(5), e01585.
- Cecchetto, C., Dal Bò, E., Eliasson, E. T., Vigna, E., Natali, L., Scilingo, E. P., ... Gentili, C. (2025). Sniffing out a solution: How emotional body odors can improve mindfulness therapy for social anxiety. *Journal of Affective Disorders*, 369, 1082–1089.
- Chen, D., & Haviland-Jones, J. (2000). Human olfactory communication of emotion. *Perceptual and Motor Skills*, 91(3), 771–781.
- Chen, R., Zhu, Z., Ji, S., Geng, Z., Hou, Q., Sun, X., & Fu, X.

- (2020). Sweat gland regeneration: Current strategies and future opportunities. *Biomaterials*, 255, 120201.
- D'Aniello, B., Pinelli, C., Scandurra, A., Di Lucrezia, A., Aria, M., & Semin, G. R. (2023). When are puppies receptive to emotion-induced human chemosignals? The cases of fear and happiness. *Animal Cognition*, 26(4), 1241–1250.
- D'Aniello, B., Semin, G. R., Alterisio, A., Aria, M., & Scandurra, A. (2018). Interspecies transmission of emotional information via chemosignals: From humans to dogs (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition*, 21, 67–78.
- d'Ingeo, S., Siniscalchi, M., Straziota, V., Ventriglia, G., Sasso, R., & Quaranta, A. (2023). Relationship between asymmetric nostril use and human emotional odours in cats. *Scientific Reports*, 13(1), 10982.
- Dal Bò, E., Cecchetto, C., Callara, A. L., Greco, A., Mura, F., Vanello, N., ... Gentili, C. (2024). Emotion perception through the nose: How olfactory emotional cues modulate the perception of neutral facial expressions in affective disorders. *Translational Psychiatry*, 14(1), 342.
- de Groot, J. H., Haertl, T., Loos, H. M., Bachmann, C., Kontouli, A., & Smeets, M. A. (2023). Unraveling the universality of chemical fear communication: Evidence from behavioral, genetic, and chemical analyses. *Chemical Senses*, 48, bjad046.
- de Groot, J. H., Kirk, P. A., & Gottfried, J. A. (2020). Encoding fear intensity in human sweat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1800), 20190271.
- de Groot, J. H., Kirk, P. A., & Gottfried, J. A. (2021). Titrating the smell of fear: Initial evidence for dose-invariant behavioral, physiological, and neural responses. *Psychological Science*, 32(4), 558–572.
- de Groot, J. H., Semin, G. R., & Smeets, M. A. (2014). Chemical communication of fear: A case of male-female asymmetry. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(4), 1515–1525.
- de Groot, J. H., Semin, G. R., & Smeets, M. A. (2017). On the communicative function of body odors: A theoretical integration and review. *Perspectives on Psychological Science*, 12(2), 306–324.
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., & Semin, G. R. (2015). Rapid stress system drives chemical transfer of fear from sender to receiver. *PLoS One*, 10(2), e0118211.
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., Kaldewaij, A., Duijndam, M. J., & Semin, G. R. (2012). Chemosignals communicate human emotions. *Psychological Science*, 23(11), 1417–1424.
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., Rowson, M. J., Bulsing, P. J., Blonk, C. G., Wilkinson, J. E., & Semin, G. R. (2015). A sniff of happiness. *Psychological Science*, 26(6), 684–700.
- de Groot, J. H., van Houtum, L. A., Gortemaker, I., Ye, Y., Chen, W., Zhou, W., & Smeets, M. A. (2018). Beyond the west: Chemosignaling of emotions transcends ethno-cultural boundaries. *Psychoneuroendocrinology*, 98, 177–185.
- Destreze, A., Costes-Thiré, M., Viart, A. S., Prost, F., Patris, B., & Schaal, B. (2021). Male mice and cows perceive human emotional chemosignals: A preliminary study. *Animal Cognition*, 24(6), 1205–1214.
- Di Cicco, F., Evans, R. L., James, A. G., Weddell, I., Chopra, A., & Smeets, M. A. (2023). Intrinsic and extrinsic factors affecting axillary odor variation. A comprehensive review. *Physiology & Behavior*, 270, 114307.
- Dimitroff, S. J., Kardan, O., Necka, E. A., Decety, J., Berman, M. G., & Norman, G. J. (2017). Physiological dynamics of stress contagion. *Scientific Reports*, 7, 6168.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (2003). *Unmasking the face: A guide to recognizing emotions from facial clues* (Vol. 10). Ishk.
- Endevelt-Shapira, Y., Perl, O., Ravia, A., Amir, D., Eisen, A., Bezalel, V., ... Sobel, N. (2018). Altered responses to social chemosignals in autism spectrum disorder. *Nature Neuroscience*, 21(1), 111–119.
- Feldt-Rasmussen, U., Effraïmidis, G., & Klose, M. (2021). The hypothalamus-pituitary-thyroid (HPT)-axis and its role in physiology and pathophysiology of other hypothalamus-pituitary functions. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 525, 111173.
- Ferdowsi, S., Ognibene, D., Foulsham, T., Abolghasemi, V., Li, W., & Citi, L. (2020, October). Human chemosignals modulate interactions between social and emotional brain areas. In *2020 IEEE 20th International Conference on Bioinformatics and Bioengineering (BIBE)* (pp. 513–518).
- Ferreira, J., Parma, V., Alho, L., Silva, C. F., & Soares, S. C. (2018). Emotional body odors as context: Effects on cardiac and subjective responses. *Chemical Senses*, 43(5), 347–355.
- Ferrero, D. M., Moeller, L. M., Osakada, T., Horio, N., Li, Q., Roy, D. S., ... Liberles, S. D. (2013). A juvenile mouse pheromone inhibits sexual behaviour through the vomeronasal system. *Nature*, 502(7471), 368–371.
- Fox, A. S., Oler, J. A., Tromp, D. P., Fudge, J. L., & Kalin, N. H. (2015). Extending the amygdala in theories of threat processing. *Trends in Neurosciences*, 38(5), 319–329.
- Futuyma, D. J., & Kirkpatrick, M. (2023). *Evolution* (5th ed.). Oxford University Press.
- Gelstein, S., Yeshurun, Y., Rozenkrantz, L., Shushan, S., Frumin, I., Roth, Y., & Sobel, N. (2011). Human tears contain a chemosignal. *Science*, 331(6014), 226–230.
- Gioia, F., Callara, A. L., Bruderer, T., Ripszám, M., Di Francesco, F., Scilingo, E. P., & Greco, A. (2022, June). Potential physiological stress biomarkers in human sweat. In *2022 IEEE International Symposium on Medical Measurements and Applications (MeMeA)* (pp. 01–06).
- Gomes, N., & Semin, G. R. (2021). The function of fear chemosignals: Preparing for danger. *Chemical Senses*, 46, bjab005.
- Gomes, N., Pause, B. M., Smeets, M. A., & Semin, G. R. (2023). Comparing fear and anxiety chemosignals: Do they modulate facial muscle activity and facilitate identifying

- facial expressions? *Chemical Senses*, 48, bjad016.
- Gomes, N., Silva, F., & Semin, G. R. (2020). The lasting smell of emotions: The effects of reutilizing fear sweat samples. *Behavior Research Methods*, 52(6), 2438–2451.
- Gračanin, A., Bylsma, L. M., & Vingerhoets, A. J. (2018). Why only humans shed emotional tears: Evolutionary and cultural perspectives. *Human Nature*, 29(2), 104–133.
- Gračanin, A., Van Assen, M. A., Omrčen, V., Koraj, I., & Vingerhoets, A. J. (2017). Chemosignalling effects of human tears revisited: Does exposure to female tears decrease males' perception of female sexual attractiveness? *Cognition and Emotion*, 31(1), 139–150.
- Guo, X., He, H., Sun, J., & Kang, L. (2023). Plasticity of aggregation pheromones in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 59, 101098.
- Hadjikhani, N., & de Gelder, B. (2003). Seeing fearful body expressions activates the fusiform cortex and amygdala. *Current Biology*, 13(24), 2201–2205.
- Haegler, K., Zernecke, R., Kleemann, A. M., Albrecht, J., Pollatos, O., Brückmann, H., & Wiesmann, M. (2010). No fear no risk! Human risk behavior is affected by chemosensory anxiety signals. *Neuropsychologia*, 48(13), 3901–3908.
- Hare, R. M., Schlatter, S., Rhodes, G., & Simmons, L. W. (2017). Putative sex-specific human pheromones do not affect gender perception, attractiveness ratings or unfaithfulness judgements of opposite sex faces. *Royal Society Open Science*, 4(3), 160831.
- Heiss, S., Vaschillo, B., Vaschillo, E. G., Timko, C. A., & Hormes, J. M. (2021). Heart rate variability as a biobehavioral marker of diverse psychopathologies: A review and argument for an "ideal range". *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 121, 144–155.
- Holton, E., Grohn, J., Ward, H., Manohar, S. G., O'reilly, J. X., & Kolling, N. (2024). Goal commitment is supported by vmPFC through selective attention. *Nature Human Behaviour*, 8(7), 1351–1365.
- Howard, J. D., & Gottfried, J. A. (2014). Configural and elemental coding of natural odor mixture components in the human brain. *Neuron*, 84(4), 857–869.
- Jabbi, M., Swart, M., & Keysers, C. (2007). Empathy for positive and negative emotions in the gustatory cortex. *Neuroimage*, 34(4), 1744–1753.
- Kamiloğlu, R. G., Smeets, M. A., de Groot, J. H., & Semin, G. R. (2018). Fear odor facilitates the detection of fear expressions over other negative expressions. *Chemical Senses*, 43(6), 419–426.
- Karlson, P., & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': A new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183(4653), 55–56.
- Janata, A., Nardelli, M., Valenza, G., Baragli, P., D'Aniello, B., Alterisio, A., ... Scilingo, E. P. (2018, July). A case for the interspecies transfer of emotions: A preliminary investigation on how humans odors modify reactions of the autonomic nervous system in horses. In *2018 40th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)* (pp. 522–525).
- Larrigaldie, I., Damon, F., Mousqué, S., Patris, B., Lansade, L., Schaal, B., & Destrez, A. (2024). Do sheep (*Ovis aries*) discriminate human emotional odors? *Animal Cognition*, 27(1), 51.
- LeDoux, J. E., & Pine, D. S. (2016). Using neuroscience to help understand fear and anxiety: A two-system framework. *American Journal of Psychiatry*, 173(11), 1083–1093.
- Leung, F. Y. N., Sin, J., Dawson, C., Ong, J. H., Zhao, C., Veić, A., & Liu, F. (2022). Emotion recognition across visual and auditory modalities in autism spectrum disorder: A systematic review and meta-analysis. *Developmental Review*, 63, 101000.
- Liberles, S. D. (2014). Mammalian pheromones. *Annual Review of Physiology*, 76, 151–175.
- Lu, J., Ye, Y., & Wu, Y. (2024). Little evidence that androstadienone affects social distance-dependent prosocial behaviour: A pre-registered study. *Royal Society Open Science*, 11(5), 240004.
- Lübke, K. T., Storch, D., & Pause, B. M. (2024). Sexual orientation affects neural responses to subtle social aggression signals. *Archives of Sexual Behavior*, 53(1), 153–175.
- Maier, A., Scheele, D., Spengler, F. B., Menba, T., Mohr, F., Güntürkün, O., ... Hurlmann, R. (2019). Oxytocin reduces a chemosensory-induced stress bias in social perception. *Neuropsychopharmacology*, 44(2), 281–288.
- Mazzola, V., Arciero, G., Fazio, L., Lanciano, T., Gelao, B., Bertolino, A., & Bondolfi, G. (2020). Emotion-body connection dispositions modify the insulae-midcingulate effective connectivity during anger processing. *PloS One*, 15(2), e0228404.
- Meister, L., & Pause, B. M. (2021). It's trust or risk? Chemosensory anxiety signals affect bargaining in women. *Biological Psychology*, 162, 108114.
- Miranda, J. A., Canabal, M. F., Gutiérrez-Martín, L., Lanza-Gutierrez, J. M., Portela-García, M., & López-Ongil, C. (2021). Fear recognition for women using a reduced set of physiological signals. *Sensors*, 21(5), 1587.
- Moore, B. C. (2012). *An introduction to the psychology of hearing* (Chapter 2, pp.57–64). Brill.
- Motzkin, J. C., Philippi, C. L., Wolf, R. C., Baskaya, M. K., & Koenigs, M. (2015). Ventromedial prefrontal cortex is critical for the regulation of amygdala activity in humans. *Biological Psychiatry*, 77(3), 276–284.
- Mujica-Parodi, L. R., Strey, H. H., Frederick, B., Savoy, R., Cox, D., Botanov, Y., ... Weber, J. (2009). Chemosensory cues to conspecific emotional stress activate AMYgdala in humans. *PloS One*, 4(7), e6415.
- Mutic, S., Brünner, Y. F., Rodriguez-Raecke, R., Wiesmann, M., & Freiherr, J. (2017). Chemosensory danger detection in the human brain: Body odor communicating aggression modulates limbic system activation. *Neuropsychologia*, 99,

- 187–198.
- Mutic, S., Parma, V., Br nner, Y. F., & Freiherr, J. (2016). You smell dangerous: Communicating fight responses through human chemosignals of aggression. *Chemical Senses*, *41*(1), 35–43.
- Orteg n, S. R., Carlos, O., Robert-Hazotte, A., Lelgouarch, A., Desoche, C., Duncan, K. K., ... Ferdenzi, C. (2023). Investigating the human chemical communication of positive emotions using a virtual reality-based mood induction. *Physiology & Behavior*, *264*, 114147.
- Pause, B. M., Adolph, D., Prehn-Kristensen, A., & Ferstl, R. (2009). Startle response potentiation to chemosensory anxiety signals in socially anxious individuals. *International Journal of Psychophysiology*, *74*(2), 88–92.
- Pause, B. M., L bke, K., Laudien, J. H., & Ferstl, R. (2010). Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *PloS One*, *5*(4), e10342.
- Pause, B. M., Storch, D., & L bke, K. T. (2020). Chemosensory communication of aggression: Women's fine-tuned neural processing of male aggression signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1800), 20190270.
- Prehn, A., Ohrt, A., Sojka, B., Ferstl, R., & Pause, B. M. (2006). Chemosensory anxiety signals augment the startle reflex in humans. *Neuroscience Letters*, *394*(2), 127–130.
- Prehn-Kristensen, A., Wiesner, C., Bergmann, T. O., Wolff, S., Jansen, O., Mehdorn, H. M., ... Pause, B. M. (2009). Induction of empathy by the smell of anxiety. *PloS One*, *4*(6), e5987.
- Quintana, P., Nolet, K., Baus, O., & Bouchard, S. (2019). The effect of exposure to fear-related body odorants on anxiety and interpersonal trust toward a virtual character. *Chemical Senses*, *44*(9), 683–692.
- Regnier, F. E., & Law, J. H. (1968). Insect pheromones. *Journal of Lipid Research*, *9*(5), 541–551.
- Ressler, K. J., Berretta, S., Bolshakov, V. Y., Rosso, I. M., Meloni, E. G., Rauch, S. L., & Carlezon Jr, W. A. (2022). Post-traumatic stress disorder: Clinical and translational neuroscience from cells to circuits. *Nature Reviews Neurology*, *18*(5), 273–288.
- Richard Orteg n, S., Fournel, A., Carlos, O., Kawabata Duncan, K., Hirabayashi, K., Tagai, K., ... Ferdenzi, C. (2022). And I'm feeling good: Effect of emotional sweat and perfume on others' physiology, verbal responses, and creativity. *Chemical Senses*, *47*, bjac012.
- Riddell, P., Paris, M. C., Joon , C. J., Pageat, P., & Paris, D. B. (2021). Appeasing pheromones for the management of stress and aggression during conservation of wild canids: Could the solution be right under our nose? *Animals*, *11*(6), 1574.
- Rocha, M., Parma, V., Lundstr m, J. N., & Soares, S. C. (2018). Anxiety body odors as context for dynamic faces: Categorization and psychophysiological biases. *Perception*, *47*(10–11), 1054–1069.
- Rodr guez, I., Greer, C. A., Mok, M. Y., & Mombaerts, P. (2000). A putative pheromone receptor gene expressed in human olfactory mucosa. *Nature Genetics*, *26*(1), 18–19.
- Roseman, I. J. (2018). Functions of anger in the emotion system. In: Lench, H. (Eds.), *The function of emotions: When and why emotions help us* (pp.141–173). Springer, Cham.
- Rubin, D., Botanov, Y., Hajcak, G., & Mujica-Parodi, L. R. (2012). Second-hand stress: Inhalation of stress sweat enhances neural response to neutral faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *7*(2), 208–212.
- Sabiniewicz, A., Tarnowska, K., Świątek, R., Sorokowski, P., & Laska, M. (2020). Olfactory-based interspecific recognition of human emotions: Horses (*Equus ferus caballus*) can recognize fear and happiness body odour from humans (*Homo sapiens*). *Applied Animal Behaviour Science*, *230*, 105072.
- Sakamoto, K., Butera, M. A., Zhou, C., Maurizi, G., Chen, B., Ling, L., ... Buettner, C. (2025). Overnutrition causes insulin resistance and metabolic disorder through increased sympathetic nervous system activity. *Cell Metabolism*, *37*(1), 121–137.
- Science. (2005). So much more to know. *Science*, *309*(5731), 78–102.
- Semin, G. R., DePhillips, M., & Gomes, N. (2024). Investigating inattentive blindness through the lens of fear chemosignals. *Psychological Science*, *35*(1), 72–81.
- Silva, F., Gomes, N., Korb, S., & Semin, G. R. (2020). Not all emotions are equal: Fear chemosignals lower awareness thresholds only for fearful faces. *Chemical Senses*, *45*(7), 601–608.
- Simpson, G. G. (1953). The Baldwin effect. *Evolution*, *7*(2), 110–117.
- Singh, P. B., Young, A., Lind, S., Leegaard, M. C., Capuozzo, A., & Parma, V. (2018). Smelling anxiety chemosignals impairs clinical performance of dental students. *Chemical Senses*, *43*(6), 411–417.
- Smeets, M. A., Rosing, E. A., Jacobs, D. M., van Velzen, E., Koek, J. H., Blonk, C., ... Semin, G. R. (2020). Chemical fingerprints of emotional body odor. *Metabolites*, *10*(3), 84.
- Smith, E. R., & Semin, G. R. (2007). Situated social cognition. *Current Directions in Psychological Science*, *16*(3), 132–135.
- Sorokowski, P., Karwowski, M., Misiak, M., Marczak, M. K., Dziekan, M., Hummel, T., & Sorokowska, A. (2019). Sex differences in human olfaction: A meta-analysis. *Frontiers in Psychology*, *10*, 242.
- Steiger, S., Schmitt, T., & Schaefer, H. M. (2011). The origin and dynamic evolution of chemical information transfer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1708), 970–979.
- St kl, J., & Steiger, S. (2017). Evolutionary origin of insect pheromones. *Current Opinion in Insect Science*, *24*, 36–42.
- Susskind, J. M., Lee, D. H., Cusi, A., Feiman, R., Grabski,

- W., & Anderson, A. K. (2008). Expressing fear enhances sensory acquisition. *Nature Neuroscience*, *11*(7), 843–850.
- Van Kleef, G. A., & Côté, S. (2022). The social effects of emotions. *Annual Review of Psychology*, *73*(1), 629–658.
- Verheggen, F. J., Haubruge, E., & Mescher, M. C. (2010). Alarm pheromones-chemical signaling in response to danger. *Vitamins & Hormones*, *83*, 215–239.
- Voznessenskaya, V. V., Klyuchnikova, M. A., & Laktionova, T. K. (2022). Evolution of pheromones in mammals. *Biology Bulletin Reviews*, *12*(1), 49–64.
- Williams, R. (2017). Anger as a basic emotion and its role in personality building and pathological growth: The neuroscientific, developmental and clinical perspectives. *Frontiers in Psychology*, *8*, 1950.
- Wilson, C., Campbell, K., Petzel, Z., & Reeve, C. (2022). Dogs can discriminate between human baseline and psychological stress condition odours. *PLoS One*, *17*(9), e0274143.
- Wu, Y., Chen, K., Xing, C., Huang, M., Zhao, K., & Zhou, W. (2024). Human olfactory perception embeds fine temporal resolution within a single sniff. *Nature Human Behaviour*, *8*, 2168–2178.
- Wudarczyk, O. A., Kohn, N., Bergs, R., Goerlich, K. S., Gur, R. E., Turetsky, B., ... Habel, U. (2016). Chemosensory anxiety cues enhance the perception of fearful faces—An fMRI study. *Neuroimage*, *143*, 214–222.
- Wudarczyk, O. A., Kohn, N., Bergs, R., Gur, R. E., Turetsky, B., Schneider, F., & Habel, U. (2015). Chemosensory anxiety cues moderate the experience of social exclusion—An fMRI investigation with Cyberball. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1475.
- Wunder, A., Ludwig, J., Haertl, T., Arnhardt, S., Schwinn, L., Chellapandian, D. C., ... Freiherr, J. (2023). Can you smell my stress? Influence of stress chemosignals on empathy and emotion recognition in depressed individuals and healthy controls. *Physiology & Behavior*, *270*, 114309.
- Wyatt, T. D. (2020). Reproducible research into human chemical communication by cues and pheromones: Learning from psychology's renaissance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1800), 20190262.
- Zhou, W., & Chen, D. (2009). Fear-related chemosignals modulate recognition of fear in ambiguous facial expressions. *Psychological Science*, *20*(2), 177–183.

Emotional body odor: Mechanisms in emotional communication and biological significance

ZHOU Xingpan, LIU Peihan, WU Qi, LEI Yi

(Institute of Brain and Psychological Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu 610066, China)

Abstract: Emotional body odors (EBOs) are volatile organic compounds that arise when exocrine glands activated by the sympathetic nervous system secrete body fluids, which skin microbes then metabolize into volatile molecules. These molecules encode emotional information as chemical signals. When perceived, EBOs commonly elicit similar affective states in receivers, supporting olfactory emotional communication; however, their mechanisms and biological significance remain unclear. Evidence indicates that negative EBOs (for example, fear, anger, anxiety) recruit threat-defense systems in receivers, altering autonomic arousal, attentional bias, and defensive behavior. By contrast, positive EBOs promote emotional contagion and social bonding and can enhance physiological regulation and some cognitive functions. Together, these effects point to a bidirectional defense–bonding regulatory system that may increase social survival fitness. To clarify the evolutionary significance of these regulatory functions, this paper proposes the “communicative chemical evolution hypothesis.” The hypothesis describes a functional continuum from chemical cues (metabolic by-products), to chemical signals (socially exploited cues), and ultimately to pheromones (evolutionarily stabilized signals), and it highlights relevant temporal dynamics and selective mechanisms. Future work should combine multi-person social-interaction paradigms, twin designs, virtual reality, and high-resolution chemical analyses to test this framework. Such research may reveal olfactory intervention targets for disorders characterized by impaired emotion recognition or expression.

Keywords: emotional body odor, emotional communication, olfaction, pheromones, chemical communication