

胼胝体调节大脑两半球相互作用的机制*

高 飞 蔡厚德

(南京师范大学心理学院, 南京 210097)

摘 要 胼胝体是哺乳动物脑内最大的白质结构, 不仅可以在大脑两半球间传递信息, 也能调节半球间的相互作用, “抑制模型”和“兴奋模型”是当前解释胼胝体调节机制的主要模型。前者假设, 胼胝体对半球间的信息传递起抑制作用, 表现为优势半球的功能增强, 非优势半球的活动抑制, 因而可以提高半球加工的独立性和功能不对称性; 后者则认为, 胼胝体对半球间信息传递起促进作用, 导致两半球同时性活动, 并增强其功能连接性, 因而可以降低半球的功能不对称性, 有利于半球间的信息共享与功能整合。近期的研究显示, 胼胝体并不是一个结构与功能的单一体, 而是包含了在空间与时间上既分离又互动的多通道信息加工复合体。抑制与兴奋信息可以通过胼胝体的不同空间通道以不同的速度在半球间进行传递, 并受到任务计算类型与复杂性的调节, 因此, 胼胝体的抑制与兴奋的协同可以调节两半球的动态相互作用。

关键词 胼胝体; 抑制模型; 兴奋模型; 两半球的动态相互作用

分类号 B845

1 前言

胼胝体(corpus callosum)是哺乳动物脑内连接大脑两半球最大的白质联合, 包含超过 2 亿条髓鞘化的轴突纤维(Luders, Thompson, & Toga, 2010), 连接着大脑两半球同源和异源脑区, 负责半球间信息的传递和功能整合(Chaim et al., 2010; Paul et al., 2007)。

然而, 胼胝体调节两半球间相互作用的加工机制, 却出现了两种完全对立的观点(Bloom & Hynd, 2005; Clarke & Zaidel, 1994; van der Knaap & van der Ham, 2011)。一种认为, 胼胝体的作用是保持半球的信息加工独立性, 在一侧半球或脑区激活时另一侧半球同源脑区的活动受到抑制, 从而减弱半球间的功能连接性(connectivity), 表现出更大的功能不对称, 也称为抑制模型(inhibitory model); 另一种则认为, 胼胝体对半球间的信息传递起促进作用, 表现为两半球活动的同时增强, 从而增进半球间的功能连接性, 降低

功能不对称性, 有利于半球间的信息共享与功能整合, 也称为兴奋模型(excitatory model)。

尽管这两个模型分别得到了一些证据的支持, 但新的研究表明, 胼胝体并不是一个在结构和功能上的单一体, 抑制与兴奋信息可以通过胼胝体的不同空间通道以不同的速度在半球间进行传递, 并受到任务计算类型与复杂性的调节, 因此, 胼胝体的抑制与兴奋加工并不是相互对立的, 它们的协同活动能有效调节大脑两半球间的动态相互作用。据此, 本文首先简述了胼胝体的结构与功能组织; 然后介绍支持这两个模型的相关证据; 再后重点阐述了胼胝体的抑制与兴奋加工的空间与时间计算特性, 以及加工任务类型与复杂性的计算特性, 以说明它们对大脑两半球动态相互作用的意义; 最后, 展望了今后需要重点关注的某些研究方向。

2 胼胝体的结构与功能组织

胼胝体的神经解剖从前至后依次由喙部(rostrum)、膝部(genu)、喙体部(rostrum truncus)、前中体部(anterior midbody)、后中体部(posterior midbody)、狭部(isthmus)和压部(splenium)七部分组成(Langan et al., 2010; Witelson, 1989) (图 1)。

收稿日期: 2012-10-16

* 国家自然科学基金项目(31100814)支持。

通讯作者: 蔡厚德, E-mail: caihoude@163.com

胼胝体的喙部连接两半球的眶额皮层、下部前运动皮层; 膝部连接两半球的前额皮层; 喙体部连接两半球的前运动区和辅助运动区; 前中体部连接初级运动皮层; 后中体部连接初级感觉皮层; 狭部连接两半球的颞上皮层、后顶皮层; 压部连接两半球的枕叶皮层和颞下皮层(Langan et al., 2010)。

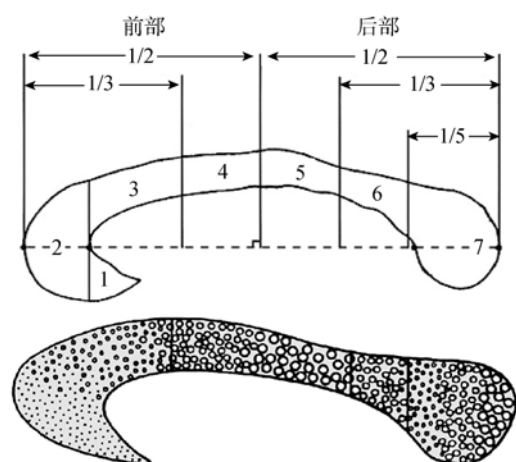


图 1 胼胝体正中矢面结构图。上图表示胼胝体的七个亚区: 1、喙部; 2、膝部; 3、喙体部; 4、前中体部; 5、后中体部; 6、狭部; 7、压部。下图表示胼胝体不同部分的纤维粗细和密度分布情况(Doron & Gazzaniga, 2008; Langan et al., 2010)。

胼胝体的大部分神经纤维在出生时已形成, 但髓鞘化(fiber myelination), 改道(redirection)和修剪(pruning)等过程主要在出生后完成(Luders, Thompson, et al., 2010)。年龄、性别等因素会导致胼胝体出现大小的差异(Junle et al., 2008; Luders, Thompson, et al., 2010)。胼胝体纤维的髓鞘化、直径大小和密度在不同亚区的分布并不相同(图 1)。其中, 高密度的、小直径的(小于 $2\mu\text{m}$)、弱髓鞘化和传递速度慢的纤维连接两半球的前额叶等高级的联络区皮层, 可以维持两半球间信息传递的抑制与兴奋平衡; 而密度低的、大直径的(大于 $3\mu\text{m}$)、强髓鞘化和信息传递速度快的纤维连接着两半球的初级和次级感觉与运动皮层, 以保证感知与运动信息在半球间的快速与准确传递(Aboitiz & Montiel, 2003; Berlucchi, 2012; Doron & Gazzaniga, 2008)。

3 抑制模型

神经心理学家 Kinsbourne (1975)最早提出胼胝体功能的抑制假设, 认为一个半球内的激活会降低另一个半球的活动水平, 这种不对称性的活动是由胼胝体调节的, 两半球之间维持着一种恒定的彼此抑制关系, 以便建立半球间的“抑制性屏障”(inhibitory barrier), 进而防止半球间不适宜信息交流的干扰, 以确保一个半球在某一功能方面处于优势地位。心理学家 Cook (1984b)进一步提出同位抑制理论(homotopic inhibition theory)阐述半球间通过胼胝体实现的抑制性加工机制, 认为两半球的同源脑区之间是以一种抑制的方式连接的, 而同一半球内的相邻脑区之间存在中心-周边的抑制关系, 即当某一局部皮层区被对侧同源脑区的激活抑制时, 该皮层区周边皮层则会立即变得活跃(图 2)。

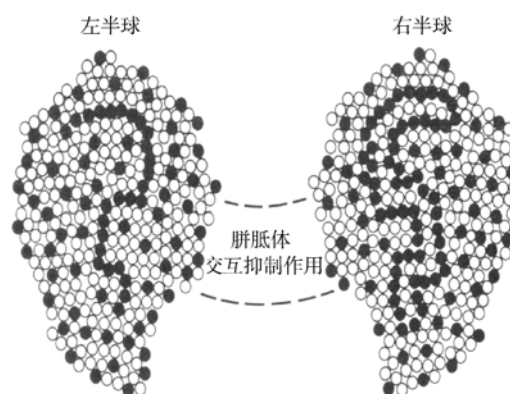


图 2 胼胝体的同位抑制理论(Cook, 1984a)

以上两种观点都假定, 胼胝体在两半球间可能传递了抑制性的信息, 这对维持大脑功能的不对称性和防止半球间出现信息加工冲突是必要的。

3.1 胼胝体发育与老化研究

研究资料显示, 胼胝体的发育与衰老过程会伴随整体形态和显微结构的改变(Hasan et al., 2009), 这可能会影响半球间的信息传递和两半球间的相互作用。在人脑中, 神经纤维的髓鞘化约在 5 岁完成, 但白质结构的成熟要到成年早期(Qiu, Li, Liu, Xie, & Wang, 2010)。研究发现, 年龄较小的儿童会出现镜像运动(mirror movements)或动作溢流(motor overflow), 即身体同侧和对侧手

臂出现同时性的无意识运动(Shim, Karol, Hsu, & de Oliveira, 2008), 提示两半球间可能尚未建立通过胼胝体实现的相互抑制机制, 这也许是因神经纤维尚未完全髓鞘化所致(Qiu et al., 2010)。然而, 在老年化过程中这种镜像运动还会因胼胝体的脱髓鞘或萎缩逐渐增多(Addamo, Farrow, Hoy, Bradshaw, & Georgiou-Karistianis, 2007)。神经解剖研究发现, 老年人胼胝体前部和中部会随年龄增长会逐渐萎缩, 而后部没有变化, 这种萎缩主要与小直径纤维的数量和密度减小有关, 而与大直径纤维无关(Hou & Pakkenberg, 2012; Schulte & Muller-Oehring, 2010)。一项结合功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)和弥散张量成像(Diffusion Tensor Imaging, DTI)的研究(Persson et al., 2006)考查了老年人情节性记忆的脑区活动及其与胼胝体调节半球间信息传递的关系。结果表明, 记忆成绩差的老年人被试不仅海马体积明显减小, 且胼胝体前部的各向异性值(fractional anisotropy, FA)较低, 并伴有两半球额叶的同时激活(成绩正常被试仅为左额叶激活)。FA值可以代表水分子沿胼胝体纤维扩散的方向一致性, FA值降低表明胼胝体的连接性有所下降, 因此该研究不仅显示记忆成绩差的被试存在与记忆有关的脑区异常, 还提示伴随老年化出现的两半球激活可能是由胼胝体传递抑制信息的功能减弱所致。另一项fMRI研究(Langan et al., 2010)考查了老年人的胼胝体老化对大脑功能连接性和功能偏侧化的影响, 发现老年人与年轻人相比, 有更小的胼胝体和更弱的偏侧化; 同侧运动皮层的过度激活只在老年被试中出现, 并伴有反应时的延长。这表明, 双侧运动皮层的激活并没有提高老年被试的运动成绩, 也提示用单手反应可能受到了对侧半球激活的干扰。

如上所述, 胼胝体功能尚未成熟的儿童在运动控制中出现了两半球间的竞争; 由于胼胝体的老化与功能减退, 老年人在简单的手运动任务和复杂的记忆加工中都出现了更明显的两侧半球激活, 并伴随功能活动效率的减退。可见, 胼胝体的抑制作用不仅对建立与维持半球间的功能不对称至关重要, 也是大脑功能与行为成熟的重要标志。

3.2 右耳优势研究

右耳优势(right ear advantage, REA)是指在双

耳分听测验(dichotic listening test)中被试对呈现在右耳的言语刺激反应更快、正确率更高的现象(Westerhausen & Hugdahl, 2008)。较早提出的结构模型(structural model)认为, 在双耳分听刺激条件下人脑的听觉神经通路在皮层下发生了对侧耳的强投射对同侧耳的弱投射的抑制, 导致在左右耳与左右半球间出现了“交叉投射”效应, 由于左半球对言语刺激的知觉加工更擅长, 因此产生了右耳-左半球的优势效应(Kimura, 1967)。

近期, 研究者(Foundas, Corey, Hurley, & Heilman, 2006)开始关注胼胝体中转模型(callosal relay model)中半球间传递的抑制性信息的调节作用, 即阻碍左耳-右半球的信息经胼胝体向左半球的传递, 这可能会造成左耳信息的强度减弱和加工延迟, 导致 REA 效应的出现。而且, 认知神经的研究证据表明, 胼胝体还传递注意控制的信息。例如, DTI 的研究(Westerhausen et al., 2006)发现, 胼胝体在将注意主动转移到左耳的过程中起重要作用, 尤其是胼胝体膝部连接的负责认知冲突加工的前额皮层(Hofer & Frahm, 2006)。另外, ERPs 的研究(Neelon, Williams, & Garell, 2011)还发现, 在低注意负荷条件下不管注意哪一侧耳的刺激, 两耳的 ERP 波幅均增强; 而在高注意负荷条件下, 只有注意耳的 ERP 波幅增加, 提示随着注意负荷的增加, 产生了对非-目标刺激神经反应的抑制。研究者推测, 这种非对称性的注意调节可能反映了胼胝体的一种注意门控机制(attention-gating mechanisms), 即随着认知需求的变化能动态抑制对侧耳的信息传入。一些证据(Gootjes et al., 2006; Neelon et al., 2011)还提示, 胼胝体后部的大直径纤维更多参与了听觉信息的半球间传递, 而前部的小直径纤维则更多基于认知需求的变化来调节半球间的信息传递。

可见, 在双耳分听测验条件下两半球同时接收到两个不同的听觉刺激, 有必要通过胼胝体在半球间传递抑制信号, 以阻止来自对侧半球的干扰, 进而有效选择目标刺激进行加工和反应。同时, 这种选择机制还会受到注意的调节, 以便能将更多的资源用于加工目标刺激, 而抑制对非目标刺激信息的加工。因此, 胼胝体的抑制功能也许确实可以在半球间形成一个“屏障”, 以阻止半球间不合适信息的交流, 也能建立与维持半球的功能不对称。

3.3 元控制研究

胼胝体抑制信号的“屏障”作用还可以协调两个信息加工方式不同的半球,以便产生统一的心理加工与行为反应,元控制(metacontrol)研究为此提供了重要的实验证据。Levy 和 Trevarthen(1976)在割裂脑的实验中发现,两半球的能力差异并不是决定任务加工和反应选择的唯一变量,因为加工任务与控制反应的半球并不总是完成任务能力更强的半球。因而,有可能存在某种神经机制决定由哪一侧脑半球控制信息加工与实施行为反应,这就是所谓的元控制(蔡厚德, 2000)。理解这一理论的关键是假设任务加工中能力(ability)擅长的半球与实施加工和控制反应的优势(advantage)半球可能是一致的,也可能是分离的,胼胝体可以传递抑制信号,选择由哪个半球加工和控制反应(Adam & Güntürkün, 2009)(图3)。

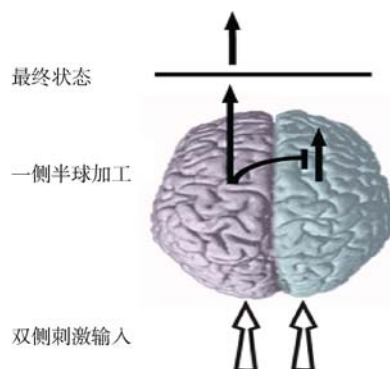


图3 元控制的原理示意。感觉信息同时传入两侧半球,却由一侧半球主导加工和控制反应。通过胼胝体抑制一侧半球的加工活动,元控制可以决定由哪一侧半球加工和控制反应(Adam & Güntürkün, 2009)。

为了验证这一假设, Hellige, Taylor 和 Eng (1989)在偏侧化的视觉速示研究(lateralized tachistoscopic studies)中将信息分别呈现给右视野-左半球、左视野-右半球或将相同的刺激同时呈现在两视野-两半球,通过比较单视野-单侧半球加工与两视野-两半球同时加工成绩(量)的差异和加工方式(质)的差异,评价半球的加工能力与优势的关系。例如,虽然左半球加工辅音-元音-辅音(consonant-vowel-consonant, CVC)无义音节的错误更少,但两半球同时加工出现了与右半球相似的错误模式,提示是右半球实施了元控制。Lohr

等人(2006)对精神分裂症病人进行了同样的 CVC 音节测验,发现与正常人和双相障碍病人(bipolar disorder)的错误类型不同,患者的两半球加工的错误模式与左半球的相似,这可能是由于胼胝体异常导致了两半球信息加工方式与左半球一致。Urgesi, Bricolo 和 Aglioti (2005)采用分裂嵌合脸(chimeric faces)的研究也证明,面孔加工中半球加工能力与优势的分离,即尽管右半球擅长加工面孔任务,但在两半球得到两个不同的面孔刺激时也可以由左半球来完成反应,提示胼胝体通过选择机制能抑制半球间出现的冲突信息,以便获得对感知信息的单一表征。

令人好奇的是,两半球缺少胼胝体的鸽子也存在元控制(Adam & Güntürkün, 2009)。鸽子的双眼是两侧分布的,且来自双眼的视觉传入与两半球间存在交叉投射投射,即来自左眼的视觉信息完全投射至右半球,来自右眼的视觉信息则完全投射至左半球,通过对不同眼实施训练可以建立特定半球对颜色刺激-反应之间的固定联系。结果表明,有些鸽子对两类刺激都反应,提示它们不存在元控制;有些鸽子则倾向对冲突的刺激反应,表明它们似乎可以对左眼-右半球或右眼-左半球所习得的颜色刺激-反应进行选择,即存在元控制(Adam & Güntürkün, 2009)。可见,元控制可能是一种广泛分布的动态机制,拥有两半球的所有动物都需要这种加工,否则将无法解决在半球间出现加工冲突和反应的选择难题。

4 兴奋模型

著名神经心理学家、诺贝尔奖得主 Sperry (1962)最早提出半球间传递兴奋性信息的观点,认为胼胝体可以使未受到刺激作用的半球得到激活,进而促进大脑两半球信息的交流和共享,也有利于两半球的功能整合。Geschwind 和 Galaburda (1985)进一步认为,越是对称的大脑就拥有越强的半球间兴奋性连接,而大脑偏侧化的发展与半球间缺少兴奋性的连接相关,因而偏侧化程度越高的个体就拥有越小的胼胝体。Clarke 和 Zaidel (1994) 也强调,较强的胼胝体连接可以降低大脑半球的不对称效应,从而掩盖半球间在任务上的差异。以上观点得到了来自胼胝体切断、发育不全和精神病理结构异常,以及利手和性别差异等研究证据的支持。

4.1 胼胝体切断、发育不全与病理结构异常研究

胼胝体可以兴奋性地整合两半球的信息,这成为了通过胼胝体切断术(corpus callosum transection)治疗顽固性癫痫(intractable epilepsy)的主要理由,因为胼胝体分离可能阻断癫痫发作从一侧半球向另一侧半球的传播,从而避免正常半球受到影响(van der Knaap & van der Ham, 2011)。胼胝体分离后一些病人出现的“分离综合征”(disconnection syndrome) (Lausberg, Gottert, Munbinger, Boegner, & Marx, 1999)表明,胼胝体切断使两半球丧失了共享信息的能力(Bloom & Hynd, 2005; van der Knaap & van der Ham, 2011)。对1名肌肉痉挛的癫痫患者的脑电图(electroencephalogram, EEG)研究发现,当左右半球的脑电波逐步同步化后,就会出现双侧肌肉痉挛,而将胼胝体前2/3分离后,两半球的同时性EEG活动消失了,双侧肌肉痉挛的症状也不再发生,说明胼胝体在EEG的同步化中起重要作用。研究者推测,正是胼胝体在半球间传递了兴奋信息,使得两半球出现了同步化激活的增强(Iimura, Sugano, Nakajima, & Arai, 2011)。

对胼胝体发育不全(agenesis of the corpus callosum, ACC)患者的研究也表明,两半球信息交流的能力会受到明显限制。一项fMRI研究发现,与正常人相比,ACC患者只表现出同侧半球脑区的功能性连接增强,而两侧半球对应脑区间并不存在功能性连接,说明胼胝体的缺陷造成了半球间的信息传递的缺失(Quigley et al., 2003)。但是,也有研究者(van der Knaap & van der Ham, 2011)认为,ACC患者仍然存在半球间的功能连接,这可能由神经可塑性补偿或其他大脑联合的代偿机制引起。

另外,胼胝体的结构异常也会在精神病患者身上出现(van der Knaap & van der Ham, 2011)。例如,精神分裂症(schizophrenia)、双相障碍(bipolar disorder)、自杀倾向(suicidal tendencies)、注意缺陷多动障碍(attention deficit hyperactivity disorder)和自闭症(autism)患者的胼胝体体积或正中矢状面都明显小于正常人(Newbury & Rosen, 2012)。研究者推测,胼胝体的连接性降低可能是这些疾病的原因之一,尤其是连接两半球额叶、颞叶、扣带回皮层的胼胝体前部的异常变小(Wang et al., 2008),因为对社会信息的加工需要快速整合半球

间的复杂信息,而胼胝体异常或连接性降低会影响正常的大脑功能表达(Paul et al., 2007)。

4.2 利手研究

利手(handedness)是最明显的行为偏侧化现象之一(Corballis, 2009),也与一些认知功能的不对称现象有关,尤其是语言功能偏侧化(Toga & Thompson, 2003)。一项采用语言理解和语言产生任务的PET(positron emission tomography)研究(Josse, Herve, Crivello, Mazoyer, & Tzourio-Mazoyer, 2006),以及采用不出声动词产生任务(covert verb generation task) (Razafimandimby, Tzourio-Mazoyer, Mazoyer, Maiza, & Dollfus, 2011)和言语流畅性任务(verbal fluency task) (Lux et al., 2008)的fMRI研究均表明,右利手被试表现出更强的左半球语言功能优势,而左利手被试更多出现了两半球均势或右半球优势。同时,一些MRI的研究也显示,左利手者的胼胝体要大于右利手者(Josse, Seghier, Kherif, & Price, 2008; Tuncer, Hatipoglu, & Ozates, 2005)。而且,DTI的研究(Westerhausen, 2003; Westerhausen et al., 2004)还表明,左利手被试胼胝体比右利手被试有更高的FA值。研究者推测,左利手者可能拥有数量更多、密度更高或髓鞘化程度更高的纤维,这会增加半球间的连接性,弱化半球功能偏侧化,进而导致左利手者出现较大的胼胝体或较高的FA值,以及认知功能的双侧表征。

但是,采用情节记忆任务(episodic memory) (Christman & Butler, 2011; Propper, Christman, & Phaneuf, 2005)、风险知觉任务(perceived risk) (Christman, Jasper, Sontam, & Cooil, 2007)和自我反思(self-reflect)的元认知加工(metacognitive processing) (Niebauer & Garvey, 2004)的研究却表明,利手程度低者(mixed-handers)比利手程度高者(consistent-handers)的成绩都要好。基于这些任务加工都需要左右半球的共同参与或半球间合作可以推测,利手程度高者可能更依赖于半球内加工,利手程度低者也许半球间的连接性更强(Christman et al., 2007; Christman & Propper, 2001; Niebauer, Aselage, & Schutte, 2002)。另外,也有研究(Luders, Cherbuin, et al., 2010)发现,胼胝体的前体部和后体部与利手偏侧化程度之间成负相关,即弱偏侧化的左利手或右利手被试与强偏侧化的左利手或右利手被试相比,胼胝体的这两个部位

要更大。

可见, 利手的研究证据均支持胼胝体的兴奋模型, 即胼胝体大或 FA 值高者, 其偏侧化程度会较弱, 而半球间的合作或连接性要更强。但是, 是利手方向还是利手程度对胼胝体的大小起关键作用, 还亟待研究。

4.3 性别差异研究

大脑功能偏侧化存在明显的性别差异, 即男性的半球功能不对称性更明显, 而女性的两半球功能趋于平衡。例如, 采用语音任务(phonological task) (Shaywitz et al., 1995) 和言语编码任务(verbal encoding task) (Putnam, Wig, Grafton, Kelley, & Gazzaniga, 2008) 考察脑区活动的 fMRI 研究表明, 与男性相比女性除了激活左侧额下回皮层(inferior prefrontal cortex)外, 还更多激活了右侧额下回皮层; 再如, 采用面孔感知任务(face perception task) 考察面孔编码性别差异的 ERP 研究发现, 男性梭状回(fusiform gyrus) 的 N170 振幅表现出更强的左偏侧化, 而女性则为两侧均势(Proverbio, Riva, Martin, & Zani, 2010)。还如, 采用触觉信号停止任务(tactile Stop-Signal task) 考查执行控制功能偏侧化的 ERP 研究也发现, 男性的 P200 振幅比女性表现出更大的左半球偏侧化(Huster, Westerhausen, & Herrmann, 2011)。

近期的 MRI 检查表明, 女性的胼胝体比男性更大(Ardekani, Figarsky, & Sidtis, 2012) 或女性胼胝体压部比男性的要大, 而男性的膝部却比女性的要大(Padmini & Rao, 2012)。DTI 研究也表明, 女性胼胝体的 FA 值要高于男性(Bava et al., 2011; Kanaan et al., 2012)。而且, 在 5-18 岁青少年中女性的胼胝体压部 FA 值比男性更高(Schmithorst, Holland, & Dardzinski, 2008), 但男性在膝部和体部的 FA 值显著高于女性(Westerhausen et al., 2011)。

以上证据与兴奋模型的预期是一致的, 即胼胝体越大或 FA 值越高, 半球间的连接性越强, 半球功能的偏侧化也就越弱。而且, 这种关系也可以解释性别的认知能力差异, 即女性的胼胝体压部较大或 FA 值较高, 她们在言语任务中表现出更明显的双侧表征(Gur et al., 2000), 这会导致其言语功能比男性更优越(Leonard et al., 2008); 而男性的胼胝体膝部较大或 FA 值较高, 使他们在运动任务上更趋于两侧表征(Dubb, Gur, Avants, &

Gee, 2003), 从而可以增强了男性的运动协调能力(Joseph & Willingham, 2000)。

如上所述, 胼胝体的分离或发育不全会使一侧半球的信息加工不能与对侧半球共享; 胼胝体的精神病理结构异常也会造成功能连接的降低, 从而破坏认知、注意和情绪等信息在半球间的整合加工, 导致脑功能紊乱。利手和性别差异的研究也提示, 胼胝体的增大可能加强半球间的功能连接, 降低功能偏侧化程度。可见, 胼胝体可能兴奋性调节大脑半球间的信息传递与加工, 这对提高两半球的信息加工能力可能起关键作用。

5 抑制和兴奋的协同与两半球的动态相互作用

抑制与兴奋是神经活动的两种基本过程, 两半球作为功能相对特化的两个加工单元, 需要协调相互间的功能关系, 兴奋与抑制加工是胼胝体功能的不同表现(Schulte & Muller-Oehring, 2010)。近期证据表明, 胼胝体的兴奋与抑制加工不仅具有空间与时间上的多通道计算特征, 还受到任务类型与计算复杂性的调节。因此, 胼胝体的抑制与兴奋的协同可能是调节两半球动态相互作用的基本机制。

5.1 空间与时间的多通道计算

神经解剖学研究表明, 胼胝体结构并不是同质的(homogeneous), 而是以一种粗略的空间上(topographic)前-后的分布连接着不同脑区(图 1): 前部脑区主要由胼胝体的端部连接, 后部脑区主要由胼胝体的尾部连接, 这为胼胝体不同部分传递不同类型的信息提供了必要的生理基础(Luders, Narr, Thompson, Jancke, & Toga, 2005)。早期的行为研究表明, 胼胝体传递视觉和运动信息的通道是分离的, 且刺激强度的变化会影响它们在半球间的传递时间(Banich, 1995)。DTI、fMRI 与行为相结合的研究进一步表明, 胼胝体存在两种信息传递通路: 一种是高效的两侧顶叶之间的后部(狭部)快通路, 另一种是较慢的两侧额下回之间的前部(膝部)慢通路(Baird, Colvin, VanHorn, Inati, & Gazzaniga, 2005)。可见, 胼胝体中存在着空间与时间分离的信息加工通道。

最近的一项 fMRI 研究(Gawryluk, D'Arcy, Mazerolle, Brewer, & Beyea, 2011)表明, 单词和面孔激活了胼胝体后部(狭部), 这一区域连接了顶

叶皮层,负责传递高水平的感知信息;而棋盘格(checkerboard)刺激激活了胼胝体前部(膝部),这一区域连接了前额皮层及前部运动区,主要负责运动指令和执行控制的信息传递。在第一种任务中,要求被试判断真假词或真假面孔,因此需要更快的感觉信息的传递;而第二种任务要求被试判断反应手与刺激是否在同侧,需要被试抑制与控制反应。Schulte 和 Muller-Oehring (2010)进一步提出,胼胝体前部纤维连接了两半球的额叶和前运动区,在语义竞争和局部-整体冲突任务中负责协调不一致的信息,与胼胝体的抑制功能相关;而胼胝体的后部连接了颞-顶联合皮层和顶叶皮层区,能促进相同刺激在双侧视野同时呈现时的反应快于单侧视野呈现的冗余目标效应(redundant target effect, RTE)和局部-整体易化任务中信息的整合,这与胼胝体的兴奋作用相关。

5.2 任务计算

胼胝体在半球间信息的抑制或共享中的作用并不是相互排斥的,可能依赖于不同的任务计算类型(Schulte & Muller-Oehring, 2010)。割裂脑的研究表明,左半球在语言任务加工中有优势;而右半球在视空间任务加工中有优势,因此,在加工语言信息或视空间信息时,胼胝体的抑制作用会提高优势半球的加工效率,进而加强半球功能的不对称性。相反,当两半球都有能力加工同一信息时,胼胝体的兴奋作用会提高半球间的合作加工效率(Bloom & Hynd, 2005)。正常人的研究显示,在加工两半球均势的语义信息时表现出了半球间合作的 优势效应(Tremblay, Monetta, & Joannette, 2009)。

Banich 强调,胼胝体并不是一个被动的信息传递通道,而是一个主动的适应性加工系统,可以根据任务计算的复杂性需求动态调配两半球的加工资源(Weissman & Banich, 2000)。当加工简单任务时,让一个半球单独加工信息或许更有效,此时需要启用胼胝体的抑制性通道,以减弱半球间相互作用带来的合作加工损耗(cost);当完成的任务加工资源变得苛刻时,为了提高加工复杂任务的计算能力,在半球间分配加工会有利于共享资源,此时需要启用胼胝体的兴奋性传递通道,可以增强半球间的连接性,提高功能整合的受益(benefit)(Banich, 1998)。行为研究表明,随着任务计算复杂性的增加,相对于单侧视野条件,双侧

视野条件表现出了显著的两半球加工优势。例如,在感知负荷增加、执行冲突运算以及注意瞬脱范式的两目标辨认等条件下会出现这种半球间分配加工的明显优势(Delvenne, Castronovo, Demeyere, & Humphreys, 2011; Scalf, Banich, Narechania, & Liebler, 2001; Weissman & Compton, 2003; Welcome & Chiarello, 2008)。功能成像的研究资料也证实了这一假设。例如,高计算复杂性的任务比简单的任务引起了更高级的双侧脑区激活(Braver et al., 1997);复杂的字母命名任务比相对简单的字母形状辨别任务出现了更强的双侧梭状回(fusiform)和外枕回(lateral occipital gyrus)的激活(Pollmann, Zaidel, & von Cramon, 2003)。

6 总结与展望

综上所述,抑制或兴奋模型都不能单独解释胼胝体调节大脑两半球相互作用的加工机制。胼胝体通过在半球间传递抑制信息,可以提高半球加工的独立性和功能不对称性,这对维持大脑功能偏侧化和协调两个加工方式有明显差异半球的功能关系至关重要。相反,胼胝体通过在半球间传递兴奋信息,可以增进两半球的 同时性活动和功能连接性,降低半球的功能不对称性,有利于半球间的信息共享与功能整合。可见,胼胝体的抑制与兴奋功能并不是对立的,而是反映了大脑两半球相互作用加工的不同侧面。胼胝体的抑制性加工不仅可以建立和维持大脑功能的不对称,还能解决两半球在表征信息和控制反应时的冲突;胼胝体的兴奋性加工可以联合分布在左右脑的资源,有助于提高对输入信息的认知加工能力。胼胝体的空间与时间的多通道计算研究表明,前额叶皮层主要负责冲突解决与控制,后部脑区则主要负责对输入信息的加工与整合;胼胝体前部主要由高密度、小直径、弱髓鞘化和传递速度慢的纤维组成,可以通过抑制机制来协调两半球的加工;胼胝体的后部主要包括密度低、大直径、强髓鞘化和信息传递速度快的纤维,可以迅速进行各种感知信息的处理。而且,认知任务的加工类型和计算复杂性,以及任务是否会导致两半球间的加工和反应冲突等因素,都会调节胼胝体的抑制与兴奋加工,进而改变大脑两半球的动态相互作用。

可见,胼胝体的抑制与兴奋加工及其对两半

球功能关系动态调节的研究正在不断深入。由于胼胝体是大脑两半球间最大的白质联合,其作用可能会影响人脑几乎所有的心理与行为功能。随着认知神经科学的发展,胼胝体功能的研究受到了越来越多研究者的重视。将来的研究可以在以下一些方面探究:

第一,胼胝体与半球间的功能连接性。一些研究将胼胝体的结构大小作为评价两半球功能不对称性以及功能连接性的重要指标,即胼胝体越大,所包含的纤维数量就越多,两半球的连接性越强,而功能不对称性就越弱(Aboitiz, Scheibel, Fisher, & Zaidel, 1992)。但是,对胼胝体大小的测量会受到许多因素的影响,如脑容积差异(男性比女性有更大的脑容积)、测量方法(MRI、尸检)、分类标准(利手、性别)、被试的头部定位和倾斜等因素,这会导致不同研究得出相矛盾的结果(van der Knaap & van der Ham, 2011)。通过弥散张量成像技术(DTI)进行白质纤维束成像,可以构建脑内的纤维通路,更准确的表征胼胝体的连接性(Doron & Gazzaniga, 2008)。DTI最主要的指标是FA值。研究发现,FA值与髓鞘的完整性、纤维的致密性和平行性成正相关,在非均质的组织中(如患病脑区)FA值低,而在均质的组织中FA值高(Schulte, Sullivan, Müller-Oehring, Adalsteinsson, & Pfefferbaum, 2005),因此,FA值能更好地反应胼胝体的功能连接程度(Putnam et al., 2008; van der Knaap & van der Ham, 2011)。将来的研究应该更多采用DTI技术测量胼胝体,以便能更直接、更可靠地评价半球间的连接性。

第二,胼胝体与半球间加工资源的动态调节。Banich强调,胼胝体可以作为一个动态的半球间资源调节器,以便能基于任务计算的需求决定两半球间的合作或分离(Banich, 1995)。但是,胼胝体的这种调节器作用与胼胝体的抑制与兴奋加工的关系还缺少较为直接的证据。Colvin, Funnell, Hahn和Gazzaniga(2004)将DTI与行为测量相结合的研究发现,FA值与半球信息传递时(interhemispheric transmission times, IHTTs)的关系会受到任务加工需求的影响,表现为对需要快速在半球间信息整合的任务,高FA值的个体有更短的IHTTs;而对于能从半球内加工获益的任务,FA值低个体则有更短的IHTTs。这提示,当需要半球间快速传递信息时胼胝体起兴奋作用,因

为FA值高会增强半球间的连接性,IHTTs也短;与此相反,当半球间不需要传递信息时,胼胝体起抑制作用,因为FA值低会减弱半球间的连接性,IHTTs也短。将来的研究可以采用任务计算简单与复杂的任务,分别测量高FA值被试与低FA值被试的IHTTs,以评价两半球相互作用中胼胝体的抑制与兴奋加工是如何协同的。

第三,胼胝体与精神病理学。精神病人的神经病理学研究主要关注胼胝体形态结构的异常,认为胼胝体连接性的降低可能是导致这些疾病的原因之一。但也有研究发现,精神分裂症患者表现出半球间连接性的过度增强(hyperconnectivity)(Whitfield-Gabrieli et al., 2009),提示精神病人的胼胝体异常的病理机制还不清楚。研究证据显示,精神分裂症病人产生了过多的皮层下多巴胺(subcortical dopamine)神经递质,这会抑制胼胝体对皮层的抑制性投射(Swerdlow & Koob, 1987),进而造成患者的动作异常。而且,多重硬化症(Multiple sclerosis)病人的病程延长会导致胼胝体传递时间变慢,这可能是由于患者的胼胝体纤维脱髓鞘化的缘故(Schmierer, Niehaus, Röricht, & Meyer, 2000)。这些髓鞘化程度低的轴突使得半球间的传递速度变慢,进而影响了胼胝体的抑制功能,也会使患者在病程后期更多出现动作异常(Ringo, Dory, Demeter, & Simard, 1994)。因此,将来的研究不但要探查精神病患者胼胝体连接性的改变如何影响半球间的相互作用,还要关注胼胝体的抑制与兴奋加工怎样受神经递质的调节。

第四,胼胝体与皮层下结构的功能关系。胼胝体除了自身的调节功能外,还可能通过对皮层下结构的功能调节实现半球间动态相互作用(Peuter-Lorenz, Baynes, Mangun, & Phelps, 2010)。视觉-运动信息整合的研究提示,胼胝体在皮层-皮层下系统中是以一种抑制的方式起作用的。例如,割裂脑病人的冗余目标效应要大于正常人,这可能是由于胼胝体的缺失,导致原先对皮层下唤醒系统(如上丘(superior colliculus))的抑制效应解除了,进而使皮层出现更大的激活效应(Iacoboni, Ptito, Weekes, & Zaidel, 2000)。再如,研究者原来假设胼胝体前部起抑制作用,但胼胝体前部割裂的病人并没有表现出更明显的RTE效应,而后部割裂病人的表现正好相反,因此,这种抑制作用可能是由胼胝体后部引起的(Ouimet et al.,

2009)。近期的一项 DTI 和 fMRI 相结合的研究表明,胼胝体后部在 RTE 效应中起了兴奋性作用 (Schulte, Muller-Oehring, Rohlfing, Pfefferbaum, & Sullivan, 2010)。而且,与纤维退化的酗酒者相比,正常被试表现出了更强的 RTE 效应,提示胼胝体一方面可能对上丘起了抑制作用,另一方面也对半球间的信息传递起了兴奋作用,它们共同促进了 RTE 效应。可见,胼胝体的抑制与兴奋加工如何调节半球间相互作用的机制,也与胼胝体对皮层下结构的调节功能息息相关,其机制还亟待探究。

参考文献

- 蔡厚德. (2000). 脑功能一侧化加工中的元控制研究. *心理科学*, 23, 626–627.
- Aboitiz, F., & Montiel, J. (2003). One hundred million years of interhemispheric communication: The history of the corpus callosum. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 36, 409–420.
- Aboitiz, F., Scheibel, A. B., Fisher, R. S., & Zaidel, E. (1992). Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Research*, 598, 143–153.
- Adam, R., & Güntürkün, O. (2009). When one hemisphere takes control: Metacontrol in pigeons (*Columba livia*). *PLoS ONE*, 4, e5037.
- Addamo, P. K., Farrow, M., Hoy, K. E., Bradshaw, J. L., & Georgiou-Karistianis, N. (2007). The effects of age and attention on motor overflow production--A review. *Brain Research Reviews*, 54, 189–204.
- Ardekani, B. A., Figarsky, K., & Sidtis, J. J. (2012). Sexual dimorphism in the human corpus callosum: An MRI study using the OASIS brain database. *Cerebral Cortex*.
- Baird, A. A., Colvin, M. K., VanHorn, J. D., Inati, S., & Gazzaniga, M. S. (2005). Functional connectivity: Integrating behavioral, diffusion tensor imaging, and functional magnetic resonance imaging data sets. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 687–693.
- Banich, M. T. (1995). Interhemispheric processing: Theoretical considerations and empirical approaches. In R. F. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 427–450). Cambridge, MA: MIT Press.
- Banich, M. T. (1998). The missing link: The role of interhemispheric interaction in attentional processing. *Brain and Cognition*, 36, 128–157.
- Bava, S., Boucquey, V., Goldenberg, D., Thayer, R. E., Ward, M., Jacobus, J., & Tapert, S. F. (2011). Sex differences in adolescent white matter architecture. *Brain Research*, 1375, 41–48.
- Berlucchi, G. (2012). Frontal callosal disconnection syndromes. *Cortex*, 48, 36–45.
- Bloom, J. S., & Hynd, G. W. (2005). The role of the corpus callosum in interhemispheric transfer of information: Excitation or inhibition? *Neuropsychol Review*, 15, 59–71.
- Braver, T. S., Cohen, J. D., Nystrom, L. E., Jonides, J., Smith, E. E., & Noll, D. C. (1997). A Parametric study of prefrontal cortex involvement in human working memory. *NeuroImage*, 5, 49–62.
- Chaim, T. M., Schaufelberger, M. S., Ferreira, L. K., Duran, F. L. S., Ayres, A. M., Scazufca, M., ... Busatto, G. F. (2010). Volume reduction of the corpus callosum and its relationship with deficits in interhemispheric transfer of information in recent-onset psychosis. *Psychiatry Research: NeuroImaging*, 184, 1–9.
- Christman, S. D., & Butler, M. (2011). Mixed-handedness advantages in episodic memory obtained under conditions of intentional learning extend to incidental learning. *Brain and Cognition*, 77, 17–22.
- Christman, S. D., Jasper, J. D., Sontam, V., & Cooil, B. (2007). Individual differences in risk perception versus risk taking: Handedness and interhemispheric interaction. *Brain and Cognition*, 63, 51–58.
- Christman, S. D., & Propper, R. E. (2001). Superior episodic memory is associated with interhemispheric processing. *Neuropsychology*, 15, 607–616.
- Clarke, J. M., & Zaidel, E. (1994). Anatomical-behavioral relationships: Corpus callosum morphometry and hemispheric specialization. *Behavioural Brain Research*, 64, 185–202.
- Colvin, M. K., Funnell, M. G., Hahn, B., & Gazzaniga, M. S. (2004). *Identifying functional channels in the corpus callosum: Correlating interhemispheric transfer time with white matter organization*. Poster presented at the annual meeting of the Society for Neuroscience. San Diego, California.
- Cook, N. D. (1984a). Callosal inhibition: The key to the brain code. *Behavioral Science*, 29, 98–110.
- Cook, N. D. (1984b). Homotopic callosal inhibition. *Brain and Language*, 23, 116–125.
- Corballis, M. C. (2009). The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical Transactions of the Royal Society Lond B Biological Sciences*, 364, 867–879.
- Delvenne, J. F., Castronovo, C., Demeyere, N., & Humphreys, G. W. (2011). Bilateral field advantage in visual enumeration. *PLoS ONE*, 6, e17743.
- Doron, K. W., & Gazzaniga, M. S. (2008). Neuroimaging techniques offer new perspectives on callosal transfer and interhemispheric communication. *Cortex*, 44, 1023–1029.
- Dubb, A., Gur, R., Avants, B., & Gee, J. (2003).

- Characterization of sexual dimorphism in the human corpus callosum. *NeuroImage*, 20, 512–519.
- Foundas, A. L., Corey, D. M., Hurley, M. M., & Heilman, K. M. (2006). Verbal dichotic listening in right and left-handed adults: Laterality effects of directed attention. *Cortex*, 42, 79–86.
- Gawryluk, J. R., D'Arcy, R. C., Mazerolle, E. L., Brewer, K. D., & Beyea, S. D. (2011). Functional mapping in the corpus callosum: A 4T fMRI study of white matter. *NeuroImage*, 54, 10–15.
- Geschwind, N., & Galaburda, A. M. (1985). Cerebral lateralization: Biological mechanisms, associations, and pathology. *Archives of Neurology*, 42, 428–459.
- Gootjes, L., Bouma, A., Van Strien, J. W., Van Schijndel, R., Barkhof, F., & Scheltens, P. (2006). Corpus callosum size correlates with asymmetric performance on a dichotic listening task in healthy aging but not in Alzheimer's disease. *Neuropsychologia*, 44, 208–217.
- Gur, R. C., Alsop, D., Glahn, D., Petty, R., Swanson, C. L., Maldjian, J. A., ... Gur, R. E. (2000). An fMRI study of sex differences in regional activation to a verbal and a spatial task. *Brain and Language*, 74, 157–170.
- Hasan, K. M., Kamali, A., Iftikhar, A., Kramer, L. A., Papanicolaou, A. C., Fletcher, J. M., & Ewing-Cobbs, L. (2009). Diffusion tensor tractography quantification of the human corpus callosum fiber pathways across the lifespan. *Brain Research*, 1249, 91–100.
- Hellige, J. B., Taylor, A. K., & Eng, T. L. (1989). Interhemispheric interaction when both hemispheres have access to the same stimulus information. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 711–722.
- Hofer, S., & Frahm, J. (2006). Topography of the human corpus callosum revisited--comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 32, 989–994.
- Hou, J., & Pakkenberg, B. (2012). Age-related degeneration of corpus callosum in the 90+ years measured with stereology. *Neurobiology of Aging*, 33, e1009.e1–e1009.e9.
- Huster, R. J., Westerhausen, R., & Herrmann, C. S. (2011). Sex differences in cognitive control are associated with midcingulate and callosal morphology. *Brain Structure and Function*, 215, 225–235.
- Iacoboni, M., Ptito, A., Weekes, N. Y., & Zaidel, E. (2000). Parallel visuomotor processing in the split brain: Cortico-subcortical interactions. *Brain*, 123, 759–769.
- Iimura, Y., Sugano, H., Nakajima, M., & Arai, H. (2011). Stepwise synchronization through the corpus callosum is one cause of myoclonic jerks. *World Neurosurgery*, 77, 399.e5–399.e8.
- Joseph, J. E., & Willingham, D. B. (2000). Effect of sex and joystick experience on pursuit tracking in adults. *Journal of Motor Behavior*, 32, 45–56.
- Josse, G., Herve, P. Y., Crivello, F., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2006). Hemispheric specialization for language: Brain volume matters. *Brain Research*, 1068, 184–193.
- Josse, G., Seghier, M. L., Kherif, F., & Price, C. J. (2008). Explaining function with anatomy: Language lateralization and corpus callosum size. *Journal of Neuroscience*, 28, 14132–14139.
- Junle, Y., Youmin, G., Yanjun, G., Mingyue, M., Qiujuan, Z., & Min, X. (2008). A MRI quantitative study of corpus callosum in normal adults. *Journal of Medical Colleges of PLA*, 23, 346–351.
- Kanaan, R. A., Allin, M., Picchioni, M., Barker, G. J., Daly, E., Shergill, S. S., ... McGuire, P. K. (2012). Gender differences in white matter microstructure. *PLoS ONE*, 7, e38272.
- Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, 3, 163–178.
- Kinsbourne, M. (1975). The mechanism of hemispheric control of the lateral gradient of attention. In P. M. Rabbitt & S. Dornic (Eds.), *Attention and Performance* (Vol. 5). New York: Academic Press.
- Langan, J., Peltier, S. J., Bo, J., Fling, B. W., Welsh, R. C., & Seidler, R. D. (2010). Functional implications of age differences in motor system connectivity. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 4, 17.
- Lausberg, H., Göttert, R., Münbinger, U., Boegner, F., & Marx, P. (1999). Callosal disconnection syndrome in a left-handed patient due to infarction of the total length of the corpus callosum. *Neuropsychologia*, 37, 253–265.
- Leonard, C. M., Towler, S., Welcome, S., Halderman, L. K., Otto, R., Eckert, M. A., & Chiarello, C. (2008). Size matters: Cerebral volume influences sex differences in neuroanatomy. *Cerebral Cortex*, 18, 2920–2931.
- Levy, J., & Trevarthen, C. (1976). Metacognition of hemispheric function in human split-brain patients. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2, 299–312.
- Lohr, J. B., Hellige, J. B., Cherry, B. J., Lulow, L., Kwok, W., & Caligiuri, M. P. (2006). Impaired hemispheric communication in schizophrenia: A study using the consonant-vowel-consonant task. *Schizophrenia Research*, 87, 279–288.
- Luders, E., Cherbuin, N., Thompson, P. M., Gutman, B., Anstey, K. J., Sachdev, P., & Toga, A. W. (2010). When more is less: Associations between corpus callosum size

- and handedness lateralization. *NeuroImage*, 52, 43–49.
- Luders, E., Narr, K. I., Thompson, P. M., Jancke, L., & Toga, A. W. (2005). Parasagittal asymmetries of the corpus callosum. *Cerebral Cortex*, 16, 346–354.
- Luders, E., Thompson, P. M., & Toga, A. W. (2010). The development of the corpus callosum in the healthy human brain. *Journal of Neuroscience*, 30, 10985–10990.
- Lux, S., Keller, S., Mackay, C., Ebers, G., Marshall, J. C., Cherkas, L.,... Gurd, J. M. (2008). Crossed cerebral lateralization for verbal and visuo-spatial function in a pair of handedness discordant monozygotic twins: MRI and fMRI brain imaging. *Journal of Anatomy*, 212, 235–248.
- Neelon, M. F., Williams, J., & Garell, P. C. (2011). Elastic attention: Enhanced, then sharpened response to auditory input as attentional load increases. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 41.
- Newbury, A. J., & Rosen, G. D. (2012). Genetic, morphometric, and behavioral factors linked to the midsagittal area of the corpus callosum. *Frontiers in Genetics*, 3, 91.
- Niebauer, C. L., Aselage, J., & Schutte, C. (2002). Hemispheric interaction and consciousness: Degree of handedness predicts the intensity of a sensory illusion. *Laterality*, 7, 85–96.
- Niebauer, C. L., & Garvey, K. (2004). Gödel, Escher and degree of handedness: Differences in interhemispheric interaction predict differences in understanding self-reference. *Laterality*, 9, 19–34.
- Ouimet, C., Jolicoeur, P., Miller, J., Ptito, A., Paggi, A., Foschi, N.,... Lassonde, M. (2009). Sensory and motor involvement in the enhanced redundant target effect: A study comparing anterior- and totally split-brain individuals. *Neuropsychologia*, 47, 684–692.
- Padmini, M. P., & Rao, B. N. (2012). Sexual dimorphism of corpus callosum occurs in human fetuses. *People's Journal of Scientific Research*, 5, 15–18.
- Paul, L. K., Brown, W. S., Adolphs, R., Tyszka, J. M., Richards, L. J., Mukherjee, P., & Sherr, E. H. (2007). Agenesis of the corpus callosum: Genetic, developmental and functional aspects of connectivity. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 287–299.
- Persson, J., Nyberg, L., Lind, J., Larsson, A., Nilsson, L. G., Ingvar, M., & Buckner, R. L. (2006). Structure-function correlates of cognitive decline in aging. *Cerebral Cortex*, 16, 907–915.
- Peuter-Lorenz, P. A., Baynes, K., Mangun, G. R., & Phelps, E. A. (2010). Interhemispheric cooperation following brain bisection. *The Cognitive Neuroscience of Mind: A Tribute to Michael S. Gazzaniga* (pp. 25–38). Cambridge: The MIT Press.
- Pollmann, S., Zaidel, E., & von Cramon, D. Y. (2003). The neural basis of the bilateral distribution advantage. *Experimental Brain Research*, 153, 322–333.
- Propper, R. E., Christman, S. D., & Phaneuf, K. A. (2005). A mixed-handed advantage in episodic memory: A possible role of interhemispheric interaction. *Memory & Cognition*, 33, 751–757.
- Proverbio, A. M., Riva, F., Martin, E., & Zani, A. (2010). Face coding is bilateral in the female brain. *PLoS One*, 5, e11242.
- Putnam, M. C., Wig, G. S., Grafton, S. T., Kelley, W. M., & Gazzaniga, M. S. (2008). Structural organization of the corpus callosum predicts the extent and impact of cortical activity in the nondominant hemisphere. *The Journal of Neuroscience*, 28, 2912–2918.
- Qiu, M. G., Li, Q. Y., Liu, G. J., Xie, B., & Wang, J. (2010). Voxel-based analysis of white matter during adolescence and young adulthood. *Brain & Development*, 32, 531–537.
- Quigley, M., Cordes, D., Turski, P., Moritz, C., Haughton, V., Seth, R., & Meyerand, M. E. (2003). Role of the corpus callosum in functional connectivity. *American Journal of Neuroradiology*, 24, 208–212.
- Razafimandimby, A., Tzourio-Mazoyer, N., Mazoyer, B., Maiza, O., & Dollfus, S. (2011). Language lateralization in left-handed patients with schizophrenia. *Neuropsychologia*, 49, 313–319.
- Ringo, J. L., Dory, R. W., Demeter, S., & Simard, P. Y. (1994). Time is of the essence: A conjecture that hemispheric specialization arises from interhemispheric conduction. *Cerebral Cortex*, 4, 331–343.
- Scaif, P. E., Banich, M. T., Narechania, K., & Liebler, C. (2001). Results from the attentional blink demonstrate that the benefits of parallel processing by the cerebral hemispheres vary with visual attention demands. *Journal of Cognitive Neuroscience Supplement*, 149.
- Schmierer, K., Niehaus, L., Röricht, S., & Meyer, B. -U. (2000). Conduction deficits of callosal fibres in early multiple sclerosis. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 68, 633–638.
- Schmithorst, V. J., Holland, S. K., & Dardzinski, B. J. (2008). Developmental differences in white matter architecture between boys and girls. *Human Brain Mapping*, 29, 696–710.
- Schulte, T., & Muller-Oehring, E. M. (2010). Contribution of callosal connections to the interhemispheric integration of visuomotor and cognitive processes. *Neuropsychology Review*, 20, 174–190.
- Schulte, T., Muller-Oehring, E. M., Rohlfing, T., Pfefferbaum, A., & Sullivan, E. V. (2010). White matter

- fiber degradation attenuates hemispheric asymmetry when integrating visuomotor information. *The Journal of Neuroscience*, 30, 12168–12178.
- Schulte, T., Sullivan, E. V., Müller-Oehring, E. M., Adalsteinsson, E., & Pfefferbaum, A. (2005). Corpus callosal microstructural integrity influences interhemispheric processing: A diffusion tensor imaging study. *Cerebral Cortex*, 15, 1384–1392.
- Shaywitz, B., Shaywitz, S., Pugh, K., Constable, R., Skudlarski, P., Fulbright, R.,... Katz, L. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain for language. *Nature*, 373, 607–609.
- Shim, J. K., Karol, S., Hsu, J., & de Oliveira, M. A. (2008). Hand digit control in children: Motor overflow in multi-finger pressing force vector space during maximum voluntary force production. *Experimental Brain Research*, 186, 443–456.
- Sperry, R. W. (1962). Some general aspects of interhemispheric integration. In V. B. Mountcastle (Ed.), *Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance* (pp. 43–49). Baltimore, MD: Johns Hopkins Press.
- Swordlow, N. R., & Koob, G. F. (1987). Dopamine, schizophrenia, mania, depression: Toward a unified hypothesis of cortico-striatal-pallido-thalamic function. *Behavioural and Brain Sciences*, 10, 197–245.
- Toga, A. W., & Thompson, P. M. (2003). Mapping brain asymmetry. *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 37–48.
- Tremblay, T., Monetta, L., & Joannette, Y. (2009). Complexity and hemispheric abilities: Evidence for a differential impact on semantics and phonology. *Brain and Language*, 108, 67–72.
- Tuncer, M. C., Hatipoglu, E. S., & Ozates, M. (2005). Sexual dimorphism and handedness in the human corpus callosum based on magnetic resonance imaging. *Surgical and Radiologic Anatomy*, 27, 254–259.
- Urgesi, C., Bricolo, E., & Aglioti, S. M. (2005). Hemispheric metacontrol and cerebral dominance in healthy individuals investigated by means of chimeric faces. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 24, 513–525.
- van der Knaap, L. J., & van der Ham, I. J. (2011). How does the corpus callosum mediate interhemispheric transfer? A review. *Behavioural Brain Research*, 223, 211–221.
- Wang, F., Kalmar, J. H., Edmiston, E., Chepenik, L. G., Bhagwagar, Z., Spencer, L.,... Blumberg, H. P. (2008). Abnormal corpus callosum integrity in bipolar disorder: A diffusion tensor imaging study. *Biological Psychiatry*, 64, 730–733.
- Weissman, D. H., & Banich, M. T. (2000). The cerebral hemispheres cooperate to perform complex but not simple tasks. *Neuropsychology*, 14, 41–59.
- Weissman, D. H., & Compton, R. J. (2003). Practice makes a hemisphere perfect: The advantage of interhemispheric recruitment is eliminated with practice. *Laterality*, 8, 361–375.
- Welcome, S. E., & Chiarello, C. (2008). How dynamic is interhemispheric interaction? Effects of task switching on the across-hemisphere advantage. *Brain and Cognition*, 67, 69–75.
- Westerhausen, R. (2003). The influence of handedness and gender on the microstructure of the human corpus callosum: A diffusion-tensor magnetic resonance imaging study. *Neuroscience Letters*, 351, 99–102.
- Westerhausen, R., & Hugdahl, K. (2008). The corpus callosum in dichotic listening studies of hemispheric asymmetry: A review of clinical and experimental evidence. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 32, 1044–1054.
- Westerhausen, R., Kompus, K., Dramsdahl, M., Falkenberg, L. E., Gruner, R., Hjelmervik, H.,... Hugdahl, K. (2011). A critical re-examination of sexual dimorphism in the corpus callosum microstructure. *NeuroImage*, 56, 874–880.
- Westerhausen, R., Kreuder, F., Dos Santos Sequeira, S., Walter, C., Woerner, W., Wittling, R. A.,... Wittling, W. (2004). Effects of handedness and gender on macro- and microstructure of the corpus callosum and its subregions: A combined high-resolution and diffusion-tensor MRI study. *Cognitive Brain Research*, 21, 418–426.
- Westerhausen, R., Woerner, W., Kreuder, F., Schweiger, E., Hugdahl, K., & Wittling, W. (2006). The role of the corpus callosum in dichotic listening: A combined morphological and diffusion tensor imaging study. *Neuropsychology*, 20, 272–279.
- Whitfield-Gabrieli, S., Thermenos, H. W., Milanovic, S., Tsuang, M. T., Faraone, S. V., McCarley, R. W.,... Seidman, L. J. (2009). Hyperactivity and hyperconnectivity of the default network in schizophrenia and in first-degree relatives of persons with schizophrenia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 1279–1284.
- Witelson, S. F. (1989). Hand and sex differences in the isthmus and genu of the human corpus callosum. A postmortem morphological study. *Brain*, 112, 799–835.

Mechanisms of Corpus Collosum's Regulation on Interhemispheric Interactions

GAO Fei; CAI Houde

(School of Psychology, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

Abstract: The corpus callosum is the largest neural pathway connecting the two cerebral hemispheres in mammals. Not only does it transmit information between the hemispheres, but also regulates interhemispheric information processing. "Inhibitory model" and "excitatory model" are the primary models proposed to explain the regulation mechanisms. The former hypothesized that the corpus callosum could inhibit the transfer of information between the hemispheres, so that the function of the dominant hemisphere was enhanced and the activity of non-dominant hemisphere was suppressed. As a result, the independence of the processing information in each hemisphere and the degree of the cerebral functional lateralization could be increased. In contrast, the latter assumed that the corpus callosum might play an excitatory role in interhemispheric transfer of information. According to the excitatory model, both hemispheres would be activated simultaneously and the interhemispheric connectivity would be strengthened. This mechanism might reduce the cerebral functional asymmetry and facilitate the share and the integration of interhemispheric information. However, some new evidence showed that the corpus callosum is not a single structural and functional body, but consists of multiple information processing channels separating or interacting spatially and temporally. Inhibitory and excitatory information could be transmitted separately between cerebral hemispheres through these different spatial channels at different speeds. Meanwhile, this information transfer might be regulated by task-computing types and task complexity. Therefore, the coordination of inhibition and excitation of the corpus callosum could regulate the dynamic interactions between the two cerebral hemispheres.

Key words: corpus callosum; inhibitory model; excitatory model; dynamic interhemispheric interactions