

Ощепков Денис Андреевич,
Кафедра нормальной физиологии
ФГБОУ ВО «Уральский государственный
медицинский университет» Минздрава России
Екатеринбург, Россия

Зайцев Игорь Олегович
Кафедра нормальной физиологии
ФГБОУ ВО «Уральский государственный
медицинский университет» Минздрава России
Екатеринбург, Россия

АДАПТАЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ОРГАНИЗМА ПРИ СЛЕПОТЕ (ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ)

Аннотация: В этой статье рассматриваются ключевые механизмы адаптации организма к слепоте, включающие нейропластические изменения, сенсорную компенсацию и функциональную перестройку различных систем. Анализируются процессы обострения слухового, тактильного и обонятельного восприятия, а также формирование альтернативных навигационных стратегий, включая эхолокацию. Отдельно обсуждаются современные технологические решения, способствующие социальной и бытовой реабилитации незрячих. Обзор интегрирует данные нейрофизиологии и реабилитологии, предлагая комплексное понимание компенсаторных возможностей организма в условиях зрительной депривации.

Введение. Человеческий организм представляет собой сложную саморегулирующуюся систему, способную адаптироваться к экстремальным изменениям внешней и внутренней среды. Одним из наиболее ярких примеров такой адаптации является физиологическая перестройка при потере зрения – состоянии, которое традиционно рассматривается как тяжелая сенсорная депривация. Однако современные исследования демонстрируют, что слепота не сводится к «выключению» зрительной функции: она запускает каскад компенсаторных механизмов, затрагивающих нейропластичность мозга, перераспределение ресурсов между сенсорными системами.

Зрение, будучи доминирующим источником информации у человека, обеспечивает до 80% восприятия окружающего мира. Его утрата создает уникальный физиологический «вызов», требующий реорганизации работы организма на разных уровнях.

Ключевые слова: адаптационные механизмы, слепота.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Ранние исследования тактильной чувствительности у слепых испытуемых дали неоднозначные результаты. Исследование Craig [1], проведенное на небольшой группе испытуемых, показало улучшение тактильного распознавания букв у испытуемых. В последующем исследованиях Van Boven [2] сравнивалось различие в ориентации у хорошо читающих по Брайлю слепых детей раннего возраста и контрольных испытуемых, сопоставимых по возрасту и полу. Слепые участники продемонстрировали улучшенное тактильное распознавание решетки как для доминирующего пальца, которым испытуемые читали шрифт Брайля, так и для остальных пальцев доминирующей руки. Гольдрейх и Каникс [3] обнаружили аналогичные результаты в больших группах врожденно слепых, поздно ослепших и зрячих контрольных испытуемых. Повышенная тактильная острота для ориентации в решетке присутствовала в обеих группах слепых участников на доминирующем (читающем Брайль) указательном пальце. Более позднее исследование Legge [4] также выявило более высокую тактильную остроту на кончиках пальцев у слепых читателей Брайля по сравнению со зрячими контрольными испытуемыми. Интересно, что в то время, как в группе зрячих острота тактильных ощущений снижалась почти на 1 % в год, у слепых



испытуемых не наблюдалось возрастного снижения. В соответствии с результатами Goldreich и Kanics [5], острота тактильных ощущений не коррелировала с возрастом начала слепоты. Примечательно, что острота тактильных ощущений не зависела ни со скоростью чтения по Брайлю, ни с объемом чтения по Брайлю, ни с возрастом, в котором было освоено чтение по Брайлю (Legge) [4]. В отличие от вышеупомянутых результатов, некоторые другие исследования не выявили систематических различий между слепыми и зрячими испытуемыми в порогах легкого прикосновения, вибрационного обнаружения, распознаванию по длине или двухточечному распознаванию, или сообщили, что преимущество слепых исчезало после того, как зрячие проходили дополнительную подготовку (Heller [6]; Grant [7]).

Слепые испытуемые объясняют это тем, что они больше полагаются на тактильный опыт, или тем, что отсутствие зрения само по себе способствует повышению тактильной остроты. Авторы проверили ориентацию решетки на указательном, среднем и безымянном пальцах доминантной и недоминантной руки, а также на губах у большой группы слепых испытуемых с разной степенью опыта чтения по Брайлю. Результаты показали, что слепые участники превосходили зрячих на пальцах, но не на губах. Кроме того, слепые, умеющие читать по Брайлю, лучше работали с предпочитаемым пальцем для чтения, чем с другими пальцами, а их показатели тактильной остроты на предпочитаемом пальце для чтения связана с показателями объема чтения по Брайлю. Эти результаты согласуются с гипотезой тактильного опыта и предполагают, что более высокая тактильная пространственная острота у слепых обусловлена большей опорой на чувство осязания. Это позволяет предположить, что, по крайней мере, подгруппа слепых испытуемых также имеет более высокие показатели тактильного различения участков тела – в данном случае губ, – которые обычно не используются слепыми испытуемыми. Пока все данные указывают в сторону улучшения показателей у слепых испытуемых. Однако иногда пластические изменения в головном мозге могут приводить и к увеличению числа ошибок. Например, Sterr [8] измеряли пороги тактильного обнаружения и пространственную локализацию тактильных стимулов на кончиках пальцев у слепых читателей Брайля в комбинированном исследовании поведения и визуализации мозга. Поведенческие результаты показали, что у слепых читателей Брайля значительно более низкий порог обнаружения тактильных стимулов по сравнению со контрольной группой. Однако слепые испытуемые чаще, чем зрячие, неправильно определяли, какой палец стимулируется легким стимулом. Данные визуализации мозга показали, что неправильное восприятие тактильных ощущений у слепых испытуемых было связано с изменениями в центральном представлении пальцев в соматосенсорной коре головного мозга (Sterr) [8].

В одном из самых ранних исследований слухового восприятия у слепых испытуемых Starlinger and Niemeyer [9] не смогли найти доказательств превосходства слуховой обработки на периферической части слухового анализатора у слепых по сравнению с нормально видящими испытуемыми. Возможные объяснения отрицательных результатов заключаются в том, что группа слепых испытуемых была неоднородной по этиологии, включая как врожденно, так и поздно ослепших людей, а также в том, что тестирование ограничивалось одними параметрами слуха, что не характерно для повседневной жизни. В сопутствующем исследовании авторы проверили центральную слуховую обработку у той же группы испытуемых (Niemeyer and Starlinger) [10]. Несмотря на отсутствие групповых различий в ответах на вызванные потенциалы, слепые участники лучше различали речь и тональные сигналы. Hamilton [11] проверили восприятие абсолютного тона у группы рано ослепших испытуемых, прошедших музыкальное обучение. Абсолютное восприятие высоты тона определяется как способность идентифицировать определенную высоту тона западной музыкальной шкалы без внешнего опорного тона, что удается лишь небольшому проценту музыкантов. По сравнению со зрячими испытуемыми, у слепых участников наблюдалась повышенная распространенность абсолютного восприятия высоты тона. Gougoux [12] также сообщили о лучшей дифференциации высоты тона у врожденно и поздно ослепших по сравнению с нормально видящими людьми. Результаты этого исследования также показали



обратную зависимость между возрастом начала слепоты и выполнением задания. Wan [13] сравнили различие высоты тона, классификацию высоты тона и тональную память у врожденно слепых, рано ослепших, поздно ослепших (начало слепоты >13,5 лет) и зрячих контрольных испытуемых. Врожденно ослепшие испытуемые превосходили зрячих контрольных испытуемых в различении высоты тона и классификации высоты тона, но не в тональной памяти. Это указывает на то, что зрительная депривация, начавшаяся в раннем возрасте, не приводит к превосходству в выполнении всех слуховых задач.

Лишь в нескольких исследованиях сравнивались способности к восприятию речи у слепых и зрячих испытуемых. Muchnik [14] не обнаружили различий в восприятии речи в смешанной группе врожденно и поздно ослепших и нормально видящих испытуемых при тестировании в условиях тишины. Однако слепые превзошли зрячих участников, когда тестирование проводилось в условиях шума. Hugdahl [15] сравнивали различие согласных и гласных в условиях дихотического прослушивания левым ухом. В группе из 14 человек с врожденной и приобретенной слепотой, а также 129 зрячих участников. В задаче дихотического прослушивания сравнивали способность различать согласные и гласные звуки левым и правым ухом в обеих группах. Слепые участники значительно превосходили зрячих испытуемых в правильной идентификации слогов и в фокусировке внимания на стимулах левого уха и в концентрации внимания на стимулах левого уха, а также в воспроизведении информации только из присутствующего канала. Gougoux [16] не обнаружили поведенческих различий в распознавании голоса между врожденно слепыми, поздно ослепшими и нормально видящими контрольными испытуемыми. Их функциональная магнитно-резонансная томография не выявила активации затылочной коры у незрячих участников в ответ на вокальные и невокальные звуки. Однако по сравнению с поздно ослепшими и зрячими испытуемыми, у врожденно слепых испытуемых сильнее активировалась левая верхняя височная борозда. Отсутствие активации затылочной коры на звуки речи может быть объяснено небольшим размером выборки в группе врожденно слепых.

Lessard [17] показали, что в условиях бинаурального восприятия врожденно слепые испытуемые отображали слуховую среду с той же точностью, что и их зрячие коллеги. Напротив, слепые люди с остаточным периферическим зрением локализовали звуки менее точно, чем зрячие или полностью слепые испытуемые, что подтверждает различие компенсации в зависимости от степени слепоты. Интересно, что в отличие от зрячих испытуемых, подгруппа врожденно слепых испытуемых также правильно локализовала звуки моноаурально. Этот вывод об улучшении локализации источника звука при врожденной слепоте был подтвержден в более поздних исследованиях, проведенных как на людях (Röder; Fieger) [18,19], так и на животных (Rauschecker and Kniepert) [20]. Последующие исследования визуализации мозга позволили найти нейробиологическое обоснование поведенческим результатам. Два исследования позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) (Gougoux; Voss) [21,22] показали, что у подгруппы рано ослепших испытуемых, демонстрирующих превосходные результаты в локализации звуков, рекрутируется затылочная кора. В отличие от них, у слепых с нормальными способностями к локализации звука на слух, поздноослепших испытуемых и зрячих испытуемых активация затылочной коры не наблюдалась. Эти исследования также выявили высокозначимую корреляцию между изменением BOLD-ответа в затылочной коре и производительностью в моноауральной задаче в группе слепых испытуемых, что позволяет предположить, что нейронные вычисления в затылочной коре лежат в основе повышенной способности использовать моноауральные сигналы у врожденно слепых испытуемых.

Не во всех исследованиях были найдены доказательства превосходства локализации звука у врожденно слепых испытуемых. Например, Zwiers [23] проверяли локализацию источника звука как в горизонтальной, так и в вертикальной положении, и в более сложных слуховых условиях. В отличие от вышеупомянутых исследований, авторы тестировали только позиции во фронтальной положении (в пределах 50° от средней линии), где визуальная обратная связь у зрячих испытуемых может преобладать при калибровке сигналов



локализации звука. Хотя результаты слепых и зрячих участников были очень похожи в задаче локализации одной цели в двух измерениях, слепые были менее способны извлекать спектральные сигналы, связанные с высотой, в более сложных акустических условиях, которые больше напоминают естественные ситуации повседневной жизни. Необходимо принять во внимание, что хотя у врожденно слепых испытуемых хуже развиты лобные области мозга, у них могут быть лучше выражены дальне-латеральные и задние области, где воздействие зрительных стимулов не выражено или отсутствует и где может потребоваться сенсорный ввод от других систем. Lewald [24] также сообщил о более слабой локализации звука в вертикальной положении у рано ослепших испытуемых по сравнению со зрячими испытуемыми с завязанными глазами. Тем не менее, слепые и зрячие люди были способны оценивать относительное положение различных звуковых точек с одинаковой точностью. Эти результаты позволяют предположить, что зрительный опыт может быть использован для точной калибровки соотношения между вертикальными координатами слухового пространства и тела, но не является необходимым для развития достаточно высокого разрешения пространственного слуха.

Эхолокация – это особая форма пространственного слуха; она широко используется летучими мышами и дельфинами и позволяет животным обнаруживать, локализовать и даже классифицировать добычу, а слепым людям – оценивать расстояние до объекта, его размер, плотность и даже текстуру (Jones [25]; Kellogg [26]; Rice [27]; Rice, [28]). Слепые люди, обладающие навыками эхолокации, сначала сканируют окружающую среду, издавая звук тростью, пальцами, ногой или голосом, а затем прослушивают бинаурально возвращенные звуковые волны (Griffin) [29]. В нескольких исследованиях сравнивались способности к эхолокации у слепых и зрячих испытуемых, и все результаты сходятся в том, что слепые испытуемые превосходят зрячих (Dufour [30]; Schenkman and Nilsson [31]). Однако существуют некоторые разногласия по поводу влияния начала слепоты: в одних исследованиях не обнаружено разницы между врожденно и поздно ослепшими испытуемыми (Dufour) [32], в других сообщается о преимуществе врожденно слепых (Teng) [33]. Используя фМРТ у одного рано и одного поздно ослепшего испытуемого, Thaler [34] продемонстрировали, что эхолокация активирует затылочные, а не слуховые области коры, причем у рано ослепшего испытуемого активация была сильнее.

Лишь очень немногие исследования изучали предполагаемые изменения в обонятельной и вкусовой обработке у слепых испытуемых. Более того, в этих исследованиях были получены довольно противоречивые результаты. Smith [35] не смогли найти доказательств того, что слепые (врожденные или поздно ослепшие) люди лучше обнаруживают, различают или идентифицируют запахи. Murphy и Cain, [36] сообщили, что, хотя порог обнаружения запахов у слепых был ниже, они могли назвать на 31 % больше знакомых запахов, чем зрячая контрольная группа. В противоположность этому, Cuevas [37] сообщили, что у слепых испытуемых повысился уровень различения запахов и идентификации запахов. Rosenbluth [38] обнаружили, что врожденно слепые дети лучше и быстрее справляются с парадигмой свободной идентификации запаха, но не с парадигмой множественного выбора, что говорит о лучшем доступе к семантическому пространству, а не об улучшении перцептивных способностей. Исследование (Beaulieu-Lefebvre) [39] показало, что у врожденно слепых испытуемых порог распознавания запаха был ниже, чем у зрячих. Однако мы не обнаружили групповых различий при различении запахов и идентификации запахов, что может быть связано с эффектом потолка. В совокупности это позволяет предположить, что по сравнению со зрячими, слепые испытуемые в большей степени полагаются на свое обоняние, чтобы оценить окружающую обстановку и распознать места и других людей. Улучшение обоняния может объясняться как периферическими, так и центральными механизмами. Так, недавнее исследование показало, что более высокие показатели обоняния у врожденно слепых людей связаны с увеличением объема обонятельной луковицы (Rombaix) [40]. Недавнее фМРТ-исследование, показало, что у врожденно слепых испытуемых усилены центральные реакции при обработке запахов (Kupers) [41]. Несмотря на



отсутствие групповых различий в первичных обонятельных областях, слепые испытуемые сильнее активировали обонятельные области более высокого порядка, такие как латеральная орбитофронтальная кора, медиодорсальный таламус и гиппокамп. Интересно, что при распознавании запаха они также сильнее задействовали затылочную кору, что говорит о преимущественном доступе обонятельных стимулов к этой области при отсутствии зрения с рождения (Kupers) [41].

Литература о влиянии слепоты на восприятие вкуса страдает теми же недостатками, что и литература о влиянии слепоты на восприятие звука: мало опубликованных сообщений, небольшие выборки исследований, смешение врожденно и поздно ослепших испытуемых и плохой выбор тестовых стимулов (Mahner [42]; Turner [43]; Smith [44]). В исследовании Gagnon [45] результаты показали, что у слепых испытуемых были повышены пороги обнаружения и идентификации вкуса. Мы предполагаем, что более низкая вкусовая чувствительность, наблюдаемая у врожденно слепых людей, обусловлена различными препятствиями, связанными со слепотой, при покупке продуктов, приготовлении пищи и приеме пищи, которые способствуют недостаточному воздействию на вкусовую систему большего разнообразия вкусовых стимулов.

ВЫВОДЫ

Принято считать, что слепые люди компенсируют отсутствие зрения за счет лучшего развития остальных органов чувств, критический обзор доступной литературы показал, что истинная картина гораздо сложнее. В ряде исследований сообщалось о более высоких показателях врожденно слепых испытуемых в хорошо описанных тактильных и слуховых задачах, эти результаты нельзя обобщить до общего улучшения функционирования невизуальных сенсорных каналов. Например, если слепые испытуемые действительно лучше различают тактильные стимулы, когда они воздействуют на кончики пальцев, то при тестировании других частей тела их показатели оказываются на одном уровне со зрячими испытуемыми. Что касается других сенсорных процессов, то врожденно слепые испытуемые работают одинаково хорошо или даже хуже (вкусовые ощущения) по сравнению со зрячими. Как мы уже отмечали, в опубликованных отчетах наблюдается большой разброс результатов. Скорее всего, это связано с небольшими выборками, которые использовались в исследованиях, включением в них слепых от рождения и тех, кто ослеп позже, наличием остаточного зрения у некоторых испытуемых и ограничениями некоторых стимуляционных парадигм. Также следует отметить, что некоторые исследования позволяют предположить, что не все слепые испытуемые, а лишь часть из них развивают превосходные способности к сенсорной дискриминации и что это коррелирует с задействованием затылочной коры. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы подтвердить это в более широком масштабе. В будущем необходимы крупные многоцентровые исследования, в которых согласованные группы слепых испытуемых будут тестироваться с использованием строго контролируемых парадигм стимуляции и анализа данных. Кроме того, необходимо включить более подходящие или дополнительные контрольные группы, чтобы проверить, действительно ли наблюдаемые изменения в остроте ощущений связаны с потерей зрения или являются простым следствием более интенсивного обучения слепых людей. Например, профессиональные музыканты с опытом работы с музыкальным инструментом на протяжении всей жизни могли бы составить контрольную группу, в которой сверхнормативная зависимость от тактильной и слуховой обработки на высоком уровне.

Список литературы:

1. Craig, J.C., 1988. The role of experience in tactual pattern perception: a preliminary report. *International Journal of Rehabilitation Research* 11, 167-171.
2. Van Boven, R.W., Hamilton, R.H., Kauffman, T., Keenan, J.P., Pascual-Leone, A., 2000. Tactile spatial resolution in blind Braille readers. *Neurology* 54, 2230-2236.
3. Goldreich, D., Kanics, I.M., 2003. Tactile acuity is enhanced in blindness. *Journal of Neuroscience* 23, 3439-3445.



4. Legge, G.E., Madison, C., Vaughn, B.N., Cheong, A.M., Miller, J.C., 2008. Retention of high tactile acuity throughout the life span in blindness. *Perception and Psychophysics* 70, 1471-1488.
5. Goldreich, D., Kanics, I.M., 2003. Tactile acuity is enhanced in blindness. *Journal of Neuroscience* 23, 3439-3445.
6. Heller, M.A., 1989. Texture perception in sighted and blind observers. *Perception & Psychophysics* 45, 49-54
7. Grant, A.C., Thiagarajah, M.C., Sathian, K., 2000. Tactile perception in blind braille readers: a psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns. *Perception and Psychophysics* 62, 301-312.
8. Sterr, A., Müller, M.M., Elbert, T., Rockstroh, B., Pantev, C., Taub, E., 1998. Perceptual correlates of changes in cortical representation of fingers in blind multifinger Braille readers. *Journal of Neuroscience* 18, 4417-4423.
9. Starlinger, I., Niemeyer, W., 1981. Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. I. Peripheral functions. *Audiology* 20, 503-509.
10. Niemeyer, W., Starlinger, I., 1981. Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. II. Central functions. *Audiology* 20, 510-515.
11. Hamilton, R.H., Pascual-Leone, A., Schlaug, G., 2004. Absolute pitch in blind musicians. *Neuroreport* 15, 803-806.
12. Gougoux, F., Lepore, F., Lassonde, M., Voss, P., Zatorre, R.J., Belin, P., 2004. Pitch discrimination in the early blind. *Nature* 430, 309.
13. Wan, C.Y., Wood, A.G., Reutens, D.C., Wilson, S.J., 2010. Early but not late-blindness leads to enhanced auditory perception. *Neuropsychologia* 48, 344-348.
14. Muchnik, C., Efrati, M., Nemeth, E., Malin, M., Hildesheimer, M., 1991. Central auditory skills in blind and sighted subjects. *Scandinavian Audiology* 20, 19-23.
15. Hugdahl, K., Ek, M., Takio, F., Rintee, T., Tuomainen, J., Haarala, C., Hämäläinen, H., 2004. Blind individuals show enhanced perceptual and attentional sensitivity for identification of speech sounds. *Brain Research. Brain Research Cognitive Brain Research* 19, 28-32.
16. Gougoux, F., Belin, P., Voss, P., Lepore, F., Lassonde, M., Zatorre, R.J., 2009. Voice perception in blind persons: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuropsychologia* 47, 2967-2974.
17. Lessard, N., Pare, M., Lepore, F., Lassonde, M., 1998. Early blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 395, 278-280.
18. Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S.A., Neville, H., 1999. Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature* 400, 162-166.
19. Fieger, A., Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Hillyard, S.A., Neville, H.J., 2006. Auditory spatial tuning in late-onset blindness in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience* 18, 149-157.
20. Rauschecker, J.P., Knipert, U., 1994. Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *European Journal of Neuroscience* 6, 149-160.
21. Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M., Voss, P., Lepore, F., 2005. A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biology* 3, e27.
22. Voss, P., Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M., Lepore, F., 2008. Differential occipital responses in early- and late-blind individuals during a sound-source discrimination task. *Neuroimage* 40, 746-758.
23. Zwiers, M.P., Van Opstal, A.J., Cruysberg, J.R., 2001. A spatial hearing deficit in earlyblind humans. *Journal of Neuroscience* 21, RC142, 1-5.
24. Lewald, J., 2002. Vertical sound localization in blind humans. *Neuropsychologia* 40, 1868-1872
25. Jones, G., 2005. Echolocation. *Current Biology* 15, R484-R488.
26. Kellogg, W.N., 1962. Sonar system of the blind. *Science* 137, 399-404.
27. Rice, C.E., Feinstein, S.H., Shusterman, R.J., 1965. Echo detection of the blind: size and distance factors. *Journal of Experimental Psychology* 70, 246-251.



28. Rice, C.E., 1969. Perceptual enhancement in the blind. *Psychological Record* 19, 1-14.
29. Griffin, D.R., 1944. Echolocation by blind men, bats and radar. *Science* 100, 589-590.
30. Dufour, A., Després, O., Candas, V., 2005. Enhanced sensitivity to echo cues in blind subjects. *Experimental Brain Research* 165, 515-519.
31. Schenkman, B.N., Nilsson, M.E., 2010. Human echolocation: Blind and sighted persons' ability to detect sounds recorded in the presence of a reflecting object. *Perception* 39, 483-501.
32. Dufour, A., Després, O., Candas, V., 2005. Enhanced sensitivity to echo cues in blind subjects. *Experimental Brain Research* 165, 515-519.
33. Teng, S., Puri, A., Whitney, D., 2012. Ultrafine spatial acuity of blind expert human echolocators. *Experimental Brain Research* 216, 483-488.
34. Thaler, L., Arnott, S.R., Goodale, M.A., 2011. Neural correlates of natural human echolocation in early and late blind echolocation experts. *PLoS One* 6, e20162.
35. Smith, R.S., Doty, R.L., Burlingame, G.K., McKeown, D.A., 1993. Smell and taste function in the visually impaired. *Perception & Psychophysics* 54, 649-655.
36. Murphy, C., Cain, W.S., 1986. Odor identification: the blind are better. *Physiology & Behavior* 37, 177-180.
37. Cuevas, I., Plaza, I., Rombaux, P., De Volder, A.G., 2009. Odour discrimination and identification are improved in early blindness. *Neuropsychologia* 47, 3079-3083.
38. Rosenbluth, R., Grossman, E.S., Kaitz, M., 2009. Performance of early-blind children on olfactory tasks. *Perception* 29, 101-110.
39. Beaulieu-Lefebvre, M., Schneider, F., Kupers, R., Ptito, M., 2011. Olfactory perception and odor awareness in congenital blindness. *Brain Research Bulletin* 84, 206-209.
40. Rombaux, P., Huart, C., De Volder, A.G., Cuevas, I., Renier, L., Duprez, T., Grandin, C., 2010. Increased olfactory bulb volume and olfactory function in early blind subjects. *Neuroreport* 21, 1069-1073.
41. Kupers, R., Beaulieu-Lefebvre, M., Schneider, F., Paulson, O., Siebner, H., Ptito, M., 2011a. Neural correlates of olfactory processing in congenital blindness. *Neuropsychologia* 49, 2037-2044.
42. Mahner, P., 1909. A Comparative Psycho-Physiological Study on the Cutaneous, Gustatory and Olfactory Perception by Deaf, Blind, Poor Sighted, Mute and Normal Children. Otto Wigand, Leipzig.
43. Turner, K., Nagy, L., Javor, T., 1987. Taste threshold determinations on dyspeptic patients and on blind controls. *International Journal of Clinical Pharmacological Research* 7, 507-511.
44. Smith, R.S., Doty, R.L., Burlingame, G.K., McKeown, D.A., 1993. Smell and taste function in the visually impaired. *Perception & Psychophysics* 54, 649-655.
45. Gagnon, L., Kupers, R., Ptito, M., 2013. Reduced taste sensitivity in congenital blindness. *Chemical Senses*, in press.

