

O conceito de sistema neurofuncional aplica-se à percepção de faces?

Does the concept of neurofunctional system apply to face perception?

Ângela Salomão Macedo¹, Denise Campos², Guilherme Borges³, Vanda Maria Gimenes Gonçalves⁴

RESUMO

Este estudo teve por objetivo discutir as principais controvérsias quanto à representação cerebral de faces, considerando os conceitos de sistema neurofuncional complexo. Atualmente os neurocientistas têm questionado se o cérebro processa e representa as informações de modo modular ou distribuído. Alguns estudos apontam para a existência de módulos neurais especializados para percepção de faces, visto que algumas regiões corticais apresentam fluxo sanguíneo aumentado quando os sujeitos vêem imagens de faces, comparadas com imagens de objetos. Em contrapartida, alguns autores acreditam que a representação de faces não se localiza em uma área particular do córtex, mas está baseada em um padrão distribuído e entrelaçado de resposta neural. É provável que nenhum extremo seja correto quando se considera a teoria modular e distribuída. Seria pertinente apontar para situações intermediárias. Concluiu-se que a representação de faces ocorre por meio de regiões cerebrais interconexas que processam as informações em série e em paralelo. Existe um processamento distribuído e sobreposto, no qual várias regiões contribuem para a representação de face, porém existem regiões cerebrais especializadas, que respondem com maior efetividade a imagens da face.

Unitermos: Face. Processamento Mental. Neurociências.

Citação: Macedo AS, Campos D, Borges G, Gonçalves VMG. O conceito de sistema neurofuncional aplica-se à percepção de faces?

SUMMARY

The objective of this study was to discuss the main controversies for cerebral representation of faces, considering the concepts of complex neurofunctional system. Recently neuroscientists have long puzzled over whether the brain represents and processes information in a modular or distributed fashion. Some studies point to neural modules specialized in faces perception, because some cortical areas show increased blood flow when the subjects views images of faces, compared with images of objects. On the other hand, some authors believe that the representation of faces is not located specifically in a cortical area, but it is based on a distributed and overlapping pattern of neural response. Neither extreme is likely to be correct when it is considered the modular and distributed theory. It would be appropriate to point for intermediate positions. It was concluded that the representation of faces occurs through cerebral areas interconnected, with serial and parallel processing of the information. There is a distributed and overlapping processing, in which several areas contribute to face representation; however there are specialized cerebral areas that respond with larger effectiveness to images of face.

Keywords: Face. Mental Processing. Neuroscience.

Citation: Macedo AS, Campos D, Borges G, Gonçalves VMG. Does the concept of neurofunctional system apply to face perception?

Trabalho realizado no Departamento de Neurologia da UNICAMP.

1. Fisioterapeuta, Mestranda em Ciências Médicas FCM/UNICAMP, Bolsista CAPES.
2. Fisioterapeuta, Doutoranda em Ciências Médicas FCM/UNICAMP, Bolsista CAPES.
3. Neurocirurgião, Livre Docente do Departamento de Neurologia FCM/UNICAMP.
4. Neurologista infantil, Livre Docente do Departamento de Neurologia e Centro de Investigação em Pediatria, FCM/UNICAMP.

Endereço para Correspondência:

Guilherme Borges
Departamento de Neurologia/FCM/UNICAMP
Cidade Universitária Zeferino Vaz
Caixa Postal 6111, 13081-970 Campinas, SP.
E-mail: gefisio@fcm.unicamp.br
Fone: (19) 3788-7372
Fax: (19) 3788-7483

Recebido em: 15/05/07
Revisado em: 16/06/07 a 27/09/07
Aceito em: 28/09/07
Conflito de interesses: não

INTRODUÇÃO

O cérebro humano, o mais requintado dos instrumentos, é capaz de refletir as complexidades do mundo ao nosso redor. No entanto, muitos questionamentos vêm desafiando os neurocientistas¹: Como o cérebro é construído e qual é a natureza de sua organização funcional? Como são organizados os processos nervosos, os quais permitem que as informações do mundo exterior sejam recebidas, analisadas e armazenadas? Como são construídos os sistemas que programam, regulam e verificam as formas complexas de atividade consciente, dirigidas para a realização de metas?

Em gerações passadas, a atividade cerebral era explicada através de analogia entre o cérebro e uma série de dispositivos que respondiam passivamente, e cujo funcionamento era inteiramente determinado pela experiência progressa. Esta teoria sofreu alterações, quando houve evidências de que o comportamento humano é de natureza ativa e que age não somente pela experiência progressa, mas também por planos e desígnios que formulam o futuro. Desse modo, o cérebro passou a ser encarado como um sistema neurofuncional altamente complexo, construído de forma peculiar e trabalhando com base em princípios novos¹.

O termo “sistema funcional” foi introduzido por Anokhin (1935) para ilustrar que as funções cognitivas do cérebro como atenção, memória, percepção, linguagem, praxia e intelecto não eram “faculdades mentais” indivisíveis e localizáveis em áreas circunscritas do cérebro como queriam os frenologistas, mas sistemas funcionais com uma estrutura psicológica complexa, requerendo para o seu funcionamento a cooperação de diferentes regiões cerebrais².

Atualmente os neurocientistas têm questionado se o cérebro processa e representa as informações de modo modular ou distribuído. De acordo com a teoria modular, o cérebro é organizado em subcomponentes ou módulos, cada um dedicado a processar e representar um tipo específico de informação. Em contraste, a teoria distribuída argumenta que qualquer tipo de informação é processada por várias partes distintas do cérebro. Sendo assim, uma região cerebral pode representar muitas classes de informação³.

Considerando os conceitos de “sistema neurofuncional complexo” serão discutidas as principais controvérsias quanto à representação cerebral de faces.

Teoria Modular *versus* Teoria Distribuída

No final do século XVIII, Franz Joseph Gall introduziu a idéia de localização de função e pro-

pôs que cada região do córtex cerebral representava um órgão mental independente, dedicado a uma só função mental complexa. No entanto, o conceito de localização que tem prevalecido é muito mais complexo que o imaginado por Gall⁴.

As funções fisiológicas elementares tais como, sensação cutânea, visão, audição e movimento, estão localizadas em agrupamentos celulares específicos do córtex. No entanto, os investigadores exprimiram dúvidas sobre a aplicabilidade desse princípio de “localização estreita” aos mecanismos cerebrais de formas complexas de atividade mental¹.

Segundo Luria, as funções mentais não podem ser localizadas em zonas estreitas do córtex ou em agrupamentos celulares isolados, mas devem ser organizadas em regiões cerebrais que funcionam em conjunto, cada uma desempenhando o seu papel em um sistema funcional complexo¹. Como consequência desse modo de funcionamento, a lesão de uma região cerebral pode acarretar a desintegração de todo sistema funcional, e dessa maneira o sintoma ou a perda de uma função específica não nos diz nada sobre a sua localização.

Semelhante a essa visão, Vygotsky defende que uma função específica (linguagem) não está ligada à atividade de um centro, mas é o produto da atividade integrada de diversos centros, relacionados hierarquicamente entre si⁵. Dessa forma, o funcionamento normal desse sistema não está garantido apenas pelo conjunto de todas as áreas especializadas, mas por um único sistema de centros, que participa na formação de qualquer aspecto parcial da função em questão (sensorial e motor).

De acordo com essa nova visão, regiões distintas e localizadas do cérebro não são as responsáveis pelas faculdades mentais complexas, mas sim, realizam operações elementares. As faculdades mais elaboradas se tornam possíveis pelas conexões em série e em paralelo de diversas regiões cerebrais. Como resultado, a lesão de uma só área pode não causar o desaparecimento de toda uma faculdade. Mesmo quando a função desaparece no início, ela poderá, com o passar do tempo, retornar parcialmente, porque as partes não lesadas do cérebro podem até certo ponto, se reorganizar para desempenhar a função que foi perdida⁴.

Outro tema questionado refere-se à idéia de que existe uma linha final ou limite no cérebro, onde a ordem de chegada se iguala a ordem de representação da experiência e passamos a ser conscientes. Dennett afirmou que não existe no cérebro um ponto onde todas as informações convergem. Sendo assim, a idéia

do “materialismo cartesiano” foi refutada, prevalecendo os conceitos do “modelo de esboços múltiplos”⁶.

De acordo com este modelo, as funções superiores são processadas no cérebro de forma paralela, através de múltiplos processos de interpretação e elaboração dos impulsos sensoriais. Acredita-se que, durante um estímulo visual, várias decisões e julgamento são feitos, envolvendo muitas partes do cérebro, sendo cada uma responsável por discriminar uma característica do estímulo: forma, cor e movimento⁶.

Apesar dos avanços no entendimento do funcionamento cerebral, estudos sobre as áreas do cérebro humano envolvidas na percepção de face e outras partes do corpo mostram que ainda existem muitas controvérsias quanto à representação modular e distribuída³. O cérebro humano seria como um canivete suíço, que contém vários componentes, cada um adaptado para resolver uma única tarefa? Ou ao invés disso, há um tipo de inteligência mais abrangente, preparada para lidar com uma gama de problemas, sem ser otimizado por nenhuma delas em particular⁷? O trajeto visual ventral contém regiões corticais que estão seletivamente envolvidas no processamento de uma única classe de estímulo visual⁸, ou em vez disso, todas as regiões ventrais estão envolvidas em uma representação sobreposta e de várias classificações de estímulo de múltiplas classes⁹?

A percepção de faces é uma das mais desenvolvidas percepções visuais dos humanos, e durante a vida a maioria das pessoas gastam mais tempo observando faces do que qualquer outro tipo de objeto¹⁰. Uma função fundamental do processamento de face é identificar o indivíduo. Talvez seja necessária uma região especial para a percepção de faces, pois trata-se de um estímulo que requer discriminação entre milhares de outras faces, todas contendo a mesma estrutura básica⁷.

A mensagem transmitida pela face contém muitas características, sendo que o reconhecimento de cada característica pode ser prejudicado de modo isolado ou em combinação com outras¹¹. O mecanismo de percepção de faces não é um processo específico para partes, mas sim um domínio específico relacionado ao estímulo da face¹².

Acredita-se que esses neurônios categoria-específicos estejam agrupados no córtex para facilitar a interação entre eles⁷. Nesse sentido, as investigações científicas utilizando ressonância magnética funcional têm revelado que macacos e humanos apresentam regiões corticais com fluxo sanguíneo aumentado quando os sujeitos vêem imagens de faces, comparadas com imagens de objetos¹³⁻¹⁵.

Sabe-se que a área cortical da face no giro fusiforme é ativada mais intensamente por imagens de faces do que outras classes de objetos¹⁶. Os neurônios seletivos à face respondem de duas a vinte vezes mais para faces do que para uma variedade de objetos¹⁷. Evidências para especialização de função têm sido descritas^{13,18-22}.

Há uma região do córtex occipito-temporal lateral (no córtex extra-estriado) que responde preferencialmente a imagens do corpo humano, e uma região perto da junção occipito-temporal (área fusiforme da face), que responde seletivamente a faces²³. Há também uma região chamada de “área fusiforme do corpo”, a qual é adjacente e sobreposta à área fusiforme de faces e responde mais intensamente a corpos sem cabeça do que objetos, mas igualmente a corpos sem cabeça e faces²⁴. Estes achados sugerem um padrão sobreposto de respostas do giro fusiforme, em vez de uma segregação espacial de respostas para faces e corpos¹⁶.

Além da área fusiforme da face outras áreas corticais, o sulco temporal superior, o giro occipital médio e inferior, foram seletivamente ativas para faces^{15,25-28}. Em alguns estudos, essas áreas parecem ser menos ativadas²⁵ ou demonstram uma resposta mais fraca²⁸ em relação à área fusiforme da face.

As lesões na área fusiforme da face estão associadas com prosopagnosia. Tal fato fundamenta a existência de módulos neurais especializados para percepção de faces no córtex extra estriado²⁵. A prosopagnosia é um déficit neurológico caracterizado pela incapacidade de reconhecer faces, embora a função intelectual e o processamento visual estejam intactos. Estudos recentes relatam casos onde a prosopagnosia ocorre com pouco ou nenhum comprometimento no reconhecimento visual de outros tipos de estímulos^{29,30}. No entanto, a prosopagnosia também pode ocorrer em combinação com outros déficits de reconhecimento visual, tal como incapacidade para reconhecer objetos e/ou palavras, dependendo da extensão da lesão cortical³¹.

Acredita-se que as “células da face” sejam sintonizadas para atributos faciais específicos como identidade, expressão, ponto de vista ou partes de uma face³. Neurônios seletivos à face foram encontrados no córtex órbito-frontal, os quais respondem a gestos e movimentos faciais³². Lesões restritas a essa região provocam prejuízos na identificação da expressão facial³³. Alguns autores afirmam que a região lateral do giro fusiforme está mais envolvida na representação da identificação da face, enquanto

que a região do sulco temporal inferior e amígdala são responsáveis pela expressão facial¹⁰. Porém, o giro fusiforme mostrou maior ativação ao julgar expressões faciais, mesmo quando a atenção era direcionada para identificação³⁴⁻³⁶.

Tais relatos levantam a possibilidade de existir um módulo cerebral dedicado ao processamento facial. Cabe destacar, entretanto, que essas regiões especializadas podem ser raras no córtex. Um estudo recente que testou a seletividade cortical para 20 categorias distintas de objetos não detectou novas regiões⁷.

Embora a representação de faces e objetos ocorra em regiões citoarquitetônicas diferentes, existem apenas 20% de neurônios seletivos a face³⁷. Então, se uma região específica mostra resposta seletiva a uma categoria de objeto, como a face, isso não significa que todos os neurônios da região são seletivos a face, somente a maioria desses neurônios mostra essa preferência³⁸. Portanto, nenhuma região está exclusivamente relacionada à percepção de faces³⁷.

A seletividade para faces e objetos não demonstra, por si só, que a representação neural associada à percepção de faces ou objetos é específica a uma área visual. Isto porque a resposta neural para face não está restrita às áreas seletivas a face e a resposta a um objeto não está restrita às áreas seletivas ao objeto³⁹. Seguindo essa linha, a resposta de representação de face é maior na região seletiva a objetos, associada ao giro para-hipocampal e complexo occipital lateral do que na região seletiva a faces, no sulco temporal superior³⁹. Então, concluiu-se que a representação de faces não se localiza em uma área particular do córtex visual, mas está baseada em um padrão distribuído e entrelaçado de resposta neural através de uma larga rede no córtex visual.

Dados comportamentais e neuroanatômicos argumentam que o processamento da face ocorre de maneira distribuída¹⁰. Semelhante pensamento já tinha sido apresentado³⁹. Os autores sugeriram o modelo de um sistema cognitivo para a percepção de faces, o qual tinha organização hierárquica e ramificada. De acordo com esse modelo, um dos estágios primordiais do processamento envolvia uma codificação estrutural da face que era visão dependente (condição do observador – ângulo do perfil e luz do local; configuração facial – expressão e posição da boca). A representação facial produzida por essa codificação era processada mais adiante por sistemas separados, distinguindo a identificação pessoal, da expressão facial e dos movimentos da boca durante a fala. Sendo assim, uma vez estabelecida a identifi-

cação, outros sistemas atuam para recuperar o nome e a informação pessoal associada com a face.

Coincidindo elementos desse modelo cognitivo, a percepção de faces um modelo de sistema neural distribuído, o qual consiste de regiões múltiplas e bilateral^{10,19}. O modelo era dividido em um sistema central, constituído por três regiões do córtex visual estriado occipito-temporal, e um sistema estendido, formado por regiões que também fazem parte do sistema neural de outras funções cognitivas. Acredita-se que as interações entre o sistema central e as regiões do sistema estendido medeiam o processamento do movimento da boca durante a fala, expressões faciais e identidade. Este modelo propõe que a percepção de face depende da participação coordenada de múltiplas regiões. No entanto, essas regiões podem participar de outras funções que interagem com outros sistemas, como sistemas que medeiam a mudança da atenção espacial ou medeiam a compreensão verbal-auditiva. Sendo assim, os aspectos da percepção de faces são cognitivamente independentes e podem ser dissociados anatomicamente.

Colaborando com esses achados, outra evidência em favor de representações distribuídas no cérebro através da medição da atividade da região do córtex temporal ventral, enquanto os sujeitos viam oito categorias diferentes de estímulos (faces, gatos, casas, cadeiras, tesouras, sapatos, garrafas e imagens sem sentido)⁹. Verificou-se que cada categoria de estímulo evocou um padrão único de atividade distribuída. Essas descobertas ilustram a representação distribuída por duas razões: primeiro porque o padrão de atividade forneceu informação sobre a categoria do estímulo, mesmo quando as áreas cerebrais mais responsivas não eram consideradas; e segundo, porque as áreas maximamente responsivas a uma categoria de estímulo apresentavam também informação sobre estímulos pertencentes a outras categorias.

Esses achados indicam que existem representações distribuídas e superpostas de faces e objetos no córtex temporal ventral. Portanto, a “área fusiforme da face” não é responsável apenas pela representação de faces, mas também participa da representação de outros objetos. Nesse sentido, a prosopagnosia pode ser causada por lesão de uma região temporal ventral que responde maximamente a essa categoria de estímulo.

Diante do exposto surgem as seguintes questões: se a informação visual é distribuída, como poderíamos interpretar o fato de haver regiões cerebrais com ativação máxima a uma categoria de estímulo? Se certas categorias de estímulos são processadas por módulos

específicos, como podemos explicar os padrões de atividade distribuídos, mas categoria-específicos?

É provável que nenhum extremo seja correto quando se considera a teoria modular e distribuída. Sendo assim, noções simplificadas da modularidade devem ser evitadas, pois resultariam numa forma de “neofrenologia”, que falha em respeitar a verdadeira complexidade do cérebro. Por outro lado, as formas irreduzíveis de representações distribuídas também devem ser evitadas, visto que não podem ser analisadas em termos de princípios fundamentais. Seria pertinente apontar para situações intermediárias entre as formas de representação modular e distribuída³.

Seguindo essa linha de pensamento, o giro fusiforme-lingual apresenta uma função crítica no reconhecimento de faces⁴⁰. No entanto, essa mesma área também pode participar de outras funções visuais complexas, como percepção de cor. Portanto, embora o reconhecimento de face seja realizado de forma mais eficiente no giro fusiforme-lingual, esse processo pode ocorrer, ainda que de maneira menos eficiente, em outras regiões do córtex visual. De acordo com esse mecanismo de funcionamento existe um processamento distribuído, mas com especializações regionais.

CONCLUSÃO

Todo ato mental (percepção de um objeto, resolução de um problema) é levado a cabo por um “sistema funcional complexo” também concebido como “rede neurofuncional”, “representação distribuída em paralelo e em série” e como “modelo de esboços múltiplos”, que se constitui de um conjunto dinâmico e interconexo de componentes psicológicos (volitivos, afetivos, cognitivos) e de regiões cerebrais, cada uma delas contribuindo com operações básicas para o funcionamento do sistema ou ato como um todo.

De acordo com este conceito, apenas certas operações ou mecanismos básicos podem ser localizados em determinadas regiões cerebrais, não as próprias funções psíquicas superiores; e apenas os objetivos ou resultados finais da atividade permanecem constantes, devendo variar seus mecanismos ou operações básicas na medida em que mudam as condições em que se realizam.

A abordagem do sistema nervoso nas funções psíquicas superiores deve ser ao mesmo tempo, localizada e distribuída, conduzindo para uma máxima adaptabilidade ao ambiente e as circunstâncias. Nesse sentido, conclui-se que a representação de faces ocorre por meio de regiões cerebrais interconexas que processam as informações em série e em para-

lelo. Cada área do cérebro é responsável por uma função específica, mas diferentes áreas participam da mesma função em diferentes níveis hierárquicos. Ou seja, existe um processamento distribuído e sobreposto, no qual várias regiões contribuem para a representação de face, porém existem regiões cerebrais especializadas, que respondem com maior efetividade a imagens da face.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Luria AR. Fundamentos de Neuropsicologia. São Paulo: USP, 1981, 346p.
2. Damasceno BP, Guerreiro MM. Desenvolvimento neuropsíquico: suas raízes biológicas e sociais. Cadernos CEDES 2000;24:10-6.
3. Cohen JD, Tong F. The face of controversy. Science 2001;293:2405-7.
4. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Fundamentos da Neurociência e do comportamento. Rio de Janeiro: Guanabara, 2000, 591p.
5. Vygotsky LS. Teoria e método em psicologia. São Paulo: Martins Fontes, 1996, 524p.
6. Dennet DC. Consciousness explained. London: Penguin Books, 1991, 511p.
7. Kanwisher N. What's in a face? Science 2006;311:617-8.
8. Allison T, McCarthy G, Nobre A, Belger A. Human extrastriate cortex and the perception of faces, words, numbers, and colors. Cereb Cortex 1994;4:544-54.
9. Haxby JV, Gobbini MI, Furey ML, Ishai A, Schouten JL, Pietrini P. Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. Science 2001;293:2425-30.
10. Haxby JV, Hoffman E, Gobbini MI. The distributed human neural system for face perception. Science 2000;4(6):223-33.
11. Krolac-Salmon P, Henaff MA, Bertrand O, Mauguire F, Vighetto A. Part I: Face recognition. Rev Neurol (Paris) 2006;11:1037-46.
12. Yovel G, Kanwisher N. Face perception: Domain specific, not process specific. Neuron 2004;44:889-98.
13. Grill-Spector K, Knouf N, Kanwisher N. The fusiform face area subserves face perception, not generic within-category identification. Nat Neurosci 2004;7(5):555-62.
14. Tsao DY, Freiwald WA, Tootell RBH, Livingstone MS. A cortical region consisting entirely of face-selective cells. Science 2006;311:670-4.
15. Steeves JKE, Culham JC, Duchaine BC, Pratesi CC, Valyear KE, Schindler I, et al. The fusiform face area is not sufficient for face recognition: evidence from a patient with dense prosopagnosia and no occipital face area. Neuropsychol 2006;44:594-609.
16. Schwarzlose R, Baker C, Kanwisher N. Separate face and body selectivity on the fusiform gyrus. J Neurosci 2005;25(47):11055-9.
17. Rolls ET, Milward T. A model of invariant object recognition in the visual system: learning rules, activation functions, lateral inhibition and information-based performance measures. Neural Comp 2000;12:2547-72.
18. Grill-Spector K, Malach R. The human visual cortex. Annu Rev Neurosci 2004;27:649-77.
19. Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini ML. Human neural systems for face recognition and social communication. Biol Psychiatry 2002;51:59-67.
20. O' Toole AJ, Jiang F, Abdi H, Haxby JV. Partially distributed representations of objects and faces in ventral temporal cortex. J Cogn Neurosci 2005;17:580-90.
21. Spiridon M, Fischl B, Kanwisher N. Location and spatial profile of category-specific regions in human extrastriate cortex. Hum Brain Map 2006;27:77-89.
22. Spiridon M, Kanwisher N. How distributed is visual category information in human occipito-temporal cortex? An fMRI study. Neuron 2002;35:1157-65.
23. Downing PE, Jiang Y, Shuman M, Kanwisher N. A cortical area selective for visual processing of the human body. Science 2001;293:2470-3.
24. Peelen MV, Downing PE. Selectivity for the human body in the fusiform gyrus. J Neurophysiol 2005;93:603-8.

25. Kanwisher N, McDermott J, Chun M. The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci* 1997;17:4302-11.
26. Halgren E, Dale AM, Sereno MI, Tootell RBH, Marinkovic K, Rosen BR. Location of human face-selective cortex with respect to retinotopic areas. *Hum Brain Map* 1999;7:29-37.
27. Haxby JV, Ungerleider LG, Clark VP, Schouten JL, Hoffman EA, Martin A. The effect of face inversion on activity in human neural systems for face and object perception. *Neuron* 1999;22:189-99.
28. Gauthier I, Tarr MJ, Moylan J, Skudlarski P, Gore JC, Anderson WA. The fusiform "face area" is part of a network that processes faces at the individual level. *J Cog Neurosci* 2000;12(3):495-504.
29. Nunn JA, Postma P, Pearson R. Developmental prosopagnosia: should it be taken at face value? *Neurocase* 2001;7:15-27.
30. Duchaine BC, Nakayama K. Dissociations of face and object recognition in developmental prosopagnosia. *J Cog Neurosci* 2005;17:249-61.
31. Damasio AR, Damasio H, van Hoesen GW. Prosopagnosia: anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology* 1982;32:331-41.
32. Rolls ET, Critchley HD, Browning AS, Inoue K. Face selective and auditory neurons in the primate orbitofrontal cortex. *Exp Brain Res* 2006;170:74-87.
33. Hornak J, Bramham J, Rolls ET, Morris RG, O'Doherty J, Bullock PR, et al. Changes in emotion after circumscribed surgical lesions of the orbitofrontal and cingulate cortices. *Brain* 2003;126:1691-712.
34. Pessoa L, McKenna M, Gutierrez E, Ungerleider L. Neural processing of emotional faces requires attention. *PNAS* 2002;99:11458-63.
35. Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ. Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nat Neurosci* 2003;6:24-31.
36. Ganel TZ, Valyear K, Goshen-Gottstein Y, Goodale M. The involvement of the "fusiform face area" in processing facial expression. *Neuropsychol* 2005;43:1645-54.
37. Rolls ET. The representation of information about faces in the temporal and frontal lobes. *Neuropsychol* 2007;45:124-43.
38. Andrew TJ. Visual cortex: How are faces and objects represented? *Curr Biol* 2005;15(12):451-3.
39. Andrew TJ, Schluppeck D. Neural responses to Mooney images: a modular representation of faces in human visual cortex. *NeuroImage* 2004;21:91-8.
40. Mesulam MM. From sensation to cognition. *Ann Neurol* 1990;28:597-613.