

瞳孔の社会的機能

Social function of pupil: A brief

金成 慧

KANARI Kei

要 旨

近年、人工知能（AI）を中心とする情報通信技術（ICT）の進化により、ヒトとコンピュータの円滑なコミュニケーションが求められるようになってきた。そのツールの1つとして、ヒトの瞳孔反応が着目されている。瞳孔は明るいところで収縮し、暗いところで散大する。この光に対する反応（対光反射）は瞳孔の主要な機能だと考えられている。しかしながら、近年、ヒトやチンパンジーなどの高等霊長類では、コミュニケーションにも用いられていることが明らかになってきた。本稿では、ヒトの瞳孔の光学的機能を解説し、瞳孔がヒトの内部状態を反映することを示す研究を紹介する。そして、ヒトやチンパンジーの瞳孔の社会的機能を取り上げるとともに、瞳孔計測を利用した今後の研究や応用の可能性について述べる。

Keywords: 瞳孔、瞳孔模倣、BCI、HMI

瞳孔の神経回路と光学的機能

眼の虹彩に囲まれた孔の部分を瞳孔という。私たちが見ている瞳孔は、実際の瞳孔の角膜屈折による虚像を見ているため、正しくは入射瞳（entrance pupil）と呼ばれ、実際より約1割大きい。瞳孔のよく知られた機能の1つは、明るいところで収縮し網膜に到達する光の量を調節する対光反射であろう。対光反射は古代ペルシアの博学者ラーゼス（850–923 CE）によって最初に報告された（Martin, 1967）。瞳孔の直径は1.5～9 mmの範囲で変化し、約200 msで刺激に反応する（Lowenstein & Loewenfeld, 1969）。標準的な照明環境下では、瞳孔の大きさは約3 mmである（Wyatt, 1995）。瞳孔の大きさの変化は、虹彩の2つの平滑筋（瞳孔括約筋、瞳孔散大筋）によって引き起こされる。

対光反射の経路（Lowenstein & Loewenfeld, 1969）は、網膜の錐体・杆体から発し、視神経、視神経交叉・視神経束を経由したあと、通常の視覚路である外側膝状体は経由せず、視蓋前域に終わる。視蓋前域でニューロンを変え、部分交差して、後交連を通り、中心灰白層の周囲を回って、Edinger-Westphal核（EW核）に達す

る。EW核を発した神経線維は動眼神経運動線維と合流する。眼窩内で、眼瞼挙筋・上直筋に分布する上枝と、その他の外眼筋・毛様神経節を介して瞳孔括約筋（瞳孔を収縮させる幅1mm弱の輪状の平滑筋、虹彩の中心方向先端部裏面に存在）と毛様筋に分布する下枝とに分かれる。毛様神経節から新たなニューロンが短毛様体神経として発し、視神経の周囲から眼球内に入り瞳孔括約筋に分布する。

瞳孔を散大させる放射線状の平滑筋（瞳孔散大筋）を支配する交感神経線維は視床下部に起源を発し、中脳・橋・延髄・脊髓を下行して、下・中頸部神経節を通過し、交感神経幹を上行し、上頸部神経節に入る。ここでシナプスを形成し、新しい線維が発し、節後線維となる。上頸部交感神経節を出た眼交感神経は内頸動脈とともに頭蓋内に入り、内頸動脈叢、鼻毛様神経、長毛様神経を通して瞳孔散大筋に至る（Lowenstein & Loewenfeld, 1969）。

上記のような経路を経て、瞳孔は眼に入る光の量を調節していると考えられているが、光の調節以外にも、次の2つの光学的機能があると考えられている

(Lowenstein & Loewenfeld, 1969)。1つは、近いところを見るときに縮瞳し、被写界深度を深めることで網膜像のボケを減少させる機能である（近見反応）。もう1つの機能は、錐体が機能するのに十分明るいレベル（明所視）において、瞳孔を小さくし、色収差（波長による屈折率変化により生じる収差）や球面収差（光が光軸に平行に入射したとき、光軸から離れるほど焦点からずれる現象）によるボケを減少させることである。

このように、瞳孔は光学的機能が主な役割だと考えられていたが、近年、高等霊長類において、認知プロセスを反映することやコミュニケーションとして利用されていることが多くの研究で示されている。

瞳孔と認知プロセス

瞳孔 (pupil) という言葉はラテン語の “pupilla” に由来する。これは相手の目に映る “little doll (小さな人形)” を意味する (Martin, 1967)。「目は魂の鏡 (Ut imago est animi voltus sic indices oculi)」(ローマ帝国政治家キケロ (106-47 BCE))、「目に心は宿る (In oculis animus habitat)」(ローマ帝国博物学者プリウス (23-79 CE)) という言葉があるように、目はヒトの内部状態を反映すると古代から考えられてきた。実際に、さまざまな認知プロセス（知覚、注意、記憶、意思決定）が瞳孔に影響することが多くの研究で示されている。

知覚のトップダウン効果として、瞳孔は物理的な光の量だけではなく、知覚的な明るさに対しても反応することが明らかになっている (Laeng & Endestad, 2011; Binda et al., 2013a)。Kitaoka (2005) が考案した “Asahi” と呼ばれる錯視は図の中心に明るい光があるように知覚される。この錯視の各要素の内側と外側を逆転させたコントロール刺激を作成し、オリジナル刺激とコントロール刺激を見たときの瞳孔を測定した。その結果、2つの刺激は物理的には同じ輝度（眼に入射する光の量は同じ）であるにもかかわらず、明るいと感じたオリジナル刺激を見たときに、瞳孔がより収縮した (Laeng & Endestad, 2011)。Binda ら (2013a) は、平均輝度がすべて等しい太陽の画像、均一画像、スクランブル画像、月の画像を用いて、それらを観察したときの瞳孔を測定した。その結果、眩しく感じる太陽の画像に対して、瞳孔が最も収縮した。どちらの研究も、眼球運動の解析から、視線位置の輝度と瞳孔反応に関連がないことを示している。さらに驚くべきことに、被験者が想像した対象の明るさに対応して瞳孔が変化することも明らかになっ

ている (Laeng & Sulutvedt, 2014)。

Einhäuser ら (2008) は、知覚的な切り替わりが起こる直前に瞳孔が散大することを示した。実験では、被験者はさまざまな双安定刺激（ネッカーキューブ、plaid motion、structure from motion など）を観察し、知覚的な切り替わりが生じたときにボタンを押して報告した。その結果、すべての刺激において、報告された切り替わりの直前に瞳孔が散大し、この切り替わり直前の散瞳が大きいほど、その後の知覚が安定することが明らかになった。双安定刺激は網膜における入力変化がないため、これらの結果は脳の内部状態の変化に起因すると考えられる。

認知的負荷と瞳孔に関する研究において、Kahneman らは、さまざまな難易度におけるタスクパフォーマンスと瞳孔との関連を検討した。実験では、被験者は1秒おきに呈示される1桁の数字を覚えて報告した。覚える数が3個から7個に増えるにしたがって瞳孔はより散大し、その散大は報告前にピークに達し、報告が終わると縮瞳し始めた (Kahneman & Beatty, 1966; Kahneman et al., 1967)。そのほかに、SAT scores (Ahern & Beatty, 1979)、ストループ効果 (Laeng et al., 2011)、ワーキングメモリ (Heitz et al., 2008)、語彙判断 (Kuchinke et al., 2007)、視覚探索 (Porter et al., 2007) などを用いた検討がなされている。一般的に、注意やワーキングメモリの理論は認知プロセスが限られたリソースプールを使うことを仮定している。そのため、リソースが使用されると瞳孔は次第に大きくなり、リソースが解放されると瞳孔は収縮していくと考えられる。

瞳孔と青斑核—ノルエピネフリン系

認知プロセスと瞳孔を調節する神経基質はほとんどわかっていないが、青斑核—ノルエピネフリン系 (locus coeruleus-nor-epinephrine system; LC-NE) が密接に関連していることは明らかである (Aston-Jones & Cohen, 2005)。LC には EW 核と脊髄への遠心性投射があり (Szabadi, 2012)、それぞれ副交感神経経路と交感神経経路の両方に接続する。さらに、LC は覚醒メカニズムを経由して認知プロセスに関連する多くの機能と関連すると考えられている (Sara & Bouret, 2012)。その証拠として、サルにおける瞳孔径の変化と LC ニューロン活動の変化が密接に関連することが示されている (Rajkowski, 1993; Rajkowski et al., 2004)。ヒトにおいては、薬物により LC が活性化することで覚醒度を

変化させるとそれに応じて瞳孔も変化すること (Hou et al., 2005) や、fMRI と瞳孔の同時測定により、瞳孔と LC 活性が同期変化することが明らかになっている (Murphy et al., 2014)。

LC の活動パターンは phasic (一過性) と tonic (持続性) の 2 つのモードがあることが示されている (Usher et al., 1999; Aston-Jones et al., 1994)。phasic モードでは、LC ベースライン活動が低く、タスクパフォーマンスが上昇する。一方、tonic モードでは、LC ベースライン活動が上昇し、一過性反応がなくなり、タスクパフォーマンスが低下する。Aston-Jones と Cohen (2005) は、LC-NE システムがタスクパフォーマンスに関連する皮質処理機構のゲイン変調を変えることで、phasic モードは搾取 (exploitation; 既知の報酬源を追求) を促進し、tonic モードは現在のタスクからの離脱を促進し、探索 (exploration; 新しい報酬を探す) を選択するという理論 (adaptive gain theory; AGT) を提案した。Gilzenrat ら (2010) は、ベースライン瞳孔径の減少 (ただし、タスク誘発性散大) はタスクへの従事 (搾取) に関連し、ベースライン瞳孔径の増加は現タスクの有用性の低下とタスクからの離脱 (探索) に関連することを明らかにし、AGT の仮説を裏付けた。

このように、瞳孔はヒトの内部状態を反映していることは確かであるが、それを外部から見えるようにしている意味はあるのだろうか。

瞳孔の社会的機能

ヒトの目は白目 (強膜) が露出している。霊長類約 88 種類について、目の外部形態の比較を行った研究 (Kobayashi & Kohshima, 1997) によると、ヒトの目は唯一完全に色素細胞を欠いた白い強膜を持ち、強膜露出度 (露出眼球部の横長 / 角膜横径) ・眼裂横長度 (目尻目頭距離 / 上下瞼間距離) とともに霊長類の中で最大であった。これは眼球運動による視野拡大を増やすための適応的形態であると考えられる。また、ヒト以外の霊長類のほとんどは、強膜と虹彩の色が似ており、そのうちの半数以上の種は強膜色と皮膚色も似ていたことから、着色強膜は視線隠蔽機能を果たしていることが示唆された。つまり、ヒトは霊長類の中で唯一、視線を強調する色彩パターンの目を持っているのである。体の大型化や道具の使用により捕食者から視線を隠蔽する必要がなくなる一方で、集団での狩猟・採集といった共同作業を同種他個体と円滑に協力するために視線を用いたと考えら

れる (Kobayashi & Kohshima, 2001)。

このように、視線はヒトのコミュニケーションとして重要な役割を担っていると考えられるが、ほとんどの眼球運動は随意的に動かすことができるため、他者の内部状態を正確に反映しているとは限らない。一方、瞳孔は交感神経・副交感神経で制御される不随意な変動であるため、信頼性の高い指標となり得る。Hess (1975) は、瞳孔が社会的機能を担っている可能性を主張した。Hess (1965) は、男性に瞳孔の大きさだけが異なる同じ女性の写真をペアで呈示した。その結果、写真の瞳孔の大きさの違いに気づいていないにもかかわらず、瞳孔の大きい女性を “soft”、“more feminine”、“pretty” と評価した。Simms (1967) は、同一男性・同一女性の瞳孔の大きさがそれぞれ異なる写真 4 枚に対する瞳孔反応を測定した。その結果、男性被験者は瞳孔の大きい女性の写真に、女性被験者は瞳孔の大きい男性の写真に対して、より大きい散瞳を示した。大きな瞳孔はその人と対面している人に対する好意 (興味) を示していると解釈され、人は好意を抱いてくれる人に対して好意を返す「好意の返報性」が関連していると考えられる。このように、他者の瞳孔の大きさは観察者によって無意識的に検出・処理され、観察者の内部状態にも影響する。

Kret ら (2014) は、この瞳孔模倣が同種のみを生じること示した。実験では、ヒトとチンパンジーに瞳孔が散大・収縮する両種の動画を呈示し、その際の観察者の瞳孔を測定した。その結果、ヒトもチンパンジーも、同種の瞳孔が散大する動画と収縮する動画を観察したときの瞳孔変化に差が見られた。さらに、この瞳孔模倣が行動 (意思決定) と関連することが明らかになっている (Kret et al., 2015; Kret et al., 2017; Van Breen et al., 2018; Kret & De Dreu, 2019)。実験において、被験者は瞳孔が散大・収縮・静止する人の動画を観察した後、その相手に対して投資するかどうか決定した。その結果、瞳孔が散大する人を観察すると、相手に対する投資額が増加し、被験者の瞳孔も散大した。瞳孔散大の模倣度合いと投資額は内集団においてのみ正の相関が見られた (Kret et al., 2015)。Van Breen ら (2018) は、同様の刺激を用いて、被験者が投資を受けてそれを返す役割になった場合にも、散瞳する相手により多くの額を送ることを明らかにした。これらの結果から、瞳孔模倣は他者の信頼の指標として用いられ、内集団の存続や繁栄の中で進化したと考えられる。そして、チンパンジーでも瞳孔模倣が起こることから、そのメカニズムは系統発

生的に古く、種間で共有されている可能性が示唆される (Kret et al., 2017)。

虹彩は瞳孔よりも暗いため、瞳孔が散大すると目の領域の輝度が減少する。そのため、瞳孔の模倣は社会的な現象ではなく、対光反射を反映していると主張する研究もある (Derksen et al., 2018)。Derksen ら (2018) は、目 (瞳孔と虹彩) の輝度とコントラストが等しいまま変動する瞳孔刺激を観察した際に、瞳孔の模倣が生じるか検討した。その結果、輝度とコントラストが統制されていない刺激に対しては、瞳孔の模倣に沿ったパターンを示したが、輝度が均一化された刺激や静的刺激 (輝度が均一化されているかにかかわらず) に対しては、瞳孔の模倣に沿ったパターンは見られなかった。これらの結果から、瞳孔の模倣は、目の輝度変化や瞳孔の動的変化によって、目への空間的注意が高まることで誘発される対光反射であると主張している。これに対して、Prochazkova ら (2018) は、Kret ら (2015) と同様の実験手続きで、瞳孔と脳活動を同時に計測し、瞳孔散大模倣が心の理論ネットワーク (precuneus, temporo-parietal junction, superior temporal sulcus, medial prefrontal cortex) を活性化することで、信頼を促進していることを示した。また、①信頼のような社会的行動に対する瞳孔模倣の効果は社会的文脈 (内集団・外集団) によって調節されること、②瞳孔模倣が生じた被験者とそうでない被験者で固視時間に差がないことから、瞳孔模倣が注意誘発性対光反射ではないことを主張した。①については、外集団の顔は見慣れていないため刺激全体への処理が多くなり、目への注意が低下した可能性も考えられる。②については、視線位置と注意位置は異なり、注意位置の輝度と対応して瞳孔は反応する (Binda et al., 2013b; Mathôt et al., 2013; Naber et al., 2013) ため、注意が関連している可能性は排除できない。おそらく、瞳孔模倣には注意メカニズムが関連しており、瞳孔模倣の情報が LC から心の理論ネットワークに送られることで、信頼が高まるのではないかと考えられる。

瞳孔反応を用いた応用的展開

本稿では、瞳孔の基本的な機能である光学的側面を述べた上で、瞳孔がヒトの認知プロセスを反映すること、社会集団の繁栄のための社会的機能を担っている可能性を紹介した。瞳孔は視線 (眼球運動) とは異なり、無意識的な反応であることから、ヒトの内部状態を推定するのに信頼性が高い指標の一つである。また、生理学的手

法 (EEG, fMRI, MEG) と比べて、非侵襲性で携帯可能な機器で迅速・容易に測定できる。瞳孔測定は、言葉による反応ができない人 (失語症患者、閉じ込め症候群など)、言語習得前の乳児、言葉を持たない動物などに対する研究に活用できる。また、自律神経系や注意の機能障害が報告されている自閉症 (Daluwatte et al., 2013; Turi et al., 2018)、頭頂皮質・大脳基底核の機能障害を持つ統合失調症 (Winton-Brown et al., 2014; Grace, 2010) など、いくつかの障害の診断への応用も期待される。工学的には、身体が不自由な高齢者や障がい者の意思を行動に変換する Brain Computer Interface や、ヒトの内部状態を推定し、それに応じてマシンやロボットの反応を変化させる Human Machine Interface の開発に寄与すると考えられる。

瞳孔はさまざまな要因の影響を受けるため、認知プロセスのような高次処理から瞳孔調節の経路は不明なものが多い。しかしながら、実験刺激・条件の厳密な統制や測定技術・解析方法の進歩など、生理学、心理物理学から工学など幅広い分野の基礎研究によって、少しずつ明らかになってきている。このような瞳孔を通した心の理解は、モノの豊かさから心の豊かさへ移行すべき現代社会にとって、重要な課題である。

引用文献

- Ahern, S., & Beatty, J. (1979). Pupillary responses during information processing vary with Scholastic Aptitude Test scores. *Science*, 205 (4412), 1289–1292
- Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: adaptive gain and optimal performance. *Annu. Rev. Neurosci.*, 28, 403–450.
- Aston-Jones, G., Rajkowski, J., Kubiak, P., & Alexinsky, T. (1994). Locus coeruleus neurons in monkey are selectively activated by attended cues in a vigilance task. *Journal of Neuroscience*, 14 (7), 4467–4480.
- Binda, P., Pereverzeva, M., & Murray, S. O. (2013a). Pupil constrictions to photographs of the sun. *Journal of Vision*, 13 (6), 8–8.
- Binda, P., Pereverzeva, M., & Murray, S. O. (2013b). Attention to bright surfaces enhances the pupillary light reflex. *Journal of Neuroscience*, 33

- (5), 2199–2204.
- Crawford, B. H. (1936). The dependence of pupil size upon external light stimulus under static and variable conditions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 121 (823), 376–395.
- Daluwatte, C., Miles, J. H., Christ, S. E., Beversdorf, D. Q., Takahashi, T. N., & Yao, G. (2013). Atypical pupillary light reflex and heart rate variability in children with autism spectrum disorder. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 43 (8), 1910–1925.
- Derksen, M., van Alphen, J., Schaap, S., Mathot, S., & Naber, M. (2018). Pupil mimicry is the result of brightness perception of the iris and pupil. *Journal of Cognition*, 1 (1), 1–16.
- Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O. (2008). Pupil dilation reflects perceptual selection and predicts subsequent stability in perceptual rivalry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (5), 1704–1709.
- Gilzenrat, M. S., Nieuwenhuis, S., Jepma, M., & Cohen, J. D. (2010). Pupil diameter tracks changes in control state predicted by the adaptive gain theory of locus coeruleus function. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 10 (2), 252–269.
- Grace, A. A. (2010). Ventral hippocampus, interneurons, and schizophrenia: a new understanding of the pathophysiology of schizophrenia and its implications for treatment and prevention. *Current directions in psychological science*, 19 (4), 232–237.
- Heitz, R. P., Schrock, J. C., Payne, T. W., & Engle, R. W. (2008). Effects of incentive on working memory capacity: Behavioral and pupillometric data. *Psychophysiology*, 45 (1), 119–129.
- Hess, E. H. (1965). Attitude and pupil size. *Scientific american*, 212 (4), 46–55.
- Hess, E. H. (1975). The role of pupil size in communication. *Scientific American*, 233 (5), 110–119.
- Hou, R. H., Freeman, C., Langley, R. W., Szabadi, E., & Bradshaw, C. M. (2005). Does modafinil activate the locus coeruleus in man? Comparison of modafinil and clonidine on arousal and autonomic functions in human volunteers. *Psychopharmacology*, 181 (3), 537–549.
- Kahneman, D., & Beatty, J. (1966). Pupil diameter and load on memory. *Science*, 154 (3756), 1583–1585.
- Kahneman, D., Beatty, J., & Pollack, I. (1967). Perceptual deficit during a mental task. *Science*, 157 (3785), 218–219.
- Kitaoka, A. (2005). *Trick eyes*. Barnes & Noble.
- Kobayashi, H., & Kohshima, S. (1997). Unique morphology of the human eye. *Nature*, 387 (6635), 767.
- Kobayashi, H., & Kohshima, S. (2001). Unique morphology of the human eye and its adaptive meaning: comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of human evolution*, 40 (5), 419–435.
- Kret, M. E., Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. (2014). Chimpanzees and humans mimic pupil-size of conspecifics. *PLoS One*, 9 (8), e104886.
- Kret, M. E., Fischer, A. H., & De Dreu, C. K. (2015). Pupil mimicry correlates with trust in in-group partners with dilating pupils. *Psychological science*, 26 (9), 1401–1410.
- Kret, M. E., & De Dreu, C. K. (2017). Pupil-mimicry conditions trust in partners: Moderation by oxytocin and group membership. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284 (1850), 20162554.
- Kret, M. E., & De Dreu, C. K. (2019). The power of pupil size in establishing trust and reciprocity. *Journal of Experimental Psychology: General*.
- Kuchinke, L., Vö, M. L. H., Hofmann, M., & Jacobs, A. M. (2007). Pupillary responses during lexical decisions vary with word frequency but not emotional valence. *International Journal of Psychophysiology*, 65 (2), 132–140.
- Laeng, B., Ørbo, M., Holmlund, T., & Miozzo, M. (2011). Pupillary stroop effects. *Cognitive processing*, 12 (1), 13–21.
- Laeng, B., & Endestad, T. (2012). Bright illusions reduce the eye's pupil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (6), 2162–2167.

- Laeng, B., & Sulutvedt, U. (2014). The eye pupil adjusts to imaginary light. *Psychological science*, 25 (1), 188-197.
- Lowenstein, O., & Loewenfeld, I. E. (1969). *The Pupil, the Eye*, ed. Davson H.
- Martin, I. (1967). *A manual of psychophysiological methods*. North-Holland Pub. Co.; New York: Wiley.
- Mathôt, S., Van Der Linden, L., Grainger, J., & Vitu, F. (2013). The pupillary light response reveals the focus of covert visual attention. *PLoS One*, 8 (10), e78168.
- Murphy, P. R., O'Connell, R. G., O'Sullivan, M., Robertson, I. H., & Balsters, J. H. (2014). Pupil diameter covaries with BOLD activity in human locus coeruleus. *Human brain mapping*, 35 (8), 4140-4154.
- Naber, M., Alvarez, G. A., & Nakayama, K. (2013). Tracking the allocation of attention using human pupillary oscillations. *Frontiers in psychology*, 4, 919.
- Prochazkova, E., Prochazkova, L., Giffin, M. R., Scholte, H. S., De Dreu, C. K., & Kret, M. E. (2018). Pupil mimicry promotes trust through the theory-of-mind network. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115 (31), E7265-E7274.
- Rajkowski, J. (1993). Correlations between locus coeruleus (LC) neural activity, pupil diameter and behavior in monkey support a role of LC in attention. *Soc. Neurosc., Abstract*, Washington, DC, 1993.
- Rajkowski, J., Majczynski, H., Clayton, E., & Aston-Jones, G. (2004). Activation of monkey locus coeruleus neurons varies with difficulty and performance in a target detection task. *Journal of Neurophysiology*, 92 (1), 361-371.
- Sara, S. J., & Bouret, S. (2012). Orienting and reorienting: the locus coeruleus mediates cognition through arousal. *Neuron*, 76 (1), 130-141.
- Simms, T. M. (1967). Pupillary response of male and female subjects to pupillary difference in male and female picture stimuli. *Perception & Psychophysics*, 2 (11), 553-555.
- Szabadi, E. (2012). Modulation of physiological reflexes by pain: role of the locus coeruleus. *Frontiers in integrative neuroscience*, 6, 94.
- Turi, M., Burr, D. C., & Binda, P. (2018). Pupillometry reveals perceptual differences that are tightly linked to autistic traits in typical adults. *eLife*, 7, e32399.
- Usher, M., Cohen, J. D., Servan-Schreiber, D., Rajkowski, J., & Aston-Jones, G. (1999). The role of locus coeruleus in the regulation of cognitive performance. *Science*, 283 (5401), 549-554.
- Van Breen, J. A., De Dreu, C. K., & Kret, M. E. (2018). Pupil to pupil: The effect of a partner's pupil size on (dis) honest behavior. *Journal of Experimental Social Psychology*, 74, 231-245.
- Winton-Brown, T. T., Fusar-Poli, P., Ungless, M. A., & Howes, O. D. (2014). Dopaminergic basis of salience dysregulation in psychosis. *Trends in Neurosciences*, 37 (2), 85-94.
- Wyatt, H. J. (1995). The form of the human pupil. *Vision research*, 35 (14), 2021-2036.