

• 研究前沿(Regular Articles) •

面孔倒置效应的研究与理论述评*

汪海玲 傅世敏

(清华大学心理学系, 北京 100084)

摘要 面孔倒置效应是指, 个体对倒置面孔的再认成绩显著低于对正立面孔的再认成绩, 而且, 与普通物体的倒置效应相比, 面孔的倒置效应更大。研究者们针对面孔倒置效应提出了多种理论假说, 两种主要的理论解释是: 第一, 倒置面孔破坏了面孔的结构特征, 影响了面孔的整体加工, 所以, 个体对倒置面孔的再认成绩较差; 第二, 眼睛在面孔加工中起重要作用, 尤其在倒置面孔中的作用更明显, 使得倒置面孔N170波幅较高。ERP和fMRI研究提示, 未来研究需要进一步明确眼睛、注意等在面孔倒置效应中的作用。

关键词 面孔倒置效应; 整体加工; 眼睛; ERP; N170; fMRI

分类号 B842

1 引言

面孔作为一种内容丰富的非语言刺激和社会生活中的特殊视觉刺激, 越来越受到认知神经科学研究的重视。研究者们采用行为学研究、单细胞记录、正电子发射断层扫描术(PET)、事件相关电位(ERP)、功能磁共振成像(fMRI)以及脑损伤病人的研究等多种手段, 发现面孔知觉与情绪(Blau, Maurer, Tottenham, & McCandliss, 2007)、学习(McKeeff, McGugin, Tong, & Gauthier, 2010)和社会文化(Stahl, Wiese, & Schweinberger, 2008)等关系密切。面孔倒置效应作为面孔识别特殊性的标志也得到研究者的重视。倒置效应指的是倒置物体的再认成绩低于正立物体的再认成绩。而面孔倒置效应(face inversion effect, FIE)是指, 对倒置面孔的再认成绩显著低于对正立面孔的再认成绩, 而且, 与普通物体的倒置效应相比, 面孔的倒置效应更大。本文通过回顾面孔倒置效应的研究成果, 主要阐述两种理论假说, 即整体加工理论和眼睛特异性假说, 进而简要展望未来的研究方向。

2 面孔倒置效应的实验研究

2.1 面孔倒置效应的行为实验研究

Yin (1969)最早对面孔倒置效应进行了研究, 他比较了被试者对普通物体(如房子、飞机)和面孔的再认成绩, 发现正立时面孔再认成绩较好, 倒置时所有刺激再认成绩均下降, 但是正立面孔和倒置面孔的再认成绩差异最大。近年来, 采用方向辨别任务和匹配任务的研究也验证了面孔倒置效应的存在, 例如, Itier, Van Roon 和 Alain (2010)通过倒置效应研究面孔早期加工中是否存在物种特异性时, 让被试观看动物或者人类的面孔图片, 并对面孔方向进行正立或倒置辨别, 结果发现, 在动物或者人类的面孔倒置时, 被试的反应时增加, 命中率下降。与此相似, Meinhardt-Injac, Persike 和 Meinhardt (2010)让被试完成面孔内外部特征的匹配任务, 结果发现, 在刺激呈现时间较短(100ms)时, 被试在内部特征和外部特征匹配任务上均产生了面孔倒置效应。

2.2 面孔倒置效应的 ERP 研究

研究者采用 ERP 技术发现了对面孔特异的早期成分——N170(Bentin, Allison, Puce, Perez, & McCarthy, 1996)。N170 是面孔刺激诱发的一种脑电负成分, 出现于刺激呈现后 130~200ms, 在 160~170ms 时波峰达到最大。它主要分布在大脑

收稿日期: 2011-04-20

* 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目

清华大学自主科研计划资助项目(20111081107)

通讯作者: 傅世敏, E-mail: sfu@mail.tsinghua.edu.cn

的枕颞区和颞区电极(例如, P7/P8, PO7/ PO8)上, 并且其波幅在右侧更大。ERP 研究中, 面孔倒置效应通常表现在 N170 的峰潜伏期和波幅上。对面孔倒置效应在 N170 波幅上的调制作用, 目前尚存在争议。例如, Bentin 等(1996)向被试呈现正立/倒置面孔、正立/倒置汽车和蝴蝶图片, 让被试报告目标图片(蝴蝶)出现的次数, 结果发现, 正立/倒置面孔诱发的 N170 波幅不存在显著差异。但是, 多数研究发现倒置面孔诱发的 N170 波幅显著高于正立面孔诱发的 N170 波幅。例如, Caharel 等(2010)向被试呈现 3 个种族的正立/倒置面孔, 让被试判断这些面孔图片是否属于本种族, 结果发现, 在这 3 个种族水平上, 倒置面孔引起的 N170 波幅均显著高于正立面孔引起的 N170 波幅。相对而言, 面孔倒置效应在 N170 峰潜伏期上的调制作用则比较一致。许多研究发现, 面孔倒置时 N170 的峰潜伏期延长(Caharel, Fiori, Bernard, Lalonde, & Rebai, 2006; Itier, Latinus, & Taylor, 2006; Itier, Alain, Sedore, & McIntosh, 2007)。

2.3 面孔倒置效应的 fMRI 研究

与普通物体相比, 识别面孔时, 大脑梭状回(FG)的激活程度更高, 此外, 大脑后部的枕叶以及颞上沟(STS)也对面孔进行反应(徐岩, 张亚旭, 周晓林, 2003)。面孔倒置效应的 fMRI 研究主要关注的脑区包括 FFA (fusiform face area), OFA (occipital face area)和 STS (superior temporal sulcus)。Kanwisher, Tong 和 Nakayama (1998)发现, 与正立面孔相比, 面孔倒置时 FFA 的活动减弱, 同时, 知觉物体的皮层反应增强, 这提示着倒置面孔的加工至少部分地利用了对物体的加工机制。同时, Yovel 和 Kanwisher (2004)发现, 与倒置面孔相比, 正立面孔条件下 FFA 的激活强度更大, 而且该差异在右侧 FFA 较大。相反, Yovel 和 Kanwisher (2005)的 fMRI 研究, 则比较了面孔特异脑区(FFA, OFA, STS)在面孔倒置时的活动强度, 发现, 面孔倒置效应的 fMRI 结果与行为成绩在 FFA 脑区显著正相关; 在先呈现正立面孔再呈现倒置面孔的条件下, FFA 的激活强度也较大, 说明 FFA 是面孔倒置效应的主要神经来源。不过, Leube 等人(2003)的 fMRI 研究发现, 面孔倒置时激活程度较大的脑区是右侧 STS, 提示对面孔倒置效应的大脑激活区域尚存争议。

3 面孔倒置效应的早期理论解释

对面孔倒置效应的内在机制, 研究者并未达成一致意见, 提出了各种理论假说, 例如早期的图式理论、多维空间理论和心理旋转理论等。

图式理论(Goldstein & Chance, 1980)认为, 人们对倒置面孔接触较少, 没有建立关于倒置面孔的图式, 使得识别和再认倒置面孔的成绩下降。面孔识别的发展研究(Goldstein, 1975)和本族效应(Walker & Hewstone, 2006)支持了该假说。面孔识别的发展研究发现, 随着年龄和经验的生长, 识别正立面孔的成绩逐渐上升, 而识别其他方向面孔的成绩则下降, 也就是说, 倒置效应随着年龄的增长而增加。面孔识别的本族效应是指, 个体对本族面孔总是比对异族面孔有更好的再认成绩(周国梅, 张璐然, 曾伟贤, 2009)。多维空间理论(Valentine, 1991)认为, 面孔可以用一个多维空间的坐标点来表示, 在这一坐标空间中, 正立面孔多且集中在原点附近, 倒置面孔少且分散在周围, 人们很难在这个多维空间中找到倒置目标面孔, 从而表现出倒置效应。Rock 的心理旋转理论(引自 Collishaw & Hole, 2002)则认为, 对倒置面孔的识别需要一种“正常化”的过程, 即心理旋转的过程。但是, 面孔各组成元素很难同时进行旋转, 从而导致面孔倒置效应。与此相一致, 有研究发现, 面孔旋转的角度(0-180 度)越大, 面孔识别的正确率越低(Collishaw & Hole, 2002)。

4 面孔倒置效应的整体加工理论

Farah, Tananka 和 Drain (1995)的整体加工理论(the holistic processing)认为, 人们往往把面孔知觉为一个不可分割的整体进行加工。之后, 研究者们对该理论进行了完善, 强调整体加工中面孔组成元素间的相互依赖作用, 但不否认面孔各元素在整体加工中的单独作用。值得注意的是, 该理论认为整体加工的过程仅存在于正立面孔中, 即正立面孔加工是整体的、结构的(configural); 相反, 物体加工是部分的、特征的(featural) (Maurer, Grand, & Mondloch, 2002)。这与汪亚珉和黄雅梅(2011)提到的构形加工和特征加工概念所表达的意思一致。也就是说, 正立面孔加工时, 面孔的结构信息、各个特征间的关系很重要, 但面孔倒置时, 这种整体性信息表征受到破坏, 不能采用整体加工的方式, 造成面孔倒置时被试的反应较

差。相反,物体加工是部分性信息表征,因而物体倒置时,这种表征方式不会受到影响,也就不会产生显著的倒置效应。近年来,关于面孔加工的综述文章均不同程度的提及该观点(徐岩等,2003;陶维东,孙弘进,张旭东,郑剑虹,2011;汪亚珉,黄雅梅,2011)。

此外,研究者还发现,正立面孔整体加工过程中存在两类重要信息——一阶信息(first-order information)与二阶信息(second-order information)。

一阶信息是指每张面孔的组成元素以及这些元素的相对位置。这些一阶信息是普遍一致的。例如,每张面孔都有眼睛、鼻子,并且眼睛在鼻子上方(Maurer et al., 2002)。蔬菜园丁(The Vegetable Gardener)和穆氏面孔(Mooney face)为一阶信息在面孔整体加工中的作用提供了直接证据。蔬菜园丁指的是用蔬菜拼成的人脸,它包括面孔的一阶信息。穆氏面孔指的是局部特征比较少的、黑白双色人脸图(Latinus & Taylor, 2005; George, Jemel, Fiori, Chaby, & Raenault, 2005)。当其正立时,可以很容易地看出组成面孔的各元素及其相对位置,但其倒置时就很难看出这些信息。研究发现,向被试呈现面孔各元素随意放置的图片时,N170显著高于正常面孔的N170(Zion-Golumbic & Bentin, 2007)。这说明面孔各组成元素的相对位置对于面孔的整体加工而言非常重要。

二阶信息指的是面孔各元素的形状、大小,它们之间的空间距离,以及面孔的整体轮廓。例如,双眼间距使得面孔具有独特性,因而二阶信息可以作为区分面孔的特征。对面孔图片进行底片(photo-negative)操作就是保留面孔一阶信息,破坏二阶信息的典型例子(Itier et al., 2007)。对于此类信息在面孔整体加工中作用的论证,多是通过改变面孔组成元素的大小及元素间距离产生新面孔进行的。研究发现,面孔正立时,被试很容易区分出不同的面孔,但是,当面孔倒置时,尤其是元素间的距离发生非常大的变化时,被试再认的反应时延长,正确率降低;这说明面孔内部特征之间的距离信息影响面孔加工。

对于哪类信息在面孔倒置时受到破坏尚存争议。一些研究者认为,二者在倒置面孔中均受到不同程度的破坏(Maurer et al., 2002);也有研究者认为,二阶信息受到破坏导致了面孔倒置效应(Leder & Carbon, 2006; Rossion, 2008, 2009)。研究

发现,面孔组成元素间的垂直距离(例如,眼睛和眉毛间的距离)或水平距离(例如,双眼间距)变化对倒置面孔的识别产生不同的影响。例如,行为实验研究发现,面孔组成元素间垂直距离变化显著影响对倒置面孔的识别,而面孔组成元素间水平距离变化对倒置面孔的识别影响较小(Goffaux & Rossion, 2007)。fMRI 研究发现,面孔倒置时大脑右半球枕颞区(梭状回中部)活动较大,而这一脑区主要对面孔组成元素间垂直距离信息敏感(Goffaux, Rossion, Sorger, Schiltz, & Goebeli, 2009);这也说明,面孔元素间的垂直距离信息在倒置面孔加工中起重要的作用。Yovel 和 Kanwisher (2005)fMRI 研究发现,FFA 对正立面孔的反应活动较强;而 Liu, Harris 和 Kanwisher (2010)对面孔特异脑区的研究发现,OFA 和 STS 对面孔部位信息的反应较强,而 FFA 对面孔部位信息和整体信息均有较强的反应。这表明正立面孔加工过程中部位信息和整体信息都非常重要。

总之,面孔整体加工过程是指,把组成面孔的各元素整合到一起,形成一个整体(Gestalt),使得整体信息大于部分信息之和,单独知觉面孔各元素较困难(Maurer et al., 2002)。也就是说,对组成整体的每个元素特征的加工均受到整体信息的影响。Tananka 和 Farah (1993)为这一观点提供了支持。他们发现,单独呈现面孔某一元素,被试表现出再认困难;而再认正立面孔中的这一元素时,被试很容易完成;这说明对面孔特征信息的加工依赖于对面孔的整体加工。支持面孔整体加工理论的有力证据还有“混合面孔效应”(composite face effect, CFE),Young, Hellawell 和 Hay (1987)采用组合方式形成新面孔,使得面孔上半部分是一个人的脸,下半部分是另一个人的脸。让被试对两张新面孔的上半部分做异同判断,结果发现,正立新面孔上下两部分对齐时,被试很难完成这项任务;但是,当正立新面孔的上下两个部分不对齐(misalignment)或把上下两部分对齐的新面孔倒置时,被试反应的速度和正确率都提高了。这表明,面孔正立时,各个特征之间是紧密结合在一起的,被试很难把这些特征从整体中提取出来,至少在新面孔短暂呈现时,被试很难进行特征区分。同时, Jacques 和 Rossion (2010)采用上述混合面孔研究发现,上下两部分不对齐的混合面孔引起的 N170 显著高于上下两部分对齐的混合面孔

的 N170, 但与倒置面孔引起的 N170 并不存在差异; 这表明, 这两种对面孔的操作方式均破坏了面孔整体加工。此外, 通过改变面孔局部特征方向而产生的撒切尔错觉(Thatcher Illusion)也支持了面孔整体加工理论。撒切尔错觉是指: 在正立面孔中把眼睛和嘴巴倒置呈现, 被试会感觉面孔异常; 而在倒置面孔中把眼睛和嘴巴正立呈现, 被试并不感到面孔异常。这表明, 面孔正立时整体加工起重要作用, 而倒置时整体加工作用不明显。

5 面孔倒置效应的眼睛特异性假说

眼睛因其独特的物理结构特征(巩膜和角膜), 在面孔识别以及面孔倒置效应中都起着重要的作用。ERP 研究发现, 与面孔相比, 眼睛在 STS 处引起的 N200 的波幅较大, 潜伏期较长(McCarthy, Puce, Belger, & Allison, 1999); Perrett 等采用单细胞研究发现, 对眼睛特异的神经元(主要分布在 STS 脑区)在面孔倒置时得到激活; 在面孔正立时, 其活动受到抑制(引自 Itier et al., 2007)。

近年来, 对眼睛在面孔加工中的作用, 研究者们进行了大量的研究。Barton, Keenan 和 Bass (2001)对眼睛位置或者颜色在面孔加工中的作用进行研究, 结果发现, 与正立面孔条件相比, 被试较难识别出倒置面孔中眼睛位置的变化, 其反应时较长, 而对眼睛颜色的变化不存在上述识别困难。与此相似, 在 Barton, Deepak 和 Malik (2003)的研究中, 研究者采用敏感性指标 d' 研究眼睛位置或者颜色在面孔加工中的作用, 发现了相似的结果, 即倒置面孔影响被试对眼睛位置变化的识别。但有研究发现, 上述现象仅存在于陌生面孔中, 倒置的熟悉面孔则不影响被试对眼睛位置变化的识别(Brooks & Kemp, 2007)。这提示, 对于眼睛在倒置面孔加工中的作用尚存争议。

除上述行为实验外, ERP 实验为该假说提供了较为直接的证据支持。Itier 等(2006)让被试完成对眼睛、面孔和其他类别物体的方向辨别任务, 结果发现, 无论是正立条件还是倒置条件, 单独呈现眼睛诱发的 N170 的波幅最高; 同时, 眼睛在这两种条件下诱发的 N170 与倒置面孔诱发的 N170 不存在显著差异, 但都显著地大于正立面孔诱发的 N170, 从而说明眼睛在倒置面孔加工中起重要作用。为了更明确这一观点, Itier 等(2007)进

行进一步研究, 增加了没有眼睛的面孔刺激(face-without-eyes)。其实验逻辑是: 如果眼睛在倒置面孔中起重要作用, 那么在倒置条件下, 面孔引起的 N170 应该显著高于没有眼睛的面孔引起的 N170, 相反, 正立条件下二者不存在显著差异。结果验证了该假设, 并且提示眼睛在倒置面孔加工中起作用。同时, 研究者们从神经科学的角度指出, 面孔倒置效应可能是眼睛、面孔或物体特异神经元作用的结果。此外, 研究者通过动物面孔/眼睛和人的面孔/眼睛的对比研究(Itier et al., 2010)发现, 正立和倒置的人眼诱发的 N170 的波幅均显著的高于动物眼睛诱发的波幅, 说明人眼在面孔加工中存在独特作用。这些研究成果为进一步明确面孔倒置效应的机制提供了证据。

最近, 研究者们采用了不同的实验范式对眼睛特异性假说进行了研究。Eimer, Kiss 和 Nicholas (2010)采用多种适应刺激和测试刺激相结合的快速适应范式, 研究不同结合条件下 N170 的适应效应。他们给被试先呈现房子、正立/倒置面孔、有眼睛或者没有眼睛的面孔作为适应刺激, 呈现时间为 200ms; 间隔 200ms 后, 再呈现上述刺激(除房子外)作为测试刺激, 呈现时间为 200ms, 让被试对带有红色椭圆轮廓的目标刺激(占总数的 12.5%)进行探测反应(detection)。结果发现, 正立面孔作为适应刺激, 没有眼睛的面孔作为测试刺激时没有出现 N170 适应效应, 反之亦然; 相反, 倒立面孔作为适应刺激, 眼睛作为测试刺激时, 测试刺激 N170 波幅显著减小, 产生了适应现象, 反之亦然。这表明, 眼睛在正立面孔加工中受到抑制, 而在倒置面孔加工中, 对眼睛特异的神经元可能得到激活。相对于房子适应刺激来说, 其他适应刺激对应的测试刺激 N170 波幅降低, 这提示, N170 反应了面孔特异神经元的活动, 这类神经元对面孔及面孔的局部信息均进行反应。Sadeh 和 Yovel (2010)采用竞争范式研究倒置面孔 N170 增加的原因。他们先在屏幕中央呈现 600ms 背景刺激(正立/倒置面孔、非面孔图片), 然后, 在背景刺激(此时背景刺激不消失)的左或右侧呈现 400ms 目标刺激(实验 1 中呈现正立面孔, 实验 2 中呈现倒置面孔), 之后二者一起消失。也就是说, 背景刺激呈现 1s, 它和目标刺激同时呈现 400ms。被试的任务是辨别目标刺激出现在背景刺激左侧还是右侧。结果发现, 正立面孔目标

刺激在正立/倒置面孔背景刺激呈现时,其诱发的N170波幅不存在差异。也就是说,倒置面孔并没有激活更多对正立面孔反应的神经元;相反,与背景刺激是倒置面孔相比,背景刺激是正立面孔时,倒置面孔的目标刺激引发的N170波幅较大,提示倒置面孔激活了对正立面孔反应之外的其他神经元的活动。即面孔倒置效应不是对正立面孔反应的同类神经元数量增多的结果,而是多种神经元共同作用的结果。总之,上述研究表明,倒置面孔可能激活了对眼睛、面孔、物体等特异神经元的活动,多种神经元的共同作用使得面孔倒置时N170的波幅显著增加。

此外,fMRI研究表明,呈现倒置面孔时对物体特异的腹外侧纹状体(ventral extrastriate cortex)得到激活(Epstein, Higgins, Parker, Aguirre, & Cooperman, 2006; Yovel & Kanwisher, 2005),这说明,倒置面孔可能被知觉为物体进行加工。此外,对物体失认症患者CK的研究发现,再认正立面孔时CK与正常被试之间不存在差异,而再认倒置面孔时CK成绩较差,表现出更大的面孔倒置效应。这提示,倒置面孔可能被表征为物体进行加工,由于物体失认症患者的物体加工机制受损,导致其识别倒置面孔成绩较差(Moscovitch & Moscovitch, 2000)。这些研究在一定程度上提示,除对眼睛特异的神经元在倒置面孔中起作用外,对物体特异的神经元在面孔加工中也起作用。这就为进一步分离二者在倒置面孔中的作用提供了线索和证据支持。

6 小结与展望

上述各种理论解释从不同角度对面孔倒置效应进行论证,图式理论、多维空间理论、心理旋转理论和整体加工理论侧重从面孔心理表征的角度进行解释,而眼睛特异性假说则是从面孔组成元素的角度进行解释。但是眼睛特异性假说与整体加工理论并不存在矛盾,前者并不否定面孔整体加工的作用,而是对面孔整体加工理论的深入性研究。这些不同角度的理论假说启发了未来的研究方向。

首先,尽管已有研究表明眼睛在面孔加工中起着重要的作用,尤其是角膜与巩膜明亮度对比差异的影响作用甚大(Ricciardelli, Baylis, & Driver, 2000),但眼睛加工的神经机制与面孔加

工的神经机制之间的关系还不明确,二者是相互独立的还是相互依赖的还有待进一步研究。同时,还需弄清楚对眼睛、面孔、物体特异的神经元是否存在,如果存在,它们的分布形态又是怎样的。针对该问题可以设计闭眼的面孔图片来代替没有眼睛的面孔图片,研究眼睛在倒置面孔中的作用。

第二,对面孔倒置效应的研究多是把面孔与普通物体进行对比,二者在结构属性上相似度并不高,同时人们对普通物体的熟悉性或者专家知识(expertise)方面也逊色于面孔,因而未来的研究需要选择与面孔相似度和熟悉度相当的物体作为刺激材料,例如,对中国被试进行的汉字与面孔的对比研究(Ge, Wang, McCleery, & Lee, 2006)。同时,对倒置面孔的研究可以从平面面孔(picture-plane)的研究扩展到与视点(viewing point)有关的研究(例如,Chen, Liu, Chen, & Fang, 2009)。

第三,研究发现,注意是影响面孔加工的重要因素(Esterman et al., 2008; Bindemann & Burton, 2008),但这可能是由于任务的难易程度引起的注意资源分配对面孔加工的影响,并非是注意对面孔加工的直接作用,因而未来的研究应该把注意和任务难易的影响剥离开,以明确到底是任务还是注意影响面孔倒置效应。

最后,未来研究应考虑各种研究技术的结合,从不同的角度互相验证,以增强研究结果的说服力。正如,李明芳、张焯和张庆林(2010)对N170的研究概述一样,我们需要从多个角度来研究面孔倒置效应的机制。总之,综合考虑各种因素的作用,会使面孔倒置效应的研究更加完善。

参考文献

- 李明芳,张焯,张庆林.(2010).面孔识别中脑电成分N170的研究概述. *心理科学进展*, 18, 1942-1948.
- 陶维东,孙弘进,张旭东,郑剑虹.(2011).非面孔物体倒置效应形成过程的认知神经机制. *心理科学进展*, 19(8), 1104-1114.
- 汪亚珉,黄雅梅.(2011).面孔识别中的构形加工与特征加工. *心理科学进展*, 19(8), 1126-1137.
- 徐岩,张亚旭,周晓林.(2003).面孔加工的认知神经科学研究:回顾与展望. *心理科学进展*, 11(1), 35-43.
- 周国梅,张璐然,曾伟贤.(2009).面孔识别的本族效应理论述评. *心理科学进展*, 17, 278-283.
- Barton, J. J. S., Deepak, S., & Malik, N. (2003). Attending to faces: Change detection, familiarization, and inversion

- effects. *Perception*, 32(1), 15–28.
- Barton, J. J. S., Keenan, J. P., & Bass, T. (2001). Discrimination of spatial relations and features in faces: Effects of inversion and viewing duration. *British Journal of Psychology*, 92(3), 527–549.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551–565.
- Bindemann, M., & Burton, A. M. (2008). Attention to upside-down faces: An exception to the inversion effect. *Vision Research*, 48, 2555–2561.
- Blau, V. C., Maurer, U., Tottenham, N., & McCandliss, B. D. (2007). The face specific N170 component is modulated by emotional facial expression. *Behavioral and Brain Function*, 3, 1–13.
- Brooks, K. R., & Kemp, R. I. (2007). Sensitivity to feature displacement in familiar and unfamiliar faces: Beyond the internal/external feature distinction. *Perception*, 36(11), 1646–1659.
- Caharel, S., Fiori, N., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebai, M. (2006). The effects of inversion and eye displacements of familiar and unknown faces on early and late-stage ERPs. *International Journal of Psychophysiology*, 62, 141–151.
- Caharel, S., Montalan, B., Fromager, E., Bernard, C., Lalonde, R., & Mohamed, R. (2010). Other-race and inversion effects during the structural encoding stage of face processing in a race categorization task: An event-related brain potential study. *International Journal of Psychophysiology*, 79, 266–271.
- Chen, J., Liu, B. Y., Chen, B., & Fang, F. (2009). Time course of amodal completion in face perception. *Vision Research*, 49, 752–758.
- Collishaw, S. M., & Hole, G. J. (2002). Is there a linear or a nonlinear relationship between rotation and configural processing of faces? *Perception*, 31, 287–296.
- Eimer, M., Kiss, M., & Nicholas, S. (2010). Response profile of the face-sensitive N170 component: A rapid adaptation study. *Cerebral Cortex*, 20, 2442–2452.
- Epstein, R. A., Higgins, J. S., Parker, W., Aguirre, G. K., & Cooperman, S. (2006). Cortical correlates of face and scene inversion: A comparison. *Neuropsychologia*, 44, 1145–1158.
- Esterman, M., Prinzmetal, W., DeGruits, J., Landau, A., Hazeltine, E., Verstynen, T., et al. (2008). Voluntary and involuntary attention affect face discrimination differently. *Neuropsychologia*, 46, 1032–1040.
- Farah, M. J., Tananka, J. W., & Drain, H. M. (1995). What causes the face inversion effect? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 628–643.
- Ge, L. Z., Wang, Z., McCleery, J. P., & Lee, K. (2006). Activation of face expertise and the inversion effect. *Psychological Science*, 17, 12–16.
- George, N., Jemel, B., Fiori, N., Chaby, L., & Raenault, B. (2005). Electrophysiological correlates of facial decision: Insights from upright and upside-down Mooney-face perception. *Cognitive Brain Research*, 24, 663–673.
- Goffaux, V., & Rossion, B. (2007). Face inversion disproportionately impairs the perception of vertical but not horizontal relations between features. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33, 995–1002.
- Goffaux, V., Rossion, B., Sorger, B., Schiltz, C., & Goebeli, R. (2009). Face inversion disrupts the perception of vertical relations between features in the right human occipito-temporal cortex. *Journal of Neuropsychology*, 3, 45–67.
- Goldstein, A. G. (1975). Recognition of inverted photographs of faces by children and adults. *The Journal of Genetic Psychology*, 127, 109–123.
- Goldstein, A. G., & Chance, J. E. (1980). Memory for faces and schema theory. *The Journal of Psychology*, 105, 47–59.
- Itier, R. J., Alain, C., Sedore, K., & McIntosh, A. R. (2007). Early face processing specificity: It's in the eyes! *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 1815–1826.
- Itier, R. J., Latinus, M., & Taylor, M. J. (2006). Face, eye and object early processing: What is the face specificity? *NeuroImage*, 29, 667–676.
- Itier, R. J., Van Roon, P., & Alain, C. (2010). Species sensitivity of early face and eye processing. *NeuroImage*, 54, 705–713.
- Jacques, C., & Rossion, B. (2010). Misaligning face halves increases and delays the N170 specifically for upright faces: Implications for the nature of early face representations. *Brain Research*, 1318, 96–109.
- Kanwisher, N., Tong, F., & Nakayama, K. (1998). The effect of face inversion on the human fusiform face area. *Cognition*, 68, B1–B11.
- Latinus, M., & Taylor, M. J. (2005). Holistic processing of faces: Learning effects with Mooney faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 1316–1327.
- Leder, H., & Carbon, C. C. (2006). Face-specific configural processing of relational information. *British Journal of Psychology*, 97, 19–29.
- Leube, D. T., Yoon, H. W., Rapp, A., Erb, M., Grodd, W., Bartels, M., et al. (2003). Brain regions sensitive to the face inversion effect: A functional magnetic resonance imaging study in humans. *Neuroscience Letters*, 342, 143–146.
- Liu, J., Harris, A., & Kanwisher, N. (2010). Perception of face parts and face configurations: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 203–211.
- Maurer, D., Grand, R. L., & Mondloch, C. J. (2002). The

- many faces of configural processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 6, 255–260.
- McCarthy, G., Puce, A., Belger, A., & Allison, T. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. II: Response properties of face-specific potentials generated in occipitotemporal cortex. *Cerebral Cortex*, 9, 431–444.
- McKeeff, T. J., McGugin, R. W., Tong, F., & Gauthier, I. (2010). Expertise increases the functional overlap between face and object perception. *Cognition*, 117, 355–360.
- Meinhardt-Injac, B., Persike, M., & Meinhardt, G. (2010). The time course of face matching by internal and external features: Effects of context and inversion. *Vision Research*, 50, 1598–1611.
- Moscovitch, M., & Moscovitch, D. A. (2000). Super face-inversion effects for isolated internal or external features, and for fractured faces. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 201–219.
- Ricciardelli, P., Baylis, G., & Driver, J. (2000). The positive and negative of human expertise in gaze perception. *Cognition*, 77, 1–14.
- Rossion, B. (2008). Picture-plane inversion leads to qualitative changes of face perception. *Acta Psychologica*, 128, 274–289.
- Rossion, B. (2009). Distinguishing the cause and consequence of face inversion: The perceptual field hypothesis. *Acta Psychologica*, 132, 300–312.
- Sadeh, B., & Yovel, G. (2010). Why is the N170 enhanced for inverted faces? An ERP competition experiment. *NeuroImage*, 53, 782–789.
- Stahl, J., Wiese, H., & Schweinberger, S. R. (2008). Expertise and own-race bias in face processing: An event-related potential study. *Neuroreport*, 19, 583–587.
- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A, Human Experimental Psychology*, 46, 225–245.
- Valentine, T. (1991). A unified account of the effects of distinctiveness, inversion, and race in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43, 161–204.
- Walker, P. M., & Hewstone, M. (2006). A perceptual discrimination investigation of the own-race effect and intergroup experience. *Applied Cognitive Psychology*, 20, 461–475.
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 141–145.
- Young, A. W., Hellawell, D., & Hay, D. C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 16, 747–759.
- Yovel, G., & Kanwisher, N. (2004). Face perception: Domain specific, not process specific. *Neuron*, 44, 889–898.
- Yovel, G., & Kanwisher, N. (2005). The neural basis of the behavioral face-inversion effect. *Current Biology*, 15, 2256–2262.
- Zion-Golumbic, E., & Bentin, S. (2007). Dissociated neural mechanisms for face detection and configural encoding: Evidence from N170 and induced gamma-band oscillation effects. *Cerebral Cortex*, 17, 1741–1749.

Researches and Theories on Face Inversion Effect

WANG Hai-Ling; FU Shi-Min

(Department of Psychology, Tsinghua University, Beijing 10084, China)

Abstract: Face inversion effect refers to the fact that the recognition is severely impaired for inverted relative to upright faces. The inversion effect is larger for faces relative to other objects, such as house. Several theoretical frameworks have been proposed to account for this face inversion effect, but the present review focused on two popular views, namely the configural processing hypothesis and the eye specificity hypothesis. The configural processing hypothesis posits that inverted faces impair the structural feature of faces and thus influence holistic processing. According to the eye specificity hypothesis, eyes play an important role in face processing, especially when faces are inverted. Evidences from ERP and fMRI studies are discussed. The importance of eyes and attention should be addressed in future studies.

Key words: face inversion effect; holistic processing; eyes; ERP; N170; fMRI