

МОЗГОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОСПРИЯТИЯ ЛИЦА: ХОЛИСТИЧЕСКИЕ И АНАЛИТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Д.С. ГАНИ-ЗАДЕ¹, И.М. ЗАХАРОВ², Г.Я. МЕНЬШИКОВА³

¹ *Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»,
Центр нейроэкономики и когнитивных исследований, Москва*

² *Психологический институт РАО, Москва*

³ *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова*

В современной научной литературе активно обсуждается вопрос о взаимодействии двух базовых процессов восприятия лица и лицевой экспрессии: аналитического, основанного на анализе отдельных черт, и холистического, включающего процессы целостного восприятия всех черт. Однако применение различных психофизических экспериментальных парадигм выявило ряд противоречий, связанных с несогласованностью данных, полученных при их использовании. В последнее время для изучения холистических процессов все больше работ проводится с применением сочетаний психофизических и психофизиологических методов, что позволяет более эффективно изучать холистические процессы восприятия лица и лицевой экспрессии. Описаны результаты исследований мозговых механизмов восприятия лица за последние 20 лет. Особое внимание уделяется сетевому подходу, направленному на изучение характеристик связности мозга, полученных на основании ЭЭГ и фМРТ данных. Обсуждаются преимущества использования сетевого подхода для изучения аналитических и холистических процессов восприятия лица и лицевой экспрессии.

Ключевые слова: восприятие лица, аналитические и холистические процессы, эффект инверсии, вызванные потенциалы, функциональная магнитная томография, сетевой подход.

Лицо человека несет социально значимую информацию, что делает его важным объектом социальной перцепции. За последние несколько десятилетий активно проводятся исследования психологии восприятия лица и лицевой экспрессии. Удалось получить много важных результатов, связанных с особенностями этих процессов. Так, было показано, что опознание лица и лицевой экспрессии осуществляется быстрее и точнее по сравнению с опознанием других объектов (Tanaka, Farah, 1993; Maurer, Le Grand, Mondloch, 2002; McKone, Robbins, 2011). Кроме того, их

опознание остается высокоэффективным, несмотря на ухудшение условий наблюдения (Ellis, 1975), возрастные и мимические изменения. Для объяснения этой уникальной способности к быстрому и точному опознанию лиц и лицевых экспрессий были высказаны гипотезы о наличии особых механизмов их восприятия.

Было предположено существование двух базовых процессов лицевой перцепции: в основе первого лежит последовательный анализ отдельных черт (глаз, носа, губ, овала лица и др.), тогда как второй включает процессы целостного восприятия одновременно всех черт (Tanaka, Farah, 1993; Farah et al., 1998). Первый получил название аналитического, или «основанного на чертах» процесса (analytic or feature-based processing), а второй был обозначен как холистический процесс (holistic

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 19-29-07392. Работа выполнена с использованием оборудования, приобретенного за счет средств Программы развития МГУ им. М.В. Ломоносова.

processing). Одним из аргументов в пользу целостной обработки является решение сложной задачи различения таких визуально однотипных стимулов, как лица: ведь лица включают одни и те же черты (глаза, нос и рот), составляющие одну и ту же конфигурацию (глаза, под ними нос, под ним рот).

За последнее десятилетие активно проводилось изучение холистических процессов восприятия лица. Было предложено несколько подходов к описанию процессов целостного восприятия (см. обзор: Меньшикова, Лунякова, Гани-заде, 2019). Один из них рассматривает лицевую экспрессию как гетерогенный процесс, включающий три типа кодирования холистической информации: 1) кодирование отношений первого порядка (выделение характерной пространственной конфигурации лица – два глаза, ниже нос, еще ниже рот); 2) кодирование отношений второго порядка (метрика взаимного расположения основных черт); 3) собственно холистический процесс (формирование гештальта) (Mauger, Le Grand, Mondloch, 2002). Было высказано предположение, что кодирование отношений первого порядка важно для опознания лица как такового и формируется на ранних этапах развития восприятия, тогда как кодирование отношений второго порядка играют важную роль в процессах опознания конкретного лица, формируясь в более позднем возрасте (Tsao, Livingstone, 2008). Предложенная модель была подтверждена многочисленными данными, полученными при изучении восприятия лиц у новорожденных (Simion, Giorgia, 2015), при исследовании опознания лиц у пациентов с прозопагнозией – восприятием лица, при котором способность узнавать лица потеряна, но способность узнавать предметы в целом расстройством сохранена (Biotti, Gray, Cook, 2017; Palermo et al., 2011), а также данными анализа вызванных потенциа-

лов, зарегистрированными при использовании эффекта повтора (repetition effect) (Schweinberger, Neumann, 2016).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ХОЛИСТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ВОСПРИЯТИЯ ЛИЦА И ЛИЦЕВОЙ ЭКСПРЕССИИ

Для изучения холистических процессов восприятия лица и лицевой экспрессии были разработаны несколько экспериментальных парадигм. К наиболее часто используемым относят методы «часть–целое» (the part–whole paradigm), композитных лиц (the composite face paradigm), инверсии (the inversion paradigm) и скремблирования (the scrambled face paradigm). Все методы были нацелены на нарушение целостной и/или конфигурационной обработки лицевой информации с использованием неестественных условий восприятия лица. Так, в методике «часть–целое» (Tanaka, Farah, 1993) сравнивалась эффективность опознания одной черты при условии изолированного предъявления по сравнению с ее предъявлением в контексте целого лица. Было показано, что эффективность опознания значительно повышалась при условии контекстного предъявления. В основе методики композитного лица лежала идея создания изображений лиц, составленных из двух (верхней и нижней) половинок лиц разных персонажей (Young, Hellawell, Hay, 1987). При полном совмещении половинок опознание одного из персонажей резко ухудшалось, а при смещении половинок друг относительно друга по горизонтали оно восстанавливалось. Эффективным для изучения холистических процессов оказалась и методика инверсии, в которой проводилось сравнение успешности опознания лиц, предъявляемых в естественной и инвертированной (перевернутой на 180°) ориентации. В результате был выявлен эффект инверсии, состоящий в снижении опознания инвертированных лиц (Yin, 1969),

а также лицевых экспрессий (Барабаншиков, Жегалло, Иванова, 2010). Аналогичный результат снижения опознания был получен и при использовании методики скремблирования лица, позволяющей сравнивать эффективность опознания естественной конфигурации лица с лицом, в котором все черты перемешаны в случайном порядке. Таким образом, разработка и апробация разных экспериментальных парадигм позволила продемонстрировать роль холистических процессов в лицевой перцепции, а также выявила важную роль естественных условий для их успешного восприятия. Важным методологическим вопросом являлся вопрос о том, какие из экспериментальных парадигм нацелены на изучение холистических процессов первого порядка (отдельные черты), а какие – процессов второго порядка (конфигурация черт).

По мере накопления экспериментальных данных возникла необходимость сравнения результатов, полученных с применением различных экспериментальных парадигм. Их анализ выявил ряд противоречий. Так, была обнаружена несогласованность данных, полученных при использовании различных парадигм (Richler, Gauthier, 2014). Например, для парадигмы композитных лиц были разработаны два дизайна (полный и частичный), которые приводили к качественно разным результатам: выраженность эффекта в полном дизайне почти в три раза превышала выраженность, полученную в частичном дизайне. Кроме того, была отмечена разнородность их воздействия: одни парадигмы оказались более эффективными для нарушения холистических процессов первого порядка, тогда как другие – для нарушения процессов второго порядка (Rezlescu et al., 2017; Bondarenko, Menshikova, 2020). В целом результаты, полученные с применением различных парадигм, не коррелировали между собой, что привело к дискуссии о том, какие (одни и те же или разные)

механизмы являются причиной снижения опознания лиц. Для решения перечисленных выше проблем усилия исследователей были направлены на разработку комплексных методик, которые основаны на интеграции экспериментальных парадигм, описанных выше, с объективными методами изучения восприятия лица (Richler, Floyd, Gauthier, 2015; Murphy, Cook, 2017; Pinna, Deiana, 2019). Активно стали использоваться поведенческие методики (регистрация движения глаз), а также методы нейровизуализации (функциональная магнитно-резонансная томография, электроэнцефалография, вызванные потенциалы и др.), позволяющие регистрировать поведенческие и нейронные корреляты процессов восприятия лица.

МОЗГОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ХОЛИСТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ВОСПРИЯТИЯ ЛИЦА И ЛИЦЕВОЙ ЭКСПРЕССИИ

В современной нейронауке накоплены многочисленные данные о нейроанатомических и функциональных механизмах восприятия лица и лицевой экспрессии. Применение различных методов нейровизуализации позволило выявить специфические зрительные области, активизирующиеся в процессе лицевой перцепции (Haxby, Hoffman, Gobbini, 2000; Kober et al., 2008; Lindquist et al., 2012; Meaux, Vuilleumier, 2015). Были описаны наиболее важные лицевые зоны: веретенообразная извилина (зона FFA) и затылочная кора (OFA), которые вовлечены в процессы идентификации лица (Kanwisher, Yovel, 2006). Также были получены данные о других областях коры и подкорковых структур, играющих важную роль в процессах обработки лицевой информации, таких как верхняя височная борозда (fSTS), миндалина, островок, полосатое тело, средняя префронтальная кора (mPFC), орбитофронтальная кора (OFC) и нижняя

лобная извилина (IFG) (Adolphs et al., 2005; Jehna et al., 2011; обзор см.: Meaux, Vuilleumier, 2015).

Сравнительно недавно сформировалась новая область исследований, посвященная изучению мозговых механизмов холистических процессов восприятия лиц. Одними из первых были работы, в которых холистические процессы восприятия лиц изучались с использованием фМРТ (Schiltz, Rossion, 2006; Schiltz et al., 2010; Lee et al., 2012; Zhang et al., 2012) на основании парадигмы композитных лиц. Было показано, что правая веретенообразная область FFA в большей степени связана с холистическими процессами восприятия лиц, тогда как левые области FFA и нижней затылочной коры OFA оказались мало чувствительны к холистическим процессам. Эти данные были неоднократно подтверждены и в других исследованиях, изучавших мозговые механизмы конфигурационных процессов второго порядка при использовании различных экспериментальных парадигм (Rotshtein et al., 2007; Goffaux et al., 2009; Liu, Harris, Kanwisher, 2010; Zhang et al., 2012). Классическим в этой области считается эксперимент Г. Йовел и Н. Кенвишер, в котором сравнивалась активность зоны веретенообразной извилины FFA в ответ на нормально ориентированные и инвертированные стимулы-дома и стимулы-лица (Yovel, Kanwisher, 2008). Варьировались расстояния между чертами лица (например, глазами и ртом) и форма этих черт для стимулов-лиц, а также расстояния и форма для отдельных элементов стимулов-домов. Задачей испытуемых было определить различия между стимулами, различающихся по расстояниям и форме черт или элементов. Полученные результаты показали, что в восприятии лиц задействованы качественно другие (холистические) процессы, поскольку активность зоны FFA повышалась только при предъявлении естественно ориентированных лиц и мало изменялась

при предъявлении инвертированных лиц или любых других объектов. В другом исследовании (Liu, Harris, Kanwisher, 2010) изучались функции трех лицевых зон — OFA, FFA и fSTS — в процессах переработки информации первого порядка: при восприятии отдельных базовых черт лица (глаза, нос и рот) и естественной пространственной конфигурации этих черт. Измерялась активность этих зон в ответ на стимулы, которые (i) содержали или не содержали черты лица, и (ii) имели или не имели естественной конфигурации лица. Показано, что зоны OFA и fSTS были чувствительны только к наличию черт лица и не чувствительны к естественной конфигурации этих черт, тогда как FFA была чувствительна как к чертам лица, так и к их конфигурации. Кроме того, только в FFA ответ на черты и их конфигурацию коррелировал по вокселям; это позволило предположить, что в FFA содержится унифицированное представление как об отдельных чертах лица, так и об их естественной конфигурации. Полученные данные позволили высказать ряд предположений о разделении функций переработки лицевой информации в зонах OFA, FFA и fSTS. Последующие работы показали, что в процессы обработки холистической информации может быть включена и префронтальная кора, включающая как дорсолатеральную зону, так и нижние ее области (Schiltz et al., 2010).

Существенно меньше исследований посвящено мозговым механизмам холистических процессов восприятия лицевых экспрессий. Сравнивался отклик миндалины на естественно ориентированные и инвертированные целостные изображения лицевых экспрессий с использованием технологии фМРТ (Sato et al., 2004). В другой работе благодаря той же технологии изучался отклик латерального затылочного комплекса (LOC) и миндалины на инвертирование отдельных черт внутри лица (Rotshtein et al., 2001). Результаты обоих

исследований продемонстрировали важную роль миндалины и области LOC в холистических процессах восприятия лицевой экспрессии. Т.Р. Флак и соавт. методом фМРТ исследовали роль задней верхней височной борозды (pSTS) в анализе лицевых экспрессий (Flack et al., 2015). При использовании эффекта композитного лица изучался вопрос о том, при получении какого типа информации (аналитического или холистического) сильнее активизируется данная зона. Повышенная активация была обнаружена в правом pSTS независимо от того, произошло изменение в верхней или нижней половинах изображения лица. Однако не было обнаружено изменений в активации для случаев совмещения и сдвига верхней и нижней частей лица, что говорит о нечувствительности pSTS к холистическим процессам восприятия лицевой экспрессии. В отличие от pSTS, холистический отклик на экспрессию был обнаружен в правой нижней лобной извилине (IFG). Полученные результаты показали, что pSTS отражает раннюю стадию обработки лицевых экспрессий, на которой черты лица представлены независимо или интегрированно, но без формирования целостного гештальта.

В нескольких работах проводилось сравнение холистических и аналитических процессов кодирования лицевых экспрессий при использовании метода вызванных потенциалов (Leppänen, Hietanen, Koskinen, 2008; Calvo, Beltran, 2014). Эти исследования представляют для нас особый интерес, поскольку методы вызванных потенциалов обладают рядом преимуществ перед функционально-томографическими методами. Во-первых, они имеют более высокое разрешение по времени; и, во-вторых, обладают экологической валидностью процедуры предъявления (испытуемый наблюдает стимулы, находясь в сидячем, а не в лежачем положении). Во многих работах было показано, что N170 является специфичным компонентом

для восприятия лиц, поскольку показывает большую амплитуду при просмотре лиц, чем при просмотре любых других объектов (Watanabe, Kakigi, Puce, 1999; Itier, Taylor, 2004; Rossion, Jacques, 2008).

Следует отметить дискуссию, существующую в научной литературе относительно того, насколько компонент N170 специфичен для лиц (Rossion, Curran, Gauthier, 2002; Gauthier et al., 2003). Так, в ряде работ были получены данные о связи компонента N170 с восприятием формы объекта в целом, а также с восприятием иллюзорных контуров объектов (Murray, Hermann, 2013). В ответ на эту критику авторы, придерживающиеся гипотезы о лицеспецифичности N170, отмечали следующее: во-первых, амплитуда отклика N170 на стимулы-лица, как прямые, так и инвертированные, значительно выше таковой для других категорий стимулов; во-вторых, многие исследования не используют необходимых условий для выявления специфичности волны N170 (McKone, Kanwisher, 2005). Еще один вопрос обсуждался в литературе: на какого типа информацию (аналитическую или холистическую) откликается волна N170. Некоторые данные (Bentin, Deouell, 2000) свидетельствовали о том, что N170 не чувствительна к узнаванию знакомого лица (холистическая информация второго порядка), но чувствительна к информации о лице как таковом (холистическая информация первого порядка). По другим данным, N170 — это ранний потенциал, работающий для узнавания знакомых лиц, так как его амплитуда уменьшается в случаях множественного предъявления одного и того же лица, по сравнению с однократным предъявлением различных лиц (Jacques, Rossion, 2006).

В ряде работ было высказано предположение, что N170 отражает целостную и/или конфигурационную обработку в процессе восприятия лица. Для подтверждения использовался эффект инверсии, при

котором, согласно представлениям о холистических процессах, нарушаются конфигурационные процессы (Maurer, Le Grand, Mondloch, 2002; Rossion, Gauthier, 2002). Так, в исследованиях (Watanabe, Kakigi, Puce, 2003; Honda et al., 2007) было показано, что N170 демонстрирует более длительную задержку и большую амплитуду при наблюдении изображений инвертированных лиц по сравнению с естественно ориентированными лицами. Методами вызванных потенциалов изучалась латерализация холистических процессов (Calvo, Beltran, 2014). Избирательный холистический эффект был обнаружен в правой части заднего полушария, в то время как аналитические процессы кодирования черты «губы на счастливом лице» проявлялись в активности левой задней и центральной области. Эти результаты согласуются с предположениями о том, что холистические процессы восприятия лицевой экспрессии преимущественно обрабатываются в правом полушарии, тогда как аналитические — соответственно, в левом полушарии (Ramon, Rossion, 2012). Эти результаты также согласуются с теоретическими представлениями о кодировании лицевой экспрессии в рамках подхода «двойного кодирования», в котором выделяются разные проводящие пути в зависимости от типа эмоции и задачи (Calvo, Beltran, 2014).

В ряде исследований поднимался вопрос о развитии холистических процессов в онтогенезе. Было показано, что эффект инверсии, по-видимому, не проявляется до подросткового возраста, поскольку инверсия не изменяла латентность N170 до 8–11 лет и не влияла на амплитуду N170 до 13–14 лет (Taylor, Batty, Itier, 2004). Было показано, что чувствительность N170 к лицевым экспрессиям развивается поздно, в возрасте от 14 до 15 лет (Batty, Taylor, 2006).

Анализ работ, посвященных изучению аналитических и холистических процессов при использовании классических методов

нейровизуализации и электроэнцефалографии, показал, что можно выделить области, которые наиболее вероятно связаны с указанными процессами. При этом необходимо отметить, что анализ локальной мозговой активности и роли отдельных мозговых структур в восприятии лиц не позволяет рассматривать системные процессы, включающие взаимодействие различных областей мозга. В то же время даже в том случае, если психологический процесс может быть связан с локализацией активности в конкретных структурах, при его реализации мозг работает как одно целое (Лурия, 1969; Глоzman, 2003; Imaezue, 2017; Avena-Koenigsberger, Mistic, Sporns, 2018). В связи с этим в последнее время наряду с анализом активности отдельных зон мозга все больше внимания начинает уделяться анализу активности мозга как единой комплексной структуры. Одним из наиболее перспективных подходов к анализу работы мозга как целостной системы в современной нейронауке является так называемый сетевой подход, в котором активность мозга при решении различных когнитивных задач рассматривается не как активность его отдельных областей, а как взаимосвязанная сеть, обладающая собственным набором функциональных характеристик.

СЕТЕВОЙ ПОДХОД ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МОЗГОВОЙ АКТИВНОСТИ

Проблема соотнесения процессов локальной обработки информации в мозге и формированием глобальной взаимосвязанной динамической сети на протяжении длительного времени оставалось одной из фундаментальных проблем нейронауки. Одно из ее решений было предложено в классической работе Дж. Тонони и Дж. Эдельмана (Tononi, Edelman, 1998), где мозговые процессы были разделены на два типа: сегрегацию и интеграцию. В рамках этой модели предполагалось,

что мозг в целом работает как сеть, и что в его активности можно выделить две разнонаправленные тенденции: интеграцию сети, т.е. усиление взаимодействия между различными областями мозга, и сегрегацию сети, т.е. выделение зон локальной (невзаимосвязанной) активности. Предполагалось, что баланс между этими двумя процессами является основой для поддержания стабильной деятельности мозга (Park, Friston, 2013; Tognoli, Kelso, 2014).

Представления о процессах мозговой интеграции и сегрегации были развиты в современном сетевом подходе. Мозг – это сложная система (сеть) взаимодействующих между собой элементов: нейронов, мозговых ядер, крупных функциональных областей. Описать систему такого типа можно с помощью аппарата математической теории графов – хорошо разработанного аппарата дискретной математики. Для построения математического графа достаточно определить, что будет являться узлами (вершинами) графа и ребрами, соединяющими смежные (соседние) узлы. С точки зрения нейронауки, в качестве отдельных узлов могут выступать анатомические или функциональные элементы мозга, для которых необходимо определить какую-либо характеристику попарного взаимодействия между элементами. При анализе графов, построенных на основании анатомических данных, такой характеристикой могут являться, например, наличие/отсутствие волокон между анатомическими областями и их толщина. При анализе функциональной активности мозга в качестве меры взаимодействия между областями можно использовать одновременную активацию разных областей (для фМРТ-сигнала) или наличие синхронизации между источниками активности (для данных ЭЭГ). После построения матрицы попарных связей между отдельными элементами могут быть оценены как локальные (касающиеся конкретных узлов), так и глобальные

(обобщенные) характеристики графа (Van Essen et al., 2012; Sporns, 2018; Фекличева и др., 2020). Например, для отдельного узла может быть подсчитана такая локальная характеристика, как степень его связи с другим узлом: эта связь может быть прямой (через одно ребро графа) или косвенной (через несколько ребер графа). Также может быть оценена степень «близости» (или центральности) узла – характеристика его расстояния от всех остальных узлов сети. Чем более «централен» узел, тем в среднем меньше расстояния от него до всех других узлов. Кроме локальных характеристик, теория графов позволяет также анализировать глобальные характеристики мозговой архитектуры. Например, общая эффективность передачи информации в мозге может быть оценена на основе характеристической длины пути внутри графа – медианного значения всех попарных длин пути внутри графа.

Теория графов позволяет компактно анализировать многочисленные динамические процессы, связанные с обработкой и передачей информации между различными областями мозга. Анализ на основании теории графов был успешно применен для установления общей архитектуры передачи информации в мозге (van den Heuvel, 2009, 2011), позволив выделить устойчивые для разных людей (и даже разных видов млекопитающих (van den Heuvel, Sporns, 2013) крупные хабы – узлы, являющиеся ключевыми для объединения разрозненной информации в единую систему. В ряде исследований было показано, что локальные и глобальные характеристики мозговых графов могут меняться в зависимости от типа задач: вербальных, математических и др. (Sepulcre, Sabuncu, Johnson, 2012; Barch et al., 2015; Klados et al., 2013; Paschoal et al., 2021), которые решает человек. Особенности анатомических и функциональных графов мозга также являются стабильными (Termenon et al., 2016; Moezzi et al., 2018; Dimitriadis

et al., 2018) и уникальными (Finn et al., 2015; Finn et al., 2021) для одного человека, коррелируя с индивидуальными различиями в личностных и когнитивных характеристиках. Так, характеристическая длина пути графа связана с индивидуальными характеристиками эффективности передачи информации в мозге (Dubouis et al., 2018, Zakharov et al., 2020), а усредненный коэффициент кластеризации графа – с индивидуальными различиями в объеме рабочей памяти (Dai et al., 2017). Характеристики мозговых графов могут также являться маркерами каких-либо заболеваний мозга и нервной системы, например, болезни Альцгеймера (Tijms et al., 2013; Brier et al., 2014), болезни Паркинсона (Kim et al., 2017; Huang et al., 2019), эпилепсии (Quraan et al., 2013; Song et al., 2015) и др.

Важным плюсом сетевого подхода на основании теории графов для анализа холистических и аналитических процессов является возможность количественно оценить процессы интеграции и сегрегации в мозге. Так, в высоко интегрированной сети будет значимо меньше специализированных модулей при высокой степени взаимосвязанности между всеми узлами сети, что приведет к низким показателям метрик модулярности и коэффициента кластеризации и коротким средним длинам пути между узлами графа. Высоко сегрегированная сеть, напротив, будет характеризоваться высокой кластеризацией и увеличенными показателями длин путей. Современные исследования показывают, что процессы интеграции и сегрегации в мозге сбалансированы, что приводит к формированию архитектуры сети типа «тесный мир» (Bassett, Bullmore, 2006; van den Heuvel, Mandl, Kahn, 2011). Сети типа «тесный мир» демонстрируют короткую длину пути (т.е. низкие энергетические затраты на передачу информации) и высокую кластеризацию с формированием специализированных модулей обработки информации (Watts,

Strogatz, 1998). В пользу существования модулей свидетельствуют анатомические (Greicius et al., 2009; Van den Heuvel, Mandl, Kahn, 2009; Vincent et al., 2007), генетические (Fulcher, Fornito, 2016; Richiardi et al., 2015), а также функциональные данные активности мозга (Raff, Raff, 2000; Nomura et al., 2010; Yeo et al., 2014; Bordier, Nicolini, Bifone, 2017).

Взаимодействие между процессами интеграции и сегрегации лежит в основе гибкой адаптации мозга к окружающим условиям (Aston-Jones, Cohen, 2005). Предполагается, что как чрезмерная, так и недостаточная изолированность и специализация модулей внутри мозга приводят к снижению адаптации системы (Kelso, 2012; Park, Friston, 2013; Sporns, 2013). Соотношения между процессами интеграции и сегрегации могут динамически меняться в зависимости от требований конкретной ситуации. Например, при решении хорошо знакомых задач снижается вклад специализированных модулей в процессы переработки информации (Bassett et al., 2015; Blank, Kanwisher, Fedorenko, 2014). При этом автоматизация выполнения заданий связана с увеличением сегрегированности сетей, что проявляется в увеличении автономности отдельных модулей (Mohr et al., 2016). В свою очередь более сложные задачи, связанные, например, с высокой нагрузкой на рабочую память, демонстрируют критическую зависимость от процессов интеграции сетей мозга (Cohen, D'Esposito, 2016).

СЕТЕВОЙ ПОДХОД ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ХОЛИСТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ВОСПРИЯТИЯ ЛИЦА

Идеи, заложенные в сетевом подходе, могут успешно использоваться для изучения холистических процессов восприятия лица и лицевой экспрессии. Действительно, само определение термина «холистический» подразумевает, что активация мозга

при целостном восприятии может быть эффективнее описана при анализе активности не отдельных компонентов (или областей), а особенностей пространственной или временной конфигурации всего мозга в целом. Понятие «холистический» тесно связано с понятием «гештальт», суть которого отражена в принципе несводимости свойств целого к сумме свойств отдельных компонентов. Таким образом, представляется целесообразным применение сетевого подхода для изучения холистических процессов восприятия лица (Bullmore, Sporns, 2009). В настоящее время посвященных этой теме работ очень мало. Одним из первых исследований, в котором была изучена роль сетевых характеристик мозговой активности в восприятии лиц, была работа Дж. В. Хаксби и коллег (Haxby, Hoffman, Gobbini, 2002). Согласно полученным результатам, области мозга, участвующие в обработке информации о лицах, можно разделить на базовую (core) и распределенную (extended) сети; первая включает в себя зрительные области (нижнюю затылочную и веретеновидную извилины и верхнюю височную борозду), а распределенная сеть связана с работой амигдалы, островка мозга, нижней лобной извилины и орбитофронтальной коры. Позднее было показано, что базовая сеть организована иерархически, а также что восприятие лиц с отчетливыми эмоциональными выражениями увеличивает связность между структурами из базовой и расширенной сетей (Fairhall et al., 2007). Согласно ряду исследований, области, включенные в мозговые сети, которые связаны с восприятием лиц, показывают высокий уровень связанности не только в момент рассматривания лиц, но и во время фоновой активности мозга (Zhu et al., 2011; Davies-Thompson, Andrews, 2012; O'Neil et al., 2014). В работе К. Ванга с соавт. (Wang et al., 2016) исследовались процессы интеграции и сегрегации мозговых сетей при восприятии лиц. Так, для сети

восприятия лиц в целом были характерны значительно более выраженные показатели внутрисетевой (а не межсетевой) связности. При этом наблюдались функциональные различия между различными областями мозга: в частности, с точностью распознавания лиц у респондентов положительно коррелировала выраженность внутрисетевой интеграции в правой веретеновидной лицевой области и выраженность межсетевой сегрегации в правой затылочной области. Таким образом, оценка сетевых характеристик мозговых сетей не только демонстрирует значимость процессов интеграции и сегрегации в индивидуальные различия в восприятии лиц, но также предоставляет доказательства, подтверждающие функциональное разделение между затылочной областью лица и веретенообразной областью лица в иерархически организованной мозговой сети восприятия лиц.

ВЫВОДЫ

В современной научной литературе восприятие лица понимается как комплексный процесс, включающий в себя аналитические и холистические процессы. Предполагается, что холистические процессы не являются гомогенными, среди них можно выделить несколько типов кодирования отношений: первого порядка, второго порядка, а также целостной структуры – гештальта лица.

Для изучения холистических процессов опознания лиц предложены несколько экспериментальных парадигм, основанных на эффектах инверсии, композитных лиц, эффекте «часть–целое» и скремблирования. Предполагается, что разработанные экспериментальные парадигмы выявляют специфику работы разных типов кодирования лицевой информации.

В настоящее время наиболее перспективными являются исследования холистических процессов лицевой перцепции,

которые основаны на комплексных методах, включающих как разработанные ранее экспериментальные парадигмы, так и объективные методы регистрации активности мозга (ЭЭГ, фМРТ и др.) в процессе восприятия лица.

Применение этих методов позволило выявить специфические зоны мозга, связанные с холистическими и аналитическими процессами обработки перцептивной информации.

Наиболее перспективным является сетевой подход к изучению холистических и аналитических процессов. Использование этого подхода на основе фМРТ и ЭЭГ данных позволяет не только выделить определенные области мозга, но и оценить связи между ними, а также провести анализ функциональных особенностей таких связей. Особенностью использования сетевого подхода является возможность изучать не статический, а динамический характер процессов переработки лицевой информации.

Предложенный подход является комплексным, поскольку объединяет процессы зрительного восприятия, методы нейровизуализации и современные математические процедуры обработки данных. Он открывает новые возможности для изучения мозговых механизмов холистических процессов восприятия лица и лицевой экспрессии.

1. *Барабанищikov В.А., Жегалло А.В., Иванова Л.А.* Распознавание экспрессий перевернутого изображения лица // Экспер. психол. 2010. № 3. С. 66–83.
2. *Глоzman Ж.М. А.Р.* Лурия и психология XXI века // Психол. журн. 2003. Т. 24. № 3. С. 121–124.
3. *Меншикова Г.Я., Луныкова Е.Г., Гани-заде Д.* Аналитические и холистические процессы восприятия лица: модели и методы исследования // Вопр. психол. 2019. № 3. С. 155–165.
4. *Лурия А.Р.* Мозг и психические процессы: В 2 т. Т. 1. М.: Педагогика, 1969.
5. *Фекличева И.В.* и др. Взаимосвязь интеллекта и функциональной связанности мозга в состоянии покоя / Фекличева И.В., Чипеева Н.А., Захаров И.М., Исмагуллина В.И., Масленникова Е.П., Табуева А.О., Солдатова Е.Л., Малых С.Б. // Теор. и exper. психол. 2020. №. 3. С. 65–79.
6. *Adolphs R.* et al. A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage / Adolphs R., Gosselin F., Buchanan T.W., Tranel D., Schyns P., Damasio A.R. // Nature. 2005. V. 433 (7021). P. 68–72.
7. *Aston-Jones G., Cohen J.D.* An integrative theory of Locus Coeruleus-Norepinephrine Function: Adaptive gain and optimal performance // Ann. Rev. Neurosci. 2005. V. 28 (1). P. 403–450.
8. *Avena-Koenigsberger A., Masic B., Sporns O.* Communication dynamics in complex brain networks // Nature Rev. Neurosci. 2018. V. 19. N 1. P. 17–33.
9. *Barch D.M.* et al. Function in the human connectome: task-fMRI and individual differences in behavior / Barch D.M., Burgess G.C., Harms M.P., Petersen S.E., Schlaggar B.L., Corbetta M., Glasner M.F., Curtiss S., Dixit S., Feldt C., Nolan D., Bryant E., Hartley T., Footer O., Bjork J.M., Poldark R., Smith S., Johansen-Berg H., Snyder A.Z., Van Essen D.C. // Neuroimage. 2013. V. 80. P. 169–189.
10. *Bassett D.S.* et al. Learning-induced autonomy of sensorimotor systems / Bassett D.S., Yang M., Wymbs N.F., Grafton S.T. // Nature Neurosci. 2015. V. 18 (5). P. 744–751.
11. *Batty M., Taylor M.J.* The development of emotional face processing during childhood // Devel. Sci. 2006. V. 9 (2). P. 207–220.
12. *Bentin S., Deouell L.Y.* Structural encoding and identification in face processing: Erp evidence for separate mechanisms // Cognit. Neuropsychol. 2000. V. 17 (1). P. 35–55.
13. *Biotti F., Gray K., Cook R.* Impaired body perception in developmental prosopagnosia // Cortex. 2017. V. 93. P. 41–49. doi: 10.1016/j.cortex.2017.05.006
14. *Blank I., Kanwisher N., Fedorenko E.* A functional dissociation between language and multiple-demand systems revealed in patterns of BOLD signal fluctuations // J. Neurophysiol. 2014. V. 112 (5). P. 1105–1118.
15. *Bondarenko Y., Menshikova G.* Holistic and analytic processing of facial expressions: A method of multidimensional scaling // Psychol. J. the Higher School of Economics. 2020. V. 17 (1). P. 89–101.
16. *Bordier C., Nicolini C., Bifone A.* Graph analysis and modularity of brain functional connectivity networks: searching for the optimal threshold // Frontiers in Neurosci. 2017. V. 11. P. 441. DOI: 10.3389/fnins.2017.00441.
17. *Brier M.R.* et al. Functional connectivity and graph theory in preclinical Alzheimer's disease / Brier M.R., Thomas J.B., Faga A.M., Hassenstab J.,

- Holtzman D.M., Benzinger T.L., Morris J.C., Ances B.M. // *Neurobiology of Aging*. 2014. V. 35. N 4. P. 757–768.
18. *Bullmore E., Sporns O.* Complex brain networks: Graph theoretical analysis of structural and functional systems // *Nature Rev. Neurosci.* 2009. V. 10 (3). P. 186–198.
19. *Calvo M.G., Beltron D.* Brain lateralization of holistic versus analytic processing of emotional facial expressions // *NeuroImage*. 2014. V. 92. P. 237–247.
20. *Cohen J.R., D'Esposito M.* The segregation and integration of distinct brain networks and their relationship to cognition // *J. Neurosci.* 2016. V. 36 (48). P. 12083–12094.
21. *Dai Z.* et al. EEG cortical connectivity analysis of working memory reveals topological reorganization in theta and alpha bands / Dai Z., De Souza J., Lim J., Ho P.M., Chen Y., Li J., Thakor N., Bezerianos A., Sun Y. // *Frontiers in Human Neurosci.* 2017. V. 11. P. 237.
22. *Davies-Thompson J., Andrews T.J.* Intra- and inter-hemispheric connectivity between face-selective regions in the human brain // *J. Neurophysiology*. 2012. V. 108 (11). P. 3087–3095.
23. *Dimitriadis S.I.* et al. Reliability of static and dynamic network metrics in the resting-state: A MEG-beamformed connectivity analysis / Dimitriadis S.I., Routley B., Linden D.E., Singh K.D. // *Frontiers in Neurosci.* 2018. V. 12. P. 506.
24. *Dubois J.* et al. A distributed brain network predicts general intelligence from resting-state human neuroimaging data / Dubois J., Galdi P., Paul L.K., Adolphs R. // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2018. V. 373 (1756). P. 20170284. doi: 10.1098/rstb.2017.0284
25. *Ellis H.D.* Recognizing faces // *Brit. J. Psychol.* 1975. V. 66. P. 409–426.
26. *Fairhall S.L., Ishai A.* Effective connectivity within the distributed cortical network for face perception // *Cerebral Cortex*. 2007. V. 17 (10). P. 2400–2406.
27. *Farah M.J.* et al. What is “special” about face perception? / Farah M.J., Wilson K.D., Drain M., Tanaka J.N. // *Psychol. Rev.* 1998. V. 105(3). P. 482–498.
28. *Finn E.S.* et al. Functional connectome fingerprinting: Identifying individuals using patterns of brain connectivity / Finn E.S., Shen X., Scheinost D., Rosenberg M.D., Huang J., Chun M.M., Papademetris X., Constable R.T. // *Nature Neurosci.* 2015. V. 18. N. 11. P. 1664–1671.
29. *Finn E.S., Rosenberg M.D.* Beyond fingerprinting: Choosing predictive connectomes over reliable connectomes // *NeuroImage*. 2021. P. 118254.
30. *Flack T.R.* et al. Responses in the right posterior superior temporal sulcus show a feature-based response to facial expression / Flack T.R., Andrews T.J., Hymers M., Al-Mosawi M., Marsden S.P., Strachan J.W., Trakulpipat C., Wang L., Wu T., Young A.W. // *Cortex*. 2015. V. 69. P. 14–23. doi:10.1016/j.cortex.2015.03.002
31. *Fulcher B.D., Fornito A.* A transcriptional signature of hub connectivity in the mouse connectome // *Proc. of the National Academy of Sciences*. 2016. V. 113 (5). P. 1435–1440.
32. *Gauthier I.* et al. Perceptual interference supports a non-modular account of face processing / Gauthier I., Curran T., Curby K.M., Collins D. // *Nature Neuroscience*. 2003. V. 6 (4). P. 428–432.
33. *Goffaux V.* et al. Face inversion disrupts the perception of vertical relations between features in the right human occipito-temporal cortex / Goffaux V., Rossion B., Sorger B., Schiltz C., Goebel R. // *J. Neuropsychol.* 2009. V. 3 (1). P. 45–67.
34. *Greicius M.D.* et al. Resting-state functional connectivity reflects structural connectivity in the default mode network / Greicius M.D., Supekar K., Menon V., Dougherty R.F. // *Cerebral Cortex*. 2009. V. 19 (1). P. 72–78.
35. *Haxby J.V., Hoffman E.A., Gobbini M.I.* Human neural systems for face recognition and social communication: Social anxiety: From laboratory studies to clinical practice // *Biol. Psychiatry*. 2002. V. 51 (1). P. 59–67.
36. *Haxby J.V., Hoffman E.A., Gobbini M.I.* The distributed human neural system for face perception // *Trends in Cognit. Sci.* 2000. V. 4 (6). P. 223–233.
37. *Honda Y.* et al. Interhemispheric difference for upright and inverted face perception in humans: an event-related potential study / Honda Y., Watanabe S., Nakamura M., Miki K., Kakigi R. // *Brain Topography*. 2007. V. 20 (1). P. 31–39.
38. *Huang L.C.* et al. Graph theory and network topological metrics may be the potential biomarker in Parkinson's disease / Huang L.C., Wu P.A., Lin S.Z., Pang C.Y., Chen S.Y. // *J. Clin. Neurosci.* 2019. V. 68. P. 235–242.
39. *Imaezue G.C.* Brain localization and the integrated systems hypothesis: Evidence from Broca's region // *J. Behav. and Brain Sci.* 2017. V. 7. N 11. P. 511–519. doi: 10.4236/jbbs.2017.711036
40. *Itier R.J., Taylor M.J.* N170 or N1? Spatiotemporal differences between object and face processing using ERPs // *Cerebral Cortex*. 2004. V. 14 (2). P. 132–142.
41. *Jacques C., Rossion B.* The speed of individual face categorization // *Psychol. Sci.* 2006. V. 17 (6). P. 485–492.
42. *Jehna M.* et al. The functional correlates of face perception and recognition of emotional facial expressions as evidenced by fMRI / Jehna M., Neuper C., Ischebeck A., Loitfelder M., Ropele S.,

- Langkammer C., Ebner F., Fuchs S., Schmidt R., Fazekas F., Enzinger C. // *Brain Res.* 2011. V. 1393. P. 73–83.
43. *Kanwisher N., Yovel G.* The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2006. V. 361 (1476). P. 2109–2128.
44. *Kelso J.A.S.* Multistability and metastability: understanding dynamic coordination in the brain // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2012. V. 367 (1591). P. 906–918.
45. *Kim J.* et al. Abnormal intrinsic brain functional network dynamics in Parkinson's disease / Kim J., Criaud M., Cho S.S., Dhez-Cirarda M., Mihaescu A., Coakeley S., Ghadery C., Valli M., Jacobs M.F., Houle S. // *Brain.* 2017. V. 140. N 11. P. 2955–2967.
46. *Klados M.A.* et al. A graph theoretical approach to study the organization of the cortical networks during different mathematical tasks / Klados M.A., Kanatsouli K., Antoniou I., Babiloni F., Tsirka V., Bamidis P.D., Sifis M. // *PloS one.* 2013. V. 8. N 8. P. e71800.
47. *Lee Y.* et al. Neural correlates of temporal integration in face recognition: An fMRI study / Lee Y., Anaki D., Grady C.L., Moscovitch M. // *NeuroImage.* 2012. V. 61 (4). P. 1287–1299.
48. *Leppänen J.M., Hietanen J.K., Koskinen K.* Differential early ERPs to fearful versus neutral facial expressions: A response to the salience of the eyes? // *Biol. Psychol.* 2008. V. 78 (2). P. 150–158.
49. *Lindquist K.A.* et al. The brain basis of emotion: A meta-analytic review / Lindquist K.A., Wager T.D., Kober H., Bliss-Moreau E., Barrett L.F. // *The Behav. and Brain Sci.* 2012. V. 35 (3). P. 121–143.
50. *Liu J., Harris A., Kanwisher N.* Perception of face parts and face configurations: An fMRI study // *J. Cognit. Neurosci.* 2010. V. 22 (1). P. 203–211.
51. *Maurer D., Le Grand R., Mondloch C.J.* The many faces of configural processing // *Trends in Cognit. Sci.* 2002. V. 6. P. 255–260. doi:10.1016/S1364-6613(02)01903-4
52. *McKone E., Kanwisher N.* Does the human brain process objects of expertise like faces? A review of the evidence // Dehaene S., Duhamel J.R., Hauser M., Rizzolatti G. (eds). *From monkey brain to human brain.* Cambridge, MA: MIT Press, 2005. P. 339–356.
53. *McKone E., Robbins R.* Are faces special? // Calder A.J., Rhodes G., Johnson M.H., Haxby J.V. (eds). *The Oxford handbook of face perception.* N.Y.: Oxford Univ. Press, 2011. P. 149–176.
54. *Moezzi B.* et al. Test-retest reliability of functional brain network characteristics using resting-state EEG and graph theory / Moezzi B., Hordacre B., Berryman C., Ridding M.C., Goldsworthy M.R. // *BioRxiv.* 2018. P. 385302.
55. *Mohr H.* et al. Integration and segregation of large-scale brain networks during short-term task automatization / Mohr H., Wolfensteller U., Betzel R.F., Mišić B., Sporns O., Richiardi J., Ruge H. // *Nature Communications.* 2016. V. 7 (1). P. 13217.
56. *Murphy J., Cook R.* Revealing the mechanisms of human face perception using dynamic apertures // *Cognition.* 2017. V. 169. P. 25–35.
57. *Murray M.M., Herrmann C.S.* Illusory contours: A window onto the neurophysiology of constructing perception // *Trends in Cognit. Sci.* 2013. V. 17 (9). P. 471–481.
58. *Nomura E.M.* et al. Double dissociation of two cognitive control networks in patients with focal brain lesions / Nomura E.M., Gratton C., Visser R.M., Kayser A., Perez F., D'Esposito M. // *Proc. of the National Academy of Sciences.* 2010. V. 107 (26). P. 12017–12022.
59. *O'Neil E.B.* et al. Resting-state fMRI reveals functional connectivity between face-selective perirhinal cortex and the fusiform face area related to face inversion / O'Neil E.B., Hutchison R.M., McLean D.A., Kuhler S. // *NeuroImage.* 2014. V. 92. P. 349–355.
60. *Palermo R.* et al. Impaired holistic coding of facial expression and facial identity in congenital prosopagnosia / Palermo R., Willis M.L., Rivolta D., McKone E., Wilson C.E., Calder A.J. // *Neuropsychologia.* 2011. V. 49. P. 1226–1235. doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.021
61. *Park H.-J., Friston K.* Structural and functional brain networks: From connections to cognition // *Science.* 2013. V. 342 (6158). P. 1238411.
62. *Pascoal T.A.* et al. Microglial activation and tau propagate jointly across Braak stages / Pascoal T.A., Benedet A.L., Ashton N.J., Kang M.S., Theriault J., Chamoun M., Savard M., Lussier F.Z., Tissot C., Karikari T.K., Ottoy J., Mathotaarachchi S., Stevenson J., Massarweh G., Schöll M., de Leon M.J., Soucy J.-P., Edison P., Blennow K., Zetterberg H., Gauthier S., Rosa-Neto P. // *Nature Medicine.* 2021. V. 27. P. 1592–1599.
63. *Pinna B., Deiana K.* When the whole is equal to the sum of its parts: A new approach to study face and body perception and representation: Face perception: Experience, models and neural mechanisms // *Vision Res.* 2019. V. 157. P. 252–263.
64. *Quraan M.A.* et al. Altered resting state brain dynamics in temporal lobe epilepsy can be observed in spectral power, functional connectivity and graph theory metrics / Quraan M.A., McCormick C., Cohn M., Valiante T.A., McAndrews M.P. // *PloS one.* 2013. V. 8. N 7. P. e68609.

65. Raff E.C., Raff R.A. Dissociability, modularity, evolvability. // *Evolution and Development*. 2000. V. 2 (5). P. 235–237.
66. Ramon M., Rossion B. Hemisphere-dependent holistic processing of familiar faces // *Brain and Cognit.* 2012. V. 78 (1). P. 7–13.
67. Rezlescu C. et al. The inversion, part-whole, and composite effects reflect distinct perceptual mechanisms with varied relationships to face recognition / Rezlescu C., Susilo T., Wilmer J.B., Caramazza A. // *J. Exp. Psychol: Human Perception and Performance*. 2017. V. 43 (12). P. 1961–1973.
68. Richiardi J. et al. Correlated gene expression supports synchronous activity in brain networks / Richiardi J., Altmann A., Milazzo A.C., Chang C., Chakravarty M.M. // *Science*. 2015. V. 348 (6240). P. 1241–1244.
69. Richler J.J., Floyd R.J., Gauthier I. About-face on face recognition ability and holistic processing // *J. Vision*. 2015. V. 15 (9). P. 15. doi: 10.1167/15.9.15
70. Richler J.J., Gauthier I. A meta-analysis and review of holistic face processing. // *Psychol. Bull.* 2014. V. 140 (5). P. 1281–1302.
71. Rossion B., Curran T., Gauthier I. A defense of the subordinate-level expertise account for the N170 component // *Cognition*. 2002. V. 85 (2). P. 189–196.
72. Rossion B., Gauthier I. How does the brain process upright and inverted faces? // *Behav. and Cognit. Neurosci. Rev.* 2002. V. 1 (1). P. 63–75.
73. Rossion B., Jacques C. Does physical interstimulus variance account for early electrophysiological face sensitive responses in the human brain? Ten lesions on the N170 // *NeuroImage*. 2008. V. 39 (4). P. 1959–1979.
74. Rotshtein P. et al. Feeling or features: Different sensitivity to emotion in high-order visual cortex and amygdala / Rotshtein P., Malach R., Hadar U., Graif M., Hendler T. // *Neuron*. 2001. V. 32 (4). P. 747–757.
75. Sato W. et al. Enhanced neural activity in response to dynamic facial expressions of emotion: An fMRI study / Sato W., Kochiyama T., Yoshikawa S., Naito E., Matsumura M. // *Cognit. Brain Res.* 2004. V. 20 (1). P. 81–91.
76. Schiltz C. et al. Holistic perception of individual faces in the right middle fusiform gyrus as evidenced by the composite face illusion / Schiltz C., Dricot L., Goebel R., Rossion B. // *J. Vision*. 2010. V. 10 (2). P. 25–25.
77. Schiltz C., Rossion B. Faces are represented holistically in the human occipito-temporal cortex // *NeuroImage*. 2006. V. 32 (3). P. 1385–1394.
78. Schweinberger S.R., Neumann M.F. Repetition effects in human ERPs to faces // *Cortex*. 2016. V. 80. P. 141–153. doi: 10.1016/j.cortex.2015.11.001
79. Sepulcre J., Sabuncu M.R., Johnson K.A. Network assemblies in the functional brain // *Current Opinion in Neurology*. 2012. V. 25. N 4. P. 384.
80. Simion F., Giorgio E.D. Face perception and processing in early infancy: Inborn predispositions and developmental changes // *Frontiers in Psychol.* 2015. V. 6. P. 969.
81. Song J. et al. Disrupted brain functional organization in epilepsy revealed by graph theory analysis / Song J., Nair V.A., Gaggl W., Prabhakaran V. // *Brain connectivity*. 2015. V. 5. N 5. P. 276–283.
82. Sporns O. Graph theory methods: applications in brain networks // *Dialogues in Clin. Neurosci.* 2018. V. 20 (2). P. 111–121.
83. Sporns O. Structure and function of complex brain networks // *Dialogues in Clin. Neurosci.* 2013. V. 15 (3). P. 247–262.
84. Tanaka J.W., Farah M.J. Parts and wholes in face recognition // *Q. J. Exp. Psychol. Hum. Exp. Psychol.* 1993. V. 46a. P. 225–245.
85. Taylor M.J., Batty M., Itier R.J. The faces of development: A review of early face processing over childhood // *J. Cognit. Neurosci.* 2004. V. 16 (8). P. 1426–1442.
86. Termenon M. et al. Reliability of graph analysis of resting state fMRI using test-retest dataset from the Human Connectome Project / Termenon M., Jaillard A., C Delon-Martin C., Achard S. // *Neuroimage*. 2016. V. 142. P. 172–187.
87. Tijms B.M. et al. Alzheimer's disease: Connecting findings from graph theoretical studies of brain networks // *Neurobiology of Aging*. 2013. V. 34. N 8. P. 2023–2036.
88. Tognoli E., Kelso J.A.S. The metastable brain // *Neuron*. 2014. V. 81 (1). P. 35–48.
89. Tononi G. Consciousness and complexity // *Science*. 1998. V. 282 (5395). P. 1846–1851.
90. Tsao D.Y., Livingstone M.S. Mechanisms of face perception // *Ann. Rev. Neurosci.* 2008. V. 31. P. 411–437.
91. Van Den Heuvel M.P., Mandl R.C.W., Kahn R.S. Functionally linked resting-state networks reflect the underlying structural connectivity architecture of the human brain // *Human Brain Mapping*. 2009. V. 30 (10). P. 3127–3141.
92. Van den Heuvel M.P., Sporns O. Network hubs in the human brain // *Trends in Cognit. Sci.* 2013. V. 17. N 12. P. 683–696.
93. Van Den Heuvel M.P., Sporns O. Rich-club organization of the human connectome // *J. Neurosci.* 2011. V. 31 (44). P. 15775–15786.
94. Van Essen D.C. et al. The human connectome project: a data acquisition perspective / Van Essen D.C., Ugurbil K., Auerbach E., Barch D., Behrens T.E.J., Bucholz R. // *Neuroimage*. 2012. V. 62. P. 2222–2231. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.02.018

95. *Vincent J.L.* et al. Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain / Vincent J.L., Patel G.H., Fox M.D., Snyder A.Z., Baker J.T., Van Essen D.C., Zempel J.M., Snyder L.H., Corbetta M., Raichle M.E. // *Nature*. 2007. V. 447 (7140). P. 83–86.
96. *Wang X.* et al. The hierarchical structure of the face network revealed by its functional connectivity pattern / Wang X., Zhen Z., Song Y., Huang L., Kong X., Liu J. // *J. Neurosci*. 2016. V. 36 (3). P. 890–900.
97. *Watanabe S.* et al. It takes longer to recognize the eyes than the whole face in humans / Watanabe S., Kakigi R., Koyama S., Kirino E. // *Neuroreport*. 1999. V. 10. P. 2193–2198.
98. *Watanabe S., Kakigi R., Puce A.* The spatiotemporal dynamics of the face inversion effect: a magneto- and electro-encephalographic study // *Neurosci*. 2003. V. 116. P. 879–895.
99. *Watts D.J., Strogatz S.H.* Collective dynamics of 'small-world' networks // *Nature*. 1998. V. 393 (6684). P. 440–442.
100. *Yeo B.T.T.* et al. Estimates of segregation and overlap of functional connectivity networks in the human cerebral cortex / Yeo B.T.T., Krienen F.M., Chee M.W.L., Buckner R.L. // *Neuroimage*. 2014. V. 88. P. 212–227.
101. *Yin R.K.* Looking at upside-down faces // *J. Exp. Psychol*. 1969. V. 81. P. 141–145.
102. *Young A.W., Hellawell D., Hay D.C.* Configuration-al information in face perception // *Perception*. 1987. V. 16 (6). P. 747–759.
103. *Yovel G., Kanwisher N.* The representations of spacing and part-based information are associated for upright faces but dissociated for objects: Evidence from individual differences // *Psychonomic Bull. Rev*. 2008. V. 15 (5). P. 933–939.
104. *Zakharov I.* et al. Alpha band resting-state EEG connectivity is associated with non-verbal intelligence / Zakharov I., Tabueva A., Adamovich T., Kovas Y., Malykh S. // *Frontiers in Human Neurosci*. 2020. V. 14. P. 10–12.
105. *Zhang J.* et al. The fusiform face area is engaged in holistic, not parts-based, representation of faces / Zhang J., Li X., Song Y., Liu J. // *PLoS ONE*. 2012. V. 7 (7). P. 8.
106. *Zhu Q.* et al. Resting-state neural activity across face-selective cortical regions is behaviorally relevant / Zhu Q., Zhang J., Luo Y.L.L., Dilks D.D., Liu J. // *J. Neurosci*. 2011. V. 31 (28). P. 10323–10330.

References in Russian:

1. *Barabansh'ikov V.A., Zhegallo A.V., Ivanova L.A.* Raspoznavanie ekspressii perevernutogo izobrazheniya lica [Recognition of expressions of an inverted face image] // *Ekspерimentalnaya psikhologiya*. 2010. N 3. S. 66–83.
2. *Glozman Zh.M. A.R.* Luriya i psikhologiya XXI veka [A.R. Luria and psychology of the XXI century] // *Psikhologicheskii zhurnal*. 2003. T. 24. №. 3. S. 121–124.
3. *Menshikova G.YA., Lunyakova E.G., Gani-zade D.* Analiticheskie i holisticheskie processi vospriyatiya lica: modeli i metodi issledovaniya [Analytical and holistic processes of face perception: models and research methods] // *Voprosi psikhologii*. 2019. N 3. S. 155–165.
4. *Luriya A.R.* Mozg i psihicheskie processi [Brain and mental processes]: V 2 t. T. 1. M.: Pedagogika, 1969.
5. *Feklicheva I.V.* i dr. Vzaimosvyaz intellekta i funktsionalnoi svyazannosti mozga v sostoyanii pokoya [The relationship between intelligence and functional connectivity of the brain at rest] / Feklicheva I.V., Chipeeva N.A., Zakharov I.M., Ismatullina V.I., Maslennikova E.P., Tabueva A.O., Soldatova E.L., Malykh S.B. // *Teoreticheskaya i eksperimentalnaya psikhologiya*. 2020. N. 3. S. 65–79.

Поступила в редакцию 26. IV 2021 г.