

МУЛЬТИСЕНСОРНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ И СИСТЕМНАЯ ПСИХОНЕВРОЛОГИЯ

Игорь Владимирович Дамулин

*Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (Сеченовский Университет) Минздрава России,
кафедра нервных болезней и нейрохирургии, 119021, г. Москва, ул. Россолимо, д. 11/1,
e-mail: damulin@mmascience.ru*

Реферат. В статье рассматриваются механизмы, лежащие в основе интеграции афферентной информации, поступающей в структуры центральной нервной системы (ЦНС), на основе которых вырабатывается мультисенсорная модель (кросс-модальная афферентация). Подчеркивается, что подобная мультисенсорная интеграция и обусловленный ей ответ часто приводит к более избирательным и быстрым реакциям, чем реакция, вызванная перцепцией лишь в одной модальности. Однако комбинированное использование мультисенсорных афферентаций может приводить к возникновению «конфликта между различными модальностями». Использование концепции «коннектома» гораздо лучше объясняет процессы, происходящие в структурах ЦНС, включая и мультисенсорную интеграцию, чем построенные ранее на основании анатомических данных схемы. Ключевым звеном, определяющим тип реагирования индивидуума на меняющиеся условия внешней среды, является столь же динамичная система нейрональных связей. Эта система связей зависит и от внешней информации, и от внутренних факторов, включая осцилляции нейронов. Эти осцилляции запускают процессы, конечным итогом которых является генерация новых идей (творческое мышление), мотиваций к исполнению тех или иных действий, а при определенных условиях (в том числе, и генетически детерминированных) – возникновение различного рода психоневрологических нарушений, включая иллюзии, галлюцинации, бредовые расстройства с фабулой ложного узнавания (синдромы Капгра́, Фреголи, интерметаморфозы, синдром собственных двойников).

Ключевые слова: мультисенсорная интеграция, системная психоневрология, структурная и функциональная организация головного мозга, коннектом.

MULTISENSORY INTEGRATION
AND SYSTEM PSYCHONEUROLOGY

Igor V. Damulin

The first I.M. Sechenov University of Health Ministry,
Department of nervous diseases and neurosurgery,
119021, Moscow, Possolimo street, 11/1,
e-mail: damulin@mmascience.ru

The article discusses the mechanisms underlying the integration of afferent information into the structures of the Central Nervous System (CNS), on the basis of which a multisensory model (cross-modal afferentation) is developed. It is emphasized that such multisensory integration and the resulting response often lead to more selective and rapid reactions than the reaction caused by perception in the only one modality. However, the combined use of multisensory afferentations may lead to «conflict between different modalities». Using the concept of «human connectome» explains much better the processes occurring in the

structures of the CNS, including multisensory integration, than schemes previously built on anatomical data. A key element in determining the type of the individual's response to changing environmental conditions is the equally dynamic neuronal system of relations. This communication system depends on both external information and internal factors, including neuronal oscillations. These oscillations trigger the processes that result in the generation of new ideas (creative thinking), motivation to perform certain actions, and under certain conditions (including genetically determined) – the emergence of various types of neuropsychiatric disorders, including illusions, hallucinations, delusions (syndromes of Capgrás, Fregoli, intermetamorphosis, syndrome of own twins).

Key words: multisensory integration, system psychoneurology, structural and functional organization of the brain, human connectome.

Взрослый человек в норме эффективно интегрирует афферентную информацию всех сенсорных модальностей, что позволяет получать адекватное представление о пространственном окружении, положении туловища и конечностей. Различные сенсорные нейроны выявляют, преобразовывают и передают информацию о внешних стимулах для двигательной системы, а также структур, определяющих поведенческие и когнитивные функции. Подобное мультисенсорное представление обеспечивает получение «точки опоры», отражающей положение индивидуума во внешнем мире [2]. На основании полученного представления планируются действия – как вблизи, так и «на расстоянии» от данного индивидуума [2].

Эффективное осуществление когнитивных функций требует интеграции отдельных, но взаимосвязанных корковых областей головного мозга, что обеспечивается, в частности фронто-париетальными связями [15]. Для структур, определяющих когнитивные функции, эта афферентация осознается, а не носит чисто рефлекторный характер, и в результате помогает в выборе произвольных реакций [22]. Причем один из наиболее важных принципов органи-

зации церебральной коры у приматов заключается в отсутствии непосредственных связей между унимодальными областями, относящимися к различным сенсорным модальностям. Напротив, многие из унимодальных ассоциативных зон связаны моносинаптическими проекциями с гетеромодальными корковыми зонами, отвечающими за стимулы разных модальностей (например, слуховые и зрительные) [13]. Вероятно, именно таким образом достигается «тонкая настройка»/«отсечение» не значимых в данный момент для индивидуума стимулов.

Мультисенсорная интеграция: анатомические и физиологические основы. Организация сенсорной системы изначально носит параллельный характер, когда каждый тип сенсорной афферентации достигает соответствующей ему зоны первичной сенсорной коры, используя только ему присущие связи или цепочки связей, большинство, но не все из которых используют таламокортикальные пути [22]. При этом каждая из сенсорных корковых зон связана ассоциативными и/или комиссуральными связями с другими корковыми зонами [22]. Информация о происходящих вовне событиях в большинстве случаев поступает в структуры центральной нервной системы (ЦНС) через несколько сенсорных систем: каждая сенсорная модальность обеспечивает уникальную и обширную информацию, характеризующую происходящее событие, на основе которых вырабатывается мультисенсорная модель (кросс-модальная афферентация) [13, 19, 29]. Проведенные исследования показали, что подобная мультисенсорная перцепция и обусловленный ей ответ часто приводит к более избирательным и быстрым реакциям, чем реакция, вызванная перцепцией лишь в одной модальности [19, 29]. И даже использование афферентации двух модальностей (например, прикосновение, которое приводит к раздражению и поверхностных, и глубоких рецепторов) является недостаточным – получение полного представления об окружающем требует также и слуховой, и зрительной информации [2]. Так, например, часть вентральной и дорсальной премоторной коры интегрирует тактильную, проприоцептивную, зрительную и даже слуховую афферентацию – для получения точного представления о положении конечностей, тела и об окружающих объектах [2]. При этом интеграция слуховой и тактильной афферентации, как показали проведенные эксперименты, является наиболее важной

для получения представления о пространстве, находящемся, например, за головой индивидуума [2].

Для выработки кросс-модальной (многомодальной) афферентации необходимо наличие специализированных структур, способных оценивать каждую из сенсорных модальностей, индуцированную одним и тем же внешним воздействием, и вырабатывать комплексное представление об этом воздействии. Взрослые используют такие надмодальные (супрамодальные) формы как представление о пространстве, времени, приемы семантического кодирования, осуществляющие переработку и кодирование всех поступающих в ЦНС унимодальных ощущений (цвет, вес и другие «простые» свойства воздействовавших на организм объектов).

Однако выработка кросс-модального представления о едином объекте как причине возникновения афферентации в разных модальностях с их последующим аналитическим синтезом в единое целое представление не является таким уж простым процессом. Для того чтобы ЦНС могла расценить возникшее раздражение разных рецепторов, принадлежащих к тому же к разным модальностям, необходимо, чтобы для каждого единичного афферентационного входа существовала собственная система определения координат воздействия (как пример, соматотопика или ретинотопика, что в классической неврологии и нейропсихологии довольно хорошо изучены, однако даже в этих случаях афферентация различных модальностей, например, вибрация и чувство давления, могут вызывать активацию различных подотделов зоны первичной соматосенсорной коры [28]) [19]. При этом ощущаемые звуки подобной пространственной топонотической представленности не имеют [19].

Модально-специфичные пространственные коды должны быть трансформированы таким образом, чтобы в результате получился кросс-модальный образ, несущий информацию о локализации имеющегося воздействия [13]. Важно заметить, что зрительная модальность является для индивидуума более значимой для определения направления и локализации воздействия – по сравнению с другими сенсорными модальностями – поэтому формируемая кросс-модальная пространственная модель может быть подвергнута коррекции под влиянием этой более ценной и иерархически выше стоящей зрительной информации. При этом даже кратковременная

зрительная депривация может приводить к улучшению тактильного восприятия, что свидетельствует о высоком пластическом потенциале связей между различными сенсорными модальностями (в данном случае, между зрительной и тактильной) [5]. В целом, зрительная кора тесно связана с теменной и височной корой [24]. Кросс-модальный перенос афферентной тактильной информации к структурам, обеспечивающим зрительный образ объекта, вероятно, осуществляется с участием инсулярных отделов и связанных с ними подкорковых образований. К трансмодальным областям относят, в частности, лимбическую и паралимбическую кору, средне-височные отделы, гиппокампадно-энторинальный комплекс, кору задне-теменных отделов [13]. В тоже время, существует и иная точка зрения, которая в отличие от «классической», связанной с доминирующим значением зрительной информации, ведущую роль придает механизму «перепрограммирования», когда в ответ на изменение положения тела в пространстве либо положения конечностей формируется ответ, в значительной мере связанный с проприоцептивной импульсацией и менее затратный по времени [2].

Однако это не нивелирует значения зрительной информации. Именно она во многом определяет формирование образа окружающей среды и индивидуума в этой среде. Да и само по себе строение зрительного анализатора служит этому подтверждением. В эксперименте была показана субспециализация нейронов коры затылочных долей, формирующих в результате определенные пути: дорсальный путь связан с оценкой движения и положения в пространстве, вентральный – с цветом, контурами и другими характеристиками объекта [23]. При определенной локализации поражения у пациента могут возникать расстройства, например, в виде ахроматопсии (нарушение цветового зрения, не сопровождающееся расстройствами восприятия контуров или направления движения объекта), акинетопсии (нарушение способности определять движется объект или нет движения) и др. Причем, как показали исследования с использованием методов нейровизуализации, даже представление человеком контура предмета, его цвета или направления движения сопровождается активацией различных корковых зон [23]. Если попадающий в поле зрения объект, является значимым для индивидуума, то используя механизм синхронизации, происходит активация корковых зон, располагаю-

щихся порой на значительном отдалении друг от друга [23].

В процессе развития у индивидуума мультисенсорной интеграции одна из сенсорных систем может стать «доминирующей», взяв на себя функцию «контроля» и «калибровки» остальных сенсорных систем [19]. Зависит это от того, пространственные или временные факторы являются главными для функционирования супрамодальной системы [19]. Причем, развитие функций внутри одной модальности не определяется на 100% развитием функций в других модальностях, этот процесс может носить различный по скорости характер. Из этого следует важный вывод: в случае нарушения одной из модальностей (в силу разных причин) и возникновения депривации, другая модальность не всегда сможет компенсировать имеющийся дефект. И в результате созданная кросс-модальная система окажется отличной от существующей реальности. Ярким примером этого служит галлюциноз Шарля Бонне – зрительные галлюцинации высвобождения, возникающие в условиях зрительной депривации. Если взять в качестве примера процесс восстановления после инсульта, то подобный механизм объясняет, почему при сходной выраженности дефекта и проводимых реабилитационных мероприятиях, конечный результат нередко оказывается разным.

Однако комбинированное использование мультисенсорных афферентаций, помимо улучшения распознавания стимула, его локализации, более адекватной реакции на него и уменьшения времени выработки этой реакции, может приводить к возникновению «конфликта между различными модальностями» [11] (в частности, перцептуальных иллюзий [29]). В случае синхронизации располагающихся на расстоянии корковых зон, которые в норме дают комплексное представление об объекте, могут возникать ошибки восприятия – когда один объект, имеющий некие сходные черты, принимается за другой [23].

Рассматривая процессы мультисенсорной интеграции, следует подчеркнуть значение т.н. «мультисенсорных нейронов». На самом деле, мультисенсорным может быть любой нейрон, который способен принимать афферентацию больше, чем одной модальности. В качестве примера можно привести зрительно-слуховые нейроны, локализованные в передних лобных отделах, способные реагировать и на зрительные, и на слуховые стимулы [29]. Причем их актив-

ность повышается в условиях одновременного предъявления стимулов разных модальностей, особенно в случае отличия этих стимулов по своим физическим характеристикам от обычно поступаемых в ЦНС «базовых» унисенсорных стимулов [29].

Способность влиять одной сенсорной модальности на другую сохраняется и у пожилых [10]. Причем этот процесс находится под модулирующим воздействием высших корковых процессов, а значимость мультисенсорной интеграции с возрастом увеличивается. С возрастом порог восприятия сенсорной информации в разных модальностях повышается, поэтому одиночный унимодальный стимул может и не восприниматься. Однако процесс интеграции различной по модальностям информации у пожилых усилен, что в какой-то мере компенсирует имеющиеся инволюционные изменения. Пожилые затрачивают больше времени на процесс интеграции, например, слуховых и зрительных стимулов, однако когда начало процессу интеграции положено, скорость выполнения мультисенсорного процесса у пожилых выше, чем у лиц более молодого возраста [10]. И все же, в каких-то ситуациях это является положительным моментом, в каких-то – нет [10]. Как пример последнего случая – поступление большой по объему информации по разным унимодальным сенсорным путям может привести к тому, что наиболее актуальная на момент происходящего события информация окажется не воспринятой вовремя. Итог – неадекватная ситуации сложившаяся симультантная картина происходящего с последующей неверной поведенческой реакцией (например, падение при ходьбе).

Мультисенсорная интеграция и коннектом человека. О сложности понимания того, как функционирует ЦНС свидетельствуют некоторые цифры. Так, установлено, что мозг взрослого человека, весящий 1500 г, содержит в среднем 10^{10} нейронов и 10^{14} синапсов [22]. Используя современные технологии, для того, чтобы реконструировать головной мозг на основании электронно-микроскопических данных понадобится около 15 миллиардов человеко-часов, причем основное время уйдет на понимание значения взаимосвязей синапсов [22]. Ясно, что подобный подход по сути тупиковый. Требуются совершенно новые идеи, объясняющие особенности функционирования ЦНС. И такие идеи появились с созданием представления о *коннектоме* – системы

структурных и функциональных связей между различными церебральными отделами, состояние которых оценивается при помощи мультимодальных методов нейровизуализации [3, 4, 16, 26, 27]. В основе функциональных связей лежит оценка временной синхронизации между различными церебральными структурами [12]. Микроконнектом охватывает отдельные нейроны, их синаптические связи с другими нейронами [22]. При этом необходимо учитывать и то, что структура и функция индивидуального нейрона претерпевают изменения в процессе жизнедеятельности организма. В конечном итоге можно на основании электронно-микроскопических данных реконструировать подобный микроконнектом [22]. Мезоконнектом отражает существующие синаптические связи между различными типами нейронов, точнее, между популяциями особых типов нейронов [22]. И, наконец, макроконнектом объясняет связи между различными участками серого вещества полушарий головного мозга [22]. Все это привело к появлению совершенно новой науки – *системной психоневрологии*, которая представляет собой синтез клинических дисциплин – психиатрии и неврологии – с психологией, методами нейровизуализации и математического анализа.

В настоящее время показано, что передняя инсулярная область является ключевой для получения всей поступающей извне афферентации (включая зрительную и слуховую модальности), на основании которой, в частности, и принимается решение об осуществлении той или иной двигательной реакции в ответ на стимул(ы) [9]. Эта зона тесно связана большим числом путей (как афферентных, так и эфферентных) с корой лобных и теменных отделов, а также имеет тесные связи с передней поясной корой [9]. При этом передняя поясная кора, как известно, участвует в выработке наиболее адекватной поведенческой реакции, в том числе, в начале исполнения комплексных двигательных актов [9]. Проведенное исследование показало, что значение передней инсулярной области, особенно правого полушария головного мозга, еще более велико – она интегрирует тот поток сенсорной информации, который поступает к структурам коннектома «в покое», в частности принятие решений на основании зрительно-слуховой информации происходит с ее ключевым участием [9]. При этом непосредственные связи передней инсулярной области с передней поясной корой определяют

процесс формирования адекватного поведенческого ответа на внешнюю ситуацию [9].

Использование концепции «коннектома» гораздо лучше объясняет процессы, происходящие в структурах ЦНС, включая и мультисенсорную интеграцию, нежели построенные ранее на основании сугубо анатомических данных схемы [20]. Так с помощью методов функциональной нейровизуализации было показано, что при предъявлении заданий на зрительное внимание происходит одновременная активация корковых структур лобных и теменных долей, входящих в лобно-теменную сеть, одну из ключевых в коннектопе человека, обеспечивающую, в том числе, функцию внимания [15]. Причем характер этой активации меняется в зависимости от предъявляемого задания. Однако еще более интересным является то, что в условиях отсутствия внешних воздействий (состояние «покоя») отмечаются низкочастотные колебания этих структур, крайне похожие на те, которые возникают при предъявлении заданий [15].

Хотя функциональные связи могут и не связывать непосредственно, используя проводящие пути, различные отделы головного мозга, лежащая в основе их функционирования структура, обеспечивает, и довольно быстро, «подавление» ненужной, «мешающей» афферентации – и создает возможность для передачи с высокой скоростью актуальной информации через иерархически организованные нейронные сети [20]. Важным моментом, лежащим в основе функционирования коннектома, является механизм «предугадывания», генез которого сложен и в настоящее время активно изучается. И это, конечно, не умаляет действия механизма «обратной связи», который также используется в ЦНС в гетеро- и мультимодальных областях коры [20].

Состояние коннектома в «покое» определяется прошлым опытом, длительностью внешних воздействий, он влияет на характер и степень выраженности нейропластических процессов, а также, в частности, на эффективность (или на неэффективность) тех или иных фармакологических препаратов у данного индивидуума [25].

Результаты методов нейровизуализации свидетельствуют о том, что даже у клинически здоровых людей имеются значительные различия по структурным и функциональным характеристикам головного мозга [14]. При помощи методов функциональной нейровизуализации имеется возможность классифицировать инди-

видуумов, например, по возрасту [17]. При этом сам коннектом имеет определенные индивидуальные особенности строения, варьирующие от индивидуума к индивидууму [14, 21], что позволяет рассматривать его как своеобразные (и уникальные) «отпечатки пальцев» [6, 7]. Эти индивидуальные особенности коннектома лежат в основе весьма точной идентификации конкретного индивидуума среди большой группы лиц – и по данным повторных исследований, проведенных в динамике, и по результатам выполнения конкретных заданий/тестов, и даже по состоянию «покоя» [6].

Различные участки головного мозга характеризуются различной индивидуальной вариабельностью. Так, гетеромодальная ассоциативная кора характеризуется более значительной вариабельностью по своим функциональным связям, чем унимодальная, в частности, сенсомоторная кора [14]. Следует заметить, что наиболее выражены индивидуальные особенности лобно-теменных связей [6], которым придается особая роль в осуществлении регулирующих (управляющих) функций [18] и интеллекта в целом [8]. Как было показано, индивидуальные различия по характеру спонтанной активности головного мозга в «покое» могут лежать в основе различий в характере реагирования на внешние стимулы [1, 14]. Выявленные индивидуальные особенности коннектома, как считается, могут объяснять и различия в характере реагирования/поведения индивидуума, а детальная оценка лобно-теменных связей классифицировать различные группы людей в соответствии с их ожидаемым/прогнозируемым поведением (т.н. поведенческий фенотип) [6].

Заключение. Таким образом, полученные в настоящее время данные позволяют по-новому взглянуть на процессы, происходящие в ЦНС. Ключевым звеном, определяющим тип реагирования индивидуума на меняющиеся условия внешней среды, является столь же динамичная система нейрональных связей, в частности, обеспечивающая мультисенсорную интеграцию. Однако эта система связей зависит и от факторов внутренних, в основе которых лежат осцилляции нейронов. Причем эти осцилляции возникают вне прямой связи с внешними стимулами. Именно они запускают процессы, конечным итогом которых является возникновение новых идей (творческое мышление), мотиваций к исполнению тех или иных действий, а при определенных условиях (в том числе, и генетически детерминированных) –

возникновение различного рода психоневрологических нарушений, включая иллюзии, галлюцинации, бредовые расстройства с фабулой ложного узнавания (синдромы Капгра, Фреголи, интерметаморфозы, синдром собственных двойников). Дальнейшее изучение этой проблемы позволит приблизиться к пониманию того, как функционирует головной мозг в норме и при патологии (неврологической, психической), и даст возможность разработать новые методы лечения считающихся трудно/мало- или некурабельными в настоящее время состояний.

ЛИТЕРАТУРА

- Baldassarre A., Lewis C.M., Comitteri G. et al. Individual variability in functional connectivity predicts performance of a perceptual task // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109(9). P. 3516–3521. DOI:10.1073/pnas.1113148109
- Bremner A.J., Holmes N.P., Spence C. The development of multisensory representations of the body and of the space around the body. /In: *Multisensory Development*. Ed. by A.J. Bremner, D.J. Lewkowicz, C. Spence. Ch.5. Oxford: Oxford University Press, 2012. P.113–136.
- Bullmore E., Sporns O. Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems // *Nature Reviews Neuroscience*. 2009. Vol. 10(3). P. 186–198. DOI: 10.1038/nrn2575
- Collin G., van den Heuvel M.P. The ontogeny of the human connectome // *The Neuroscientist*. 2013. Vol. 19(6). P. 616–628. DOI:10.1177/1073858413503712
- Facchini S., Aglioti S.M. Short term light deprivation increases tactile spatial acuity in humans // *Neurology*. 2003. Vol. 60(12). P. 1998–1999. <https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000068026.15208.d0>
- Finn E.S., Shen X., Scheinost D. et al. Functional connectome fingerprinting: identifying individuals using patterns of brain connectivity // *Nature Neuroscience*. 2015. Vol. 18(11). P. 1664–1671. DOI:10.1038/nn.4135
- Hahn A., Kranz G.S., Sladky R. et al. Individual diversity of functional brain network economy // *Brain Connectivity*. 2015. Vol. 5(3). P. 156–165. DOI:10.1089/brain.2014.0306
- Hearne L.J., Mattingley J.B., Cocchi L. Functional brain networks related to individual differences in human intelligence at rest // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. P. 32328. DOI:10.1038/srep32328
- Lamichhane B., Dhamala M. The salience network and its functional architecture in a perceptual decision: an effective connectivity study // *Brain Connectivity*. 2015. Vol. 5(6). P. 362–370. <https://doi.org/10.1089/brain.2014.0282>
- Laurienti P.J., Hugenschmidt C.E. Multisensory processes in old age. New insights into the development of multisensory perception. In: *Multisensory Development* [Ed. by A.J. Bremner, D.J. Lewkowicz, C. Spence]. Ch.11. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 251–270.
- Lewkowicz D.J. The unexpected effects of experience on the development of multisensory perception in primates. In: *Multisensory Development*. [Ed. by A.J. Bremner, D.J. Lewkowicz, C. Spence]. Ch.5. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 159–182.
- Mears D., Pollard H.B. Network science and the human brain: Using graph theory to understand the brain and one of its hubs, the amygdala, in health and disease // *Journal of Neuroscience Research*. 2016. Vol. 94(6). P. 590–605. DOI:10.1002/jnr.23705
- Mesulam M.-M. From sensation to cognition // *Brain*. 1998. Vol. 121(6). P. 1013–1052. <https://doi.org/10.1093/brain/121.6.1013>
- Mueller S., Wang D., Fox M.D. et al. Individual variability in functional connectivity architecture of the human brain // *Neuron*. 2013. Vol. 77(3). P. 586–595. DOI:10.1016/j.neuron.2012.12.028
- Parks E.L., Madden D.J. Brain connectivity and visual attention // *Brain Connectivity*. 2013. Vol. 3(4). P. 317–338. <https://doi.org/10.1089/brain.2012.0139>
- Petersen S.E., Sporns O. Brain networks and cognitive architectures // *Neuron*. 2015. Vol. 88(1). P. 207–219. DOI: 10.1016/j.neuron.2015.09.027
- Ramezani M., Abolmaesumi P., Marble K. et al. Fusion analysis of functional MRI data for classification of individuals based on patterns of activation // *Brain Imaging and Behavior*. 2014. Vol. 9(2). P. 149–161. DOI:10.1007/s11682-014-9292-1
- Reineberg A.E., Banich M.T. Functional connectivity at rest is sensitive to individual differences in executive function: A network analysis // *Human Brain Mapping*. 2016. Vol. 37(8). P. 2959–2975. DOI:10.1002/hbm.23219
- Roder B. Sensory deprivation and the development of multisensory integration. /In: *Multisensory Development* [Ed. by A.J. Bremner, D.J. Lewkowicz, C. Spence]. Ch.13. Oxford: Oxford University Press, 2012. P.301–322.
- Sepulcre J., Sabuncu M.R., Goni J. Hubs and Pathways. In: *Brain Mapping An Encyclopedic Reference*. A.W. Toga (Ed.-in-Chief). Vol.2. London etc.: Elsevier Inc., 2015. P. 441–447.
- Stevens W.D., Spreng R.N. Resting-state functional connectivity MRI reveals active processes central to cognition // *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*. 2014. Vol. 5(2). P. 233–245. DOI:10.1002/wcs.1275
- Swanson L.W. Basic Principles of Mammalian CNS Systems: Nervous System Organization: Connectomics and the Connectome. In: *Neuroscience in the 21st Century: From Basic to Clinical*. [Ed. by D.W. Pfaff]. Ch.44. New York etc.: Springer, 2013. P. 1385–1420.
- Treisman A. Feature binding, attention and object perception // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1998. Vol. 353(1373). P. 1295–1306. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0284>
- Trope J.D. *The Neurology of Vision*. Oxford etc.: Oxford University Press, 2001. 451 p.
- Vaidya C.J., Gordon E.M. Phenotypic variability in resting-state functional connectivity: current status // *Brain Connectivity*. 2013. Vol. 3(2). P. 99–120. DOI:10.1089/brain.2012.0110
- van den Heuvel M.P., Sporns O. Network hubs in the human brain // *Trends in Cognitive Sciences*. 2013. Vol. 17(12). P. 683–696. DOI:10.1016/j.tics.2013.09.012
- van den Heuvel M.P., Bullmore E.T., Sporns O. Comparative connectomics // *Trends in Cognitive Sciences*. 2016. Vol. 20(5). P. 345–361. DOI: 10.1016/j.tics.2016.03.001
- Villringer A. fMRI of the Sensorimotor System. In: *fMRI: From Nuclear Spins to Brain Functions*. [K. Uludağ, K. Uğurbil, L. Berliner (eds.)]. New York etc.: Springer, 2015. Ch.17. P.509–521.
- Wallace M.T., Ghose D., Nidiffer A.R. et al. Development of multisensory integration in subcortical and cortical brain networks. In: *Multisensory Development* [Ed. by A.J. Bremner, D.J. Lewkowicz, C. Spence]. Ch.14. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 325–341.

Поступила 31.01.19.