

综述

面孔社会性线索的加工机制

朱千, 寇慧, 毕泰勇*

遵义医科大学管理学院, 遵义 563000

摘要: 本文旨在综述面孔社会性线索加工的神经机制。通过系统回顾面孔社会性线索相关的研究, 分别从面孔情绪、面孔吸引力、眼睛注视方向和面孔朝向以及唇读四个角度阐述其加工的神经机制。首先简要阐述了人类大脑对面孔刺激的一般加工机制, 包括下颞叶梭状回面孔区、颞上沟后部面孔区和枕下回的枕叶面孔区等脑区在加工面孔刺激中的功能。接下来探讨了大脑对情绪面孔的加工。情绪面孔加工主要包括对面孔的知觉编码和情绪编码。研究显示, 除了视觉皮层的面孔加工区之外, 杏仁核在情绪编码中具有重要作用。神经系统对面孔表情的反应受到情绪类型、情绪面孔的动态性以及情绪面孔阈下呈现等因素的影响。在面孔吸引力加工方面, 研究表明高吸引力面孔会激活奖赏相关的神经环路, 但是吸引力对神经活动的具体影响目前仍存在争议。对面孔吸引力的神经反应可能受实验任务类型、观察者性取向和性别、观察者心理因素、面孔其他社会线索等因素的调节。眼睛注视方向和面孔朝向线索则和视觉注意有关, 其神经加工系统除了包括面孔加工区外, 还包括和注意相关的顶内沟等区域。关于唇读的研究则表明唇读在言语知觉中具有重要作用, 可以激活听觉皮层和言语相关皮层。最后, 一方面总结了以上各方面实验证据对面孔信息加工理论的支持和改善作用, 另一方面进一步探讨了特殊人群中这些加工存在的缺陷, 并指出了该领域未来的研究方向。

关键词: 面孔社会性线索; 面孔情绪; 面孔吸引力; 注视方向; 唇读

中图分类号: B842

Processing mechanism of social cues in faces

ZHU Qian, KOU Hui, BI Tai-Yong*

School of Management, Zunyi Medical University, Zunyi 563000, China

Abstract: The purpose of the present paper was to review the processing mechanisms of social cues in faces. We summarized researches relative to social cues in faces and discussed the processing mechanism of these cues from the aspects of facial expression, facial attractiveness, gaze and face direction, and lipreading. First, we discussed the general neural mechanism of face information processing and summarized the functions of face areas in the fusiform gyrus, posterior superior temporal sulcus and inferior occipital gyrus. Next, the neural mechanism of emotional face perception was discussed. The processing of emotional faces consists of encodings of perceptual and emotional components. The amygdala plays an important role in the emotional processing of facial expressions. Furthermore, the neural responses to facial expressions may be influenced by multiple factors, such as the type of emotion, the dynamic presentation of the face and the consciousness of facial expressions. With respect to facial attractiveness processing, studies has shown that the reward circuitry is activated by highly attractive faces. However, the influence of facial attractiveness on neural responses remains elusive. It is proposed that the neural responses to facial attractiveness might be modulated by factors such as the task, observer's sex, expectation and other social cues in faces. Eye gaze perception and face view perception are related to visual attention, and the relevant neural circuitry has been found to include attention-related areas, such as the intraparietal sulcus. Finally, research on lipreading reveals its important role in language perception. The auditory cortex and language-related cortex have been shown to be activated by lipreading. In summary, the present evidence may support facial information processing theory. However, the theory could be further improved based on present and future findings. Furthermore, we discussed the deficits in the processing of social cues in individuals

Received 2018-04-28 Accepted 2018-10-09

Research from the corresponding author's laboratory was supported by the Scientific Research Startup Foundation (No. F-875) and the New Scientist Training Program (No. [2017]5733-014) of Zunyi Medical University, China.

*Corresponding author. E-mail: bitaiyong@zmc.edu.cn

with mental disorders and proposed future research directions in this field.

Key words: social cues in faces; neural mechanisms; emotional face; facial attractiveness; gaze direction; lipreading

面孔对包括人类在内的很多生物的生存和社会交往都具有重要的意义。因此, 这些生物似乎对面孔的加工形成了特殊的机制。例如, 有证据表明, 婴儿在出生后很短的时间(24 h左右)内就对面孔有偏好性的注视^[1]。神经生理学研究已经发现了数个和面孔加工相关的大脑区域, 说明人类大脑对面孔信息可能有专门的加工系统。目前和面孔加工相关的研究大多集中于探索面孔加工的一般机制, 如加工面孔身份的脑区以及这些脑区是如何加工面孔特征及整体信息的。而除了如物理特征、身份等一般信息之外, 面孔中还包含着大量独特的具有生态学和社会学意义的线索, 如面孔表情(facial expression)、面孔吸引力(facial attractiveness)、眼睛注视方向(eye gaze direction)和面孔朝向(face view)、唇读(lipreading)等。我们将这些和面孔社会知觉相关的线索称为面孔的社会性线索。目前我们还仍未完全揭示人类神经系统对这些面孔社会性线索的加工机制。而随着相关研究的不断涌现, 越来越多的证据表明人类大脑对这些社会性线索也具有专门的加工机制。因此, 本文通过对现有研究进行总结, 探讨了大脑加工面孔社会性线索的神经机制。

1 与面孔加工相关的神经系统

大脑中存在着对面孔具有选择性的神经元。单细胞记录的结果显示, 在猴子的颞上沟(superior temporal sulcus, STS)和下颞叶皮层(inferior temporal cortex, ITC)都存在对面孔有选择性反应的神经元^[2]。Pinsk等^[3]用fMRI扫描猴子的大脑, 结果也显示上述这两个部位的某些皮层区在呈现面孔时被显著激活。这些研究表明在猴子的大脑中存在着对面孔反应的神经元, 而且这些神经元大多聚集在STS和ITC中。而与在猴子上的研究结果一致, 研究者发现人类被试在看到面孔的图片时, STS和ITC区域也有很强的反应^[4, 5]。特别是ITC的梭状回(fusiform gyrus, FG), 在几乎所有正常被试中, 这块区域对面孔的反应都是最强的, 因此这块区域被一些研究者命名为梭状回面孔区(fusiform face area, FFA)^[4, 6]。研究表明这一区域在人类面孔知觉中扮演着重要的角色。首先, 研究者比较了面孔刺激和其他一系列刺激在这一区域的激活, 发现面孔

引起的FFA反应强于对其他多种刺激, 包括文字、纹理、花朵、房子、手和其他一般物体。甚至有的研究显示, FFA对正立面孔的反应还强于倒立的面孔, 而且这一效应和行为上的面孔倒立效应相关^[7]。其次, 针对脑损伤的研究显示, 双侧半球的腹侧枕颞叶区域(包含FFA)损伤将导致面孔失认症^[8, 9]。另外, 还有一些因果性的研究支持了FFA在面孔加工中的关键性作用。例如, 对癫痫患者的事件相关电位(event-related potentials, ERPs)记录表明在颞叶有对面孔选择性反应的区域。如果电刺激这些区域, 则会导致短暂的面孔失认或加工异常^[10, 11]。最后, Tong等^[12]采用双眼竞争的范式发现, 虽然面孔的物理刺激一直呈现, 但是若被试未知觉面孔时, FFA的反应要弱于知觉到面孔时的反应。以上这些证据都表明, FFA是人类面孔信息加工的中枢, 和面孔知觉的产生关系密切。

除了FFA外, 研究者还发现其他一些脑区对面孔刺激有特异性的反应。其中一个位于颞上沟后部(posterior superior temporal sulcus, pSTS)的面孔加工区, 另一个是位于枕下回(inferior occipital gyrus, IOG)的枕叶面孔区(occipital face area, OFA)(图1)^[13]。虽然目前对这两个区域的研究还不如对FFA的研究那么深入, 但是研究者已经初步了解这些区域在面孔加工中的一些作用。Haxby等^[14]认为, 与FFA加工面孔的身份不同的是, STS的面孔选择性区域主要负责加工面孔的一些可变的性质, 例如面孔的表情、偏转程度、光照条件等等^[15–17]。另外, 对眼睛注视的编码也位于STS区域^[18, 19]。而OFA区域处于FFA和STS的上游。有证据表明, 它作为低级视皮层和高级面孔加工区的中间区域, 加工的是面孔的物理特征和局部特征。例如, 在OFA上施加经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)之后, 被试对面孔各个部分的精确分辨能力受损, 而对面孔构型的分辨能力没有影响^[20]。这说明FFA与面孔知觉更相关, 而OFA主要编码面孔更局部的物理特征。

2 大脑对面孔社会性线索的加工

2.1 面孔表情

人类社会交往中, 面孔表情是非常重要的非言

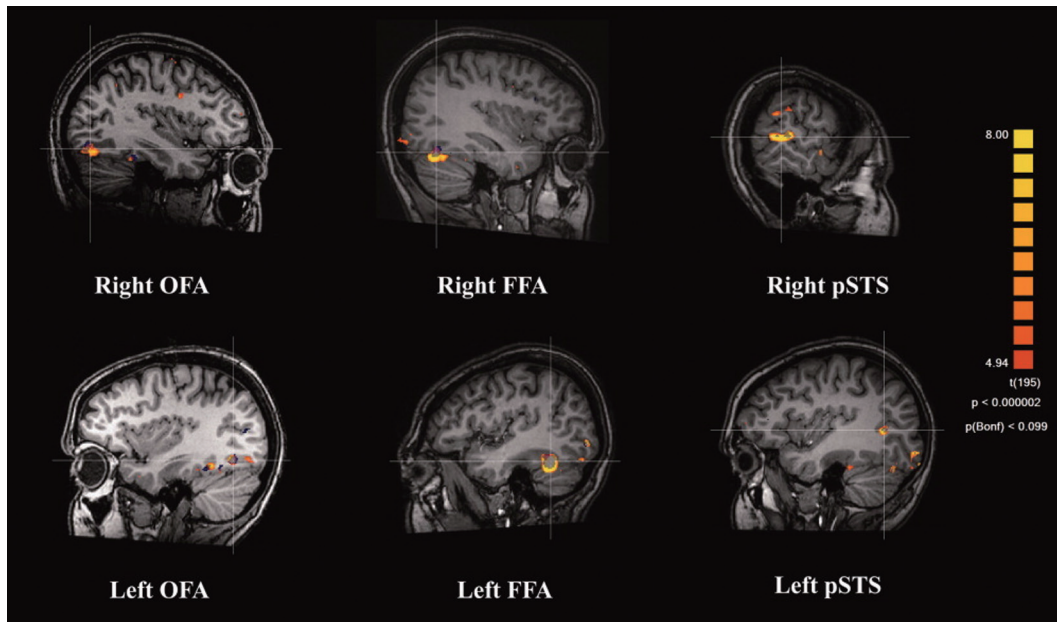


图 1. 面孔选择性脑区包括双侧枕叶面孔区(OFA)、梭状回面孔区(FFA)和颞上沟(STS)

Fig. 1. Face selective areas including bilateral occipital face area (OFA), fusiform face area (FFA) and superior temporal sulcus (STS). The images were fMRI results from a representative subject. White crosses demonstrate the areas which showed higher responses to face stimulus than object stimulus. pSTS, posterior superior temporal sulcus. This figure is adapted from reference [13] with permission.

语线索。面孔表情主要包括两个成分：一是面孔形态变化的物理成分，即在形成某种表情时各个面孔特征发生的物理变化，如皱眉、睁大眼、唇角向上或向下、皱鼻子、张嘴、抿嘴等；二是情感成分，即某种表情所传达情绪主体内部感觉的相关信息，如高兴、悲伤、厌恶等感情。与之对应的，面孔表情的编码加工也包括知觉编码和情感编码两部分。即，对面孔表情的知觉编码主要是指大脑对面孔发生物理变化的反应；对面孔表情的情感编码主要是指大脑对面孔传达感情信息的反应。研究表明，pSTS 在面孔知觉编码中起着重要作用 [21, 22]。例如，TMS 作用于右侧 pSTS 时，面孔情绪识别任务的业绩降低而面孔身份识别任务不受影响 [23]。除 pSTS 之外，FFA 在面孔表情的知觉编码中也起着一定的作用，例如通过 FFA 的活动模式可解码不同表情的面孔 [24, 25]。在对面孔表情的情感编码中，杏仁核则起着重要作用 [26]。Whalen 等 [27] 指出，杏仁核对包含恐惧、愤怒、惊讶、厌恶、悲伤和快乐这六种基本情绪的表情都很敏感。研究表明，即使是阈下呈现的情绪面孔，也会显著激活右侧杏仁核 [28]，说明情绪加工无需意识参与。此外，杏仁核在动态情绪面孔的情绪表征中同样起重要作用 [29]。

神经系统对情绪面孔的知觉编码和情感编码两

种加工之间的关系目前还不清楚。在一项 ERPs 研究中，使用独立成分分析的结果显示，知觉相关的脑电成分和情绪相关的脑电成分在不同情绪之间存在差异，而且这些差异在时间进程上几乎同时出现，说明这两种加工有可能是独立进行的 [30]。不过，在一个脑区内区分表情的知觉编码和情感编码所诱发的神经信号十分困难。首先，尽管不同的面孔表情是由面孔不同部位的形态变化组合而成的，但是人们在识别面孔情绪时，知觉系统会将各低水平的面孔特征进行整合 [31]。然后，所有的表情都由皮层下和皮层结构交互而成的网络来加工，而这一网络将杏仁核和 STS 关联在一起 [32, 33]。这些研究表明，将面孔表情的知觉成分和情感成分区分开来是十分困难的，今后的研究需进一步探索这两种成分在加工机制上的异同。根据以上的讨论，可以发现对面孔表情的知觉编码和情感编码的区分十分困难。特别是在研究的设计上如果未对两者进行区分，则很难辨别神经反应究竟是反映对面孔表情的知觉编码还是情感编码。因此，在后续讨论面孔表情编码的影响因素时，我们并未详细区分该因素究竟是对知觉编码的影响还是对情感编码的影响。

神经系统对面孔表情的反应受到多种因素的影响。首先，不同种类的面孔表情加工之间存在一定

的差异。例如,杏仁核对威胁性面孔表情(如恐惧和愤怒)的反应比对其他表情和中性表情更强^[34]。在ERPs研究中,N170是和面孔加工相关的重要电生理成分。有研究显示,N170对面孔表情也很敏感,并且愤怒、恐惧和快乐的面孔会诱发最大的N170^[35]。除了这些神经活动强度上的差异之外,使用多体素模式识别方法的fMRI研究也显示,不同的面孔表情能诱发不同的大脑激活模式^[36]。Vytal等^[37]总结后发现,除了惊讶之外的五种基本情绪都有着独特的、分布式的神经激活模式,如快乐总是与前扣带皮层(anterior cingulate cortex, ACC)的激活有关,恐惧与杏仁核、厌恶与脑岛、悲伤与内侧前额叶(medial prefrontal cortex, mPFC),愤怒与眶额叶皮层(orbitofrontal cortex, OFC)有关。此外,六种基本情绪的动态表情在额叶岛盖部(frontal operculum, FO)、前颞上沟(anterior STS, aSTS)和pSTS这几个区域都表现出不同的激活模式^[22]。其次,情绪面孔的动态性也会影响神经系统对面孔表情的反应,比起静态情绪面孔来说,动态情绪面孔可能会诱发更广泛的脑激活^[38]。有研究者比较了识别动态面孔的情绪和性别这两个任务中的BOLD信号,发现识别动态情绪面孔时双侧顶下小叶(inferior parietal lobule, IPL)的激活增强^[39]。直接比较动态和静态情绪面孔的研究显示,FG、IOG、包括V5/hMT+和双侧STS在内的双侧颞中回(middle temporal gyrus, MTG)等脑区对动态情绪面孔的激活较强^[40–42]。此外,ERPs的证据也表明,动态情绪面孔在颞-枕区比静态情绪面孔诱发了更大波幅的N170^[43]。最后,神经系统对阈上和阈下呈现的情绪面孔的反应也有所不同。有研究者直接比较了这两种面孔加工,发现二者存在共同的脑网络,包括FG、颞顶联合区以及额下回(inferior frontal gyrus, IFG)、背外侧前额叶(dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC)和mPFC。但是与阈下情绪面孔相比,阈上情绪面孔在左侧枕叶和FFA的激活更大^[44]。采用元分析的研究显示,阈下呈现情绪面孔会显著激活右侧杏仁核、左侧海马和左侧FG^[28]。

2.2 面孔吸引力

面孔吸引力是指目标人物面孔所诱发的积极愉悦的情绪体验并驱使他人产生一定程度的接近意愿^[45]。面孔吸引力会以各种方式影响着我们的社会知觉和社会互动^[46, 47]。面孔吸引力的加工也被认为和人类大脑中分布式的神经网络有关。前人研究指

出,高吸引力的面孔会激活奖赏相关的神经环路,包括OFC、伏核(nucleus accumbens, NAcc)、腹侧纹状体、腹侧被盖区(ventral tegmental area, VTA)、前额叶(prefrontal cortex, PFC)和基底核^[48, 49]。这些奖赏神经环路的活动有可能是支持人们对高吸引力面孔产生特异性注意和积极情绪体验的基础。行为研究显示,高吸引力面孔比低吸引力面孔更能吸引和维持注意^[50]。另外,被试对高吸引力面孔的观看时间和判断时间长于低吸引力面孔^[51, 52]。这一结论也得到了眼动研究的支持,研究显示被试对高吸引力面孔的注视时间长于对一般的或低吸引力的面孔^[53–55]。

虽然目前研究者普遍认为面孔吸引力会影响行为表现和神经活动,但是对于面孔吸引力对神经活动的具体影响仍然有较大争议。和行为上高吸引力面孔会诱发较高注意力不同,面孔吸引力对神经活动的影响不一定是线性的,即面孔吸引力的增强不一定会导致神经活动的单调性地增强或减弱。例如有fMRI研究显示,ACC、外侧OFC、纹状体和VTA都表现出非线性效应,而在内侧OFC出现线性效应^[56]。另外,研究表明杏仁核对面孔吸引力也表现出非线性的反应,即杏仁核对面孔吸引力和低吸引力面孔的激活强于中等吸引力面孔^[57, 58]。这些研究结果提示我们,对面孔吸引力的神经加工过程比较复杂,可能涉及到多个认知加工过程,从而产生不同的神经活动。ERPs手段有助于我们加深对这一问题的理解。由于ERPs的高时间分辨率,ERPs各个成分可以反映不同时间进程上的认知加工活动,使得我们可以将复杂认知活动中的各个成分区分出来。首先,P2成分是出现在枕颞叶位置的正波,该成分可能反映对低水平面孔特征的知觉探测。一部分研究显示,P2对高吸引力面孔更敏感^[59]。另外有研究显示,P2对高吸引力和低吸引力面孔的波幅均大于中等吸引力面孔^[60]。甚至还有研究显示低吸引力面孔诱发的P2波幅最大^[61]。其次,N170,出现在枕颞叶位置的负波,反映对面孔刺激结构特征的编码。有人认为低吸引力面孔诱发更大的N170^[62];有人则认为高吸引力的面孔诱发更大的N170^[59, 63];还有人认为二者之间并无差异^[64]。N170上的不一致结果可能与面孔的辨识度有关。例如,Trujillo等^[62]发现,高吸引力和平均面孔诱发的N170小于低吸引力面孔。该研究中被试认为高吸引力面孔和平均面孔的差异性小,而低吸引力

面孔由于和平均面孔的差异性更大，导致其辨识度更高，从而可能是其诱发更强 N170 的原因。这些早期的脑电活动更多地反映了对面孔物理属性的加工，而晚期的成分如晚期正电位 (late positive potential, LPP) 则与探查刺激相关的动机^[65]、注意的动态分配^[66, 67]、记忆的编码^[68]以及与不同动机水平的精细加工有关^[69]。使用女性面孔的研究显示，高吸引力的面孔比低吸引力的面孔诱发出更强的 LPP^[60, 70]。Werheid 等^[71]在使用混合性别的面孔的研究中也得到一致的结果。但是，仍然有研究者发现了相反的结果^[72]或未发现吸引力对 LPP 的线性影响^[63, 73]。这些结果说明，虽然我们可以在各个认知成分上考察面孔吸引力对神经活动的影响，但是目前仍未发现一致的结果。可能的原因是面孔吸引力的干扰因素较多，如高、低吸引力面孔的辨识度不一致、男女性别差异等等，提示我们需要在未来的研究中进一步对这些干扰因素进行控制，从而得出更为可靠的结论。

和面孔表情一样，面孔吸引力相关的神经反应也可能受到多种因素的影响。第一，神经反应可能受到实验任务类型的调节。研究显示，被动观看高吸引力的女性面孔会激活奖赏环路特别是 NAcc，而在按键任务中皮层下和边缘旁系的奖赏区也会激活^[51]。当观察者完成外显判断面孔吸引力任务时，腹侧枕叶、前脑岛 (anterior insula)、背后侧顶叶以及下背外侧和内侧 PFC 的神经激活与面孔吸引力水平相关；而当观察者完成判断面孔身份任务时，腹侧枕叶 (及 FFA) 对高吸引力面孔的反应更强^[74]。第二，面孔吸引力相关的神经活动可能存在性别差异。fMRI 研究显示，只有男性被试的 OFC 能区分高吸引力和低吸引力的异性面孔^[75]。此外，相比于女性被试，高吸引力面孔会诱发男性被试更强的 P1、N170 和 P2 成分^[76]。同时，高吸引力的女性面孔会诱发男性被试更强的早期负成分^[77]。第三，观察者性取向和性别可能会共同调节面孔吸引力相关的神经活动。例如，研究者发现异性恋女性和同性恋男性在 mOFC 对高吸引力男性面孔的反应大于高吸引力的女性面孔，而异性恋男性和同性恋女性在对该区域对高吸引力的女性面孔的反应大于高吸引力的男性面孔^[78]。第四，面孔吸引力相关的神经活动还受到观察者心理因素的影响。ERPs 研究显示，观察者对面孔吸引力水平的期望会改变 LPP 的波幅^[79]。倾向于给面孔的吸引力高分的个体和倾向于

给低分的个体在右侧 MTG 的激活存在差异^[80]。最后，面孔吸引力相关的神经活动还可能受到面孔其他社会线索的影响。研究显示，当高吸引力面孔的注视方向指向观察者时，腹侧纹状体的激活更强^[81]。而当高吸引力面孔的表情是微笑时，OFC 的激活比中性表情的面孔条件下更强^[82]。

2.3 眼睛注视方向和面孔朝向

眼睛注视方向是一种强有力的非言语线索，可以提示他人的注意焦点、内心想法和行为意图，在社会互动中起着重要作用。总的来说，眼睛注视方向的神经加工系统包括 STS、FFA、顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS)、mPFC、杏仁核、颞下回 (inferior temporal gyrus, ITG)、ACC 和顶叶等^[83, 84]。例如，pSTS 的活动会随对他人注视方向的变化而不同，并且该脑区与注视转移所传达的意图的分析有关；而 aSTS 包含编码注视方向的神经元集群，并且其活动不受面孔朝向和面孔生理特征的影响^[85]。

直视具有很强的加工优先权，称之为目光接触效应。直视可以促进注意，如视觉搜索任务中对直视面孔的视觉加工更快且错误率更低^[86]。直视也可以促进对面孔的较高水平的认知加工，如对面孔的识别和记忆^[87]及性别辨别^[88]等。除了行为上的促进作用之外，直视面孔还可以促进神经层面的活动。首先，直视面孔在加工面孔和面孔社会性线索的脑区具有较强的激活作用，如梭状回、aSTS、pSTS、mPFC、OFC 和杏仁核等区域^[89]。ERPs 和脑磁图 (magnetoencephalography, MEG) 结合的研究也表明，在 aSTS 位置，直视面孔诱发的 N170 成分的波幅大于非直视面孔^[90]。不过，也有研究显示，杏仁核的神经元主要编码面孔而不编码注视方向^[91]。其次，直视面孔可能只需要较低水平的神经激活就足以进入意识，而非直视面孔要进入意识可能需要更强的激活才行。研究显示，当被试意识到面孔时，FFA 对直视面孔的神经反应强于非直视面孔；但是未意识到面孔时，FFA 对直视面孔的神经反应反而更弱。进一步分析表明当 FFA 对直视面孔的激活达到一个较低水平时，被试即报告意识到面孔刺激，这是为何阈下直视面孔的激活反而更低的原因^[92]。不过，虽然大多数研究者认为直视面孔会诱发更大的神经反应，也有研究显示非直视面孔可诱发出更大的 pSTS 和杏仁核反应^[84]，或者这两种面孔对 pSTS、梭状回和杏仁核的激活作用之间没有差异^[93]。

直视面孔中包含目光接触，主要作用是增强对

当前面孔刺激的加工及增强其诱发的神经活动。而非直视面孔中包含的是目光转移,其主要作用是指示他人意图或注意的突出线索,会引发人们的注意追随。因此和直视面孔的研究不同,对非直视面孔的研究主要关注其线索提示作用而非对面孔本身的促进作用。当刺激出现在非直视面孔的眼睛注视一侧时,被试能够更快地对该刺激进行反应,这种现象称之为注视线索效应(gaze-cueing effect)。人脑加工注视线索的脑区涉及 IPL、PFC 和 pSTS 等脑区。研究显示,腹内侧 PFC、左侧脑岛、背外侧 PFC 和额下回的激活与注视线索范式中的任务表现相关^[94]。并且,经颅直流电刺激(transcranial direct current stimulation, tDCS)作用于 PFC 可以提升被试对人类注视线索的注意定向^[95]。Nummenmaa 等^[84]分析不同研究中的脑激活,发现 pSTS 和背侧注意系统(IPL 和额叶眼区)与目标指向的和外源性的注意转移有关。另外,在某些脑区,非直视面孔可能会诱发比直视面孔更强的反应。例如有研究显示,在观看目光动态转移和静态的非直视面孔图片时,IPS 的活动要强于直视面孔图片诱发的活动^[93]。在面孔阈下呈现的情况下,上丘、杏仁核、MTG 和额下回等脑区对非直视面孔的反应更强^[96]。从这些结果可以看出,非直视面孔主要增强了和视觉注意的诱发和转移相关脑区的活动。而在上一段的讨论中我们可以看出,直视面孔主要增强的是和面孔加工相关脑区的活动。这两种不同的结果反映了人类对直视面孔和非直视面孔具有不同的认知加工过程及不同的神经环路基础。

面孔朝向和注视方向一样,也是指示他人意图和注意方向的线索之一。面孔朝向和注视方向的加工机制之间既存在关联性又存在独立性。一方面,注视方向的加工可能会受到面孔朝向的调节。研究显示,与注视方向加工有关的 pSTS 脑区也可用于区分面孔朝向^[97]。采用 MEG 的研究显示,位于 pSTS 区域的 M170 对直视被试的偏侧面孔的反应最强。这表明面孔朝向与注视方向不一致时,直视的意义更加突出^[90]。另一方面,面孔朝向加工也可能存在独立的神经机制。例如,结合了面孔朝向和注视方向的研究表明,在 aSTS 和楔前叶对注视方向编码,且这些编码不受面孔朝向的影响,这可能反映了对注视的注意定向^[85, 98]。

2.4 唇读

唇读是一种从面部动作中提取语言的技巧,是

听觉言语知觉的视觉线索。Calvert 等^[99]探索了无声唇读和只有语音没有视觉线索这两种条件下大脑的激活,结果显示,和预期一致,在只有语音而没有视觉刺激条件下,主要激活的脑区包括初级听觉和听觉联合皮层等脑区。有意思的是,无声唇读条件下除了激活视觉皮层之外,同时也激活了听觉皮层^[99]。这表明在缺乏听觉语音的条件下,唇读这种语言视觉线索就足以激活听觉皮层。值得注意的是,当面孔中的嘴唇在运动但是并没有形成语言时,这些听觉皮层并不会激活。这说明听觉皮层的激活需要被试对语言信息的认知加工。但是另一项类似的研究中并未显示唇读激活初级听觉皮层^[100]。有研究者提出,这一差异的产生可能是由男女性别差异导致的。如 Ruytjens 等^[101]的研究显示,女性观察唇读刺激时的大脑激活要显著强于男性,这一差异体现在初级听觉皮层和额顶皮层。这一结果说明女性更关注唇读的语义加工,而男性更关注的是面孔刺激本身。总体而言,唇读和听觉语言在认知加工上均和言语知觉有关,两者的神经机制也有很大的重叠。

虽然研究者已经发现唇读和言语知觉有关,但是唇读在言语知觉中扮演的具体角色目前仍在探索之中。一个有意思的现象是麦格克效应(McGurk effect),即当唇读和语音不一致时,会影响被试对听觉音节的知觉^[102]。这一现象说明视觉上的唇读信息在言语知觉中可能占据主导作用。新近的脑电(electroencephalography, EEG)研究显示,当唇读和语音信息不一致时,被试的语音知觉受到削弱,并且这种削弱伴随着右侧颞上回(superior temporal gyrus, STG) β 频段活动的显著变化^[103]。具体来说,研究者计算了视觉和听觉语音一致时和不一致时诱发的 EEG 信号和只有听觉条件下的 EEG 信号的相似性,发现视听不一致条件下的相似性显著低于视听一致条件,说明不一致的视觉信号显著干扰了对听觉信息的加工。这一结果表明,右侧 STG 在整合来自不同通道的言语信息中起着重要的作用。唇读对语音信息的干扰效应显示了唇读信息在言语知觉中占据重要地位,与此一致的是,还有研究表明唇读对“鸡尾酒会”环境下的言语识别具有促进作用。“鸡尾酒会”效应是指在噪音环境中识别出目标语句。Grant 等^[104]研究发现,在此环境下,呈现语音和匹配的唇读信息的情况时,对目标刺激的探测阈限要显著低于仅呈现语音信息或呈现语音和不匹配的唇

读信息的情况。同时，唇读信息还可以有效减小噪音增加对目标探测的影响^[105]。进一步地，如果不是同时呈现语音和唇读信息，而是将唇读信息作为启动刺激，仍然可以提高被试对目标识别的成绩^[106]。不过，唇读线索对语音加工的促进作用也具有一定的限制条件。首先，当干扰刺激是语音时，比干扰刺激为噪音时，唇读线索的效应更大；另外，当目标语音和干扰刺激在空间位置一致时，比两者空间位置分离时，唇读线索起到更大的促进作用^[107]。以上证据表明，唇读可以帮助我们有效抵抗环境中噪声的干扰，促进对目标语音信息的加工。除了研究唇读对语音信息的干扰这一方向外，另外一个研究唇读作用的方向是考察有意义唇读和无意义唇读的差异。无意义唇读是指无声且无意义的类似语音的面部动作。研究显示，无意义唇读激活了听觉皮层^[99]，以及威尔尼克区、左侧前运动皮层 (premotor cortex)、布洛卡区和辅助运动区 (supplementary motor area)^[108]。而有意义唇读除了激活以上区域之外，还额外激活了两侧的腹侧和背外侧 PFC 以及左侧的下顶叶皮层 (inferior parietal cortex)^[108]。这些结果表明，成功的言语提取除了需要唇读动作表征的皮层的参与之外，还需要额叶和顶叶等高级皮层的参与。最后，通过综合比较只有声音 (听觉言语知觉)、无声的唇读视频 (视觉言语知觉) 以及有声的说话视频 (视听言语知觉) 这三种条件，我们可以进一步探讨视觉信息在言语知觉中的作用。Skipper 等^[109] 研究显示，视听言语知觉激活了计划和执行语言产生的区域以及和语言产生相关的本体感受区域，包括后侧 STG 和 STS、岛盖部 (pars opercularis)、前运动皮层、初级运动皮层 (primary motor cortex)、躯体感觉皮层 (somatosensory cortex) 和小脑；而仅有视觉和听觉的言语知觉在这些区域的激活程度明显较低^[109]。这一结果表明，将观察到的面部动作整合进言语知觉加工涉及与语言产生相关的多个大脑区域。从以上这些研究可以看出，唇读和言语知觉之间的关系比较复杂，其神经基础除了听觉皮层之外，还需要和言语产生及多通道信息加工的皮层的参与。

2.5 总结

通过以上各部分的总结，我们详细探讨了各个面孔社会性线索如面孔表情、面孔吸引力、眼睛注视、面孔朝向和唇读等在行为上和神经活动上的加工机制。我们的总结和讨论对现有的面孔加工理论

具有一定的启发作用。Haxby 等^[14] 提出的面孔的分布式神经加工系统模型认为，人脑面孔的加工包含两个系统：核心系统 (core system) 主要负责对面孔的视觉分析，包含 IOG、FFA 和 STS 三个区域；扩展系统 (extended system) 主要负责处理其他信息，包括 IPS、听觉皮层、杏仁核、前颞叶 (anterior temporal) 等。通过我们的总结可以发现，这一分类具有众多实验证据的支持。例如，在对面孔表情的加工中，pSTS 区域在面孔的知觉编码中具有重要作用^[21, 22]，而杏仁核和部分额叶区域则对不同的情绪敏感^[26, 37]。类似的，关于眼睛注视的研究显示，STS 区域可以编码不同的注视方向^[85]，但是注视线索效应需要额叶、顶叶和脑岛等区域的参与^[94]。而其他线索，如面孔吸引力的神经机制和奖赏环路有关，唇读的神经机制和听觉皮层有关等等，也支持了该模型的预期。另外一方面，该理论还对核心系统的功能进行了区分，提出 IOG 主要负责处理面孔早期特征，FFA 主要负责处理面孔的不变性信息即身份信息，STS 主要负责处理面孔的可变性信息如表情、注视、唇语等。随着越来越多证据的出现，这种功能性的划分受到了越来越多的挑战。例如，我们的总结中提到，在表情的加工中 FFA 也具有重要的作用。此外，反映 FFA 活动的 N170 成分，对表情和吸引力信息也同样敏感。因此，我们认为核心系统内的三个脑区既有功能上的区分，更有相互之间的功能重叠和影响。也就是说，对面孔信息的视觉加工更多的是分布式的加工，而非独立的功能单元。除此之外，由于对面孔的加工受到很多复杂因素的影响，该模型还缺乏影响因素的讨论。例如，动态的表情面孔和静态的表情面孔的加工环路有一定的区别^[40-42]，而阈上和阈下面孔也会对表情相关的神经活动产生影响^[28, 44]。另外，加工面孔吸引力的神经环路主要受到性别的影响^[75-77]。这些研究结果说明，大脑对面孔信息的加工十分复杂，要完整描述面孔的信息加工过程仍需要更多实验证据的支持。

3 未来的研究方向

总的来说，人类对面孔社会性线索的加工和对面孔一般信息的加工既有相同的脑区，又有各自独立的脑区。而且，对不同社会线索的加工也存在着相互关联的机制和独立的机制。要清楚阐明神经系统对不同社会线索的加工机制，还需要大量研究证

据的支持。此外, 对面孔社会性线索的研究还存在重要的社会意义和应用价值。因此, 未来需要从理论和应用两方面继续对面孔社会性线索进行研究。

3.1 理论研究

从理论上来说, 目前和面孔社会性线索的神经机制相关的研究中仍存在较多不清楚甚至相互矛盾的证据。如前文中提到的有关面孔吸引力的研究中, 既有研究显示高吸引力面孔诱发的反应最强, 也有研究显示低吸引力面孔诱发的反应最强, 还有研究显示高、低吸引力面孔诱发的反应强于中等吸引力面孔。这些相互矛盾的结果表明, 我们目前对面孔社会性线索的加工机制还有很多不清楚的地方, 今后的研究需进一步厘清各个线索背后的加工机制和相关的神经回路。另外一个值得进一步研究的问题是各个社会线索加工机制之间的相互联系和相互影响。例如上文已经提到, 面孔朝向和眼睛注视方向的加工之间会相互影响。此外, 也有证据表明不同面孔表情也会影响眼睛注视的加工^[110]。人们对面孔的知觉是整体性的。接下来的研究可以探索人类大脑对各种社会线索是如何整合从而形成对面孔整体的社会知觉的。

3.2 应用研究

从应用上来说, 面孔社会性线索在人类交往和沟通中起着举足轻重的作用。特别是在多种精神疾病中, 研究者均发现了面孔社会性线索加工的异常, 这可能是患者存在社交障碍的原因。例如, 自闭症谱系障碍是一种广泛性发育障碍, 主要表现为刻板行为以及社交能力的受损。研究显示, 自闭症患者对面孔和面孔表情^[111]以及眼睛注视方向信息的加工存在障碍^[112]。与之相应的, fMRI 研究显示, 自闭症患者的 FFA 对面孔的加工和正常人群相比出现了异常^[113]。而另一项类似的研究也显示, 患者的 FFA 和杏仁核对情绪信息的加工异常^[114]。另外一种在社交功能方面存在障碍的精神疾病是精神分裂症。而目前的研究也已经显示精神分裂症患者的面孔表情加工存在异常^[115]。磁共振研究的结果也表明, 精神分裂症患者的 FG 的灰质体积小于正常人^[116], 其功能也较正常人更弱^[117]。此外, 在精神分裂症患者中, 由面孔刺激诱发的 N170 成分也更小^[118]。这些结果说明, 自闭症和精神分裂症患者对面孔和面孔社会性线索的加工都受到了损伤, 并且相应的神经环路也出现了异常。另外, 有研究者探讨了精神分裂症患者在唇读启动方面的缺陷, 发现有效的

唇读启动会改善正常人的目标语音识别成绩, 但却不会影响慢性精神分裂症患者的语音识别成绩^[119]。有研究显示, 精神分裂症患者在语音信息加工中, 顶上小叶 (superior parietal lobule, SPL) 和楔前叶受到抑制, 内侧额上回 (medial superior frontal gyrus) 激活^[120], 并且 STG 和楔前叶、SPL 及辅助运动区之间的功能连接减弱^[121]。在“鸡尾酒会”环境下, 有听觉语音启动与无启动相比, 精神分裂症患者的左侧 STG、左后 MTG 与中央盖 (rolandic operculum) 之间的功能连接增强^[122]。而在唇读启动条件下, 精神分裂症患者的左后侧 ITG 的激活比正常人更低, 且该区域与双侧中央盖的功能连接较弱^[123]。这些证据说明, 精神分裂症患者对唇读线索的加工受损。综上所述, 探索精神疾病患者的面孔社会性线索加工障碍, 这对相关疾病的发病机制、诊断甚至治疗都有重要作用。未来的研究需要进一步确认这些认知加工的受损和精神疾病症状产生之间的联系, 并探索其神经机制。

在阐明精神疾病症状和面孔社会性线索加工缺陷之间的关系的基础上, 需要进一步探索改善精神疾病患者社交障碍的方法。如果面孔加工缺陷是产生社交障碍的重要因素, 则恢复患者对面孔信息的正常加工可能是一条改善患者症状的有效方法。健康成年个体虽然对面孔社会性线索的加工都正常, 但是这些加工能力也被发现可以通过训练得到强化。Bi 等^[124]通过知觉学习的方法, 发现训练使得被试面孔朝向辨别能力提高。同样的方法也可以使面孔表情辨别能力提高^[125]。这些结果表明, 人类对面孔社会性线索的加工具有可塑性。未来的研究可以继续探索这些能力提升背后的神经机制, 以及尝试将训练的方法应用到相关精神疾病的人群, 以改善其症状。

参考文献

- 1 Cassia VM, Turati C, Simion F. Can a nonspecific bias toward top-heavy patterns explain newborns' face preference? *Psychol Sci* 2004; 15(6): 379–383.
- 2 Desimone R. Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. *J Cogn Neurosci* 1991; 3(1): 1–8.
- 3 Pinsk MA, DeSimone K, Moore T, Gross CG, Kastner S. Representations of faces and body parts in macaque temporal cortex: a functional MRI study. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2005; 102(19): 6996–7001.
- 4 Kanwisher N, McDermott J, Chun MM. The fusiform face

- area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci* 1997; 17(11): 4302–4311.
- 5 McCarthy G, Puce A, Gore JC, Allison T. Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *J Cogn Neurosci* 1997; 9(5): 605–610.
 - 6 Kanwisher N, Yovel G. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2006; 361(1476): 2109–2128.
 - 7 Yovel G, Kanwisher N. The neural basis of the behavioral face-inversion effect. *Curr Biol* 2005; 15(24): 2256–2262.
 - 8 Damasio AR, Damasio H, Vanhoesen GW. Prosopagnosia - anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology* 1982; 32(4): 331–341.
 - 9 Sergent J, Signoret JL. Varieties of functional deficits in prosopagnosia. *Cereb Cortex* 1992; 2(5): 375–388.
 - 10 Mundel T, Milton TG, Dimitrov W, Wilson HW, Pelizzari C, Uftring S, Torres O, Erickson RK, Spire TP, Towle VL. Transient inability to distinguish between faces: electrophysiologic studies. *J Clin Neurophysiol* 2003; 20(2): 102–110.
 - 11 Parvizi J, Jacques C, Foster BL, Withoft N, Rangarajan V, Weiner KS, Grill-Spector K. Electrical stimulation of human fusiform face-selective regions distorts face perception. *J Neurosci* 2012; 32(43): 14915–14920.
 - 12 Tong F, Nakayama K, Vaughan JT, Kanwisher N. Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron* 1998; 21(4): 753–759.
 - 13 Fox CJ, Iaria G, Barton JJ. Defining the face processing network: Optimization of the functional localizer in fMRI. *Hum Brain Mapp* 2009; 30(5): 1637–1651.
 - 14 Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini MI. The distributed human neural system for face perception. *Trends Cogn Sci* 2000; 4(6): 223–233.
 - 15 Andrews TJ, Ewbank MP. Distinct representations for facial identity and changeable aspects of faces in the human temporal lobe. *Neuroimage* 2004; 23(3): 905–913.
 - 16 Hasselmo ME, Rolls ET, Baylis GC. The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual-cortex of the monkey. *Behav Brain Res* 1989; 32(3): 203–218.
 - 17 Perrett DI, Hietanen JK, Oram MW, Benson PJ. Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex. *Philos Trans R Soc London Biol Sci* 1992; 335(1273): 23–30.
 - 18 Calder AJ, Beaver JD, Winston JS, Dolan RJ, Jenkins R, Eger E, Henson RN. Separate coding of different gaze directions in the superior temporal sulcus and inferior parietal lobule. *Curr Biol* 2007; 17(1): 20–25.
 - 19 Perrett DI, Smith PAJ, Potter DD, Mistlin AJ, Head AS, Milner AD, Jeeves MA. Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1985; 223(1232): 293–317.
 - 20 Pitcher D, Walsh V, Yovel G, Duchaine B. TMS evidence for the involvement of the right occipital face area in early face processing. *Curr Biol* 2007; 17(18): 1568–1573.
 - 21 Harris RJ, Young AW, Andrews TJ. Morphing between expressions dissociates continuous from categorical representations of facial expression in the human brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2012; 109(51): 21164–21169.
 - 22 Said CP, Moore CD, Engell AD, Todorov A, Haxby JV. Distributed representations of dynamic facial expressions in the superior temporal sulcus. *J Vis* 2010; 10(5): 11.
 - 23 Pitcher D. Facial expression recognition takes longer in the posterior superior temporal sulcus than in the occipital face area. *J Neurosci* 2014; 34(27): 9173–9177.
 - 24 Harry B, Williams MA, Davis C, Kim J. Emotional expressions evoke a differential response in the fusiform face area. *Front Hum Neurosci* 2013; 7: 692.
 - 25 Wegrzyn M, Riehle M, Labudda K, Woermann F, Baumgartner F, Pollmann S, Bien CG, Kissler J. Investigating the brain basis of facial expression perception using multi-voxel pattern analysis. *Cortex* 2015; 69: 131–140.
 - 26 Calvo MG, Nummenmaa L. Perceptual and affective mechanisms in facial expression recognition: An integrative review. *Cogn Emot* 2016; 30(6): 1081–1106.
 - 27 Whalen PJ, Raila H, Bennett R, Mattek A, Brown A, Taylor J, Tieghem MV, Tanner A, Miner M, Palmer A. Neuroscience and facial expressions of emotion: The role of amygdala-prefrontal interactions. *Emot Rev* 2013; 5(1): 78–83.
 - 28 Brooks SJ, Savov V, Allzen E, Benedict C, Fredriksson R, Schioth HB. Exposure to subliminal arousing stimuli induces robust activation in the amygdala, hippocampus, anterior cingulate, insular cortex and primary visual cortex: a systematic meta-analysis of fMRI studies. *Neuroimage* 2012; 59(3): 2962–2973.
 - 29 Harris RJ, Young AW, Andrews TJ. Dynamic stimuli demonstrate a categorical representation of facial expression in the amygdala. *Neuropsychologia* 2014; 56: 47–52.
 - 30 Rellecke J, Sommer W, Schacht A. Does processing of emotional facial expressions depend on intention? Time-resolved evidence from event-related brain potentials. *Biol Psychol* 2012; 90(1): 23–32.
 - 31 Marchi F, Newen A. Cognitive penetrability and emotion recognition in human facial expressions. *Front Psychol* 2015; 6: 828.
 - 32 Hamann S. Mapping discrete and dimensional emotions onto the brain: controversies and consensus. *Trends Cogn Sci* 2012; 16(9): 458–466.

- 33 Skelly LR, Decety J. Passive and motivated perception of emotional faces: qualitative and quantitative changes in the face processing network. *PLoS One* 2012; 7(6): e40371.
- 34 Mattavelli G, Sormaz M, Flack T, Asghar AU, Fan S, Frey J, Manssuer L, Usten D, Young AW, Andrews TJ. Neural responses to facial expressions support the role of the amygdala in processing threat. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2014; 9(11): 1684–1689.
- 35 Hinojosa JA, Mercado F, Carretie L. N170 sensitivity to facial expression: A meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 2015; 55: 498–509.
- 36 Kragel PA, LaBar KS. Advancing emotion theory with multivariate pattern classification. *Emot Rev* 2014; 6(2): 160–174.
- 37 Vytal K, Hamann S. Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: a voxel-based meta-analysis. *J Cogn Neurosci* 2010; 22(12): 2864–2885.
- 38 Alves NT. Recognition of static and dynamic facial expressions: a study review. *Estudos De Psicologia* 2013; 18(1): 125–130.
- 39 Sarkheil P, Goebel R, Schneider F, Mathiak K. Emotion unfolded by motion: a role for parietal lobe in decoding dynamic facial expressions. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2013; 8(8): 950–957.
- 40 Foley E, Rippon G, Thai NJ, Longe O, Senior C. Dynamic facial expressions evoke distinct activation in the face perception network: a connectivity analysis study. *J Cogn Neurosci* 2012; 24(2): 507–520.
- 41 Rahko J, Paakki JJ, Starck T, Nikkinen J, Remes J, Hurtig T, Kuusikko-Gauffin S, Mattila ML, Jussila K, Jansson-Verkasalo E, Katsyri J, Sams M, Pauls D, Ebeling H, Moilanen I, Tervonen O, Kiviniemi V. Functional mapping of dynamic happy and fearful facial expression processing in adolescents. *Brain Imaging Behav* 2010; 4(2): 164–176.
- 42 Trautmann SA, Fehr T, Herrmann M. Emotions in motion: dynamic compared to static facial expressions of disgust and happiness reveal more widespread emotion-specific activations. *Brain Res* 2009; 1284: 100–115.
- 43 Recio G, Sommer W, Schacht A. Electrophysiological correlates of perceiving and evaluating static and dynamic facial emotional expressions. *Brain Res* 2011; 1376: 66–75.
- 44 Prochnow D, Kossack H, Brunheim S, Muller K, Wittsack HJ, Markowitsch HJ, Seitz RJ. Processing of subliminal facial expressions of emotion: a behavioral and fMRI study. *Soc Neurosci* 2013; 8(5): 448–461.
- 45 Rhodes G. The evolutionary psychology of facial beauty. *Annu Rev Psychol* 2006; 57: 199–226.
- 46 Brand RJ, Bonatsos A, D’Orazio R, Deshong H. What is beautiful is good, even online: Correlations between photo attractiveness and text attractiveness in men’s online dating profiles. *Comput Hum Behav* 2012; 28(1): 166–170.
- 47 Tsukiura T, Cabeza R. Shared brain activity for aesthetic and moral judgments: implications for the Beauty-is-Good stereotype. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2011; 6(1): 138–148.
- 48 Hahn AC, Perrett DI. Neural and behavioral responses to attractiveness in adult and infant faces. *Neurosci Biobehav Rev* 2014; 46: 591–603.
- 49 Lindell AK, Lindell KL. Beauty captures the attention of the beholder. *J Cogn Psychol* 2014; 26(7): 768–780.
- 50 Silva A, Macedo AF, Albuquerque PB, Arantes J. Always on my mind? Recognition of attractive faces may not depend on attention. *Front Psychol* 2016; 7: 53.
- 51 Aharon I, Etcoff N, Ariely D, Chabris CF, O’Connor E, Breiter HC. Beautiful faces have variable reward value: fMRI and behavioral evidence. *Neuron* 2001; 32(3): 537–551.
- 52 Kranz F, Ishai A. Face perception is modulated by sexual preference. *Curr Biol* 2006; 16(1): 63–68.
- 53 DeWall CN, Maner JK. High status men (but not women) capture the eye of the beholder. *Evol Psychol* 2008; 6(2). DOI: 147470490800600209.
- 54 Kou H, Su Y, Bi T, Gao X, Chen H. Attentional biases toward face-related stimuli among face dissatisfied women: orienting and maintenance of attention revealed by eye-movement. *Front Psychol* 2016; 7: 919.
- 55 Shimojo S, Simion C, Shimojo E, Scheier C. Gaze bias both reflects and influences preference. *Nat Neurosci* 2003; 6(12): 1317–1322.
- 56 Liang X, Zebrowitz LA, Zhang Y. Neural activation in the ‘reward circuit’ shows a nonlinear response to facial attractiveness. *Soc Neurosci* 2010; 5(3): 320–334.
- 57 Mende-Siedlecki P, Said CP, Todorov A. The social evaluation of faces: a meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2013; 8(3): 285–299.
- 58 Shen H, Chau DKP, Su J, Zeng LL, Jiang W, He J, Fan J, Hu D. Brain responses to facial attractiveness induced by facial proportions: evidence from an fMRI study. *Sci Rep* 2016; 6: 35905.
- 59 Zhang Z, Deng Z. Gender, facial attractiveness, and early and late event-related potential components. *J Integr Neurosci* 2012; 11(4): 477–487.
- 60 Hooff JCV, Crawford H, Vugt MV. The wandering mind of men: ERP evidence for gender differences in attention bias towards attractive opposite sex faces. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2011; 6(4): 477–485.
- 61 Sun D, Chan CC, Fan J, Wu Y, Lee TM. Are happy faces attractive? The roles of early vs. late processing. *Front Psychol* 2015; 6: 1812–1826.

- 62 Trujillo L, Jankowitsch J, Langlois J. Beauty is in the ease of the beholding: A neurophysiological test of the average-ness theory of facial attractiveness. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2014; 14(3): 1061–1076.
- 63 Marzi T, Viggiano MP. When memory meets beauty: Insights from event-related potentials. *Biol Psychol* 2010; 84(2): 192–205.
- 64 Roye A, Höfel L, Jacobsen T. Aesthetics of faces: Behavioral and electrophysiological indices of evaluative and descriptive judgment processes. *J Psychophysiol* 2008; 22(1): 41–57.
- 65 Cunningham WA, Espinet SD, DeYoung CG, Zelazo PD. Attitudes to the right- and left: frontal ERP asymmetries associated with stimulus valence and processing goals. *Neuroimage* 2005; 28(4): 827–834.
- 66 Ferrari V, Codispoti M, Cardinale R, Bradley MM. Directed and motivated attention during processing of natural scenes. *J Cogn Neurosci* 2008; 20(10): 1753–1761.
- 67 Hajcak G, Dunning JP, Foti D. Motivated and controlled attention to emotion: time-course of the late positive potential. *Clin Neurophysiol* 2009; 120(3): 505–510.
- 68 Dolcos F, Cabeza R. Event-related potentials of emotional memory: encoding pleasant, unpleasant, and neutral pictures. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2002; 2(3): 252–263.
- 69 Foti D, Hajcak G, Dien J. Differentiating neural responses to emotional pictures: evidence from temporal-spatial PCA. *Psychophysiology* 2009; 46(3): 521–530.
- 70 Morgan LK, Kisley MA. The effects of facial attractiveness and perceiver's mate value on adaptive allocation of central processing resources. *Evol Hum Behav* 2014; 35(2): 96–102.
- 71 Werheid K, Schacht A, Sommer W. Facial attractiveness modulates early and late event-related brain potentials. *Biol Psychol* 2007; 76(1–2): 100–108.
- 72 Chen J, Zhong J, Zhang Y, Li P, Zhang A, Tan Q, Li H. Electrophysiological correlates of processing facial attractiveness and its influence on cooperative behavior. *Neurosci Lett* 2012; 517(2): 65–70.
- 73 Schacht A, Werheid K, Sommer W. The appraisal of facial beauty is rapid but not mandatory. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2008; 8(2): 132–142.
- 74 Chatterjee A, Thomas A, Smith SE, Aguirre GK. The neural response to facial attractiveness. *Neuropsychology* 2009; 23(2): 135–143.
- 75 Cloutier J, Heatherton TF, Whalen PJ, Kelley WM. Are attractive people rewarding? Sex differences in the neural substrates of facial attractiveness. *J Cogn Neurosci* 2008; 20(6): 941–951.
- 76 Zhang Y, Wei B, Zhao P, Zheng M, Zhang L. Gender differences in memory processing of female facial attractiveness: evidence from event-related potentials. *Neurocase* 2016; 22(3): 317–323.
- 77 Zhang Y (张妍), Kong F, Guo Y, Ren J, Chen H. Explicit memory or implicit memory: An ERP study on memory bias toward female facial attractiveness. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis (北京大学学报自然科学版)* 2012; 48(1): 160–168 (in Chinese with English abstract).
- 78 Ishai A. Sex, beauty and the orbitofrontal cortex. *Int J Psychophysiol* 2007; 63(2): 181–185.
- 79 Thiruchselvam R, Harper J, Homer AL. Beauty is in the belief of the beholder: cognitive influences on the neural response to facial attractiveness. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2016; 11(12): 1999–2008.
- 80 Vartanian O, Goel V, Lam E, Fisher M, Granic J. Middle temporal gyrus encodes individual differences in perceived facial attractiveness. *Psychol Aesthetics Creativity Arts* 2013; 7(1): 38–47.
- 81 Kampe KK, Frith CD, Dolan RJ, Frith U. Reward value of attractiveness and gaze. *Nature* 2001; 413(6856): 589.
- 82 O'Doherty J, Winston J, Critchley H, Perrett D, Burt DM, Dolan RJ. Beauty in a smile: the role of medial orbitofrontal cortex in facial attractiveness. *Neuropsychologia* 2003; 41(2): 147–155.
- 83 Carlin JD, Calder AJ. The neural basis of eye gaze processing. *Curr Opin Neurobiol* 2013; 23(3): 450–455.
- 84 Nummenmaa L, Calder AJ. Neural mechanisms of social attention. *Trends Cogn Sci* 2009; 13(3): 135–143.
- 85 Pfeiffer UJ, Vogeley K, Schilbach L. From gaze cueing to dual eye-tracking: novel approaches to investigate the neural correlates of gaze in social interaction. *Neurosci Biobehav Rev* 2013; 37(10 Pt 2): 2516–2528.
- 86 von Grunau M, Anston C. The detection of gaze direction: a stare-in-the-crowd effect. *Perception* 1995; 24(11): 1297–1313.
- 87 Mason MF, Hood BM, Macrae CN. Look into my eyes: gaze direction and person memory. *Memory* 2004; 12(5): 637–643.
- 88 Macrae CN, Hood BM, Milne AB, Rowe AC, Mason MF. Are you looking at me? Eye gaze and person perception. *Psychol Sci* 2002; 13(5): 460–464.
- 89 Senju A, Johnson MH. The eye contact effect: mechanisms and development. *Trends Cogn Sci* 2009; 13(3): 127–134.
- 90 Burra N, Baker S, George N. Processing of gaze direction within the N170/M170 time window: A combined EEG/MEG study. *Neuropsychologia* 2017; 100: 207–219.
- 91 Mormann F, Niediek J, Tuduscic O, Quesada CM, Coenen VA, Elger CE, Adolphs R. Neurons in the human amygdala encode face identity, but not gaze direction. *Nat Neurosci*

- 2015; 18: 1568–1570.
- 92 Madipakkam AR, Rothkirch M, Guggenmos M, Heinz A, Sterzer P. Gaze direction modulates the relation between neural responses to faces and visual awareness. *J Neurosci* 2015; 35(39): 13287–13299.
- 93 Itier RJ, Batty M. Neural bases of eye and gaze processing: the core of social cognition. *Neurosci Biobehav Rev* 2009; 33(6): 843–863.
- 94 Wiese E, Buzzell G, Abubshait A, Beatty P. Seeing minds in others: Mind perception modulates social-cognitive performance and relates to ventromedial prefrontal structures. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2018; 1: 1–20.
- 95 Wiese E, Abubshait A, Azarian B, Blumberg EJ. Brain stimulation to left prefrontal cortex modulates mechanisms of social attention. *PsyArXiv* 2018. DOI: 10.31234/osf.io/yfj27.
- 96 Sato W, Kochiyama T, Uono S, Toichi M. Neural mechanisms underlying conscious and unconscious attentional shifts triggered by eye gaze. *Neuroimage* 2016; 124: 118–126.
- 97 Natu VS, Jiang F, Narvekar A, Keshvari S, Blanz V, O’Toole AJ. Dissociable neural patterns of facial identity across changes in viewpoint. *J Cogn Neurosci* 2010; 22(7): 1570–1582.
- 98 Carlin JD, Calder AJ, Kriegeskorte N, Nili H, Rowe JB. A head view-invariant representation of gaze direction in anterior superior temporal sulcus. *Curr Biol* 2011; 21(21): 1817–1821.
- 99 Calvert GA, Bullmore ET, Brammer MJ, Campbell R, Williams SC, McGuire PK, Woodruff PW, Iversen SD, David AS. Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science* 1997; 276(5312): 593–596.
- 100 Bernstein LE, Auer ET Jr, Moore JK, Ponton CW, Don M, Singh M. Visual speech perception without primary auditory cortex activation. *Neuroreport* 2002; 13(3): 311–315.
- 101 Ruytjens L, Albers F, van Dijk P, Wit H, Willemsen A. Neural responses to silent lipreading in normal hearing male and female subjects. *Eur J Neurosci* 2006; 24(6): 1835–1844.
- 102 McGurk H, Macdonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature* 1976; 264(5588): 746–748.
- 103 Komeilipoor N, Cesari P, Daffertshofer A. Involvement of superior temporal areas in audiovisual and audiomotor speech integration. *Neuroscience* 2017; 343: 276–283.
- 104 Grant KW, Seitz PF. The use of visible speech cues for improving auditory detection of spoken sentences. *J Acoust Soc Am* 2000; 108(3 Pt 1): 1197–1208.
- 105 Rudmann DS, McCarley JS, Kramer AF. Bimodal displays improve speech comprehension in environments with multiple speakers. *Hum Factors* 2003; 45(2): 329–336.
- 106 Wu C, Cao S, Wu X, Li L. Temporally pre-presented lipreading cues release speech from informational masking. *J Acoust Soc Am* 2013; 133(4): EL281–EL285.
- 107 Helfer KS, Freyman RL. The role of visual speech cues in reducing energetic and informational masking. *J Acoust Soc Am* 2005; 117(2): 842–849.
- 108 Paulesu E, Perani D, Blasi V, Silani G, Borghese NA, De Giovanni U, Sensolo S, Fazio F. A functional-anatomical model for lipreading. *J Neurophysiol* 2003; 90(3): 2005–2013.
- 109 Skipper JJ, Nusbaum HC, Small SL. Listening to talking faces: motor cortical activation during speech perception. *Neuroimage* 2005; 25(1): 76–89.
- 110 Zhang MC (张美晨), Wei P, Zhang Q. The impact of supra- and sub-liminal facial expressions on the gaze-cueing effect. *Acta Psychol Sin* (心理学报) 2015; 47(11): 1309–1317 (in Chinese with English abstract).
- 111 Nomi JS, Uddin LQ. Face processing in autism spectrum disorders: From brain regions to brain networks. *Neuropsychologia* 2015; 71: 201–216.
- 112 Pelphrey KA, Morris JP, McCarthy G. Neural basis of eye gaze processing deficits in autism. *Brain* 2005; 128(Pt 5): 1038–1048.
- 113 Ewbank MP, Pell PJ, Powell TE, von dem Hagen EAH, Baron-Cohen S, Calder AJ. Repetition suppression and memory for faces is reduced in adults with autism spectrum conditions. *Cereb Cortex* 2017; 27(1): 92–103.
- 114 Kleinhans NM, Richards T, Greenson J, Dawson G, Aylward E. Altered dynamics of the fMRI response to faces in individuals with autism. *J Autism Dev Disord* 2016; 46(1): 232–241.
- 115 Norton D, McBain R, Holt DJ, Ongur D, Chen Y. Association of impaired facial affect recognition with basic facial and visual processing deficits in schizophrenia. *Biol Psychiatry* 2009; 65(12): 1094–1098.
- 116 Lee CU, Shenton ME, Salisbury DF, Kasai K, Onitsuka T, Dickey CC, Yurgelun-Todd D, Kikinis R, Jolesz FA, McCarley RW. Fusiform gyrus volume reduction in first-episode schizophrenia: a magnetic resonance imaging study. *Arch Gen Psychiatry* 2002; 59(9): 775–781.
- 117 Quintana J, Wong T, Ortiz-Portillo E, Marder SR, Mazzotta JC. Right lateral fusiform gyrus dysfunction during facial information processing in schizophrenia. *Biol Psychiatry* 2003; 53(12): 1099–1112.
- 118 Onitsuka T, Niznikiewicz MA, Spencer KM, Frumin M, Kuroki N, Lucia LC, Shenton ME, McCarley RW. Functional and structural deficits in brain regions subserving face perception in schizophrenia. *Am J Psychiatry* 2006;

- 163(3): 455–462.
- 119 Wu C, Li H, Tian Q, Wu X, Wang C, Li L. Disappearance of the unmasking effect of temporally pre-presented lip-reading cues on speech recognition in people with chronic schizophrenia. *Schizophr Res* 2013; 150(2–3): 594–595.
- 120 Zheng Y, Wu C, Li J, Wu H, She S, Liu S, Mao L, Ning Y, Li L. Brain substrates of perceived spatial separation between speech sources under simulated reverberant listening conditions in schizophrenia. *Psychol Med* 2016; 46(3): 477–491.
- 121 Li J, Wu C, Zheng Y, Li R, Li X, She S, Wu H, Peng H, Ning Y, Li L. Schizophrenia affects speech-induced functional connectivity of the superior temporal gyrus under cocktail-party listening conditions. *Neuroscience* 2017; 359: 248–257.
- 122 Wu C, Zheng Y, Li J, Wu H, She S, Liu S, Ning Y, Li L. Brain substrates underlying auditory speech priming in healthy listeners and listeners with schizophrenia. *Psychol Med* 2017; 47(5): 837–852.
- 123 Wu C, Zheng Y, Li J, Zhang B, Li R, Wu H, She S, Liu S, Peng H, Ning Y, Li L. Activation and functional connectivity of the left inferior temporal gyrus during visual speech priming in healthy listeners and listeners with schizophrenia. *Front Neurosci* 2017; 11: 107.
- 124 Bi T, Chen J, Zhou T, He Y, Fang F. Function and structure of human left fusiform cortex are closely associated with perceptual learning of faces. *Curr Biol* 2014; 24(2): 222–227.
- 125 Du YY, Zhang F, Wang YC, Bi TY, Qiu J. Perceptual learning of facial expressions. *Vis Res* 2016; 128: 19–29.