

双侧梭状回面孔区在面孔加工中的功能分工与协作*

孙 丹 张 烨

(杭州师范大学认知与脑疾病研究中心; 浙江省认知障碍评估技术研究重点实验室, 杭州 311121)

摘 要 梭状回面孔区(fusiform face area, FFA)是视觉皮层上专门加工面孔的区域。然而, 双侧 FFA 在面孔加工中的功能分工与协作还存在争议。在特异性刺激的加工上, 右侧 FFA 主要负责人类面孔类别的知觉, 而左侧 FFA 的功能与面孔精细特征的感知有关; 在皮层可塑性上, 右侧 FFA 主要参与青少年的社会适应学习, 而左侧 FFA 负责成年人的知觉学习; 在面孔网络中, 二者与不同区域的连接用以适应不同的认知需求; 他们之间的有向协作具有任务特定性。未来研究需要回答三个问题: 左侧 FFA 的可塑性程度及这一可塑性是否是认知特定的、左侧 FFA 及其形成的网络连接的认知意义, 双侧 FFA 在面孔网络中的连接有向性等问题。

关键词 面孔知觉; 双侧梭状回面孔区; 功能分工; 功能协作; 面孔网络

分类号 B842; B845

1 前言

面孔是我们在现实生活中最重要且常见的一种视觉刺激。我们能在复杂的视觉环境中快速识别出面孔并能对个体身份及当时所处的情绪状态做出判断。行为学和神经心理学的研究表明, 识别面孔是大脑特定区域的功能(Tovée, 1998)。这个特定区域位于人类大脑的颞叶梭状回, 它对面孔比其他刺激反应更强(被称为“梭状回面孔区”, fusiform face area, FFA), 是刺激特异性的(Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997)。Tsao, Freiwald, Tootell 和 Livingstone (2006)发现, 在猴子的大脑内也有面孔选择性反应的区域, 颅内电极记录该区域内 90%以上的神经元对面孔有较强的选择性反应。很多研究指出, 面孔加工具有明显的右偏侧化。但是, 尚不清楚的是双侧面孔梭状回是如何在面孔加工中共同发挥作用的。更具体地, 左右两侧面孔梭状回是如何进行功能分工与合作的? 他们在面孔识别网络中分别承担什么角色? 结合现有的研究, 本文对上述问题进行了

梳理和总结。

2 梭状回面孔区域的功能分工

一些学者认为, 右半球梭状回中部(mid-fusiform gyrus)面孔区主要负责面孔加工, 而左侧梭状回面孔区则承担更一般的物体加工(Farah, 1990; McCarthy, Puce, Gore, & Allison, 1997; Moscovitch, Winocur, & Behrmann, 1997)。二者可能以不同的方式共同参与面孔加工 (Rossion et al., 2000)。近期的一系列研究为梭状回在面孔加工中的功能分工的问题提供了新的证据。

2.1 双侧 FFA 在加工特异性刺激上的分工

左、右侧 FFA 在加工面孔特异性刺激上有着不同的分工。早期的神经心理学的研究已初步确定左、右半球在面孔加工中发挥不同的作用。例如, Bowers, Bauer, Coslett 和 Heilman (1985)发现, 右半球损伤的病人难以识别面孔身份和情感信息, 并且这类病人在相同任务中的表现显著低于左半球损伤的病人和正常人。这说明, 在面孔身份和情感辨别上, 右半球可能较左半球发挥更大的作用。Meng 等的神经成像研究发现, 右侧 FFA 的活动仅仅参与面孔类别属性的辨别, 即判断刺激输入是否是面孔, 而左侧 FFA 的活动随着刺激图片与面孔的相似度越来越大而呈梯度变化(Meng, Singal, Cherian, & Sinha, 2008)。Mur 等(2012)的研

收稿日期: 2015-04-23

* 国家自然科学基金青年项目(31400974)、国家自然科学基金会面上项目(31371134)和浙江省自然科学基金青年项目(LQ14C090004)资助。

通讯作者: 张烨, E-mail: zhangye.lucia@gmail.com

究也得到类似的结果。他们同时对左、右侧 FFA 的类别选择性做了更精细的分析。结果发现,就单个图片的激活水平来看,左、右侧 FFA 均能区分面孔与非面孔图像,但右侧 FFA 明显优于左侧 FFA;与右侧 FFA 相比,左侧 FFA 包含的面孔选择性的体素数量更少,它在区分面孔类别内刺激(如人类面孔 vs 动物面孔)上略好;左侧 FFA 及其临近区域对同一图像的反应差异较小,即没有明显的边界激活变化的效应。更直接的证据来自 Parvizi 等的颅内电刺激研究结果:当电刺激右侧 FFA 的电极点时,病人报告看到的面孔发生扭曲;电刺激左侧 FFA 的电极点时,病人报告没有面孔知觉上的变化,只有感觉上的变化,如颜色扭曲或闪屏幻觉(Parvizi et al., 2012; Rangarajan et al., 2014)。这些研究结果说明,右侧 FFA 的激活与人类面孔类别的知觉存在因果联系;而左侧 FFA 的激活水平除了与人类面孔刺激有关,它与其他面孔刺激以及非面孔类别刺激有关。

在更具体的分工上,一些研究指出,左侧 FFA 的活动涉及提取面孔视觉精细特征来完成面孔间的精细区分(Caldara et al., 2006)。Meng 等的研究发现,当移除右侧 FFA 对面孔识别的贡献时,左侧 FFA 的活动与非面孔及整个刺激中包含类似面孔的特征量有显著相关;而当移除左侧 FFA 的贡献时,右侧 FFA 的活动与面部特征量则没有相关(Shu, Li, Cheng, & Meng, 2013)。其他研究也发现,右侧 FFA 能区分自我面孔与他人面孔(Ma & Han, 2012),左侧 FFA 编码自我面孔特定的物理属性(Ma & Han, 2012)、区分面孔颜色(e.g. Minami, Goto, Kitazaki, & Nakauchi, 2011; Nakajima, Minami, & Nakauchi, 2012; Nakajima, Minami, Tanabe, Sadato, & Nakauchi, 2014)以及编码面孔形状(Caldara & Seghier, 2009; 张烨等, 2015)。张烨等的最新电刺激研究结果显示,当患者对面部形状精细变化感知时,电刺激左侧 FFA 导致它对面部形状知觉产生了偏差(张烨等, 2015)。左侧 FFA 对面孔的加工有可能是完成面孔知觉的先决条件(Shu et al., 2013)。

2.2 双侧 FFA 在可塑性上的分工

双侧 FFA 可能分别负责不同年龄阶段的面孔学习与适应。研究表明,右侧 FFA 的容积(volume)、反应强度和选择性随年龄的增长而明显增大、增强,这一发展一直持续至成年中期

(Golarai, Liberman, Yoo, & Grill-Spector, 2009; Haist, Adamo, Wazny, Lee, & Stiles, 2013)。尽管左侧 FFA 也具有这一特点,但是它随年龄增长的幅度不及右侧 FFA (Golarai et al., 2007, 2009; Haist et al., 2013)。研究发现,右侧 FFA 的容积大小与面孔识别记忆的成绩成正相关(Golarai et al., 2009)。这说明,右侧 FFA 的作用可能体现在面孔识别记忆的发展中。近期, Scherf, Elbich, Minshew 和 Behrmann (2015)比较高功能自闭症(high-functioning autism, 语言和认知能力正常但社交技能异常)的青少年和正常发育的青少年在面孔加工神经机制上的差异。结果显示,高功能自闭症青少年右侧 FFA 的激活强度明显比正常青少年的更弱,而且右侧 FFA 的激活强度与他们的社会功能障碍程度成反比,但与面孔记忆成绩和自闭行为水平的高低无关。他们也发现,在自闭症青少年的左半球可观察到明显的 FFA 的激活,而在正常青少年中未观察到类似的激活。这些研究结果暗示,右侧 FFA 的正常发展可能是儿童及青少年发展社会技能或社会适应学习的一个重要条件,当右侧 FFA 发展异常时,左侧 FFA 被调动连同右侧对应区域共同来完成面孔识别。

近期的一项研究通过训练成人被试区分面孔方向来考查面孔加工的学习机制(Bi, Chen, Zhou, He, & Fang, 2014)。结果显示,学习 1 个月后个体间的行为学习效应与他们左侧 FFA 的空间活动模式的稳定性的提高有显著的正相关;训练前左侧 FFA 的皮层厚度可以预测个体行为上的学习效应,即左侧 FFA 的皮层越薄,学习效应越大。左侧 FFA 空间活动模式的持续稳定性说明,这一神经机制是保证习得刺激的神经表征更准确、更可靠的前提,它对成年人的面孔的适应性学习有重要的意义(Bi et al., 2014)。

2.3 双侧 FFA 在面孔加工网络中的分工

Ishai (2008)指出,梭状回是面孔知觉脑网络中的主要结点,它与各区域间的有效连接是任务特定的。在对输入的面孔刺激进行编码时,双侧 FFA 均有响应,二者的功能分离出现在面孔决策判断阶段:当进行面孔匹配任务时,左侧 FFA 与同侧背外侧前额叶(left dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC)的活动在做出匹配决定时比做出不匹配决定时的活动强度更大(Druzgal & D'Esposito, 2001);而右侧 FFA 的活动在匹配和不

匹配决定间没有显著差异。左侧 FFA 与同侧 DLPFC 的协同活动有利于面孔的辨认。Rossion 等(2003)曾报道了一例左侧梭状回中部(左侧 FFA)和右侧枕下皮层损伤的面孔失认症患者,患者无法完成面孔匹配任务,他在性别分类和面孔表情分析时也有轻度障碍。左侧梭状回中部和右侧枕下皮层有可能是与这些认知功能相关的脑网络中的两个重要结点,区域受损导致网络连接受阻而产生相应的认知障碍。

Fairhall 和 Ishai (2007)通过有效连接分析揭示,当看到情绪面孔时,右半球的枕下回-梭状回-杏仁核通路的有效连接增强;当看到熟悉的面孔时,右半球的枕下回-梭状回-眶额回通路连接增强。对自闭症(autism spectrum disorders, ASD)群体的研究发现,对照组的右侧 FFA-左侧杏仁核、右侧 FFA-后扣带回间的功能连接比 ASD 的更强,而 ASD 组的右侧 FFA-左侧杏仁核的功能连接较弱、右侧 FFA-右侧额下叶的连接增强(Kleinmans et al., 2008)。从这一结果上来看,右侧 FFA 与双侧杏仁核、右侧 FFA 与额部区域的功能连接情况与情绪识别和面孔再认有着密切的联系。Zhang, Tian, Liu, Li 和 Lee (2009)发现,面孔的核心网络(右半球的 FFA、枕下回、颞上沟)在静息状态下和被动观看面孔时均保持着相似的低频神经活动。Gschwind, Pourtois, Schwartz, van De Ville 和 Vuilleumier (2012)在分析面孔加工相关脑区间的结构连接时发现,在静息状态下,右半球的枕叶面孔区-FFA 结构连接比左半球的枕叶面孔区-FFA 的连接更强。这一结果与 Fairhall 和 Ishai (2007)的功能连接的部分结果是一致的。右半球的枕下回(或枕叶面孔区)-FFA 的功能或结构连接是加工不同面孔的一条关键通路(Pyles, Verstynen, Schneider, & Tarr, 2013),它是视觉系统在应对环境中可能出现的面孔做出的一种准备状态,从而使个体在日常生活中能够快速识别面孔。

以上这些连接结果说明,双侧 FFA 与不同区域的连接形成了适应不同要求的加工网络。右半球的 FFA 与视觉皮层的连接是各类面孔刺激加工的基础,为后续加工输入信息,右侧 FFA 与视觉皮层以外的其他区域(如双侧杏仁核、扣带回、额叶等)的连接承担了面孔情绪的辨认、记忆、再认等的认知功能;左侧 FFA 与左侧额叶的连接负责不同的面孔决策判断,它也是社会认知功能相关

的脑网络中的重要组成。

3 梭状回面孔区域的功能协作

尽管双侧 FFA 的功能分化能够极大地促进面孔加工的效率,但是没有双侧间的信息传递则无法使单侧特定功能的信息输出与对侧相应区域分享并达到信息整合。因此,双侧 FFA 的协作加工显得尤为重要。从现有的研究结果来看,左、右侧 FFA 的协作可能具有方向性,即左、右侧 FFA 对面孔信息的加工可能是序列的而不是平行的。Meng 等的研究(Meng, Cherian, Signal, & Sinha, 2012)结果显示,在刺激出现后的 2s 和 4s 内,左侧 FFA 的活动对具有面孔特征的图像的反应非常显著,随后逐渐下降直至 8s 时回到基线水平;而右侧 FFA 的反应则始终保持较强的水平。这很可能反映了双侧 FFA 加工面孔时的信息传导过程,即左侧 FFA 先对面孔快速加工,然后将信息传送给右侧 FFA 进行深入加工。也有研究推测,面孔身份信息的加工是从右侧 FFA 传递到左侧 FFA (Verosky & Turk-Browne, 2012)。左侧 FFA 表征面孔身份信息没有右侧 FFA 有效率或者含有比较大的噪音,可能需要较长的时间才能达到识别水平,当更有效率的右侧 FFA 将身份信息传递至左侧 FFA 时使左侧 FFA 快速达到识别阈限或降低噪音 (Verosky & Turk-Browne, 2012)。来自电生理学的研究表明,面孔信息传递的方向可能存在性别差异:男性的面孔加工是从右侧传递至左侧,而女性是从左侧传递至右侧(Proverbio, Mazzara, Riva, & Manfredi, 2012; Godard, Leleu, Rebaï, & Fiori, 2013)。Godard 等(2013)发现,在 N170 成分(它的反应与 FFA 的活动有高相关, Sadeh, Podlipsky, Zhdanov & Yovel, 2010)的潜伏期上,当面孔呈现右侧视野时,女性的左半球比右半球快约 18 秒,而相同情况下男性左半球只比右半球快 4 秒;当面孔呈现左侧视野时,反应模式相反,男性右半球比左半球快约 22 秒,女性右半球只比左半球快 5 秒。研究者认为,这一结果意味着女性在进行面孔辨认时两半球有共同工作的趋势,而不是主要依靠右半球。

面孔加工时双侧半球间的协作可能是任务特定性的。Mohr, Landgrebe 和 Schweinberger (2002)的研究表明,双侧半球间的协作只发生在加工熟悉面孔时,而这种协作在加工陌生面孔时则没

有。这一结果得到 Keyes 和 Brady (2010)的研究支持。Keyes 和 Brady (2010)同时发现, 双侧半球在加工自我面孔时, 无论面孔是正立的还是倒立的, 都比在加工熟人面孔和陌生面孔时反应时更快、准确率更好。这进一步说明, 双侧半球在表征和提取自我面孔和其他熟悉面孔时通过加强合作以保证这些刺激得到优先加工。类似的研究也显示, 双侧半球间的合作也体现在加工面孔情绪信息或者辨别面孔身份时(Compton, 2002; Compton, Feigenson, & Widick, 2005)。

4 存在的问题和研究展望

据作者所知, 专门探讨双侧 FFA 功能分工和合作的研究非常少。就双侧 FFA 在面孔加工中的功能分工与协作的问题, 未来研究可以开展以下几方面的工作:

首先, 左侧 FFA 的可塑性问题还需要更多的实证研究。Bi 等(2014)的研究首次证明了左侧 FFA 的学习效应, 这给面孔知觉研究带了新的启示和方向。未来研究一方面可以进一步考查 Bi 等(2014)结果的稳定性, 另一方面需要进一步回答为什么成年人左侧 FFA 更具有可塑性、左侧 FFA 在多大程度上具有可塑性以及这种可塑性是否具有认知功能特定性等问题。Bi 等(2014)指出, 未来研究除了考虑左侧 FFA 在面孔学习中的作用还要考虑其他区域在学习中的贡献, 以及他们可能形成的面孔学习网络。Tan 等(2011)发现, 左侧梭状回-尾状核回路的激活水平能够预测儿童在第二语言学习中的成就, 而这一回路与母语学习能力无关。这项研究间接地证明了左侧梭状回对后天学习的重要性, 同时也提示, 左侧 FFA 与其他脑区形成的网络或通路除了支撑学习过程外, 还对个体学习的结果有一定的预测性。

其次, 左侧 FFA 与其他区域形成的网络的认知功能还是未知的。涉及面孔加工的结构或功能连接的研究都是基于右侧 FFA 来分析建模的(e.g. Saygin et al., 2012; Matsuyoshi et al., 2015), 从而忽略了以左侧 FFA 为结点的网络连接情况, 这使得我们对左半球在面孔加工中的作用的了解很少。究其原因可能有以下两点: 一是面孔加工具有右偏侧化特性, 在各类任务中个体间右侧 FFA 的反应较为一致, 而左侧 FFA 的激活可能具有任务特定性, 在某些任务中它的反应强度不大, 相

同阈值下可观察到的体素可能会因数量过少而不易观察到或被忽略; 二是左侧 FFA 的反应强度可能有不同程度的个体差异。今后的研究对左侧 FFA 的划定应考虑在不同的阈值以及体素数量不等的情况下来定位, 以便同时比较双侧 FFA 的贡献。当存在个体差异时, 那些左侧 FFA 激活不明显的个体与左侧 FFA 激活明显的个体可以区组分析。此外, 近期的多项研究在关注面孔加工的神经区域特异性的同时, 也考查了这些区域与行为反应间的相关性(e.g. Zhu, Zhang, Luo, Dilks, & Liu, 2011; Bi et al., 2014; Scherf et al., 2015)。这提示, 用神经反应水平来预测认知能力是区分认知功能的一个值得参考的指标。区组分析也许可以用来确定个体面孔识别能力的差异。

最后, 双侧 FFA 及其形成的网络连接的有向性亟待解决。在双侧 FFA 间信息流动性问题上, Meng 等(2012)的研究虽然指出, 左侧 FFA 可能对面孔进行“快速加工”, 但是, 在他们的研究中左侧 FFA 反映的时间效应实际上是间接相关的结果。由于 fMRI 技术较低的时间分辨率, 他们的研究结果无法准确地回答信息加工快慢的问题。彭小虎、王国峰、魏景汉和罗跃嘉(2004)的研究记录了学习和再认面孔时的脑电变化。结果发现, 在测验和学习阶段, 左侧 N170 的潜伏期均比右侧的短。左侧 N170 可能反映了面孔加工相对早期的阶段, 潜伏期的早晚仍然无法说明面孔加工的起始时间, 更无法说明双侧 FFA 激活的先后顺序。未来研究应考虑如何通过技术手段联合应用达到高时空分辨率来回答双侧 FFA 的信息传递与互动等相关问题。此外, 也可以将大脑半球互动作为一项实验自变量来考察双侧 FFA 的互动对面孔认知产生的影响(王博韬, 陈泊蓉, 段海军, 胡卫平, 2015)。现有的脑网络连接相关的研究方法还无法回答面孔加工网络连接的有向性问题。例如, 结构连接无法区分连接的方向, 有效连接分析不能确定两个相连区域是直接连接还是间接连接(Furl, 2015)。在有向性问题的研究中, 未来的研究需进行多模态多方法比较, 从而为动态神经建模提供更丰富的信息。

参考文献

彭小虎, 王国峰, 魏景汉, 罗跃嘉. (2004). 面孔识别特异性脑机制的 ERP 研究. *航天医学与医学工程*, 17(6),

- 438–443.
- 王博韬, 陈泊蓉, 段海军, 胡卫平. (2015). 大脑半球互动: 一个影响认知活动的因素. *心理科学进展*, 23(7), 1181–1186.
- 张烨, 邵涵钰, Gaspar C M, 陈炜, 朱君明, 汤叶磊, ... 翁旭初. (2015). 左侧颞下叶在面孔信息加工中的作用: 一项 ECoG 案例研究. *科学通报*, 60, 2438–2446.
- Bi, T. Y., Chen, J., Zhou, T. G., He, Y., & Fang, F. (2014). Function and structure of human left fusiform cortex are closely associated with perceptual learning of faces. *Current Biology*, 24(2), 222–227.
- Bowers, D., Bauer, R. M., Coslett, H. B., & Heilman, K. M. (1985). Processing of faces by patients with unilateral hemisphere lesions: I. Dissociation between judgments of facial affect and facial identity. *Brain and Cognition*, 4(3), 258–272.
- Caldara, R., Seghier, M. L., Rossion, B., Lazeyras, F., Michel, C., & Hauert, C. A. (2006). The fusiform face area is tuned for curvilinear patterns with more high-contrasted elements in the upper part. *NeuroImage*, 31(1), 313–319.
- Caldara, R., & Seghier, M. L. (2009). The fusiform face area responds automatically to statistical regularities optimal for face categorization. *Human Brain Mapping*, 30(5), 1615–1625.
- Compton, R. J. (2002). Inter-hemispheric interaction facilitates face processing. *Neuropsychologia*, 40(13), 2409–2419.
- Compton, R. J., Feigenson, K., & Widick, P. (2005). Take it to the bridge: An interhemispheric processing advantage for emotional faces. *Cognitive Brain Research*, 24(1), 66–72.
- Druzgal, T. J., & D'Esposito, M. (2001). A neural network reflecting decisions about human faces. *Neuron*, 32(5), 947–955.
- Fairhall, S. L., & Ishai, A. (2007). Effective connectivity within the distributed cortical network for face perception. *Cerebral Cortex*, 17(10), 2400–2406.
- Farah, M. J. (1990). *Visual agnosia: Disorders of object recognition and what they tell us about normal vision*. Cambridge: The MIT Press.
- Furl, N. (2015). Structural and effective connectivity reveals potential network-based influences on category-sensitive visual areas. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 253.
- Godard, O., Leleu, A., Rebaï, M., & Fiori, N. (2013). Sex differences in interhemispheric communication during face identity encoding: Evidence from ERPs. *Neuroscience Research*, 76(1–2), 58–66.
- Golarai, G., Ghahremani, D. G., Whitfield-Gabrieli, S., Reiss, A., Eberhardt, J. L., Gabrieli, J. D., & Grill-Spector, K. (2007). Differential development of high-level visual cortex correlates with category-specific recognition memory. *Nature Neuroscience*, 10(4), 512–522.
- Golarai, G., Liberman, A., Yoon, J. M. D., & Grill-Spector, K. (2009). Differential development of the ventral visual cortex extends through adolescence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 3, 80.
- Gschwind, M., Pourtois, G., Schwartz, S., van De Ville, D., & Vuilleumier, P. (2012). White-matter connectivity between face-responsive regions in the human brain. *Cerebral Cortex*, 22(7), 1564–1576.
- Haist, F., Adamo, M., Wazny, J. H., Lee, K., & Stiles, J. (2013). The functional architecture for face-processing expertise: fMRI evidence of the developmental trajectory of the core and the extended face systems. *Neuropsychologia*, 51(13), 2893–2908.
- Ishai, A. (2008). Let's face it: It's a cortical network. *NeuroImage*, 40(2), 415–419.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, 17(11), 4302–4311.
- Keyes, H., & Brady, N. (2010). Self-face recognition is characterized by “bilateral gain” and by faster, more accurate performance which persists when faces are inverted. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 63(5), 840–847.
- Kleinhans, N. M., Richards, T., Sterling, L., Stegbauer, K. C., Mahurin, R., Johnson, L. C., ... Aylward, E. (2008). Abnormal functional connectivity in autism spectrum disorders during face processing. *Brain*, 131(4), 1000–1012.
- Ma, Y., & Han, S. H. (2012). Functional dissociation of the left and right fusiform gyrus in self-face recognition. *Human Brain Mapping*, 33(10), 2255–2267.
- Matsuyoshi, D., Morita, T., Kochiyama, T., Tanabe, H. C., Sadato, N., & Kakigi, R. (2015). Dissociable cortical pathways for qualitative and quantitative mechanisms in the face inversion effect. *The Journal of Neuroscience*, 35(10), 4268–4279.
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 605–610.
- Meng, M., Singal, G., Cherian, T., & Sinha, P. (2008). Neural correlates of categorical face perception. *Journal of Vision*, 8(6), 407.
- Meng, M., Cherian, T., Singal, G., & Sinha, P. (2012). Lateralization of face processing in the human brain. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735), 2052–2061.
- Minami, T., Goto, K., Kitazaki, M., & Nakauchi, S. (2011). Effects of color information on face processing using event-related potentials and gamma oscillations. *Neuroscience*, 176, 265–273.
- Mohr, B., Landgrebe, A., & Schweinberger, S. R. (2002).

- Interhemispheric cooperation for familiar but not unfamiliar face processing. *Neuropsychologia*, 40(11), 1841–1848.
- Moscovitch, M., Winocur, G., & Behrmann, M. (1997). What is special about face recognition? Nineteen experiments on a person with visual object agnosia and dyslexia but normal face recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 555–604.
- Mur, M., Ruff, D. A., Bodurka, J., De Weerd, P., Bandettini, A. P., & Kriegeskorte, N. (2012). Categorical, yet graded–single-image activation profiles of human category-selective cortical regions. *The Journal of Neuroscience*, 32(25), 8649–8662.
- Nakajima, K., Minami, T., & Nakauchi, S. (2012). The face-selective N170 component is modulated by facial color. *Neuropsychologia*, 50(10), 2499–2505.
- Nakajima, K., Minami, T., Tanabe, H. C., Sadato, N., & Nakauchi, S. (2014). Facial color processing in the face-selective regions: An fMRI study. *Human Brain Mapping*, 35(9), 4958–4964.
- Parvizi, J., Jacques, C., Foster, B. L., Withoft, N., Rangarajan, V., Weiner, K. S., & Grill-Spector, K. (2012). Electrical stimulation of human fusiform face-selective regions distorts face perception. *The Journal of Neuroscience*, 32(43), 14915–14920.
- Proverbio, A. M., Mazzara, R., Riva, F., & Manfredi, M. (2012). Sex differences in callosal transfer and hemispheric specialization for face coding. *Neuropsychologia*, 50(9), 2325–2332.
- Pyles, J. A., Verstynen, T. D., Schneider, W., & Tarr, M. J. (2013). Explicating the face perception network with white matter connectivity. *PLoS One*, 8(4), e61611.
- Rangarajan, V., Hermes, D., Foster, B. L., Weiner, K. S., Jacques, C., Grill-Spector, K., & Parvizi, J. (2014). Electrical stimulation of the left and right human fusiform gyrus causes different effects in conscious face perception. *The Journal of Neuroscience*, 34(38), 12828–12836.
- Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J. M., Crommelinck, M., de Gelder, B., & Zoontjes, R. (2000). Hemispheric asymmetries for whole-based and part-based face processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 793–802.
- Rossion, B., Caldara, R., Seghier, M., Schuller, A. M., Lazeyras, F., & Mayer, E. (2003). A network of occipito-temporal face-sensitive areas besides the right middle fusiform gyrus is necessary for normal face processing. *Brain*, 126(11), 2381–2395.
- Sadeh, B., Podlipsky, I., Zhdanov, A., & Yovel, G. (2010). Event-related potential and functional MRI measures of face-selectivity are highly correlated: A simultaneous ERP–fMRI investigation. *Human Brain Mapping*, 31(10), 1490–1501.
- Saygin, Z. M., Osher, D. E., Koldewyn, K., Reynolds, G., Gabrieli, J. D., & Saxe, R. R. (2012). Anatomical connectivity patterns predict face selectivity in the fusiform gyrus. *Nature Neuroscience*, 15(2), 321–327.
- Scherf, K. S., Elbich, D., Minshew, N., & Behrmann, M. (2015). Individual differences in symptom severity and behavior predict neural activation during face processing in adolescents with autism. *NeuroImage: Clinical*, 7, 53–67.
- Shu, M., Li, Z. G., Cheng, C., & Meng, M. (2013). Functional relationship between the left and right fusiform face areas. *Journal of Vision*, 13(9), 176.
- Tan, L. H., Chen, L., Yip, V., Chan, A. H. D., Yang, J., Gao, J. H., & Siok, W. T. (2011). Activity levels in the left hemisphere caudate-fusiform circuit predict how well a second language will be learned. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(6), 2540–2544.
- Tovée, M. J. (1998). Face processing: Getting by with a little help from its friends. *Current Biology*, 8(9), R317–R320.
- Tsao, D. Y., Freiwald, W. A., Tootell, R. B. H., & Livingstone, M. S. (2006). A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science*, 311(5761), 670–674.
- Verosky, S. C., & Turk-Browne, N. B. (2012). Representations of facial identity in the left hemisphere require right hemisphere processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(4), 1006–1017.
- Zhang, H., Tian, J., Liu, J. G., Li, J., & Lee, K. (2009). Intrinsically organized network for face perception during the resting state. *Neuroscience Letters*, 454(1), 1–5.
- Zhu, Q., Zhang, J. D., Luo, Y. L. L., Dilks, D. D., & Liu, J. (2011). Resting-state neural activity across face-selective cortical regions is behaviorally relevant. *The Journal of Neuroscience*, 31(28), 10323–10330.

The functional specialization and collaboration of the bilateral fusiform face areas

SUN Dan; ZHANG Ye

(Center for Cognition and Brain Disorders, Hangzhou Normal University;

Zhejiang Key Laboratory for Research in Assessment of Cognitive Impairments, Hangzhou 311121, China)

Abstract: The fusiform face area (FFA) is a sub-region of the human visual cortex, which is highly selective to faces relative to other objects. However, there are controversies about the functional specialization and collaboration of the bilateral FFAs. In terms of the processing of specific stimuli, the right FFA is responsible for perceiving face categories while the left FFA is tuned to fine facial features. As for cerebral plasticity, the normal development of the right FFA underlines the teenager's social capacity and perceptual learning while the left FFA contributes to face learning in adults. Within the face perception network, the bilateral FFAs link to different cortices in order to perform various cognitive functions. The directions of collaboration are tasks contingent. Three questions deserve further examinations: (1) What is the extent of plasticity of the left FFA and whether this plasticity is cognitively specific? (2) What is the cognitive implication of the left FFA and how does it connect with other brain areas; (3) What are the directional patterns of connectivity within the facial network.

Key words: face recognition; bilateral FFA; functional specialization; functional cooperation; face-selective network