

ЭВОЛЮЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

Глава 1

РОЛЬ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ В ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ПЛАСТИЧНОСТИ ПОВЕДЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ. ПЕРЕХОД ОТ СИММЕТРИИ К АСИММЕТРИИ.

Карась А.Я.

Все животные разделяются на два больших подцарства: одноклеточные и многоклеточные. Так называемые «настоящие» многоклеточные (Eumetazoa), в свою очередь, делятся на два раздела: радиальные, обладающих множеством осей симметрии, и билатеральные, имеющие одну ось симметрии. Представителями первой группы, которые будут рассматриваться в данной работе, являются кишечнополостные, а второй – плоские и кольчатые черви, ракообразные и насекомые.

Оказалось, что радиально симметричный план строения кишечнополостных, а также других типов, конструктивно не совместим с высокой степенью централизации нервной системы, существенные прогрессивные изменения в строении их нервной системы не обнаруживаются. Радиальные являются двуслойными: в построении их тела принимают участие эктодерма и энтодерма, тогда как билатеральные – это трехслойные, кроме эктодермы и энтодермы добавляется средний зародышевый листок – мезодерма (Догель, 1975; Зенкевич, Полянский, 1987). Радиальные с их множественной симметрией оказалась тупиковой ветвью эволюции. Билатеральные представляют ключевое звено в эволюции, от которых произошли все остальные животные включая и позвоночных. Влияние типа симметрии на филогенез проявляется, в частности, в том, что те билатеральные, которые в результате эволюционных изменений приобрели радиальную симметрию (иглокожие) также оказались тупиковой ветвью развития.

Структурное и функциональное развитие нервной системы происходило через несколько этапов: от диффузной нервной сети кишечнорастворимых до нервной системы узлового типа у высших беспозвоночных. Это развитие в ряду первичноротых сопровождается погружением нервных элементов вглубь тела, процессом цефализации, обусловленным параллельным совершенствованием органов чувств и появлением новых типов локомоций. С появлением билатеральной симметрии начался новый этап развития нервной системы, который можно рассматривать как важнейший ароморфоз в эволюции центральной нервной системы и мозга. Только билатерально симметричные животные, для которых характерно наличие продольной оси тела, переднего и заднего полюсов, достигли высшей степени централизации и цефализации нервной системы, что составляет главное содержание прогрессивной эволюции многоклеточных (Беклемишев, 1964; Богута, 1984). В процессе эволюции билатерально-симметричных животных происходило усложнение и дифференциация внутренней структуры нервной системы, усиление роли головных ганглиев и появление сквозных проводящих путей, обеспечивающих экстренную передачу информации. Формирование билатерально-симметричного плана строения тела способствовало образованию головного и туловищного мозга и развитию интегративных связей между различными нервными образованиями. Огромным достижением, связанным с билатеральностью, явилась централизация контролирующего механизма. Среди беспозвоночных у высших ракообразных и насекомых достигается доминирующая роль головного мозга в иерархии центральной нервной регуляции и координации (Беклемишев, 1964).

Цель данной работы – анализ связи между морфологической и функциональной эволюцией нервной системы беспозвоночных животных и различными видами симметрии и асимметрии. В данной работе рассматриваются основные этапы возникновения и эволюции структуры и функции нервной системы в ряду беспозвоночных животных. Особое внимание уделяется анализу связи радиальной и билатеральной симметрии с процессами централизации и цефализации, а также появлению асимметрии.

Морфология кишечнорастных (Coelelerata)

Впервые в эволюции нервная система возникает у кишечнорастных, и представляет собой нервную сеть. Важной функциональной особенностью нервных сетей является их способность к диффузному распространению возбуждения, что обусловлено преобладанием неполяризованных связей нейронов, входящих в состав нервных сетей. Интегративные возможности диффузной нервной системы ограничены.

Характерной особенностью нервной сети кишечнорастных является автономность местных реакций отдельных участков тела, основанная на наличии в каждом участке тела чувствительных, двигательных клеток и мускула-исполнителя, связанных между собой.

Нервные сети многих видов кишечнорастных могут достаточно эффективно координировать общую двигательную активность этих животных, что связано с наличием определенной дифференцировки нервной сети.

Существенной особенностью нервной сети кишечнорастных является наличие пейсмекерных механизмов, регулирующих их локомоцию. В связи с этим появляется выраженная тенденция к автоматизму при генерации ритма двигательной активности кишечнорастных. Например, подобные ритмы обеспечивают сокращение колокола у медуз.

Развитие пейсмекерного механизма нервной сети кишечнорастных связано с явными признаками централизации нервных элементов, что выражается в скоплениях нервных клеток на подошве и у рта гидры и в краевых органах колокола медуз. У медуз имеются 8 краевых органов (ропалиев), которые, выполняя функцию пейсмекеров, участвуют в создании плавательного ритма животного, обеспечивая непрерывное сокращение колокола.

Активно плавающие медузы, стоящие на более высоком уровне развития, чем прикрепленные формы полипов, характеризуются более сложной организацией нервной системы и ее функцией, более сложным развитием органов чувств. В ропалиях колокола медуз формируются сенсорные органы: «глазки», воспринимающие свет и статоцисты, регулирующие изменения положения тела у медузы в пространстве.

Органы чувств гидры по сравнению с медузами более примитивны, так как у них отсутствуют зрительные рецепторы и свет воспринимается всей поверхностью тела.

Интегративная функция нервной сети кишечнораотовых реализуется в определенном наборе поведенческих реакций – питанием, локомоцией и защитой от вредных воздействий. Кроме видоспецифических реакций существуют самые примитивные несигнальные формы индивидуально-приобретенных реакций: привыкание, суммационные оборонительные рефлексy на световой раздражитель.

Таким образом, даже примитивная структура – нервная сеть – обеспечивает координацию и формирование элементарных приспособительных реакций у кишечнораотовых.

Несмотря на приведенные выше «достижения», кишечнораотовые остаются животными с ограниченным числом ответных реакций и низким уровнем координации движения при отсутствии центрального ассоциативного органа – мозга. Централизация нервной системы ограничивается радиально-симметричным планом строения их тела. И только с появлением билатеральной симметрии начинается новый этап развития нервной системы.

Тип кишечнораотовых включает три класса: гидрозои, сцифоидные медузы, коралловые полипы, представители которых различаются между собой по степени сложности строения и по характеру поведенческой активности. Среди кишечнораотовых имеются прикрепленные формы – полипы и активноплавающие – медузы. У кишечнораотовых, впервые в эволюции животного мира, в эктодерме образуются нервные клетки, которые своими отростками образуют нервные сети различной степени сложности (Рис. 1.1).

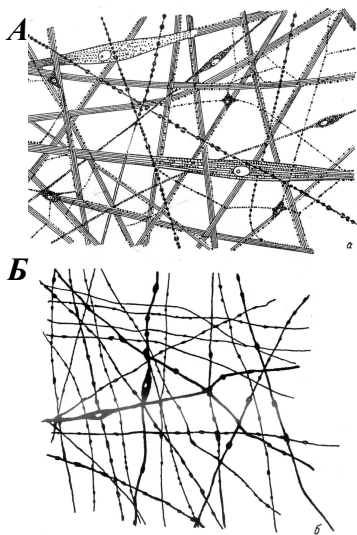


Рис. 1.1 Нервные сплетения медузы *Rhizostoma*
 а – эктодермальное, б – энтодермальное сплетения.
 На а изображены также и мышечные волокна.

Возникающая нервная сеть пронизывает тело животного, связывая чувствительные клетки с мышечными и железистыми клетками. Меньше нервных клеток отмечается в энтодерме кишечнополостных, осуществляющих сенсорную функцию. Согласно классическим представлениям В.Н. Беклемишева (1964), родоначальником нервных элементов могли быть полифункциональные эктодермальные клетки, которые в результате дифференциации дали начало как сократительным элементам, так и нервным элементам. Первичной формой нейронов были чувствительные клетки. В дальнейшем по мере утраты связи с поверхностью тела чувствительные клетки стали исходным материалом для дифференциации на ассоциативно-двигательных клетки, ассоциативные и мотонейроны.

Для первичных нейронов кишечнополостных характерна функциональная эквивалентность клеточных отростков, которые ещё не разделяются на аксоны и дендриты. Нейроны не поляризованы и нервная сеть проводит возбуждение во всех направлениях. Распространению нервного возбуждения сопутствует волна мышечного сокращения. Скорость проведения возбуждения в нервных сетях невелика – 3-14 см/сек для сетей из медленных волокон и 120 см/сек – для сетей из быстрых крупных волокон.

Интегративные возможности диффузной нервной системы кишечнополостных весьма ограничены. Отдельные части их тела способны к автономным (местным) реакциям, основанная на наличии в каждом участке их тела чувствительной, двигательной клетки и мышечной клетки (мускула) - исполнителя, соединённых определённым образом между собой.

Диффузная организация нервных сетей у кишечнополостных не исключает проявления начальных стадий концентрации нейронов: Так, например, у пресноводной гидры нервные клетки образуют скопления вокруг рта и на подошве. У гидромедуз и сцифомедуз скопления нейронов формируются параллельно с развитием специализированных сенсорных образований – краевых органов. Они расположены симметрично по краю зонтика и содержат элементарный светочувствительный орган – бокаловидный глазок, а также орган статического равновесия –статоцист. Эти рецепторные образования связаны со скоплением нейронов в верхнем и нижнем нервных кольцах. Нейроны верхнего кольца имеют синаптический контакт с рецепторными структурами. От нервных клеток нижнего кольца отrostки идут к мускулатуре колокола, формируя моторный выход.

Краевые органы медуз играют существенную роль в регуляции ритмической двигательной активности. При удалении всех краевых органов у сцифомедуз нарушается упорядоченность ритмических сокращений мускулатуры колокола вплоть до полного их подавления. Нарушение координированных движений колокола наблюдается и после перерезки кольца. Однако, одного краевого органа оказывается достаточно, чтобы сохранились ритмические движения.

Элементы централизации нервной системы встречаются у колониальных полипов, в частности это периферические скопления нервных клеток, регулирующие процесс свечения. Этому процессу свойственен эффект облегчения при повторных раздражениях, а также явление последействия, выражающееся в следовом свечении после сильного механического раздражения. Функциональная организация даже элементарных нервных сетей осуществляется на базе таких общих принципов координационной деятельности нервной системы как суммация, синаптическое облегчение, следовые изменения возбудимости (Лапицкий, 2004).

В основе большинства поведенческих актов одного из наиболее изученных представителей кишечнополостных - гидры лежит сократительная способность ее тела. Сокращения обеспечиваются потен-

циалами, которые генерируются простейшим пейсмейкерным механизмом. Ритм работы пейсмейкерной системы гидры определяется в основном факторами внешней среды, в частности, уровнем освещенности. Полагают, что источником потенциалов в гипостроме гидры, где и локализован пейсмейкер, служат не нервные клетки, а мышечно-эпителиальные (Passano, McCullough, 1965). У более высокоорганизованных кишечнорастворных (актинии *Calliactis parasitica*) пейсмейкерные системы являются чисто нервными образованиями (McFarlane, 1974).

Итак, у кишечнорастворных, т.е. на самых ранних этапах своего возникновения нервной системы, в её функционировании проявляется явная тенденция к автоматизму при генерации ритма двигательной активности. У медуз центрально обусловленные ритмы генерируются постоянно. Дальнейшее развитие пейсмейкерных механизмов в нервной системе беспозвоночных и развитие систем управления их локомоторного поведения тесно связано с централизацией отдельных нервных элементов (Свидерский, 1979).

Нервная система кишечнорастворных имеет признаки определённым образом развитой структурно-функциональной системы. В эволюции впервые именно у кишечнорастворных формируются специализированные клетки – рецепторы, прослеживается тенденция к развитию специализированных эффекторных систем. Также впервые возникли ассоциативные нейроны – интернейроны, ставшие связующими звеньями между рецепторами и эффекторами. Все это создало предпосылки для возникновения различных форм поведения, хотя и не слишком сложных, а также для проявления пластичности нервной системы кишечнорастворных.

Поведение кишечнорастворных

Один из важнейших принципов существования животного мира состоит в определённом соответствии строения систем организма, особенно нервной системы, и поведения. Именно посредством поведенческих двигательных реакций животное обеспечивает свою основную функцию – приспособление к окружающей среде. Большая часть поведенческих реакций кишечнорастворных связана с питанием, локомоцией и защитой от неблагоприятных воздействий внешней среды. Их поведение варьирует по степени сложности от довольно простых форм у гидры до более сложных у актиний. Наи-

более сложно организовано поведение у свободно плавающих медуз. Однако у всех кишечнополостных двигательные реакции медленны и стереотипны. При воздействии неблагоприятных стимулов общий характер их поведения проявляется в медленном сокращении всего тела или его частей в зависимости от места приложения стимула и его интенсивности. Это явление было изучено на примере защитной реакции – закрытия ротового диска у актиний (Деттер, Стеллар, 1967). В определённых условиях изолированные фрагменты их тела реагируют так же, как и целое животное.

Пищевое поведение пресноводной гидры включает следующие этапы: щупальца захватывают пищевые объекты, расположенные на щупальцах стрекательные клетки (нематоциты) выстреливают и парализуют добычу, щупальца подносят ее ко рту и заглатывают. Круговые движения тела способствуют проталкиванию пищи в среднюю часть полости. Координация пищевого поведения осуществляется благодаря функционированию нервной сети и специфических хеморецепторов. Мотивация пищевого поведения кишечнополостных зависит от состояния их внутренней среды. Как правило, у сытых животных поисковые движения прекращаются, а деятельность стрекательных клеток заторможена.

У кишечнополостных выявлены примитивные, несигнальные формы индивидуально приобретенных реакций: привыкание и суммационный рефлекс. Привыкание является удобной моделью для изучения механизмов обучения и памяти в эволюционном плане, поскольку эта элементарная форма обучения – торможение безусловной реакции – свойственна всем беспозвоночным, начиная с простейших. В экспериментах на гидре (Тушмалова, 1987) критерием привыкания служило прекращение сокращения щупалец при действии пороговых вибрационных импульсов частотой 60 Гц, следующих через каждые 10, 15, 30 сек в течение 30 мин. Угашение реакции сокращения щупалец зависело от частоты раздражения. При более частом раздражении угашение наступало более быстро. Реакция привыкания сохранялась на протяжении 15 – 60 мин после прекращения раздражения. В ответ на действие раздражителей большей силы или стимулов другой модальности наблюдалось растормаживание угашенной реакции сокращения.

Другая форма простейшего обучения кишечнополостных базируется на суммации следов возбуждения в нервных сетях, вследствие чего возрастает реактивность животного на действие разнообразных

раздражителей. Такая сенсбилизация осуществляется по типу суммационного рефлекса и не связана с феноменом «замыкания временной связи», который имеет место при классических условных рефлексах. Суммационный рефлекс можно образовать у пресноводной гидры при сочетании света (условного сигнала с длительностью от 5 сек до 1 мин) с электрическим раздражителем (безусловным сигналом) при интервалах от 2 до 3 мин. (Чайлахян, 1957) После нескольких таких сочетаний световой стимул приобретает сигнальное значение и гидра отвечает сокращением тела (оборонительная реакция) только на его действие без подкрепления. электрическим током. Применение любого индифферентного внешнего раздражителя вызывало аналогичную реакцию, что доказывает её суммационную природу. В данном случае индифферентный раздражитель не несет информации о последующем действии безусловного стимула. Однако, возникшая в результате суммации возбуждения двигательная реакция имеет адаптационный характер, т.к. отражает происшедшие изменения в окружающей его среде – резкое повышение вероятности встречи животного с опасностью.

Несмотря на все перечисленные выше достижения, кишечнополостные остаются животными с ограниченным числом ответных реакций и низким уровнем координации движений при отсутствии центрального контролирующего органа – «мозга». Централизация нервной системы ограничивается радиально симметричным планом строения их тела. Только развитие билатерального плана строения организмов, которые приобрели продольную ось тела и выраженное деление его на передний и задний полюса, оказало огромное влияние на процесс цефализации нервного аппарата.

Морфология плоских червей (Plathelminthus)

Обширная группа червей включает три класса: плоские, круглые и кольчатые черви. В типе плоских червей наиболее примитивными являются турбеллярии или планарии. Планарии являются наиболее примитивными животными с билатеральным строением тела и нервной системы. Ресничные черви-турбеллярии дали начало всему многообразию зеркально-симметричных организмов (Иванов, Машкаев, 1973). Они представляют ключевое звено в эволюции. Именно у них впервые возникает билатеральная симметрия, вместо диффузного нервного сплетения формируется центральная нервная систе-

ма, ЦНС планарий состоит из двух отделов: головного ганглия (эндогона), находящегося в передней части тела, и низших стволов (ортогона). Ортогон состоит из дифференцированных нейронов, собранных в единую структуру. Он включает продольные нервные стволы, коннективы и поперечные комиссуры. Прогрессивным признаком ЦНС является удлинение путей между центром и периферией и укорочение внутрицентральных связей. Процесс централизации нервной системы планарий охватывает ассоциативные и двигательные нейроны. Чувствительные нейроны сохраняются на периферии тела. У планарий впервые в эволюции ЦНС появляется церебральный ганглий («мозг»), имеющий парную структуру и насчитывающий несколько тысяч нейронов (рис. 1.2).

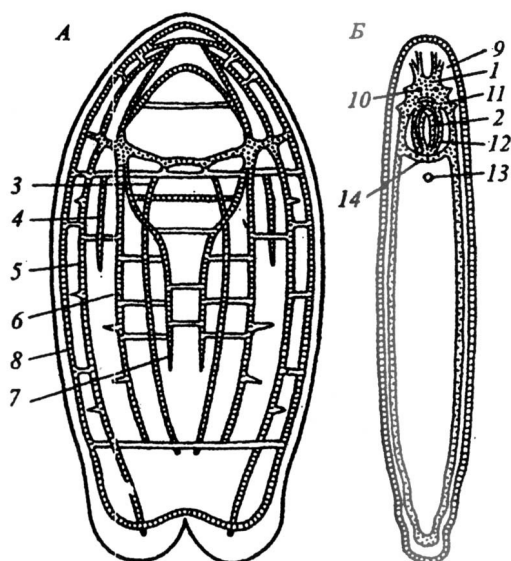


Рис. 1.2. Нервный аппарат турбеллярий *Polychoerus caudatus* (А) и *Macrostromum finlandense* (Б) (по В.Н. Беклемишев, 1964).

1 – мозг, 2 – глотка, 3 – внутренние брюшные стволы, 4 – наружные брюшные стволы, 5 – боковые стволы, 6 – наружные спинные стволы, 7 – внутренние спинные стволы, 8 – краевой нерв, 9 – отходящие от мозга чувствительные нервы, 10 – глаза, 11 – нервы глоточного сплетения, 12 – глоточное нервное сплетение, 13 – выделительное отверстие, 14 – передняя комиссура брюшных продольных стволов.

У плоских червей впервые в эволюции возникает билатеральная симметрия. Развитие билатерального плана строения организма у этих животных связано с появлением продольной оси тела и выраженным делением на передний и задний полюсы. Такие преобразования оказали огромное влияние на процесс цефализации нервного аппарата у плоских червей.

У плоских червей происходит кардинальное преобразование диффузного сплетения в упорядоченную структуру. Возникает ЦНС, состоящая из двух отделов: продольных стволов (ортогон) и головного ганглия (эндон) в передней части тела. Впервые в эволюции у них появляется центральный координирующий и интегрирующий аппарат нервной системы – церебральный ганглий, имеющий парную структуру, или мозг.

Процесс концентрации нервных элементов у плоских червей на переднем полюсе сопровождается развитием рецепторов: хемо-, фото-, и статорецепторов, посылающих свои нервные волокна в мозг. Все это создает предпосылки для усложнения поведенческих реакций у плоских червей по сравнению с кишечнополостными.

Цефализация у планарий сопровождалась развитием на головном конце тела различных рецепторов, посылающих свои волокна в мозг. Наличие развитых хеморецепторов, фоторецепторов и статорецепторов создают возможность планариям ориентироваться в пространстве, обеспечивать адаптацию к меняющимся условиям внешней среды.

Поведение плоских червей

У планарий выявлены разные формы обучения. Среди них наиболее примитивные неассоциативные формы – привыкание к вибрационным и зрительным стимулам (Best, Rubinstein, 1962; Boring, 1912; Westerman, 1963) и суммационные рефлексы (Halas et al., 1962; Воронин и др., 1972, Тушмалова, 1986). Вместе с тем показана возможность формирования настоящих условных рефлексов (Шейман, 1984; McConnell et al., 1959, 1960; Lee, 1963; Ernhart, Sherrick, 1967). Приобретенные планариями навыки сходны с суммационным рефлексом, т.к. они характеризуются неустойчивостью от опыта к опыту даже в ходе одного эксперимента. Поэтому эти выработанные ассоциативные реакции классифицируются как примитивные нестойкие условные рефлексy (Тушмалова, 1986). В своё время

большой интерес вызвали эксперименты зоопсихолога МакКоннелла (1959), изучавшего поведение планарий. Он вырабатывал у планарий оборонительный условный рефлекс, сочетая вспышку света с ударом электрическим током, а в других опытах обучал планарий выбору направления в Т-образном лабиринте. Была продемонстрирована возможность сохранения выработанных навыков после поперечной перерезки тела планарий и последующей регенерации обеих половинок через 2 недели после операции. МакКоннелл пришёл к выводу, что «мозг» планарий не играет существенной роли в обучении, а за сохранение навыка ответственны недифференцированные клетки – необласты. Эти исследования были экспериментально продолжены позже (Шейман, 1984). В указанном исследовании, для выяснения механизмов сохранения навыков планарий после регенерации, тело червя перерезали так, чтобы в одних частях тела оставались участки ЦНС (ганглия или продольных нервных стволов), а в других – они отсутствовали. У тех планарий, которые образовались из фрагментов обученных планарий, включавших элементы ЦНС, сохранились навыки. Из тех фрагментов, которые были лишены элементов нервной системы, новых планарий не образовалось, т.е. произошло регенерации. Таким образом, была продемонстрирована зависимость процессов регенерации и сохранения приобретенных ранее навыков от сохранения элементов ЦНС.

О регуляторной функции головного мозга планарий свидетельствуют следующие эксперименты. После удаления церебрального ганглия у планарий сохраняется спонтанная двигательная активность, но скорость локомоции значительно снижается, утрачивается способность к поиску пищи (Bullock, Horridge, 1965).

В результате удаления головного ганглия у планарий сохраняются выработанные навыки, после регенерации мозга выработанные до операции условные рефлексы проявляются так же, как и у интактных червей. Таким образом, «мозг» турбеллярий, отражающий ранний этап эволюции нервной системы, еще не является высшим интегративным центром.

Особенности строения турбеллярий отразились на характере восприятия ими окружающего пространства. В частности, показано, что они отчетливо различают стимулы, действующие на них справа или слева (Серавин, Карпенко, 1987). Повороты переднего конца тела влево или вправо после сильных раздражений не являются равновероятными, что согласуется с гипотезой об индивидуальном

предпочтении левого или правого направления движения у планарии (Charounthier et al., 1968).

Приведенные факты свидетельствуют о наличии спонтанного предпочтения направления движения при свободном выборе, т.е. функциональной асимметрии на этом уровне филогенеза.

Асимметрию направления движений у планарий изучали, наблюдая ориентацию в Т-образном лабиринте (Бианки и др., 1990; Шейман и др., 2004). При анализе индивидуального поведения планарии выявили особей без достоверного выбора одного из направлений (симметрики) и с преимущественным выбором – правого или левого (асимметрики) направления. Симметрики составляли 60% выборки, среди асимметриков число «правшей» и «левшей» было неодинаково у разных видов планарий. По суммарному количеству односторонних поворотов в целом для популяции выявилась достоверное ($p < 0.05$) предпочтение правых выборов – 56% правых поворотов и 44% - левых. У остальных трех видов наблюдалось только тенденция правых или левых выборов.

Обнаруженная у планарий асимметрия характеризовалась устойчивостью, что проявлялось в отсутствии ее сдвигов в зависимости от сезона и от ориентации лабиринта по сторонам света.

Итак, у представителей низших беспозвоночных – планарий четырех видов симметричные особи преобладают над асимметричными. Последние подразделяются на группы с преобладанием правых или левых поворотов. Такого рода предпочтение направления движений рассматривается как примитивная форма функциональной видовой асимметрии. Функциональная асимметрия у планарий возникает одновременно с морфологической билатеральной симметрией. Таким образом, функциональная латерализация мозга может проявляться не только у высших позвоночных, но и у низших беспозвоночных одновременно с образованием у них головного мозга.

Морфология кольчатых червей (Annelides)

Кольчатые черви подразделяются на два класса: олигохеты и полихеты. Структура ЦНС кольчатых червей по сравнению с плоскими червями приобретает ряд прогрессивных признаков. В отличие от плоских червей у аннелид формируется брюшная нервная цепочка при слиянии парных брюшных стволов в результате укорочения поперечных комиссур. кольчатых червей (Рис. 1.3) состоит из око-

логлоточного нервного кольца, которое включает парные: надглоточный, подглоточный ганглии и околоклеточные коннективы, а также брюшную нервную цепочку.

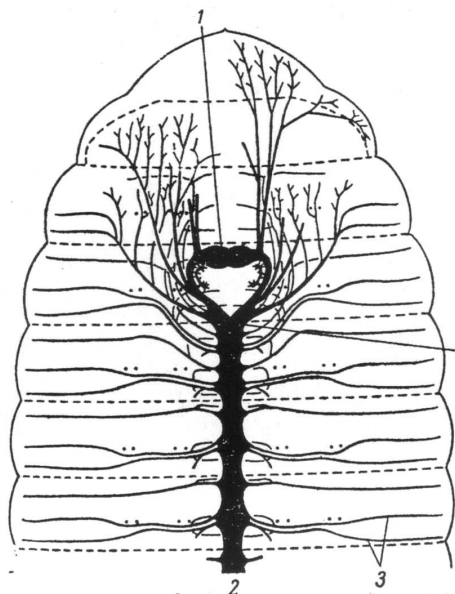


Рис. 1.3. Нервная система головного конца земляного червя *Lumbricus*. Вид со спинной стороны. 1 – мозговые (над – и подглоточный) ганглии, 2 – ганглии брюшной нервной цепочки, 3 – сегментарные (кольцевые) нервы.

Нервные элементы у кольчатых червей концентрируются вследствие сближения парных ганглиев одного сегмента путем укорочения продольных коннективов, ведущего к слиянию последовательных ганглиев различных сегментов.

Брюшная цепочка формируется в результате слияния парных брюшных стволов за счёт укорочения поперечных комиссур. У аннелид впервые развились сегментарно расположенные ганглии брюшной цепочки. У большинства аннелид в каждом сегменте тела находится по одной паре ганглиев, соединенных продольными коннективами с парами ганглиев в соседних сегментах. Тип аннелид, как и любая систематическая группа, не является однородным. Не все виды кольчатых червей несут прогрессивные черты организации нервной системы. У сидячих и роющих видов полихет (*Aegicula marina*) и у олигохет (дождевой червь) отсутствуют головные органы чувств и происходит упрощение морфофункциональной ор-

ганизации мозга, обнаруживается слабая дифференциация нервных ганглиев в брюшной цепочке.

Морфология олигохет

Хорошо изученная нервная система дождевого червя (типичного представителя олигохет) имеет ряд прогрессивных признаков по сравнению с плоскими червями. У олигохет, а также у полихет, в ганглиях брюшной цепочки обнаружены полифункциональные ассоциативно-двигательные нейроны. Центральную часть сегментарного ганглия дождевого червя занимает нейропилль. Его главная функция состоит в образовании связи между двигательными и чувствительными элементами ганглия. Под основным нейропиллем расположен чувствительный нейропилль ганглия. Он состоит из множества афферентных волокон, поступающих с периферии от механо-, хемо-, термо- и светочувствительных клеток, расположенных в эктодермальном эпителии. Таким образом, нейропилль сегментарного ганглия представляет дифференцированную структуру, гомологичную по функциям спинному мозгу позвоночных животных. На уровне сегментарных ганглиев осуществляется координация и регуляция двигательной активности кольчатых червей. Структура сегментарных ганглиев малощетинковых червей детально описана в литературе (Невмывака, 1966; Лагутенко, 1981; Лапицкий, 2004).

Роль ганглиев брюшной цепочки в передаче сенсорной информации к эффекторам и в координации их действия наиболее ясно видна на примере локомоторной активности кольчатых червей. Благодаря развитию сложной мускулатуры у них стали возможными разнообразными и сложные виды движений. Дождевые черви передвигаются посредством перистальтических волн, идущих от переднего конца тела к заднему. При сокращении сегмента вызывается волна возбуждения в соседнем сегменте, стимулируя проприорецепторы, возбуждение которых передается через ганглии данного сегмента к мышцам. Таким образом, перистальтика осуществляется благодаря серии последовательных сегментарных рефлекторных актов.

У дождевого червя, как почти у всех олигохет, имеются три гигантских нервных волокна – два латеральных и одно медиальное. В пределах каждого сегментированного ганглия гигантские аксоны имеют афферентные и эфферентные связи, образуя сквозные проводящие пути, которые компенсируют расчлененность, цепочечность

нервной системы. Относительно высокая скорость проведения нервных импульсов обеспечивает участие гигантских аксонов в реализации быстрых рефлекторных реакций.

Процесс цефализации у кольчатых червей выражен в большей степени, чем у плоских. Парный надглоточный ганглий дождевого червя состоит из двух слившихся симметричных ганглиев брюшной цепочки. Надглоточный ганглий связан с подглоточным ганглием окологлоточными коннективами и образует окологлоточное нервное кольцо. В надглоточный ганглий поступает большое число чувствительных волокон – отростков рецепторных клеток, тела которых расположены в эпителии переднего конца тела, афференты от светочувствительных клеток, тактильных и хеморецепторов. Внутренняя структура надглоточного ганглия ещё слабо дифференцирована. Его наружный слой образован мелкими веретенообразными ассоциативными клетками, которые связывают различные зоны ганглия, образуя его внутренний аппарат. Центральная часть надглоточного ганглия это нейропил, образованный переплетением отростков клеток ганглия и афферентными волокнами. Помимо мелких клеток в надглоточном ганглии содержатся и крупные клетки, аксоны которых проходят через ганглий и попадают в коннективу. Эти клетки относят к сложным ассоциативным нейронам поливалентного типа.

Структура церебрального ганглия и обширные связи надглоточного ганглия позволяют рассматривать этот отдел мозга дождевых червей в качестве высшего ассоциативного центра, координирующего деятельность всей нервной системы.

Поведение олигохет

Оценка способности дождевых червей к выработке условных рефлексов неоднозначна. По данным одних авторов (Хоничева, 1968) условные оборонительные рефлексы отличаются нестойкостью от опыта к опыту, по данным других авторов (Луко, 1970) выработанные оборонительные условные рефлексы были стабильными и прочными.

Тот факт, что у дождевых червей удаление церебрального ганглия не влияет на сохранение выработанных навыков (Хоничева, 1968; Луко, 1970) свидетельствует о том, что запись необходимой информации при обучении дождевых червей происходит не только

в мозге, но и на сегментарном уровне. Изучению поведения дождевого червя и других олигохет посвящено много работ, в которых получен большой, но довольно противоречивый материал (Jacobson, 1963; Детьер, Стеллар, 1967; Воронин и др., 1968; Хоничева, 1968, 1970; Луко, 1970). Из одних работ следует, что сам факт обучения этих червей представляется сомнительным.

В ряде исследований приводятся факты, свидетельствующие о выработке у кольчатых червей классических условных рефлексов (Jacobson, 1963). С целью изучения способности олигохет к разным формам обучения и выявления степени пластичности их поведения обычно исследуют две формы обучения: привыкание и классический условный рефлекс. На дождевых червях специально проводили физиологические эксперименты для выяснения роли надглоточного ганглия при разных видах обучения (Хоничева, 1968, 1970; Луко, 1970).

Н.М. Хоничева вырабатывала реакцию привыкания на свет разной интенсивности или на вибрационный стимул, а затем удаляла надглоточный ганглий. У интактных червей при соблюдении определенных методических условий наблюдалось угашение реакций на повторяющийся раздражитель, тогда как после удаления надглоточного ганглия этого не было обнаружено. Следовательно, была выявлена его тормозная функция в отношении реакции привыкания к повторяющемуся стимулу.

У дождевых червей вырабатывали оборонительные условные рефлексы в Т-образном лабиринте, где безусловным раздражителем служил переменный ток разной интенсивности, а условным – сам лабиринт (Хоничева и др., 1968). Была показана возможность формирования лабиринтного навыка (до 85% правильных ответов) при определенной интенсивности электрического тока. Отмечалось, однако, низкая устойчивость выработанного навыка в последующие дни. Удаление мозга не влияло на сохранение выработанного навыка. Таким образом, кроме привыкания к разномодальным раздражителям, дождевые черви способны к выработке условного оборонительного рефлекса при обучении в лабиринте.

Луко (1970) продолжил исследовать способности олигохет к обучению в Т-образном лабиринте, Дождевой червь, выбирая один из коридоров, получал удар электрическим током или же заходил в темное убежище, что было правильным решением. Через 40 дней ежедневного обучения вырабатывался стойкий безошибочный навык. У червей с выработанным лабиринтным навыком удаляли 5 го-

ловных сегментов, включая головной ганглий. После операции животные продолжали реагировать правильно. Но спустя 40 дней после регенерации мозга черви вновь стали делать ошибки. Этот результат можно объяснить тормозным влиянием высшего интегративного центра «необученного мозга» по отношению к функционированию ганглиев брюшного мозга. Таким образом, результаты указанных работ показали, что удаление церебрального ганглия у дождевого червя прямо не влияет на сохранение выработанных навыков. Такой феномен, по мнению ряда авторов (Свидерский, 1979;) объясняется тем, что запись необходимой информации при разных видах поведения и обучения у дождевых червей происходит не только в головных ганглиях, но и в ганглиях брюшной цепочки, т.е. на сегментарном уровне.

Феномен пространственно-двигательной асимметрии в поведении олигохет был исследован в работах Н. Хоничевой (1970) и Луко (1970) при выработке оборонительных условных рефлексов у дождевых червей в Т-образном лабиринте. Предварительно каждое животное тестировали в условиях равновероятного выбора стратегии поведения – случайные повороты в левую или правую стороны лабиринта или предпочтение одной из сторон. В группе со спонтанным выбором у большинства животных (75%) не была обнаружена асимметрия направления движения, у 25% обнаружено четкое предпочтение одного из поворотов.

При выработке оборонительного навыка избегания удара током у асимметриков в одной группе ток применяли на непреподобляемой стороне, а во второй – на предпочитаемой стороне. Результаты обучения показали зависимость успешности обучения от совпадения задачи с программой врожденного поведения.

Морфология полихет

Полихеты – хищные, всеядные, подвижные черви, ведущие придонный образ жизни. Тело полихет состоит из трех отделов: головной лопасти, где находится церебральный ганглий, сегментарного туловища и заднего отдела. Туловище полихет состоит из 25 метамеров. По бокам тела находятся параподии, являющиеся органами движения. Щетинки, расположенные на параподиях, снабжены механорецепторами, воспринимающими колебания воды и посылаю-

щие афферентные нервные волокна в соответствующий параподальный ганглий брюшной цепочки.

В отличие от других кольчатых червей полихеты передвигаются не только путем сокращения продольных и кольцевых мышц, т.е. перистальтических движений. У них возникают два новых типа локомоторного поведения – плавающие движения за счет работы мышц туловища и параподий, а также «бегательные» движения, которые обеспечиваются работой параподий (Свидерский, 1979).

Развитие на головном отделе тела органов чувств позволяет полихетам быстро ориентироваться в окружающей среде, что является прогрессивной чертой их организации. Существенным признаком централизации нервной системы у полихет является сегментарное расположение ганглиев брюшной цепочки, на уровне которых осуществляется регуляция и координация двигательной активности полихет. У них формируется новая система локомоций, осуществляющаяся с помощью специализированного мышечного аппарата – параподий.

У полихет надглоточный ганглий или мозг четко дифференцирован и состоит из трех отделов: протоцеребрума, куда поступает афферентные нервы от хеморецепторов, дейтоцеребрума – зрительного центра, и тритоцеребрума, который связан с хеморецепцией и осязанием. Наиболее существенной особенностью строения надглоточного ганглия у бродячих полихет является формирование нового в эволюции беспозвоночных высшего интегративного и ассоциативного центра – грибовидных тел, объединяющих все сенсорные системы (Рис. 1.4). Грибовидные тела расположены в надглоточном ганглии. Они состоят из «шляпки» (глобулы) и ножки. Глобула образована мелкими униполярными нервными клетками. Ножка соединяется с пальпами волокнами не гломерального строения. Посредством пальп осуществляются ассоциативные связи грибовидных тел с другими частями ЦНС.

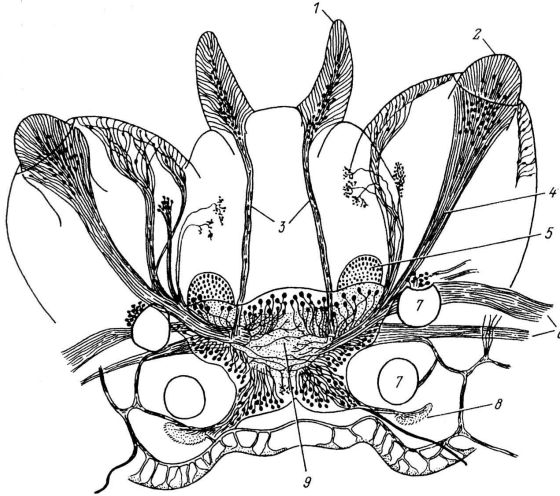


Рис. 1.4. Нервная система головной лопасти *Hediste diversicolor* (по Holmgren, 1916). 1 – чувствительные окончания антенны, 2 – чувствительные окончания пальпы, 3 – антениальные нервы, 4 – нерв пальпы, 5 – грибовидное тело, 6 – ветви окологлоточной коннективы, 7 – глаза, 8 – чувствительные окончания нухальной ямки, 9 – мозг.

Особой сложности у полихет достигает зрительный орган. Строение глаз у них отличается исключительной сложностью. Глаза имеют хрусталик, с помощью которого меняется фокусное расстояние. Аккомодация глаза у полихет – единственный известный случай среди беспозвоночных, аналогичная структура глаза имеется также у головоногих моллюсков. ЦНС полихет состоит из подглоточного и надглоточного (мозг) ганглиев и брюшной нервной цепочки, состоящей из двух продольных стволов, соединенных поперечными комиссурами. Головные ганглии соединены с брюшной цепочкой коннективами. Надглоточный ганглий расположен в передней части туловища.

В двигательных центрах надглоточного ганглия имеются нервные клетки с гигантскими аксонами. Эти аксоны тянутся вдоль брюшной цепочки, обеспечивая быструю реакцию избегания в случае опасности.

Следует отметить, что не все виды полихет обладают прогрессивными чертами в отношении структурной организации нервной системы и строения рецепторных систем. Так например, у роющих видов редуцированы пальпы и глаза, у сидячих видов (*Serpula vermi-*

cularis) отсутствуют грибовидные тела и строение мозга значительно упрощено. (Беклемишев, 1964)

Структурная асимметрии найдена у представителей высших кольчатых червей. У многих семейств полихет, живущих в известковых трубках червей *spirobgia*, обнаружена вращательная асимметрия этих трубок (Palmer, 1996). Вращательное направление у них является в эволюции и проходит от симметрии к асимметрии и далее к асимметрии направления. Большинство примитивных видов червей (*Neomicrobis*) еще до сих пор демонстрируют асимметрию. Широко распространенное левое вращение у большинства видов возникло однажды у правозакрученных предков, произошедших от асимметричного предшественника. К настоящему времени уже произошло три перехода от левозакрученности к правозакрученности. Этот пример относится к структурной асимметрии.

Поведение полихет

В связи с усложнением строения ЦНС и рецепторного аппарата, у полихет, по сравнению с олигохетами, происходит усовершенствование и их поведения. В связи с тем, что у полихет мозг достигает высокого уровня дифференциации и сложности строения, у них образуются ассоциативные центры – грибовидные тела, происходит усложнение поведения.

Полихеты способны вырабатывать стойкие пищевые условные рефлексы на сигналы, адресующиеся к разным сенсорным системам. У полихет в отличие от планарий при выработке приспособительных реакций большую роль наряду с сенсбилизацией играет механизм замыкания условных связей. Об этом свидетельствует увеличение положительных реакций от опыта к опыту и длительное их сохранение. Возможность выработки дифференцировки, угашения и самопроизвольного восстановления временных связей свидетельствует о том, что у полихет вырабатываются классические условные рефлексы.

Важной для эволюционной физиологии проблеме физиологических механизмов приобретенных, а также врождённых форм поведения полихет посвящен целый ряд исследований (Evans, 1966; Воронин и др., 1972; Clark, 1967; Сергеев, 1979; Карась и др., 1975).

Эванс (Evans, 1966) на основании собственных опытов высказал мнение о неассоциативной природе приобретенных пищевых и обо-

ронительных реакций у полихет (*Nereis diversicolor*) . Автор наблюдал только суммационный эффект (от 6 до 24 часов).

Ряд работ посвящен исследованию у полихет привыкания. (Clark, 1960; Evans, 1969; Карась, Зельманович, 1971; Карась и др., 1975). Наряду с изучением основных свойств: этой неассоциативной формы обучения (динамики, скорости, прочности), специально выявляли роль надглоточного ганглия в формировании привыкания. Опыты проводили на двух видах у двух видов полихет: *Nereis diversicolor* и *N. pelagica* (Карась и др., 1975).

Был выбран вибрационный раздражитель, оптимальные параметры которого определялись в ходе опытов. Ответная реакция выражалась в сокращении тела червя или движении вперед. Критерием привыкания служило отсутствие любого движения на пять последовательных применений раздражителя. Возможность сохранения привыкания при длительных интервалах тестировали в течение 5, 10, 17, 20, 24 часов. Оказалось, что привыкание на повторяющийся вибрационный сигнал в среднем возникает после 35 его применений. Привыкание сохранялось в течение 17 часов, что выражалось в значительном снижении начальной частоты ответов и их динамики. После экстирпации надглоточного ганглия привыкание не наблюдалось. Это указывало на то, что он оказывает тормозящее влияние на рефлексы нижележащих отделов и участвует в выработке привыкания. Кроме надглоточного ганглия, стебельчатые тела полихет являются тормозными центрами рефлекторной деятельности, причём не только приобретенных, но и врожденных поведенческих реакций. Так, например, nereисы, в отличие от дождевых червей, после удаления надглоточного ганглия не питаются, не закапываются, становятся гиперактивными и непрерывно аэрируют свои трубки. Это говорит о том, что после удаления надглоточного ганглия снимаются тормозные влияния надглоточного ганглия на рефлексы брюшной цепочки.

Было высказано предположение, что подглоточный ганглий может оказывать активирующее влияние при данной форме обучения. (Карась, Зельманович, 1971; Карась и др., 1975).

У полихет *Nereis pelagica* (беломорская форма) вырабатывали истинные двигательные условные рефлексы, сочетая безусловный раздражитель с вибрационным или световым стимулы, которые первоначально были индифферентными к данному виду поведения (Воронин и др., 1972). Условный рефлекс образовывали согласно класси-

ческой схеме: безусловное подкрепление следовало через 5 сек после начала действия индифферентного раздражителя и действовало 40-60 сек.

Выработанная реакция на световой стимул (увеличение фоновой освещенности с 10 до 40 люкс) выражалась в изменении первоначального фотонегативного ответа червя (резкое сокращение тела и уход внутрь трубки) на поисковую пищевую реакцию.

В контрольных экспериментах применяли обратный порядок следования условного и безусловного стимулов, а также подавали два тестовых стимула в начале и конце опыта. В контрольных опытах применяли также только условный сигнал. Эти пробы на псевдообуславливание и суммацию разномодальных раздражителей позволили разграничить неспецифические эффекты сенсibilизации от истинного условного рефлекса.

Полученные в различных сериях экспериментов результаты показали, что у полихет *Nereis* формируются типичные условные пищевые рефлексы на вибрационный и световой стимулы. На это указывало, в частности, возрастание на протяжении 6-15 дней числа адекватных реакций от опыта к опыту до максимальных значений (от 80% до 100%).

При обратном порядке следования стимулов (псевдообуславливание) такого увеличения числа правильных ответов не наблюдалось (рис.1.5).

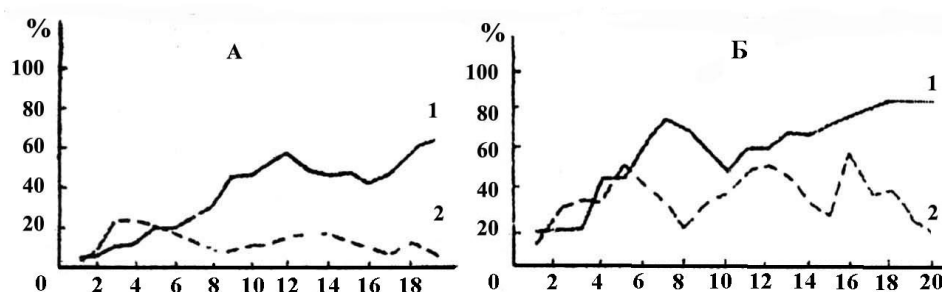


Рис. 1.5. Динамика формирования условных реакций у полихет при прямом и обратном порядке следования ассоциированной пары раздражителей. Графики суммарных результатов опытной (1) и контрольной (2) групп, статистически обработанных методом взвешенной скользящей средней. А – динамика положительных реакций при прямом порядке, Б – то же при обратном порядке следования раздражителей. По оси абсцисс – порядковый номер опыта, по оси ординат – процент правильных ответов.

Сформированные истинные условные рефлексы постепенно угасали при отсутствии подкрепления, но могли самопроизвольно восстанавливаться.

Итак, у полихет, в отличие от планарий и дождевых червей, при выработке приобретенных реакций большую роль играет механизм замыкания условной связи. Об этом свидетельствуют следующие факты: наличие четкой тенденции к увеличению положительных реакций от опыта к опыту, относительно высокая стабильность этих реакций, сохранение их после 3-дневного перерыва в опытах, возможность выработки к ним дифференцировки и их угашение, самопроизвольное восстановление рефлексов..

Эксперименты с удалением грибовидных тел у полихет (*N. divirsicula*) показали, что после операции не вырабатываются и не сохраняются ранее выработанные условные рефлексы, Это указывает на то, что грибовидные тела являются ассоциативными центрами мозга олигохет.

К сожалению, поведенческая асимметрия у этих червей не исследовалась. Однако наличие структурной асимметрии указывает на большую вероятность ее присутствия у полихет.

Итак, анализ строения ЦНС и способности к обучению у плоских и кольчатых червей позволяет проследить эволюционные прогрессивные преобразования структур нервной системы, процесса цефализации и централизации у этих беспозвоночных, а также развитие и усложнение индивидуально приобретаемых реакций от примитивных форм у планарий и олигохет до типичного условного рефлекса, основанного на формировании прочной временной связи у полихет. С очевидностью проявляется у червей тесная связь между морфологическими особенностями ЦНС и функциональными её проявлениями, в том числе и поведенческими реакциями.

Тип членистоногие (Artropoda)

Тип членистоногие включает два класса: ракообразные и насекомые.

Морфология ракообразных (Crustacea)

Ракообразные – филогенетическая ветвь членистоногих, которые произошли от аннелид. Они имеют общих предков с насекомыми, но не достигли их высоты организации.

В процессе эволюции ракообразных, как и других групп членистоногих, произошли значительные прогрессивные изменения – уменьшение числа сегментов тела и связанная с этим концентрация элементов ЦНС. У примитивных ракообразных (дафний) нервная система напоминает таковую кольчатых червей и состоит из головных ганглиев и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. У высших ракообразных (десятиногих) происходит усложнение ЦНС по сравнению с аннелидами – слияние отдельных ганглиев брюшной цепочки и головных ганглиев в синганглии.

У высших ракообразных образуются два нервных узла – головной и брюшной мозг. Головной мозг крабов, так же, как у полихет, состоит из трех отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума, но он более дифференцирован. Грибовидные тела протоцеребрума по своей структуре несут более прогрессивные черты, чем у полихет. Грибовидные тела посредством обонятельного глобулярного тракта и зрительно-обонятельной хиазмы связаны с важнейшими мозговыми центрами – зрительным и обонятельным. В среднем отделе мозга находятся два важных антенальных центра, от которых отходят осязательные и обонятельные волокна к антеннулам. Тритоцеребрум связан с иннервацией тактильных рецепторов, расположенных на антеннах.

Организация сенсорных систем у ракообразных приобретает ряд прогрессивных свойств. Органы зрения у высших ракообразных имеют принципиальное отличие от строения глаз у кольчатых червей. Это сложные фасеточные глаза, состоящие из мелких отдельных глазков-омматидиев. Ракообразные различают свет и тень, реагируют на движущиеся раздражители, некоторые представители имеют цветное зрение.

У ракообразных, ведущих, главным образом, водный образ жизни, первостепенную роль играет хеморецепция в различных видах поведения.

В отличие от полихет тактильные рецепторы более дифференцированы и сложны, так, у высших ракообразных имеется три типа тактильных рецепторов: воспринимающие направление потока воды, низкочастотные ударные волны и вибрацию воды, волосковые

рецепторы антенн и антеннул, реагирующие на прикосновение твердых тел. У ракообразных имеются органы равновесия – статоцисты, определяющие положение их тела в пространстве. Таким образом, обонятельные, зрительные и тактильные рецепторы имеют большое значение при ориентации крабов в пространстве, поиске пищевых объектов, половом поведении и самообороне.

Ракообразные обладают наружным скелетом, суставными конечностями и рядом других особенностей, которые отличают их от аннелид. Класс ракообразных включает большое число видов, представители которых отличаются друг от друга по сложности организации ЦНС и поведению (Yerks, Hyggins, 1903; Заварзин, 1941; Беклемишев, 1964; Laverack, 1962; Waterman, 1961; Карась, 1964; Bullock, Horridge, 1965; Детьер, Стеллар, 1967; Проссер, Браун, 1967; Abramson, Feinman, 1987, 1988; Федотов, 1988; Догель, 1975).

Наибольшего развития достигли представители высших ракообразных (Decapoda). Усложнение строения нервной системы у всех членистоногих заключается в тенденции к слиянию отдельных ганглиев брюшной цепочки и головного отдела в более сложные синганглии. У крабов образуются два нервных узла: головной мозг и брюшной мозг (рис. 1.6).

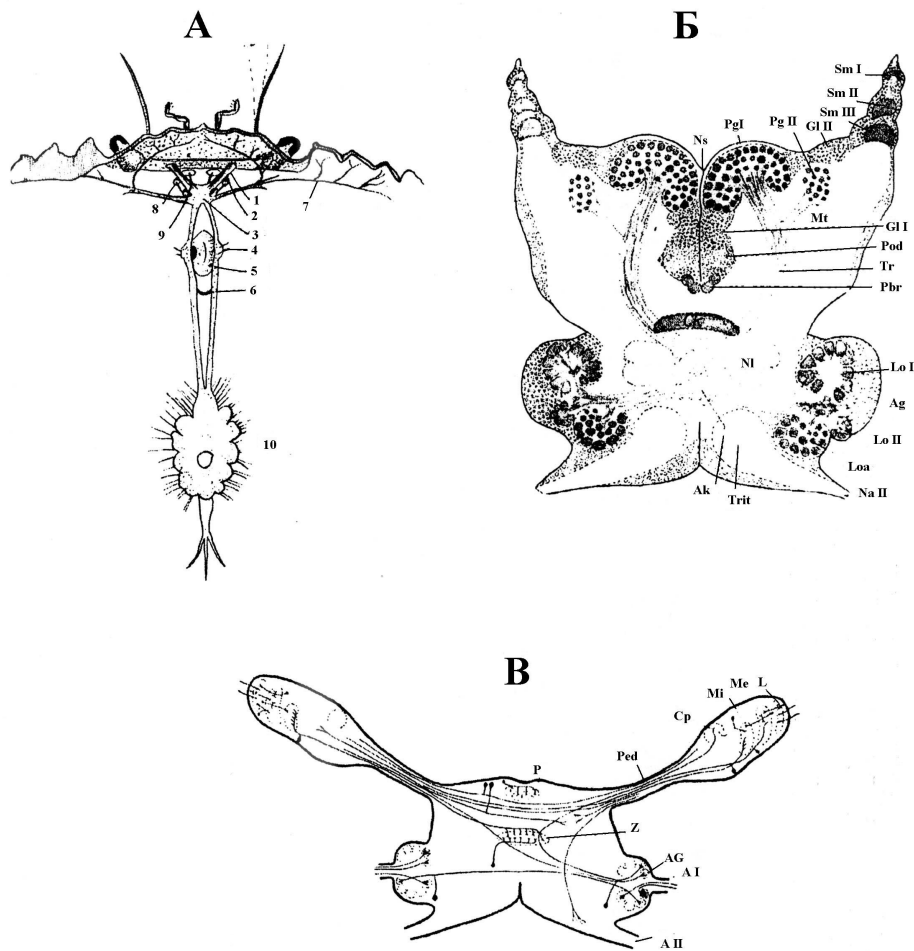


Рис. 1.6. Схемы строения нервной системы у крабов. А – общая схема строения нервной системы краба *Carcinus maenas*: 1 – зрительный нерв, 2 – глазодвигательный нерв, 3 – головной мозг, 4 – подглоточный ганглий, 5 – пищевод, 6 – поперечная комиссура, 7 – сегментарный нерв, 8 – нервы 1-х антенн, 9 – нервы 2-х антенн, 10 – брюшной мозг (По Бете, 1897).

Б – поперечный срез мозга краба *Calocarus mac*. Ag – ганглиозные клетки дейтоцеребрума, Ak – антеннальная комиссура, Ск – центральное тело, YEI, YEII – клетки глобумерного типа. LoI, LoII, Loa – клубочки обонятельных долей дейтоцеребрума. NaII – антеннальные нервы, Pbr – протоцеребральный мост, Pcd – локализация грибовидных тел с нормально развитыми зрительными центрами, Pgl, PglI, PglII – медиальные и латеральные гломерулы, SmI, SmII, SmIII – зрительные ганглии, Fg – ольфакторно-глобумерный тракт, Frit – тритоцеребрум.

В – схема проводящих путей у краба *Carcinus maenas* (тип с нормально развитыми глазами). Ped – глазной стебелек, L, Me – зрительные ганглии, Cp – грибовидные тела, L – протоцеребральный мост, Ag – клубочки антенн, AI – антенны первые, AII – антенны вторые (По Ганстрему, 1926).

Надглоточный ганглий (головной мозг) высших ракообразных состоит из парных ганглиев и подразделяется на три отдела: прото-, дейто- и тритоцеребрум. В протоцеребруме расположены скопления ганглиозных клеток, образующих зрительные доли (*Lobi optica*), от которых отходят глазные нервы. Наибольшего развития эти доли достигают у высших ракообразных. В передней части протоцеребрума или в глазных стебельках у декапод находятся грибовидные тела. Они состоят из скоплений мелких ганглиозных клеток – глобул, отростки которых образуют волокнистые пучки или стебельки, связанные со специфическими ассоциативными областями нейропиля – гломерулами. Эти образования встречаются во всех центрах мозга. Посредством основного проводящего пути – обонятельно-глобулярного тракта и зрительно-обонятельной хиазмы гломерулы грибовидных тел связаны с важнейшими мозговыми центрами: зрительными и обонятельными. Стебельки грибовидных тел входят в центральное тело, которое также имеет связи со всеми главными частями мозга (рис 7). Грибовидные тела рассматриваются в качестве высшего отдела мозга членистоногих, как наиболее дифференцированный центр, к которому сходятся пути, идущие от зрительного и обонятельного анализатора, а также как центр ассоциативной деятельности (Hanstrom, 1928; Заварзин, 1941; Беклемишев, 1964; Strausfeld et al., 1998). Характерное для надглоточного ганглия тормозящее действие на нижележащие ганглии брюшной цепочки у ракообразных осуществляют именно грибовидные тела.

Дейтоцеребрум у ракообразных образован двумя обонятельными долями (антенальными) центрами, от которых в составе антенального нерва отходят обонятельные и осязательные афферентные волокна к антенулам (первая пара антенн). Этот нерв иннервирует также статоцисты, расположенные в их основании. Таким образом, антенулы связаны со многими видами рецепции: обонянием, осязанием и равновесием.

Для этой части мозга характерно наличие антенальных клубочков (гломерул), в которых оканчиваются нервные волокна хеморецептивных и осязательных чувствительных клеток, дендриты ассоциативных клеток ганглиев и моторных нейронов, а также комиссур, соединяющих обе половины дейтоцеребрума. Здесь же оканчиваются клетки ольфакторно-глобулярного тракта, отростки которых

идут в гломерулы грибовидных тел, тесно связанных со зрительными центрами.

Тритоцеребрум состоит из парных долей, которые переходят в окологлоточные комиссуры. Обе половины тритоцеребрума связываются с вышележащими отделами мозга с помощью фибриллярных пучков. Эта часть мозга иннервирует вторые антенны, снабженные тактильными рецепторами.

Чувствительные тактильные волокна и щетинки конечностей, а также кожа брюшка иннервируются ганглиями брюшного мозга. Он состоит из трех частей. Передняя часть образована слиянием шести ганглиев и иннервирует третью пару челюстных ножек и третью пару ротовых конечностей. Средняя часть брюшного мозга состоит из пяти ганглиев и обеспечивает иннервацию всех конечностей. Задняя часть мозга включает 5-7 ганглиев.

Регулирующее влияние головного мозга на ганглии брюшной цепочки у высших ракообразных (Decapoda) осуществляется благодаря преобразованиям межганглионарных связей, дифференциации мозгового вещества ганглиев на определенные области с разными типами синапсов, строгой локализацией чувствительных и двигательных ядер и возникновению особой формы объединяющих эти ядра аппарата комиссур вместо диффузных связей ганглиев у червей.

Церебральный ганглий высших ракообразных является не только координирующим центром, но и оказывает тормозное влияние на осуществление безусловных рефлексов. Показано, что разобщение головного мозга от брюшного у краба *Carcinus maenas* вызывает резкое усиление пищевого и полового рефлексов, а также реакции чистки антенн. (Bethe, 1930).

Высшие ракообразные занимают промежуточное положение в развитии ЦНС между аннелидами и насекомыми. Особенность их ЦНС заключается не только в наличии межганглионарных связей комиссур, но и в появлении диффузных связей, которые осуществляются отдельными вставочными нейронами, выполняющими роль проводящих путей. Система вставочных нейронов, соединенных между собой по типу клеток ретикулярной формации, возможно, является морфологическим субстратом высших функций у ракообразных (Waterman, 1961).

Благодаря наличию разнообразных видов рецепторов, а также их более сложного строения обеспечивает усиление аналитической способности высших ракообразных по сравнению с аннелидами.

У Crustacea при разных формах поведения (поисках пищи, размножении и т.д.) особое значение имеет хеморецепция: (Bethe, 1930; Doflein, 1910; Waterman, 1961). Органы химического чувства в виде волосков с легко проницаемой кутикулой сосредоточены главным образом на антенулах (Догель, 1975).

Тактильная чувствительность играет важную роль во всех видах деятельности ракообразных. Органы осязания приурочены к определенным точкам тела. Осязательные волоски и щетинки располагаются на клешнях, ходильных ножках, на панцире и брюшке, передней поверхности тела. В электрофизиологических исследованиях на отдельных клетках омара были выявлены три типа тактильных рецепторов: 1) рецепторы, воспринимающие направление потока воды, 2) рецепторы, воспринимающие только низкочастотные ударные волны и вибрацию воды и служащие механизмом «дистантного осязания» 3) находящиеся на антеннах и на антенулах большие волосковые рецепторы, реагирующие на прикосновение твердых тел (Laverack, 1962),.

Органы равновесия –статоцисты, позволяющие животному определить положение тела в пространстве, имеются только у высших ракообразных: (Decapoda, Isopoda и др.) Чувство равновесия. Восприятия звуковых колебаний у ракообразных не установлено. Хорошо развиты у высших раков органы зрения (Buddenbrock, 1953; Waterman, 1961). Это сложные фасеточные глаза, состоящие из множества омматидиев. Подобные глаза дают мозаичное изображение – комбинацию мелких частичных изображений, сливающихся в единый образ. Ракообразные различают свет и тень, а у некоторых видов обнаружено цветное зрение. Они реагируют, главным образом, на движущиеся предметы. Зрение у ракообразных имеет большое значение при ориентации в пространстве; поиске убежища, самозащите и половом поведении. В качестве примеров можно привести компасную реакцию крабов, маскировку крабов под цвет грунта, реакцию угрозы или бегства при приближении врага, манящие движения ярко окрашенной большой клешни крабов *Uca* для привлечения самки (Waterman, 1961), В поиск пищевого объекта вовлекаются все дистантные рецепторы: хемочувствительные, тактильные, зрительные (Brock, 1926). В водной среде основная роль принадлежит органам обоняния и осязания (рецепторы течения и давления), на берегу - зрению. Точная ориентация источника запаха осуществляется рецепторами, воспринимающими направление течения воды (реотак-

сическая ориентация). Эти органы, как и хеморецепторы, имеются в области рта, клешнях и других конечностях. При поиске пищи сигнальное значение имеют как движущиеся зрительные объекты, так и неподвижные (Brock, 1926).

Хорошо развитые анализаторные способности ракообразных, способствующие дифференцированию разнообразных свойств биологически значимых объектов, воспринимаемых органами зрения, химического чувства, равновесия и осязания, сочетается у этих беспозвоночных с высокими интегративными возможностями центральной нервной системы. Высока степень развития грибовидных тел у ракообразных. Их рассматривают в качестве высшего ассоциативного центра, обеспечивающий довольно сложное поведение ракообразных (Беклемишев, 1964).

Поведение ракообразных

Вместе с повышением общего уровня организации ЦНС у ракообразных произошло и усложнение разнообразных форм поведения. У высших ракообразных появляется новый тип локомоторного поведения. В отличие от аннелид локомоция крабов намного сложнее, т.к. она осуществляется с помощью суставных конечностей, которые реализуют сложные и разнообразные движения в различных средах обитания: как в водной среде, так и на суше.

Локомоторное поведение крабов разнообразно и сложно: они легко и быстро передвигаются по суше, взбираются на деревья. С помощью малой клешни (первая пара грудных ног) краб захватывает пищу, а большой – дробящей размалывает добычу, в половом поведении с помощью клешни самец приманивает и удерживает самку, в схватке с противником краб также пользуется клешней.

У высших ракообразных благодаря высокой степени централизации нервной системы, дифференциации ее структуры и усложнению организации сенсорной системы повышается их возможность приобретать более сложные и разнообразные формы индивидуального опыта на основе условно-рефлекторной деятельности, чем у аннелид.

Высшие ракообразные способны вырабатывать инструментальные условно-рефлекторные связи с различных анализаторов и переделку их сигнального значения. Сформированные связи устойчивы, но носят генерализованный характер. Впервые у ракообразных были

выработаны все виды условного торможения: угасательное, дифференцировочное и условный тормоз.

Формирование у крабов более сложных условно-рефлекторных связей на одновременный комплекс разномодальных раздражителей и выработка цепных рефлексов происходит столь же легко, как и на одиночные стимулы. Но дифференцировки комплекса от его компонентов не происходит. Крабы не способны синтезировать отдельные компоненты цепи в единое целое (Карась, 1964).

Таким образом, несмотря на то, что у высших ракообразных уже существуют сложные межанализаторные связи, они, очевидно, еще не могут служить базой для высших интегративных функций, в основе которых лежит способность к выделению относительных признаков комплексных раздражителей. Осуществление столь сложной задачи достигается только у общественных насекомых.

Высшие ракообразные обладают широким диапазоном поведенческих реакций. Пищевое поведение у крабов и раков, которые преимущественно всеядны, очень разнообразно. Например, для краба *Carcinus maenas* характерны два хищнических вида поведения: активный поиск, выслеживание добычи либо затаивание и внезапное нападение. Тактика такого поведения зависит от вида пищевого объекта. Краб-пальмовый вор, питающийся растительной пищей, поднимается на дерево, собирает плоды, которые затем переносит в укромное место (Догель, 1975).

Многие ракообразные прячутся в убежищах, используя готовые подходящие объекты (например, раковины моллюсков) или роют норы. Крабы семейства *Uca* проявляют приверженность к территории своего обитания. Высшие ракообразные характеризуются сложными паттернами репродуктивного поведения включая охрану территории, внутривидовые сражения самцов за самку, ухаживания. Имеются весьма любопытные способы оборонительного поведения. Например, манящий краб для защиты от соперника берёт клешнёй морской анемон (у которых имеются стрекательные клетки) и выставляет его перед атакующим крабом (Детьер, Стеллар, 1967).

Вопросам обучения ракообразных посвящено много работ (Yerkes, Hyggins, 1903; Van der Heude, 1920; Datta et al., 1969; Карась, 1962, 1963, 1964; Сергеев и др., 1980; Abramson, Feinman, 1987, 1988; Abramson et al., 1988; Sandeman, Varju, 1988; Varju, 1989; Nalback, 1990; Kaczer et al., 2007).

У ракообразных, обладающих высокой степенью централизации нервной системы и усложнением ее структуры в связи с дифференцировкой головных органов чувств и появлением новых способов моторики, возрастает возможность приобретать довольно сложные формы индивидуального поведения.

Высшие ракообразные (десятиногие крабы, раки) легко обучаются находить выход из простого и сложного лабиринта. В простом лабиринте с двумя выходами, один из которых давал возможность выйти в воду рак *Cambarus affinis* после 60 проб давал 60-90% правильных ответов, причём выработанный навык сохранялся и после двухнедельного перерыва. Возможна переделка приобретенного навыка при изменении места выхода из лабиринта (Yerkes, Huggins, 1903). В экспериментах на крабах *Geocarcinus lateralis* было показано, что при повторных переделках навыка ускорения выработки не происходило (Datta et al., 1969). Применяя метод поощрения и наказания (пища или убежище при правильном выборе, а при ошибке подача электрического тока) обучили крабов из семейства *Uca* находить выход из простого и сложного лабиринтов (Schwartz, Safir, 1915; Van der Heyde, 1920).

У раков – отшельников *Eupagurus longicarpus* был легко выработан пищевой условный рефлекс на переход в затемненную половину аквариума, находилась пища. Эта сигнальная реакция сохранялась в течение 13 дней (Spoulding, 1904). Исследование общих и специфических черт и механизмов условно-рефлекторной деятельности было проведено на крабах *Carcinus maenas* (Карась, 1962-1964). Были поставлены следующие задачи: 1) установить возможность образования двигательных пищевых условных рефлексов на одиночные раздражители с разных анализаторов и дать им характеристику; 2) проследить возможность выработки разных видов внутреннего торможения (угасательного, дифференцировочного, условного тормоза) и проследить динамику их развития; 3) выяснить возможность выработки пищевых условных рефлексов на одновременные комплексы и цепи раздражителей. Животное помещали в экспериментальный аквариум, заполненный морской водой на 15 см. В экспериментальной камере можно было подавать различные условные раздражители: затемнение половины аквариума, мелькающий свет, низкочастотные колебания воды, наклоны съёмного дна. Применялись одиночные раздражители и различные их комбинации (комплексы и цепи). Подкреплением служили кусочки рыбы. Условная реакция выражалась в переходе краба в ту половину аквариума,

где действовал сигнал. Тормозный сигнал длился 30 сек. Интервалы между пробами колебались от 1,5 до 3 мин. Учитывали первое появление и стабилизацию условных рефлексов. Выработка положительных условных рефлексов проводилась в трех сериях опытов: 1) выработка условных зрительных реакций на затемненность, мелькающий свет, 2) Образование условных реакций на тактильные сигналы (колебания воды), 3) Образование условных рефлексов со статорецепторов. Была установлена возможность выработки прочных условных рефлексов на одиночные раздражители с разных анализаторов в пределах 30 сочетаний. Условные рефлексы сохранялись более трех недель. Однако, они носили генерализованный характер, что проявлялось в вариабельности латентного периода и в наличии межсигнальных реакций. При этом выявилась четкая зависимость скорости формирования условного рефлекса от биологической значимости раздражителя. Так, образование прочной временной связи на колебание воды и наклон дна происходило быстрее, чем на зрительный сигнал, что, видимо, определяется большей экологической значимостью вибрационных раздражителей, их ведущей роли наряду с хеморецептивными стимулами в поисково-пищевом поведении крабов (Brock, 1926; Waterman, 1961; Laverack, 1962).

У крабов были обнаружены основные виды внутреннего торможения: угасательное, дифференцировочное, тормозного, но они могли быть нестойкими, как например, дифференцировка на зрительные раздражители. Угасание пищевого условного рефлекса происходило с последующим его восстановлением. После 5-10 правильных ответов на дифференцировочный сигнал обычно происходило растормаживание реакции. Выработка совпадающего условного тормоза при сочетании тормозного агента и положительного, адресованных к тактильному и зрительному анализаторам, зависела от интенсивности тормозного агента. На сильный тормозный раздражитель (мелькающий свет) вырабатывался стойкий условный тормоз (60-78% адекватных ответов), а слабый (затемнение) условный тормоз не закреплялся. Итак, отличительной чертой тормозных рефлексов является их нестабильность, нестойкость и фазовый характер проявления. Эти особенности, видимо, связаны с преобладанием у ракообразных возбуждательного процесса над тормозным.

Исследовали интегративные возможности нервной системы крабов *Carcinus maenas*, образуя рефлексы на одновременные комплексы и цепи раздражителей, (Карась, 1962, 1963, 1964) На одновремен-

ный комплекс раздражителей с двух анализаторов условный рефлекс образуется также легко как на и на одиночный сигнал, однако, даже за 65-105 неподкреплений дифференцирования комплекса от его компонентов не происходит. У многих крабов при этом выявлялись признаки неврозов. Условный рефлекс на трехчленную цепь раздражителей вырабатывается с той же скоростью, что и на одиночный агент, но синтеза членов цепи в единый раздражитель не происходит, т.е. каждый компонент цепи не теряет своего сигнального значения и слияния отдельных компонентов в единый комплекс не происходит.

Имеющиеся результаты указывали на наличие у высших ракообразных относительно простых форм аналитико-синтетической деятельности, а именно установление связей отдельных свойств раздражителя с ответной реакцией организма. Объединение отдельных раздражителей в комплекс возможно лишь в том случае, если каждый компонент несет дополнительную биологическую информацию, например, другое сигнальное значение (как в случае условного тормоза).

У ракообразных вырабатывали не только пищевые, но и оборонительные условные рефлексы (Сергеев и др., 1980; Abramson et al., 1988; Abramson, Feinman, 1987, 1988; Kaczer et al., 2007). В экспериментах на длинопалых раках *Astacus leptodactylus* (Сергеев и др., 1980) условным сигналом служил звуковибрационный раздражитель (бульканье воды), а безусловным - тактильно-болевое воздействие на левую клешню или электроболевое раздражение правой клешни. Впервые условно-рефлекторная реакция при тактильно-болевом подкреплении возникала после 2-16 сочетаний, а при электроболевом – после 18 сочетаний. У большинства раков рефлекс становился прочным (до 70% правильных реакций) после 58-72 сочетаний. Для угашения выработанного рефлекса требовалось от 8 до 82 изолированных предъявлений условного раздражителя.

Очевидно, что у раков данного вида были образованы истинные условных рефлексов.

Условный оборонительный навык вырабатывали у крабов *Carcinus maenas* (Abramson, Feinman, 1987, 1988; Abramson et al., 1988). Вытягивание глазного стебелька на действие направленной струи воздуха служило безусловной реакцией, слабая вибрация использовалась в качестве условного стимула. Условный рефлекс вырабатывался после 40 сочетаний условного и безусловного сигналов. Обучение происходило при одновременной подаче стимулов, чем при

изолированном действии условного и безусловного раздражителей. Приобретенный навык сохранялся 1-2 дня. Авторы рассматривали полученные результаты как доказательство способности крабов к условно-рефлекторному обуславливанию по Павлову.

Любопытны данные исследования, в котором были обнаружены особенности памяти у крабов *Chasmagnathus granulatus*, имеющий различный иерархический статус (Kaczer et al., 2007). Оказалось, что субдоминантные особи дольше сохраняют памятный след от зрительного сигнала опасности (надвигающаяся тень), чем крабы, доминирующие при внутривидовых сражениях.

Целенаправленное исследование пространственно-моторной асимметрии проводилось также на ракообразных (Карась, Удалова, 1988; Удалова и др., 1990). В качестве объекта для изучения асимметрии направления движения, или его предпочтения использовались представители высших ракообразных с разной степенью сложности организации ЦНС и поведения: черноморские крабы *Carcinus maenas* и бокоплав *Gammarus oceanicus*. У крабов асимметрию предпочтения движения изучали по методике активного избегания. Опыты проводили в аквариуме, перегороденном на два отсека: светлый и темный (зона комфорта). Крабы избегали светлую часть аквариума и переходили в затемненную часть, т.к. обладали отрицательным фототаксисом. Переход мог быть осуществлен ими через боковые проемы – правый или левый. Условия опыта обеспечивали равновероятный выбор правого или левого направления. Животных тестировали в течение одного дня. О наличии асимметрии судили по соотношению числа выходов через соответствующий левый или правый проем, а также по числу крабов, выбирающих левый или правый проем. Было выявлено для всей выборки достоверное правостороннее предпочтение ($p < 0.001$). Полученные результаты свидетельствуют не только о наличии индивидуальной, но и видовой функциональной пространственно-моторной асимметрии. На этом уровне развития ЦНС ракообразных выявляется латерализация функции мозга.

При изучении поведения бокоплавов в тесте открытого поля обнаружена пространственно-двигательная асимметрия. Она достоверно проявлялась в большем количестве движений по часовой стрелке (направо) или против нее (налево). Животные с правосторонней или левосторонней асимметрией преобладали, составляя 93% всей вы-

борки (n=204). Существенно нарушалось поведение гаммарусов при воздействии на них токсинов (нефтяного загрязнения).

Американские ученые из Йельского университета (Dietl et al., 2006) исследовали ископаемых брюхоногих, которыми питается краб *Calappa flamea*. В работе было показано, что краб этого вида не способен вскрыть левоспиральную раковину моллюска, потому, что специальное приспособление для вскрытия раковин у него есть только на правой большой клешне, а потому «левых» улиток он просто выбрасывает.

Многие из раковин несут следы попыток их вскрытия крабами, причем больше царапин отмечено на правоспиральных улитках – на 10 из 11 изученных пар улиток, что указывает на то, что членистоногие хищники предпочитают брюхоногих с правозакрученной раковиной. Обычно краб захватывает раковину острым концом от себя, и в случае правозакрученной раковины это означает, что выходное отверстие находится справа и доступно правой клешней хищника. Но в случае левозакрученной раковины устье находится слева, и тогда крабу, для успешного извлечения улитки, нужно повернуть ее заостренным концом к себе, что сильно затрудняет добычу, и краб зачастую отказывается от нее. В природе левозакрученных раковин очень мало, и, видимо, поэтому крабы в процессе эволюции выработали себе приспособление для вскрытия именно «правых» раковин. Однако, и «левые» улитки не исчезли с лица Земли, возможно, потому, что им легче избежать хищников.

Итак, высшие ракообразные имеют сложные межанализаторные связи, которые, однако, еще не могут служить базой для реализации высших интегративных функций, в основе которых лежит способность к выделению относительных признаков раздражителя и установлению связей между различными свойствами объектов или явлений. Осуществление такой сложной интегративной задачи в рамках узловой нервной системы стало возможным только у общественных насекомых в результате далеко идущей у них специализации анализаторов и организации мозга (Чеснокова, 1959). Отметим, что по уровню дифференциации мозга десятиногие раки близки к высшим насекомым. Особенно большое сходство между ними обнаруживается в строении сложных глаз, зрительных центров, а также органов обоняния.

Морфология Насекомых (Insecta)

Класс насекомых – самый многочисленный в животном мире. Он насчитывает более миллиона видов, представители которых весьма значительно отличаются друг от друга как по уровню организации ЦНС, так и по поведению. Высшие социальные насекомые обладают наиболее сложной, по сравнению с другими беспозвоночными, центральной нервной системой и наиболее разнообразными пластичными формами поведения. Рассмотрим морфофизиологические особенности ЦНС у самых высокоорганизованных представителей перепончатокрылых, общественных насекомых и проанализируем связь между развитием их нервной системы и поведением (Рис. 1.7).

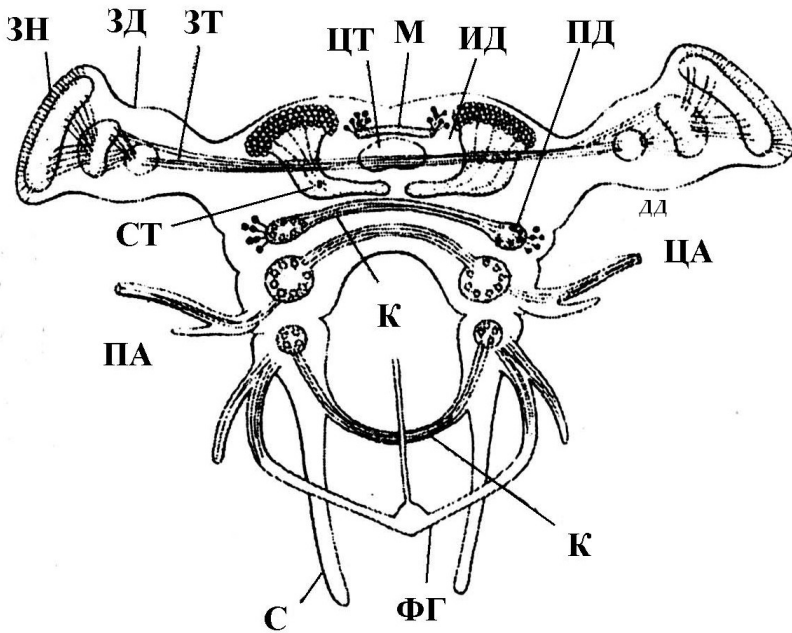


Рис. 1.7. Схематическое изображение главных частей мозга насекомого и основных проводящих путей (Snodgars, 1935).

ДД – добавочная доля, ЗД – зрительная доля, ЗН – зрительный нерв, ЗТ – зрительный тракт, ИД – интрацеребральная кора, К – комиссуры, М – мост, ПА – первичные антенны, ПД – протоцеребральные доли, С – связи, окружающие пищевод, идущие к подпищеводному ганглию, СТ – стебельчатые, или гребневидное тело, ФГ – фронтальный ганглий, ЦА – центральные антенны, ЦТ – центральное тело.

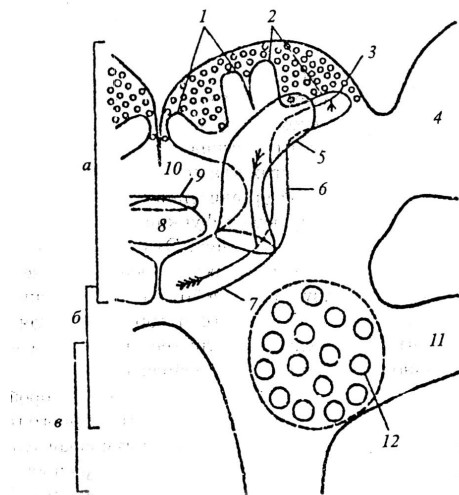


Рис. 1.8. Схема фронтального среза через надглоточный ганглий таракана (по Weiss, 1974). А – протоцеребрум, б – дейтоцеребрум, в – тритоцеребрум. 1 – медиальная и 2 – латеральная чашечки, 3 – глобулярная клетка, 4 – оптическая доля, 5 – альфа – доля. 6 ножка, 7 – бета-доля, 8 – центральное тело, 9 – протоцеребральный мост, 10 – pars intercerebralis, 11 – антеннальный нерв, 12 – антеннальная доля.

В головном отделе слившиеся ганглии образуют мощный головной мозг, куда приходит вся жизненно важная информация от различных органов чувств. Мозг насекомых становится высшим ассоциативным и интегративным центром и на основе анализа получаемой информации вырабатывает адекватные формы ответных реакций. Структура мозга и его размеры значительно различаются у представителей класса насекомых. Так, отношение объема мозга к объему туловища составляет: у майского жука – 1:3290, у рабочего муравья – 1: 280, а у пчелы – 1: 174 (Лапицкий, 2004).

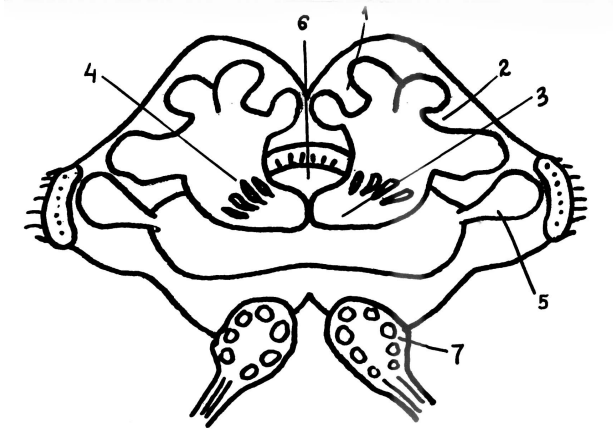


Рис. 1.9. Фронтальный срез мозга муравья (по Vowles, 1955). 1-медialная чашечка, 2 – латеральная чашечка, 3 – бета-доля, 4 – альфа-доля, 5 – внутренний оптический ганглий, 6 – центральное тело, 7 – антеннальные гломерулы.

У насекомых ЦНС подразделяется на головной мозг и туловищный (брюшной) мозг (рис. 1.9) (Заварзин, 1941; Цвиленева, 1970; Плотникова, 1978, 1979; Свидерский, Плотникова, 2002; Лапицкий, 2004; Тыщенко, 1986).

Головной мозг состоит из ганглиев и представляет собой сложную морфо-функциональную структуру, куда стекается вся жизненно важная информация от различных органов чувств. Головной мозг выполняет функцию высшего анализатора, вырабатывая на основе получаемой информации адекватные формы ответных реакций. Он обеспечивает наиболее сложные формы поведения, а также контролирует работу нижележащих сегментарных центров. Исключительно велика роль головных ганглиев в управлении локомоторной активностью. Они, получая от органов чувств необходимую информацию о внешней среде, обеспечивают адаптивное поведение. В отсутствии головных ганглиев двигательное поведение животных становится хаотичным.

Головные ганглии насекомых (надглоточный и подглоточный) вместе с окологлоточными коннективами образуют окологлоточное нервное кольцо.

Надглоточный ганглий состоит из трех отделов: прото-, дейто-, и тритоцеребрума. Протоцеребрум образован ассоциативными и чувствительными нейронами и включает большие оптические доли. В

области оптических долей имеются три синаптические переключения, через которые осуществляется приток сенсорной информации от омматидиев фасеточных глаз в нервные центры. В состав протоцеребрума входят парные грибовидные тела, комплекс центрального тела и протоцеребральный мост.

Каждое грибовидное тело состоит из одной или двух вогнутых чашечек, ножек и отходящих от нее двух долей.

Над чашечками и вдоль их края лежат многочисленные мелкие тела глобулярных клеток, каждая из которых представляет униполярный нейрон, ветвистый отросток которого посылает коллатерали в чашечку и в дистальные части двух долей. Расположение отростков глобулярных клеток в большой мере определяет форму грибовидных тел, отделенных от соседнего неструктурированного нейропилия глиальной оболочкой. В системе волокон, образующих грибовидные тела, различают внутренние волокна-отростки клеточных тел, расположенных в других зонах мозга. Между чашечками грибовидных тел находятся две группы нейросекреторных клеток, гормоны, которых управляют метаболизмом, регулируя линьку, метаморфоз и диапаузу. Грибовидные тела, локализованные так же, как и комплекс центрального тела в протоцеребруме, достигают у насекомых своего высшего развития и являются координирующим центром управления сложных форм поведения. Грибовидные тела играют ведущую роль в анализе зрительной, акустической и обонятельной информации.

Электрофизиологическим методом были обнаружены специфические локально расположенные интернейроны, ответственные за воспроизведение «песен» ухаживания и призывной у сверчков Согласно мнению Ф. Хюбера грибовидные тела осуществляют контроль за временной последовательностью поведенческих актов, что определяется различной скоростью проведения возбуждения по параллельным каналам системы грибовидных тел. Существуют предпосылки того, что грибовидные тела принимают участие в процессе краткосрочной памяти у насекомых (Huber, 1962, 1983).

Ряд авторов (Mobbs, 1985; Weiss, 1974; Hawse, 1975) высказывают, однако, мнение о том, что высокая степень развития грибовидных тел насекомых коррелирует не столько со сложностью их поведения, сколько с важнейшей ролью обоняния.

Высокий уровень развития грибовидных тел у разных представителей насекомых (Strausfeld et al., 1998, Беклемишев, 1964) позволяет рассматривать их как высший интегративный центр, контролиру-

ющий наиболее сложные формы поведения этих беспозвоночных. Среди пчел наибольшего развития грибовидные тела достигают у общественных форм (*Apis* и *Bombus*). У муравьев *Componotus* объем грибовидных тел у рабочих, самок и самцов относится друг к другу как 8:4:1. По развитию грибовидных тел рабочие муравьи занимают среди насекомых первое место (Беклемишев, 1964).

Центральный комплекс состоит из протоцеребрального моста, веерообразного тела (центральное тело), эллипсоидального тела и двух модулей. Исследование анатомии, нейронного состава и синаптических связей центрального комплекса у стрекоз (Свидерский, Плотникова, 2002) показали, что это образование играет важную роль в моторной активности насекомых.

Обобщая собственные данные и результаты других исследователей (Strausfeld et al., 1998; Strausfeld, 1999), приходят к выводу (Свидерский, Плотникова, 2002), что функциональная роль центрального комплекса насекомых сравнима с ролью мозжечка позвоночных животных, т.е. центральный комплекс является важной интегративной структурой головного мозга, принимающей участие в координации движений, мышечного тонуса и сохранения равновесия, в целом определяя двигательное поведение насекомых.

У насекомых происходит концентрация структур брюшной нервной цепочки путем укорочения продольных коннективов и слияния сегментарных ганглиев (рис. 1.12).

В брюшной нервной цепочке различают грудной и брюшной отделы. В грудном отделе находятся три ганглия, которые могут сливаться в общую массу или лежать отдельно. Этот отдел нервной системы, включает про-, мезо-, и метаторакальный ганглии (Свидерский, 1979, 1988). Грудные ганглии наиболее развиты и осуществляют важные двигательные функции. В грудных ганглиях саранчи выделены особые образования - «генераторы ритма». Аналогичные образования были обнаружены и в спинном мозге позвоночных. Специфические нейронные цепи сегментарных ганглиев грудного отдела брюшной нервной цепочки управляют многими ритмически локомоторными актами, как полет, «пение», дыхание, ходьба. Кроме того, имеются нейроны – ритмоводители, обнаруженные в слуховом центре «певчих» цикад (Лапицкий, 2004). Итак, все нейронные механизмы, необходимые для управления даже сложными формами локомоторного поведения, расположены у насекомых в грудном отделе нервной цепочки.

Брюшной отдел брюшной нервной цепочки представляет собой систему более просто организованных ганглиев и связан с иннервацией кишечника и половых органов. Внутренняя структура сегментарных ганглиев брюшной нервной цепочки насекомых в достаточной степени дифференцирована. А.А. Заварзин (1941) у личинки стрекозы выделил следующие области в нейропиле сегментарного ганглия цепочки: 1) дорсальная область коннективных волокон, которые проходят транзитом из одного ганглия в другой, 2) область дорсальных корешков - двигательный нейропил, где расположены разветвления дендритов мотонейронов, 3) область ассоциативного нейропиля, включающая интернейроны, связанные с двигательными и чувствительными нейронами, 4) область вегетативных корешков – чувствительный нейропил, где находятся отростки сенсорных нейронов, локализованные вне ганглия, 5) область вентральных коннективных волокон, проходящих через ганглии или дающий концевые разветвления.

В сегментарных ганглиях насекомых, как и в спинном мозге позвоночных, обнаруживается поверхностное расположение проводящих путей, дифференциация нейропиля на моторную, чувствительную и ассоциативную области. Эти сходные признаки, как полагают (Лапицкий, 2004), указывают на правомерность принципа параллелизма в эволюции нервной организации беспозвоночных и позвоночных, выдвинутого А.А. Заварзиным.

Вместе с тем, общий контроль над функционированием двигательного аппарата насекомых осуществляется головными ганглиями. В отсутствии головных ганглиев поведение животных становится хаотичным и неадекватным.

Организация органов чувств у насекомых достигает наивысшего развития в эволюции беспозвоночных. Орган зрения у насекомых имеет сходное строение с органом ракообразных. Глаз состоит из отдельных четко отграниченных друг от друга фасеток, каждой фасетке соответствует омматидий. Омматидий содержит зрительные клетки, аксоны которых оканчиваются в оптических центрах головного мозга. Сложный глаз передает в мозг мозаичное изображение воспринимаемых объектов. В центральной ганглии зрительные раздражения синтезируются в целостный образ.

Высшие насекомые – пчелы в отличие от ракообразных, имеющих сходное строение глаз, способны к сложному зрительному анализу: различению формы и размера геометрических фигур, восприимчивости яркости и цвета предметов.

Поведение насекомых

Все изученные виды насекомых обладают способностью к ассоциативному обучению и сохранению приобретенных навыков в памяти. Наибольшей сложности и способности к ассоциативному обучению достигают общественные насекомые. В естественной среде обитания формирование различных и часто довольно сложных форм поведения у насекомых базируется на тесном переплетении врожденных и приобретенных реакций. При этом поведение многих представителей этого класса характеризуется высокой пластичностью (Гулд, Марлер, 1987).

Наибольшее число работ посвящено изучению поведения общественных насекомых: пчел (Мазохин-Поршняков, 1970; Фриш, 1980; Frish, 1967; Hammer, Menzel, 1995; Menzel, 1985, 1990; Лопатина, 1971; Карцев, Мазохин-Поршняков, 1989; Лопатина, Чеснокова, 1992) и муравьев (Резникова, 1979, 2000; Шовен, 1960; Захаров, 1978, 1980, 1984; Длусский, 1984; Forel, 1879; Wilson, 1975; Кипятков, 1991). Эти виды насекомых живут семьями, колониями, нередко насчитывающими несколько тысяч особей (Wilson, 1975). Они сообща строят жилища, добывают корм, выращивают потомство, защищаются от врагов. Их гнезда достигают огромной величины, как, например, у термитов, они отличаются удивительно сложной архитектурой. У общественных насекомых в связи с социальным образом жизни формируются сложные коммуникативные программы поведения. Так, акустическая система коммуникаций играет ведущую роль в поведении кузнечиков и сверчков (Huber, 1974).

В сравнительно-физиологическом аспекте исследований поведения насекомых, как и других животных, принципиальное значение имеет поиск критериев оценки пластичности поведения, проявляющейся, в частности, в способности адекватно реагировать на изменения внешней среды, например, на появление нового стимула.

Процессы обучения и памяти детально исследованы у пчел, а также у муравьев. Эти общественные насекомые обладают разнообразными и сложными видами врожденного и приобретенного поведения. Все муравьи – общественные насекомые, которые объединяются в семьи, насчитывающие у разных видов от сотен до тысяч особей. Связь муравья с семьей настолько велика, что изолированные одиночки неизбежно погибают (Кипятков, 1991; Длусский,

1984). У муравьев, как и в семьях других общественных насекомых (термиты, пчелы, осы) каждое насекомое выполняет часть задач, необходимых для сохранения, роста и размножения вида. Общественный уклад жизни, проявляющийся. В частности, в делении членов семьи пчёл и муравьёв на касты, существенно влияет на анатомическое строение особей и на их поведение. Семья муравьев – многолетнее сообщество, состоящее из различных каст: самцов, самок и рабочих муравьев – бесполок самок. Каста рабочих муравьев делится на солдат и фуражиров. Размножаются только самцы и крылатые самки. Однажды в жизни оплодотворенные самки (царицы) получают запас спермы, который расходуется в течение всей ее жизни. Продолжительность жизни царицы может достигать 20 лет. Оплодотворенные самки сбрасывают крылья и основывают новые семьи или остаются в старой (Захаров, 1978).

У рабочих муравьев существует возрастная смена профессий. С первых дней выхода из кокона они приобретают профессию няньки – уход и кормление личинок. С возрастом число профессий возрастает и специализация каждой особи сужается. В первые сорок дней своей жизни до полного созревания нервной системы муравьи остаются внутригнездовыми рабочими. Наиболее активные рабочие особи после выхода из гнезда выполняют работы, связанные с решением разнообразных задач в нестандартных ситуациях. Они становятся разведчиками и охотниками. Менее активные муравьи выполняют рутинную работу. Они образуют группу сборщиков пади: собирают сладкие выделения тлей (Захаров, 1978).

Многочисленными экспериментами доказана способность общественных насекомых к формированию не только простых, но и довольно сложных форм приобретённых реакций и к длительному сохранению памятных следов обучения. (Schneirla, 1952, 1962; Резникова, 1979; Дашевский и др., 1989; Карась и др., 1986).

Муравьи обладают весьма развитой способностью к решению сложных пространственных задач. Одним из направлений исследования поведения муравьёв стало изучение зависимости обучения от знака и уровня социальной мотивации (пищевой и защитной) Удобной моделью для решения этой задачи стала выработка навыка ориентации в многоальтернативном лабиринте. (Удалова и др., 1991; Дашевский и др., 1989; Карась, Удалова, 1998, 2000).

Семья муравьев *Mirgisa tubra*. (рабочие, самки и расплод) находилась в искусственном гнезде, над которым устанавливали арену, а на ней симметричный лабиринт из съёмных бумажных мостиков.

Каждая половина лабиринта имела целевую площадку с подкреплением (сахарный песок или личинка и куколки собственного вида) и симметричную площадку без подкрепления. У наиболее активных особей, индивидуально вырабатывали лабиринтный навык. Как только муравей заходил на стартовую площадку вход в лабиринт, мостик снимали. В лабиринте муравей мог брать подкрепление и выходить через на арену и далее в гнездо. После каждого цикла, т.е. передвижения от входа в лабиринт до выхода из него, все части лабиринта заменяли. Структура многоальтернативного лабиринта давала возможность муравью реализовывать множества правильных решений (циклов). Правильные циклы могли быть минимизированы по числу посещаемых участков или избыточными.

Вырабатываемый циклический навык базировался на видоспецифической форме инстинктивного социального поведения (поиск и транспортировка корма в гнездо, а также уход и защита потомства). Совпадение структуры задачи с врожденной программой социального поведения муравьев составляет основу сверхбыстрого обучения в лабиринте уже после 1-5 проб. Оказалось, что возникновение этого эффекта зависело в большой степени от уровня и знака мотивации. Быстрое образование оптимальных правильных траекторий наблюдалось при высоком уровне пищевой социальной мотивации. семьи. При обучении муравьев из сытой семьи (низкий уровень пищевой мотивации) преобладала поисково-исследовательская активность и процесс обучения в лабиринте носил стохастический, переменный характер. Муравьи - разведчики проявили способность быстро изменять стратегию поведения в лабиринте при экстренном переводе семьи с высокого уровня мотивации на низкий и наоборот. В новом «голодном» состоянии семьи они быстро оптимизировали лабиринтный навык. При переводе семьи в «сытое» состояние подобный навык нарушался за счёт возникновения исследовательского поведения (рис. 1.10).

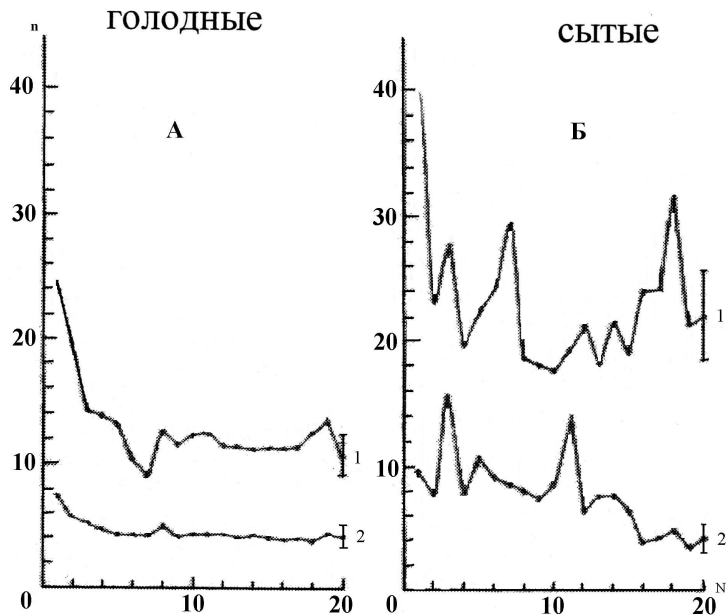


Рис. 1.10. Зависимость обучения и переключения навыка у муравьев от уровня пищевой мотивации. Зависимость среднего числа движений (n) в цикле (1) и на его первом этапе (2) и в эксперименте с переводом семьи с высокого уровня пищевой мотивации (А) на низкий (Б).

По оси ординат – среднее количество движений. По оси абсцисс – порядковый номер цикла. Вертикальные черточки – средняя величина стандартной ошибки. Остальные объяснения в тексте.

Феномен сверхбыстрого обучения наиболее четко проявился при использовании в качестве подкрепления личинок или куколок собственного вида, т.е. при реализации весьма значимой социальной мотивации – защиты потомства. В этом случае наблюдалась сверхбыстрая оптимизация лабиринтного навыка – уменьшение числа движений и продолжительности цикла, а также реализации одно-двух правильных решений (рис. 1.11).

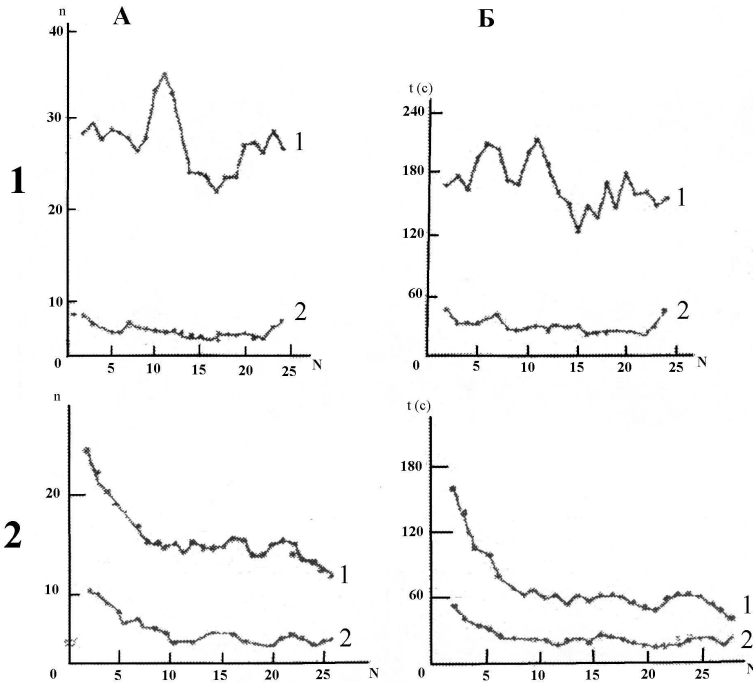


Рис. 1.11. Обучение муравьев при разных видах социальной мотивации. Зависимость числа движений (А) и времени (Б) для всего цикла обучения (1) и первого этапа обучения (2). По оси абсцисс – порядковый номер посещения лабиринта (N).

1 – фуражировочное поведение, 2 – защитное поведение (транспортировка расплода). Остальные объяснения в тексте.

Навык быстро стабилизировался. Ошибочных реакций практически не было. Поведение муравьев носило стереотипный характер. Муравьи могли переносить расплод непрерывно в течение 6-10 часов, демонстрируя высокую частоту посещений лабиринта. Очевидно, что в естественных условиях, как и в экспериментальных, при защите потомства оптимальной стратегией у муравьев-разведчиков является быстрая реализация защитной мотивации. Вырабатывается экстренное решение пространственной задачи в виде выработки кратчайших однотипных траекторий. При пищевом поведении оптимальной стратегией является наличие врожденной поисково-исследовательской активности, которая может, однако, выражаться в различной степени в зависимости от уровня насыщения семьи.

Способность общественных насекомых к переносу выработанного навыка при смене типа мотивации может свидетельствовать об уровне развития их познавательных способностей. Однако, этот вопрос является дискуссионным. Были проведены эксперименты на общественных насекомых: пчелах, осах и шмелях (Мазохин-Поршняков, Бейко, 1976; Бейко и др., 1981; Карцев и др., 2002) с целью выяснения возможности переноса навыка, приобретенного при поиске корма (пищевая мотивация) на гнездовую – при ориентации входа в гнездо с использованием одних и тех же зрительных стимулов. Полученные авторами результаты показали отсутствие переноса навыка в данной модели поведения. По их мнению, эти факты отражают специфику психики насекомых. Однако, такой вывод не подтверждается другими авторами. Так, работа (Карась, Удалова, 2000), проведенная на муравьях – разведчиках *Mirmitica tubra* в многоальтернативном лабиринте при смене выработанного навыка с пищевой мотивации (подкрепление сиропом) на защитную мотивацию (расплод собственного вида) было выяснено (рис. 1.12), что муравьи способны к «переносу» навыка. При этом у 37,5% всей выборки муравьев была выявлена способность к «переносу» навыка, у 40,6% - происходит постепенная переделка, 21,9% особей сразу осваивали новую стратегию.

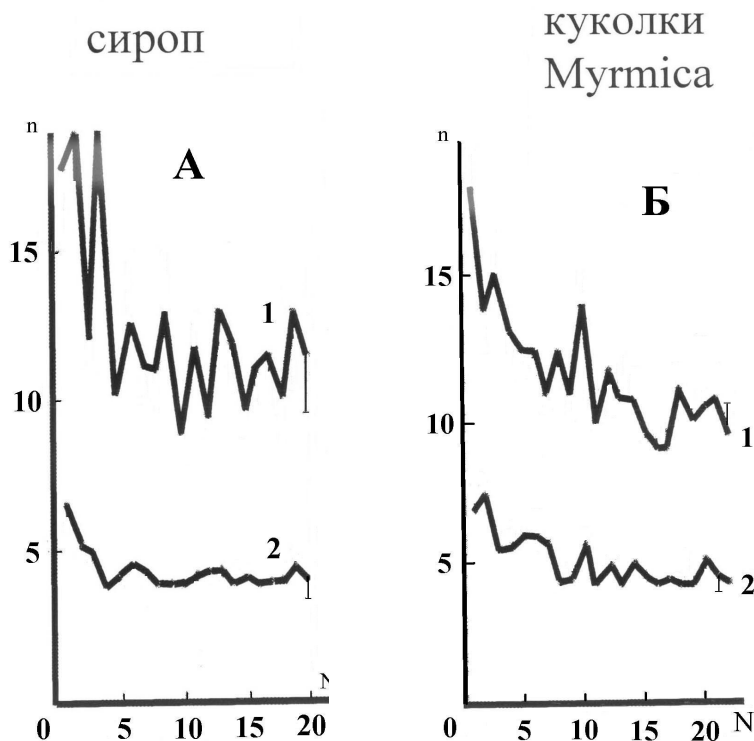


Рис. 1.12. Переключение навыка у муравьев при смене мотивации с пищевого подкрепления на оборонительное. Зависимость числа движений (n) на первом этапе цикла (2) и всего цикла (1), по оси абсцисс отложен порядковый номер посещения лабиринта (N). А – при пищевом подкреплении (сироп). Б – экзамен, подкрепление – расплод своего вида (*Murgmisa rufra*).

Приведенные результаты опытов В.М. Карцева и др. (2002), не подтвердили способности насекомых к переносу навыков при изменении вида мотивации и не согласуются с выводами других экспериментов (Удалова, Карась, 1999, Карась и Удалова, 2000, Удалова, Карась, 2005). Отрицательный результат опытов Карцева и др. (2002) объясняется тем, что оба вида поведения насекомых – гнездового и пищевого ассоциировались животными с разными сенсорными условными стимулами. Первое ассоциировалось с пространственными условными стимулами, а второе – со зрительными. Известно, что существует иерархия любых сенсорных признаков по

их биологической значимости. Пространственный признак всегда доминирует над другими (Конорский, 1970). В опытах Карась и Удаловой (2000) на муравьях пространственная структура задачи (лабиринт) не менялась и была адекватна врожденным формам поведения животных.

Для изучения вопроса о пластичности поведения насекомых у муравьев-разведчиков *Mirmica rubra* проводили переделки навыка, выработанного в многоальтернативном симметричном лабиринте при мотивации – защита потомства. При выработке лабиринтного навыка в условиях равновероятного выбора подкрепления (куколки или личинки) помещали на обе целевые площадки в правой и левой половине лабиринта. Эта модель лабиринта позволила выявить особенности пространственной памяти при ориентации муравьев (Дашевский и др., 1989; Карась и др., 1990; Удалова, Карась, 1985, 1997, 2004).

В процессе обучения муравьев было обнаружено наличие пространственно-моторной асимметрии (рис. 1.13), что выражалось в индивидуальном предпочтении правой или левой целевой площадки. Исследовали у муравьев способность к переделке сформированного навыка прохождения лабиринта в двух сериях эксперимента. В одном варианте опытов проводили переделку навыка на муравьях с отчетливым предпочтением при обучении правой или левой целевой площадки, меняя местоположение подкрепления. Помещали подкрепление только на одну ранее не предпочитаемую целевую площадку. От животного требовалась переориентация по продольной оси лабиринта (направление справа – слева или наоборот). Критерием переделки считали осуществление подряд 10 циклов с подходом к не предпочитаемой целевой площадке. С задачей справилось 87% особей.

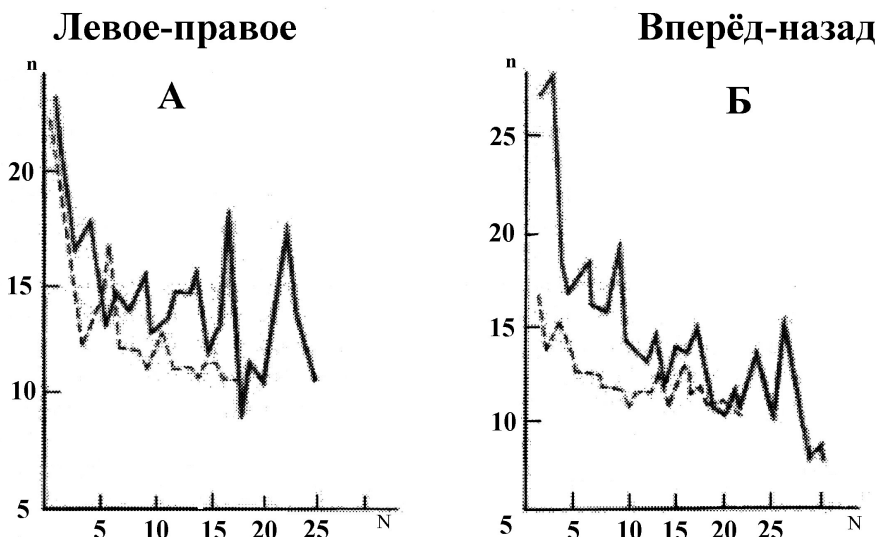


Рис. 1.13. Анализ способности муравьев ориентироваться по поперечной оси лабиринта. Зависимость среднего числа движений муравьев в цикле (n) от порядкового номера (N) при обучении (сплошная линия) и в экзаменах (пунктир) при смене поперечной оси лабиринта. А – со сменой вероятности подкрепления. Б – со сменой местоположения подкрепления, пунктирные линии – тот же показатель при обучении, предшествующем каждому экзамену.

Во втором варианте опытов куколок переносили с обеих целевых площадок на симметричные им площадки по отношению к поперечной оси лабиринта. Эта задача оказалась более сложной, успешная переделка отмечалась у 62.5% особей. Трудность этой задачи объяснялась изменением первоначальной ориентации на альтернативную, поскольку требовалось угашение ранее выработанной реакции.

Полученные результаты опытов позволили выявить способность муравьев к анализу осевой симметрии лабиринта по признаку правое – левое, о чем свидетельствуют факты зеркального переноса навыка с одной его половины на другую, а также анализировать поперечную ось пространства по признаку вперед – назад. Проведенные эксперименты обнаружили высокую пластичность поведения муравьев при необходимости быстрой и адекватной модификации ранее выработанного навыка.

В настоящее время получены данные о способности насекомых улавливать простейшую логическую структуру задач. Так, в опытах Ж.И. Резниковой (1979, 1990) муравьи усваивали закон перемеще-

ния приманки по лучам, радиально расходящимся из центра экспериментальной установки и после периода обучения искали приманку не на старом месте и не с помощью проб и ошибок, а с учетом направления ее перемещения. Можно полагать, что свидетельством индивидуальной «разумности» муравьев является и крайне сложная для животных информация о маршруте следования к цели, которую могут передавать муравьи друг другу.

Итак, сопоставляя данные об обучении муравьев в сложном лабиринте и их способности решать логические задачи, можно заключить, что муравьи обладают высокой пластичностью поведения, которая позволяет им решать сложные задачи в новой, нестандартной обстановке.

Заключение

На пути структурного и функционального развития нервная система беспозвоночных в процессе эволюции проходит несколько этапов: от диффузного с радиальным планом строения до нервной системы узлового типа у высших насекомых.

Прогрессивная эволюция беспозвоночных связана с билатерально-симметричным планом строения нервной системы, которая появляется впервые у плоских червей. Этот процесс сопровождается концентрацией нервного аппарата, цефализацией и параллельным совершенствованием органов чувств. В процессе эволюции беспозвоночных развитие ассоциативных и интегративных центров – головного и туловищного мозга – достигает наивысшей стадии у насекомых.

Все эти структурные изменения приводят к формированию разнообразных и сложных адаптивных видов врожденного и приобретенного поведения.

У билатерально-симметричных животных одновременно возникает функционально-моторная асимметрия, имеющая важное адаптивное значение при ориентации животных в пространстве. Особый интерес представляет эволюционный аспект возникновения и развития функциональной асимметрии мозга у представителей беспозвоночных разных уровней филогенеза.

При изучении сложных форм ориентации у плоских и кольчатых червей, у высших ракообразных и общественных насекомых обнаружено пространственно-моторное предпочтение направления дви-

жения. У высших беспозвоночных – членистоногих, в отличие от плоских и кольчатых червей, происходит прогрессивное усложнение форм ориентационного поведения, требующего различения правой и левой половин пространства.

Глава 2

АСИММЕТРИЯ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Удалова Г.П.

Введение. Изучение анатомической и функциональной латерализации беспозвоночных как необходимый этап исследования проблемы симметрии-асимметрии в животном мире

По мере того как, благодаря исследованиям ряда ученых (Nottebohm, 1979; Denenberg, 1983; Бианки, 1985 и др.) становилось очевидным, что функциональная межполушарная асимметрия свойственная не только человеку, но также и высшим позвоночным, все более остро вставал вопрос о причинах возникновения этого свойства живых организмов и его развития в эволюции. В этом аспекте логичным стало обращение внимания исследователей к проблеме анатомической и функциональной латерализации у беспозвоночных животных. Прежде чем представить материалы, касающиеся проявлению асимметрии у различных представителей беспозвоночных, остановимся на некоторых общих представлениях об асимметрии и её типах.

Вопрос о появлении асимметрии в природе имеет давнюю историю, рассматривается с разных позиций и требует особого анализа. Упомянем лишь некоторые наиболее общие представления. Возникновение феномена асимметрии связывают с зарождением на Земле живых организмов (Пастер, 1960; Гаузе, 1940; Maroti, 1980; Кизель, 1985). Полагают даже, что асимметрия присуща и неживой природе или, что в природе существует только асимметрия. В ходе эволюции животного мира возникали организмы с различными типами симметрии и отклонениями от неё. Формирование основных типов симметрии: сферической, радиальной и билатеральной было тесно связано с проявлением важнейшего свойства всего живого: взаимодействия с окружающей средой. Силовые воздействия среды, прежде всего силы тяжести, являлись факторами, вызывавшими необходимость формирования такого строения организма, которое обеспечивало ему в наибольшей степени равновесие со средой. Кроме этого, размер организмов, их способность к самостоятельному передвижению и ряд других особенностей определяли наличие определённого типа сим-

метрии, эволюционный переход от полиаксонного шарообразного симметричного строения к радиальной и далее к билатеральной организации тела. В начале эволюционного процесса находились примитивные организмы, обладавшие асимметричным строением (амёбы, губки). Этот, так называемый триаксиальный, тип асимметрии В.Н. Беклемишев (1964) рассматривал как исходный при эволюционном развитии плана строения живых организмов. Возникновение билатеральной симметрии у животных стало важным эволюционным достижением, открывшим большие возможности для дифференциации организма и развития нервной системы. Отсутствие билатеральной наружной симметрии могло затруднять фиксации положения тела при остановках и изменении направления движения, а также при быстром передвижении, т.е. снижало бы жизнеспособность животного (Гиляров, 1944). Это особенно очевидно для организмов, развивавшихся в направлении увеличения размеров тела и активизации двигательной активности. Эволюционные преобразования шли, однако, не только в направлении формирования симметричного плана строения животных, но и в направлении асимметризации. Уже на ранних этапах эволюции, начиная с простейших и далее у многоклеточных, в строении живых организмов, возникали отклонения от совершенной симметрии, т.е. асимметрия. Более вероятными кандидатами для проявления асимметричных форм были неподвижные или мало подвижные беспозвоночные. Наряду с возникновением симметрии или асимметрии наружных очертаний животных шёл процесс асимметризации некоторых внутренних органов. Симметрия внутренних органов, часто несущественная с точки зрения локомоторной функции, нарушалась чаще и легче. Однако, как отмечал Беклемишев В.Н., такие отклонения (диссимметрии, по его терминологии) проявляются не во всех группах Bilateria. В группах, непосредственно связанных с Radialia, диссимметрия встречается редко.

В большинстве классов Protostomia встречаются лишь разнообразные и разрозненные проявления диссимметрии и лишь в классе Gastropoda она стала одной из основных тенденций развития. Структурную (морфологическую) асимметрию (латеральность, хиральность, энантиоморфизм, handedness) можно обнаружить на всех уровнях организации животных: молекулярно-генетическом, биохимическом вплоть до систем органов и организма в целом. Структурная асимметрия зачастую тесно связана с функциональной асимметрией и может оказывать существенное влияние на формирование латерализованного поведения.

В настоящее время внимание исследователей привлекают самые разнообразные проявления отклонений от симметричного строения организмов, вызванные различными причинами: генетически запрограммированными или возникшими в результате действия факторов внешней среды. Изучение асимметрии у билатерально-симметричных организмов представляет большой интерес для разработки генетических, популяционных, физиологических, этологических и некоторых других биологических проблем (Van Valen, 1962; Астауров, 1974; Захаров, 1987; Ефимов и др., 1987; Palmer, 1993, 1996; Гречаный и др. 2005 и др.).

Классификация типов асимметрии

Вопрос о типах асимметрии довольно дискуссионен. В современной литературе (Mather, 1953; Van Valen, 1962; Neville, 1976; Palmer, Strobeck, 1986, 1992; Palmer, Strobeck, Chippindale, 1993; Захаров, 1987 и др.) закрепились терминология, основанная на концепциях, сформированных ещё в 20-30-е годы прошлого столетия (Ludvig, 1932; Timofeev-Ressovsky, 1934; Астауров, 1974). Наиболее распространено выделение трех основных типов отклонения от симметрии. Широко используется, особенно в популяционной биологии, показатель билатеральной флуктуирующей асимметрии (Thorday, 1958; Van Valen, 1962; Захаров, 1987 и др.). Флуктуирующая асимметрия характеризуется отсутствием определённой направленности в популяции и небольшими отклонениями. Она служит выражением особой формы изменчивости - внутривидового разнообразия как проявления незначительных случайных отклонений гомеостатических процессов развития организма. Флуктуирующая асимметрия отражает эколого-генетическую несбалансированность популяции на уровне особей. Степень выраженности и направленности такой асимметрии может служить показателем состояния особи и популяции при действии различных стресс-факторов (Thorday, 1958; Van Valen, 1962; Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Graham et al., 1998; Гречаный и др., 2005).

Второй тип асимметрии это направленная (дирекциональная) асимметрия. Она проявляется в очевидном изменении структуры или органа на определенной стороне тела билатерально-симметричного организма, в результате чего у данного вида они более развиты слева или справа. Примерами направленной асимметрии у беспозвоночных являются большее развитие у самцов одних видов крабов левой клешни, а у других видов - правой; наличие у разных видов брюхоногих моллюсков левосторонней или правосторонней закрученности раковины. Это также поворот брюшка

и асимметрия гениталий у самцов дрозофилы и у многих других насекомых (Рапопорт, 1948; Thorne, Carpenter, 1992; Grandcolas, 1996), а также у пауков (Huber, 2004; Agnarsson, 2006). В этих и подобных случаях очевидны существенные различия между правой и левой сторонами тела. Строго наследственно детерминированы само различие между сторонами и его направление.

Третий тип - антисимметрия - характеризуется большим развитием структуры или признака то на одной, то на другой стороне тела. Гетерохелия у крабов может проявляться как направленная асимметрия, так и как антисимметрия. В последнем случае у вида при использовании достаточно больших выборок отношение форм левосторонних к правосторонним может относиться почти как 1: 1. В случае антисимметрии генетически заданным является лишь сам факт асимметрии.

Предлагаются и другие классификации типов асимметрии.

Так, по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и В.И. Иванову (1966), симметрия характеризуется тем, что, если признак проявляется с одной стороны, то он обязательно есть и на другой стороне, при этом наблюдается полная положительная корреляция. При диссимметрии имеется положительная, но не полная корреляция между проявлением признака справа и слева. При проявлении признака на одной стороне вероятность его проявления на другой больше, чем вероятность не проявления. Асимметрия - это равновероятное появление признаков по отдельности или совместно: коэффициент корреляции близок к нулю. При диссимметрии проявление признака на одной стороне снижает вероятность его проявления на другой при неполной отрицательной корреляции между ними. Наконец, антисимметрия характеризуется тем, что проявление признака на одной стороне исключает его проявление на другой: полная отрицательная корреляция.

Есть ещё более дробная классификация типов асимметрии (Ефимов и др., 1987). В их числе выделяют видовую направленную асимметрию, когда достоверно различаются средние значения признака на левой и правой стороне. В этом исследовании делается попытка математически определить предложенные типы отклонений от симметричного строения организма.

Для изучения различных типов асимметрий беспозвоночные представляют особый интерес. Многие из них обладают хорошо изученным генотипом (например, дрозофилы), имеют относительно короткий жизненный цикл и проявляют легко уловимые морфологические и функциональные изменения при воздействии факторов внешней среды. Эти обстоятельства служат благоприятной основой для исследования причин возникновения у конкретного вида или популяции того или иного типа асимметрии и для изучения возможности изменения одного её типа на другой. В данной главе будут рассматриваться в основном направленная асимметрия, антисимметрия, а также видовая и функциональная (по Бианки, 1985).

Некоторые данные палеонтологических исследований, касающиеся возникновения в эволюции животного мира морфологических и функциональных асимметрий

Очевидно, что для изучения эволюции феномена симметрия-асимметрия в отношении структуры и функций животных особое значение имеют материалы палеонтологических исследований. Сравнительно небольшое количество палеонтологических артефактов, а также их рассредоточенность по огромным геологическим периодам, позволяет лишь с определённой долей вероятности судить о начальных этапах эволюции морфологических, а тем более функциональных асимметрий. Тем не менее, в настоящее время укрепляется мнение, о том, что асимметрия как биологическое свойство живого имеет весьма длительную историю, а также о том, что в основе её формирования лежала наследуемость признака (Jefferies, 1986; Bablock, 1993, 2005). Вопрос о происхождении асимметрий рассматривал в своём фундаментальном труде В.Н. Беклемишев (1964). Он приводит многочисленные факты отклонения от билатеральной симметрии у беспозвоночных, в частности, в строении полового аппарата, церебральных органов и органов выделения у плоских червей и других нематод, во внутреннем и внешнем строении *Arthropoda* и в особенности *Crustacea* и *Insecta*. Имевшиеся к тому времени палеонтологические находки, указывали, например, на то, что характерная для всех групп десятиногих раков гетерохелия (различие формы и функции клешней) возникла позже, чем гомохелия этого признака. Каждая современная форма *Crustacea* имеет гомохельного ископаемого предка. Гетерохельные формы появились в конце мезозоя или в третичный период. При этом в большинстве рядов этот вид асимметрии возникал раньше у самцов, чем у самок. У моллюсков, исключая *Gastropoda*, проявляется диссимметрия, причём главным образом внутренних органов. Гастроподы являются единственным классом первичноротых животных, основная особенность эволюции которых связана с нарушением двусторонней симметрии. Предположили (Wenz, 1940; цит. Беклемишев, 1964), что в палеозойскую эру улиткообразные моллюски обладали первично-симметричным строением. У современных брюхоногих такая симметрия наблюдается только у личинок некоторых примитивных семейств.

В настоящее время степень изученности отпечатков тел ископаемых животных, а также следов их деятельности, позволяет высказывать более обоснованные предположения относительно времени возникновения асимметричных форм живых организмов и о том, как в эволюции изменялись те или иные виды асимметрии. Морфологическая асимметрия воз-

никала у прокариот ещё в архейскую эру, т.е. практически со времени появления на Земле первых живых организмов, а у многоклеточных эукариот – в раннем палеозое (Vablock, 2005). В указанной работе приводятся примеры асимметрий у представителей вымерших видов животных. Так, обнаружено наличие спиральных форм бактериальных нитей и фораминифер. Спиральная асимметрия просматривается в строении некоторых палеозойских кораллов, а также личинок давно вымерших морских *Vuozoons: estorprocts*. Выявлена асимметричность створок и щелей между ними у двустворчатых моллюсков и брахиопод. Асимметричны экзоскелеты большинства одиночных кораллов, конулярий, трубочки червей-серпулид. Латеральные морфологические различия найдены для некоторых структур аннелид и конодонт, а также в отношении внутренних органов у *hyolithids*. Отчётливая и постоянная право-левая асимметрия прослеживается у граптолит.

Итак, даже в самых древних геохронологических пластах Земли обнаружены доказательства морфологической асимметрии ископаемых животных. Полагают, что морфологические асимметрии развивались в тесной связи с функциональными и поведенческими. В таком случае появление последних можно отнести уже к началу палеозойской эры. Так, поведенческая асимметрия могла отразиться в слабом латеральном уклоне, который обнаруживается при анализе отпечатков нор трилобитов, известных с палеозойской эры жабродышащих морских членистоногих. Эти животные в своём строении проявляют отчётливую правостороннюю асимметрию, которая, возможно, является следствием наличия у трилобитов врагов-хищников, предпочитавших нападать на них с правой стороны (Vablock, 2005). Проявление такого (или иного) типа поведенческой асимметрии предполагает соответствующую латерализацию нервной системы.

Палеонтологические находки пока ещё не позволяют установить, какой тип морфологической асимметрии мог быть фиксирован у того или иного таксона вымерших животных. Вместе с тем, считают, что даже на самых ранних этапах развития животного мира морфологические и функциональные асимметрии были детерминированы генетически и факторами окружающей среды. Генетическая обусловленность асимметрии прослежена у прокариот с архейской эры, у многоклеточных эукариот с протерозоя, а у более совершенных многоклеточных животных с позднего палеозоя до раннего фанерозоя.

Далеко не решён вопрос о том, является ли асимметрия, наблюдаемая у ныне живущих организмов, гомологами асимметрий их предков, а если

так, то в каких случаях. Есть основания считать, что современные представители Crustacea (омары, крабы, раки) имеют предков, обладавших гомологичной асимметрией клешней.

Имеющиеся палеонтологические материалы не могут с полной очевидностью дать ответы на многие вопросы, относящиеся к проблеме симметрия-асимметрия. Например, какой главный фактор эволюции определил возникновение билатеральной симметрии? Почему прогрессивная эволюция животного мира сопровождалась асимметризацией? В каких случаях отклонения от симметрии вызывались действием окружающей среды, а в каких изменениями на уровне цитоплазмы? Что способствует фиксации асимметрии в определённом направлении? Не менее интригующим является вопрос о возможных эволюционных переходах между симметрией, антисимметрией и направленной асимметрией.

От симметрии к асимметрии: филогенетические паттерны изменения асимметрии и их эволюционное значение

Полагают, что у высших многоклеточных животных билатеральная симметрия возникает в эволюции только однажды (Ruppert, Barnes, 1994), а асимметричные формы могут появляться не единожды (Ludvig, 1932; Neville, 1976). Вероятные механизмы, вызывавшие филогенетическую «поломку» билатеральной симметрии и пути перехода от одного вида асимметрии к другому, представил в своём обзоре Р. Палмер (Palmer, 1996). Он ограничился двумя наиболее выраженными видами отклонения от симметрии: антисимметрией и направленной асимметрией. Материалом для анализа служили для каждого из исследованных таксонов: его морфологические характеристики (1), молекулярная филогения (2), традиционная систематическая классификация (3) и паттерны ископаемых отпечатков (4). Подчёркивалась важность отногенетических исследований, а также специальных селекционных экспериментов, для оценки вклада генетических или средовых факторов в формирование асимметрий. Антисимметрия обычно возникает в результате действия случайного внешнего триггера, способствующего развитию признака на одной стороне тела иным образом, чем на противоположной. Для формирования направленной асимметрии необходимо наличие внутреннего, предсуществующего начального триггера. Иначе говоря, обосновывается генетическая, наследуемая природа этой асимметрии. Считается, что направленная асимметрия не отзывается на проведение экспериментов с искусственным отбором, тогда как при антисимметрии степень различия билате-

рального признака слева и справа реагирует на селекцию. По мнению Р.Палмера, принципиальным является вопрос о том, когда возникает, а главное, фиксируется у конкретного вида направленная асимметрия. Предполагается, что асимметрия, развивающаяся на ранних стадиях онтогенеза (личиночная), в значительной степени обусловлена вкладом внутренних цитогенетических факторов. Примером такой ранней асимметрии является направление спиральности раковины у личинок гастропод, определяемое ориентацией веретена относительно плоскости первого клеточного дробления (Verdonk et al., 1883). Эта асимметрия имеет простую генетическую основу (Freeman, Lundelius, 1982). В подобных случаях в эволюции фиксированная направленная асимметрия могла с большей вероятностью возникать от симметричного предка. В дальнейшем естественный отбор только подкреплял мутацию, уже обладавшую признаком с определённым латеральным уклоном. Асимметрии, выявляющиеся на более поздних стадиях онтогенеза, по-видимому, в большей степени обуславливаются внешними средовыми факторами. Демонстративный пример такой поздней латерализации даёт развитие клешней у омаров, у которых формирование на одной стороне большой крушащей клешни, а на другой – меньшей режущей, полностью детерминировано различиями в использовании в ходе онтогенеза этих конечностей. (Govind, Pearce, 1986, 1992). Предполагается, что у таксонов, предки которых имели поздно формировавшуюся антисимметрию, фиксированная направленная асимметрия возникала от этого асимметричного предка путём генетического закрепления превалирования признака на одной из сторон. Р.Палмер прослеживает гипотетические переходы симметрия-асимметрия у представителей основных групп животного мира: позвоночных, артропод (Crustacea и Insecta), аннелид, брахиур и моллюсков, что весьма важно в сравнительно-эволюционном плане. Приведём лишь несколько примеров на беспозвоночных из этого обзора. Так, поздно развивающаяся спиральность кальцинированных трубочек у спирорбидных червей, вероятно, формировалась при последовательном переходе от симметрии к антисимметрии и далее к направленной асимметрии. Основанием для такого утверждения послужило то, что ныне живущие примитивные черви (*Neomicrorbis*) ещё проявляют антисимметрию (Fauchald, 1977). Среди насекомых многие двукрылые (*Diptera*) характеризуются абдоминальной ротацией определённого направления (Griffits, 1972; Wood, 1991). У этих голометаболических насекомых указанный поворот проявляется уже у личинок, на основании чего предполагается эволюционный переход от симметрии к направленной асимметрии. Такой же переход ве-

роютен и у гемиметаболических Phasmatodea, а также в отношении левосторонней асимметрии мандибул, развивающейся в раннем онтогенезе у трипсов (Thysanoptera) (Heming, 1993).

Широко распространенная у разных групп декапод (Nephropidae, Xanthidae, Bellidae, Osypodidae, Paguroidea) асимметрия клешней формируется уже после прохождения личиночных стадий. Согласно представлению Р. Палмера, у декапод, не относящихся к брахиурам, в пяти кладах происходил эволюционный переход от симметрии к антисимметрии, причём у Paguroidea и Coenobitoidea асимметрия образовалась в связи с жизнью в асимметричных раковинах моллюсков-гастропод. У крабов Brachyuran правосторонняя направленная асимметрия возникала при наличии, по крайней мере, трёх переходов прямо через симметрию или же через промежуточную фазу антисимметрии. Левосторонняя асимметрия появлялась только дважды и в обоих случаях через переход симметрия-антисимметрия-направленная асимметрия.

Асимметрия телесной организации известна во всех трёх больших классах моллюсков (Gastropoda, Bivalva, Cephalopoda). На основании изучения ископаемых артефактов постулируется, что различные ныне существующие представители типа моллюсков могли иметь симметричного или асимметричного предка. Направленная асимметрия у них формировалась через множественные переходы симметрия-направленная асимметрия или симметрия-антисимметрия-направленная асимметрия. Особое внимание в этом плане привлекают гастроподы из-за преобладания особей с правозакрученной спиралью раковины (Morris, 1990). При анализе переходов от симметрии к разным видам асимметрии у беспозвоночных и позвоночных выявили общую закономерность, а именно редкость возврата от асимметричного строения организма к симметричному.

Адаптивное значение асимметрии морфологических признаков у беспозвоночных

Пожалуй, наиболее существенным, но сложно решаемым является вопрос о том, какое адаптивное значение имело формирование асимметрий в эволюционном развитии конкретных таксонов. Рассмотрим некоторые примеры адаптивного значения асимметрии морфологических признаков. Высказываются предположения об адаптивном значении внешней спиральной асимметрии, которая проявилась у прокариот ещё в протерозое. Возможно, что спиральность в расположении ресничек у протист и эубактерий давала некоторую выгоду при движении (Berg, 1991), а у эхино-

дерм такое строение могло способствовать необходимому направлению пищевого потока и удалению продуктов переработки пищевых частиц.

Интересны работы, в которых не только описываются латеральные различия в строении морфологических признаков (ротовых придатков у насекомых, конечностей у ракообразных, спирали раковин у моллюсков), но и обсуждается значение такой асимметрии, а также её онтогенетические, эволюционные и экологические аспекты.

Пример таких исследований, в которых наглядно проявился структурно-функциональный принцип, представляет работа (Inoda et al., 2003), в которой показано адаптивное значение отчетливой морфологической асимметрии мандибул у личинок водного жука *Hydrophilus acuminatus*. Личинки первой-третьей стадий имеют прямую, острую, длинную правую мандибулу и короткую, грубую левую мандибулу (рис.2.1,А).

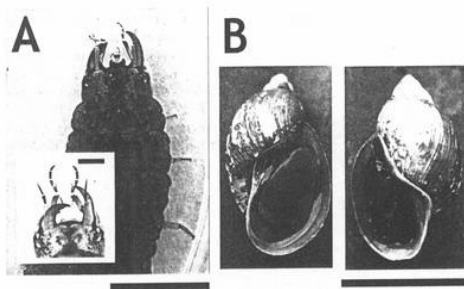


Рис. 2.1. Фотографии асимметричных мандибул личинки *Hydrophilus acuminatus* на третьей стадии (А) и первой стадии развития (врезка); В – Улитки *Austropeplea ollula* с правозакрученной раковиной (слева) и *Physa acuta* с левозакрученной раковиной (справа). Масштаб полоски на врезке (А) = 1мм, другие = 10 мм. (Inoda et al., 2003).

Такая же асимметрия была описана у другого близкого вида жуков (Wilson, 1923), однако биологическое значение этой особенности оставалось неясным. Поскольку асимметрия наблюдается на личиночной стадии и отсутствует у куколок и имаго, то высказали предположение о её зависимости от способа питания, присущего личинкам, питающимся моллюсками. В лабораторных экспериментах личинкам *Hydrophilus acuminatus* одновременно давали улиток двух видов: *Austropeplea ollula* и *Physa acuta*, имеющих соответственно правозакрученную и левозакрученную спираль раковины (рис.2.1,В). За 24 часа опыта личинки съели около 70% улиток *Austropeplea ollula* и не тронули 88% улиток *Physa acuta* (рис. 2.2, А).

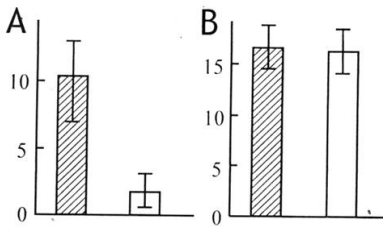


Рис. 2.2. Хищническое предпочтение личинки *Hydrophilus acuminatus*. А. Число улиток, съеденных за 24 часа. Средние значения в четырех независимых экспериментах равны 10.3 ± 3.3 и 1.8 ± 1.3 для *Austropeplea ollula* (заштрихованный столбик) и *Physa acuta* (белый столбик), соответственно ($p < 0.01$); В. Число личинок *Hydrophilus acuminatus*, которые начинали питаться улитками через 30 минут. Средние значения в трех независимых экспериментах равнялись 16.7 ± 2.1 и 16.3 ± 2.1 для *Austropeplea ollula* и *Physa acuta* соответственно ($p > 0.5$). (Inoda et al., 2003).

Не было выявлено вкусового предпочтения личинками висцеральной массы, вынутой из раковин обоих видов улиток (рис.2.2,В). Преимущественный выбор моллюсков с правозакрученными раковинами объяснили асимметричным строением мандибул, приспособленным для поедания именно таких моллюсков. Обнаружив улитку, личинка приближается к ней, прижимает свою голову снизу к ноге жертвы и поднимает улитку себе на спину, что позволяет закрепить моллюска для удобного раскрытия раковины мандибулами. Нормальное пищевое поведение осуществляется только, когда правая мандибула находится снаружи раковины, а левая захватывает колумеллю в отверстии раковины. В такой позиции рот личинки ориентирован по направлению к вентральному краю тела улитки, где находится висцеральная масса. После этого личинка начинает разрушать внутренность раковины, используя сильную левую мандибулу. Если личинка начинает действовать иным способом, например, держа моллюска отверстием раковины, направленным в сторону, или же вставив правую мандибулу внутрь раковины, пищевое поведение оказывалось нарушенным или даже безуспешным. Полевые наблюдения показали, что личинки *Hydrophilus acuminatus* питаются моллюсками с правозакрученными раковинами (Viviparidae, Lymnaeidae) или с плоскими раковинами (Planorbidae). При этом не обнаружили личинок *Hydrophilus acuminatus* с симметричными или антисимметричными мандибулами. Личинки жуков другого вида *Hydrophilus billineatus* имеют такую же асимметрию мандибул, как и *Hydrophilus acuminatus*, а личинки жуков, питающиеся насеко-

мыми (*Enochrus japonicus*, *Hydrochara libera*, *H. affinus*, *Sternolophus rufipe*), оказались симметричными по этому признаку.

Полученные данные подтвердили предположение (Gould, Vrba, 1982) о том, что асимметричная структура мандибул личинок жуков является адаптацией для успешного хищничества на улитках с правозакрученной раковиной. В стабильных экологических условиях при наличии жертвы (моллюска) с постоянной морфологической асимметрией (закрученностью раковины) в эволюции отбор способствовал соответствующей асимметрии ротовых частей хищника-личинки жука. С другой стороны, преобладание в биоценозе личинок с асимметричными мандибулами, являющихся фактором повышенной смертности правозакрученных моллюсков, благоприятствовало внедрению в среде (и закреплению в процессе эволюции) левозакрученных видов.

Анатомическая и функциональная асимметрия у высших ракообразных (класс Crustacea)

Для изучения асимметрии морфологических признаков и их функционального адаптивного значения весьма демонстративными и удобными объектами стали высшие ракообразные (крабы, омары, креветки) и моллюски, благодаря тому, в частности, что между этими таксонами выявлены случаи межвидовых взаимоотношений. Так, исследования взаимоотношений между определенными видами крабов и моллюсков выявили причину возникновения морфологической асимметрии частей тела у некоторых видов высших ракообразных.

Асимметрия хвостовой лопасти у крабов-отшельников как следствие использования раковин моллюсков

Взрослые крабы-отшельники *Clibanarius vittatus* (семейство Diogenidae), как и некоторые другие виды крабов, используют пустую раковину моллюсков-гастропод для защиты мягкого правозакрученного абдомена и асимметричной хвостовой лопасти (tail-fan) (рис.2.3, а, б).

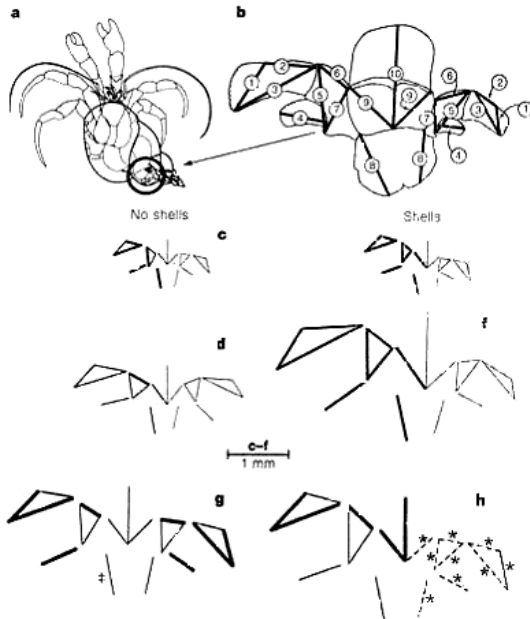


Рис. 2.3. Влияние раннего использования раковины на развитие асимметрии у краба *Clibanarius vittatus*. a. Краб-отшельник в прозрачной раковине; круг и стрелка отмечают хвостовую лопасть *in situ*. b. Хвостовая лопасть с указанием длины 19 элементов (9 левых пар элементов плюс один непарный элемент-средний шестой абдоминальный сегмент). c-f, средняя длина элементов у молоди первой линьки (c,e) и пятой линьки (d, f) после метаморфоза, выращенной без (c, d) или с (e,f) раковины. Толщина сегмента левого элемента оказывается либо такой же либо незначительно длиннее, чем соответствующего правого элемента у одного и того же краба. g,h. Аллометрический рост хвостовой лопасти как результат использования раковины. g. В отсутствии раковины, h. при наличии раковины. Толщина сегмента показывает, что элемент вырос значительно быстрее ($p < 0.05$), положительная аллометрия (элемент растет быстрее, чем щит, толстая сплошная линия; значительная отрицательная аллометрия (элемент растет медленнее, чем щит; тонкая пунктирная линия) или изомерия (элемент и щит растут на стороне в равной степени; тонкая сплошная линия). Звездочками показаны элементы со значительно меньшими скоростями роста; двойные кресты – элементы со значительно более быстрой скоростью роста, чем соответствующие элементы как на противоположной стороне того же самого образца, так и на другой стороне другого образца (Harvey, 1998).

В процессе онтогенеза эти крабы имеют симметричную мегалоподу (переходная личиночная стадия от пелагической зоеа к бентосной взрослой особи). Мегалопода использует в качестве убежища раковины моллюсков. А. Харвей (Harvey, 1996, 1998) в течение трех месяцев выращивал крабов от вылупления из яйца до мегалоподы. Половина выборки могла прятаться в раковинах, а другая - не имела такой возможности. Уже

на первой ювенильной стадии все крабы имели асимметричную хвостовую лопасть (рис.2.3, с, е). После нескольких последующих линек первоначальная асимметрия ослабевала у молодежи, выращиваемой без раковин. У особей, которые манипулировали с раковинами, асимметрия усиливалась (рис.2.3, d, f). При этом рост элементов левой стороны хвостовой лопасти имел тенденцию увеличиваться положительно-аллометрическим образом относительно длины передней части карапакса (щита), а рост правых элементов демонстрировал отрицательную аллометрию. У крабов, выращенных без раковин, элементы обеих сторон хвостовой лопасти показывали одинаковый аллометричный паттерн роста. Левосторонние элементы у крабов обеих групп увеличивались одинаково относительно длины щита, а большинство правосторонних элементов росло быстрее у особей, не использовавших раковин (рис.2.3, g, h). Полученные результаты указывали на то, что морфологическая асимметрия у крабов этого вида детерминирована как генетически, так и внешними средовыми факторами. Возможность использования убежища - правозакрученной раковины - является негенетическим фактором, изменяющим начальную латерализацию хвостовой лопасти, подавляя развитие её на правой стороне. При типичном положении абдомен краба повернут относительно центральной оси раковины так, что правая его часть прижата к колюмелле, а левая - обращена к внутреннему завитку раковины. В результате имеется большее пространство для роста хвостовой лопасти слева, чем справа (Brighwell, 1952). Чем больше пространства в левой части раковины, тем сильнее развивающаяся левосторонняя асимметрия. Регулирующее влияние внешнего фактора проявилось также в почти полной атрофии у взрослых крабов, использовавших раковины, твердых абдоминальных пластин, тогда как, если молодые крабы не имели раковин в течение нескольких линек, то наблюдалось обратное развитие этого признака.

Не все виды крабов-отшельников, вырастая, используют правозакрученные раковины, например, королевские крабы и кокосовый краб *Birgus latro* (Reese, 1968), что коррелирует с увеличением у них симметрии тела, карцинизацией абдомена и возможностью прятать мягкие части тела под карапакс (Borradaile, 1916; Cunningham et al., 1992). Однако даже эти виды крабов проявляют некоторую тенденцию к асимметрии, что предполагает их происхождение в эволюции от предков, прятавшихся в раковинах моллюсков. Некоторые исследователи (McLaughlin, Lemaitre, 1997) считают, однако, это маловероятным, полагая, что такой эволюционный переход требует реверсии сложного комплекса морфологических признаков

и отказа от высоко адаптивного экологического условия - переносного защитного убежища.

Асимметрия конечностей у крабов-декапод. Половой диморфизм строения клешней у высших ракообразных. Функциональное различие клешней при разных видах поведения

Наиболее разносторонне и детально исследована у декапод асимметрия передней пары конечностей - клешней. Этот феномен, замеченный ещё Аристотелем (Hopkins, 1993), изучается с физиологической, оттогенетической, эволюционной и экологической точек зрения. Латеральные различия между клешнями у декапод обозначаются, по аналогии с позвоночными животными, как handedness (рукость) (Govind, 1989). Некоторые общие результаты исследований латерализации клешней - их структуры, размера и функциональной дифференциации приведены в одном из обзоров (Mariappan et al., 2000). У многих представителей высших ракообразных самцы, в отличие от самок, обладают разной величиной и формой клешней. Такой половой диморфизм описан у крабов, омаров, креветок (Crothers, 1967; Read, Govind, 1977; Snedden, 1990), у пресноводных раков (Mariappan., Balasundaram, 1997). Дифференциация проявляется чаще всего в наличии грубой дробящей клешни с зубами молярного типа, более сильной, чем меньшая клешня, обладающая зубами режущего типа и множеством щетинок (Warner, Jones, 1976; Brown et al., 1979). На рис.2.4 изображены части дистального отдела клешни краба, а на рис.2.5 дан пример различия клешней у самца одного из видов декапод.

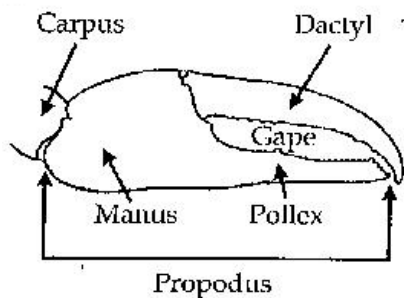


Рис. 2.4. Дистальная часть передней конечности краба

Dactyl – дактиль, Carpus – карпус, Manus – манус, Pollex – поллекс, Propodus – проподус, Gape – промежуток между пальцами клешни.

Существенно различаются не только строение клешней, но и их функции. Например, одна из клешней может использоваться преимущественно

для соскабливания водорослей с камней (McLaughlin, 1982). У *Macrobrachium australe*, а также *Homarus spp* (Davis, 1987), меньшая клешня снабжена множеством щетинок и служит своего рода сетью для поимки добычи, а большая клешня - для ее захвата и обработки (Рис.2.5).

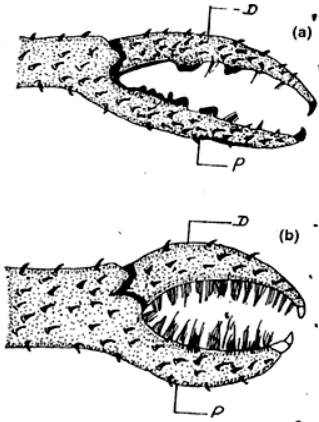


Рис. 2.5. Морфологические различия проподуса большой (а) и малой (в) клешней у *Macrobrachium nobilli*. D – дактилус, З – проподус (Mariappan et al., 1997).

У креветок-трескунов (snapping) Alpheidae большая, в половину размера особи, клешня, быстро закрываясь, вызывает образование из особого отверстия на проподусе тонкой водяной струи, обладающей высокой скоростью и создающую массу кавитационных пузырьков. Пузырьки лопаются с чрезвычайно громким звуком, оглушая и даже убивая мелкую добычу. Такие гидродинамические сигналы, издаваемые клешней, служат также для внутривидовой коммуникации, в частности при защите территории (Mac Ginitie, MacGinitie, 1949; Hazlett, Winn, 1962; Schultz et al., 1998; Herberholz, Schmitz, 1998; Schultz, 2000). У самцов многих декапод, например у крабов семейств Uca и креветок *Alpheus*, большая клешня используется для демонстраций при агонистичных, агрессивных столкновениях особей и при ухаживании в брачный период, тогда как малая - для захвата добычи и груминга (Hazlett, 1962).

Формирование латерализации клешней декапод в онтогенезе

Взрослые самцы декапод, в отличие от самок и молодых особей, характеризуются вторичным половым признаком в виде гетерохелии. Диморфизм клешней формируется в ходе онтогенетического развития дека-

под (Yerkes, 1901; Miller, 1973; Hartnoll, 1974; Pinhceiro, Fransozo, 1993, 1998). Показано на многих видах крабов, что у самцов асимметрия клешней является результатом непропорциональности роста и изменения формы одной из них. Рост клешней первоначально изометричен, но это нарушается в пупертатный период. Изометричный тренд сохраняется у самок, тогда как у самцов наблюдается переход к аллометричному росту, что сопровождается увеличением относительного размера одной из клешней, в результате одна становится дробящей, а другая режущей. Различие в аллометрии роста клешней можно использовать для определения степени зрелости декапод, что выявлено, например, для *Pagures prideauxi* (Paulian, 1936). Диморфичный рост клешней приводит к асимметрии других частей тела самцов, в частности первой и второй пар ходильных ног (Duncker, 1903).

Конечные размеры и форма клешней зависят от многих факторов: пищевой и двигательной активности, уровня агрессивности животного, особенностей его брачного и территориального поведения, а также от условий внешней среды: структуры субстрата, температуры, освещения, наличие паразитарных инфекций и т.п. (Tucker, 1930; Dahl, 1956; Bock, von Wahlert, 1965; Manton, 1977; Vermeij, 1977; Hughes, 1989; Smith, Palmer, 1994; Seed, Hughes, 1995; Yamaguchi, Aratake, 1997 и др.).

У хищных *Brachyura* наличие большой правосторонней клешни облегчает захват и дальнейшую обработку моллюсков с асимметричными раковинами. Эта взаимозависимость рассматривается как основа для коэволюции комплекса хищник-жертва (Abbay-Kalio, Warner, 1989; Seed, Hughes, 1995; Ahmed, 1978; Govind et al., 1988). Указанная концепция имеет, однако, слабое место вследствие феномена морфофункционального изменения клешней, вызванного утратой одной из них, в частности в результате аутомии. Показана реверсия латерализации дробящей и режущей клешней у гетерохельных крабов, омаров и щелкающих креветок (Wilson, 1903; Yamaguchi, 1977; Mellon, 1981; Govind, 1989; Young et al., 1994). Любопытные данные относительно регенерации клешней и асимметрии при этом получены на креветках *Alpheus heterochelis*, *A. Californiensis* и *A. armillatus* (Mellon, Stephens, 1978). После удаления меньшей режущей клешни она восстанавливается в прежнем виде. Потеря большей хлопающей клешни приводит к превращению сохранившейся режущей клешни в хлопающую, а на месте удалённой клешни развивается режущая. Таким образом, на любой стороне тела могут развиваться оба типа клешней. Предположили, что морфологическая трансформация, наблюдающаяся на контралатеральной стороне после ампутации хлопающей клешни, является специфической реакцией на перерезку моторного и/или

сенсорного аксонов удалённой клешни. В экспериментах перерезали оба нерва, снабжающих хлопающую клешню. Через 8 недель после двух линек интактная режущая клешня трансформировалась в хлопающую, в результате чего образовывалась пара хлопающих, нормально функционирующих клешней. По-видимому, у интактных креветок периферическая импульсация от нервов большей клешни прямо через коллатерали или опосредованно через нейроны ЦНС способствует формированию на противоположной стороне именно меньшей режущей клешни. Полученные результаты и их трактовка подтвердили ранее высказанное мнение (Wilson, 1903) о том, что режущая клешня это недоразвитая хлопающая и что её развитие подавляется наличием влияний от контралатеральной большой клешни.

Полагают, что у видов декапод, для которых характерна реверсия латерализации клешней, положение большей клешни определяется прежде всего средовыми экологическими факторами, а также возрастом животного (Cheung, 1976; Davis, 1987; Smith, Palmer, 1994; Goldstein, Noetzli, 1997).

Есть основания считать, что у видов крабов и омаров, имеющих большую клешню, но не постоянно левую или правую, отрицательная обратная связь между двумя сторонами может провоцироваться факторами либо внутренними (генетическими или развития) либо внешними, тогда как контроль за направлением асимметрии является негенетическим (Mellon, Stephens, 1978; Mellon, 1981; Govind, Pearce, 1988). У видов с неизменяющейся латерализацией клешней она, очевидно, обусловлена генетически (Bush, 1930; Yamaguchi, 1977).

Декаподы с преимущественно большей правой клешней, привлекают особое внимание. Это, в частности, ксантоидные крабы из семейства Mernippids (*Sphaerozium nitidus*, *Lydia annulipes*, *Epixanthus dentatus*, *E. dentatus*, *E. Frontalis*) (Tweedie, 1950), а также из семейств Calappoidae (*Calappa philargius*), Portunids (*Thalamana spiniman*, *Charybdis feriata*, *Portunus sanguinolentus*) и Panopeids (Ng, Tan, 1984, 1985). Полагают, что такая “праворукость” крабов обусловлена тем, что основной добычей этих активных хищников являются брюхоногие моллюски с правозакрученными раковинами (Vermeij, 1975). Изучение способов разрушения раковины и доставания мякоти моллюска крабами показало, что большая правая клешня, оснащенная специальными режущими структурами, наиболее эффективна при манипулировании с правозакрученными моллюсками и гораздо менее удобна для добычи моллюсков с левозакрученными раковинами (Shoup, 1968; Vermeij, 1982; Ng, Tan, 1984, 1985). Наиболее спе-

циализированные морфологические и поведенческие адаптации для разламывания раковин гастропод имеют крабы подсемейств Calappoidea, особенно из рода Calappa, а также Суcoes (Shoup, 1968). Изучение их поведенческого паттерна при доставании мякоти моллюска или внедрившегося в его раковину краба-отшельника, показало, что крабы-хищники манипулируют отпределенным образом модифицированной, чаще правой клешней, снабженной крепкими зубами, обеспечивая себе наиболее изящный способ вскрытия раковин. Рифовые крабы, поедающие правозакрученных моллюсков, используют грубую левую клешню для разламывания раковины, а правой меньшей клешней разрезают мякоть моллюска (Shoup, 1968; Ng, Tan, 1985; Smith, Palmer, 1994; Seed, Hughes, 1995). В эволюции моллюски, в том числе и с правозакрученными раковинами, возникли раньше, чем крабы, поэтому предполагается, что естественный отбор должен был способствовать формированию “праворукости” у тех видов крабов, которые в своем ареале сосуществовали с правозакрученными моллюсками (Ng, Tan, 1985).

Во многих исследованиях изучается асимметрия клешней у крабов-скрипачей (fiddler) из рода Uca, у которых отчётливо выражен половой диморфизм в отношении размера, формы и функционального значения клешней. У самцов одна клешня в 4-5 раз больше другой, составляя иногда половину массы животного. Она играет важную роль при демонстрациях во время агонистических взаимодействий, при ритуальном агрессивном соперничестве с самцами своего вида в брачный период (Crane, 1975; Christy, Salmon, 1984). Ярко окрашенные, активно размахивающие большой клешней самцы достигают более значительного успеха при отборе самок, спаривании и внутривидовой конкуренции. Самки имеют две одинаковые по размеру клешни, сходные с малой клешней самцов. При добывании и обработки пищи самец применяет главным образом только меньшую клешню, тогда как самки пользуются обеими клешнями. Функционально половой диморфизм проявляется, следовательно, в пищевом и защитном поведении.

В этой систематической группе есть виды, у которых большая клешня самцов латерализована не случайным образом, а преимущественно на правой стороне тела (Barwell, 1982; Jones, George, 1982; Shin et al. 1999; Rosenberg, 2001). Возникновение гетерохелии у этих крабов, как и у других декапод, является результатом непропорционального роста и изменения формы одной из клешней в онтогенезе и процесса созревания этого вторичного полового признака (Yerkes, 1901; Duncker, 1903; Hyman, 1920; Huxley, 1924, 1932; Huxley, Callow, 1933; Tazelaar, 1933; Crane, 1966, 1967, 1975; Miller, 1973; Gibbs, 1974; Frith, Brunemeister, 1983; Neiman,

Barnwell, 1997; Rosenberg, 1997, 2002). У этих крабов асимметричными могут быть не только клешни, но также первые пары ходильных ног: они длиннее на стороне большей клешни. Ряд исследователей (Yerkes, 1901; Huxley, 1924; Rosenberg, 1997, 2002), изучая морфометрические особенности клешней, обнаружили при внутри- и межвидовом анализе нескольких видов рода *Uca*, что для большой клешни характерен аллометрический тренд в отношении роста и развития её размера и формы. Рост малой клешни изометричен внутри вида, тогда как при межвидовом анализе обнаружилась изометрия по размеру, но аллометрия по форме. Аллометрический рост клешней оказывает влияние на рост соседних конечностей и даже на возникновение слабой асимметрии передне-латеральной части карапакса. Такого рода морфометрические исследования имеют важное значения для решения вопросов систематики и эволюции декапод.

D.C. Miller (1973) исследовал онтогенетическое развитие асимметрии клешней у крабов *Uca pugilator*, изучая рост и форму сегмента, который рассматривается (Huxley, 1932) как центр роста клешни. Увеличение одной из клешней совпадало с началом развития гоноподиев, т.е. происходило на ранней постличиночной стадии жизненного цикла крабов. Паттерны роста фиксированного пальца (проподуса) и ладони (palmar) большой клешни различались у молодых особей и взрослых. Через несколько линек после того, как становится заметной асимметрия клешней, выявляется асимметрия ближайших пар перипод, тогда как довольно слабая асимметрия третьей пары возникает позже, при ширине карапакса 5.5 мм. В этой и в других работах (Mac Kay, 1943; Teissler, 1960) обсуждается взаимосвязь процесса формирования различия клешней со степенью зрелости репродуктивных органов и готовности краба-самца к проявлению этологических паттернов полового поведения. Так, у ряда представителей *Brachyura* развитие гетерохелии и формирование гоноподий происходит вскоре после дифференциации гонад. У *Uca pugilator* это происходит при ширине карапакса всего 3 мм, на четвертой стадии (Human, 1920). Итак, у крабов рода *Uca* имеется сексуально-индифферентная стадия развития, при которой обе клешни малы и равновелики. Сексуальная дифференциация начинается, когда крабы достигают размера 2-3 мм у *U. pugilator* (Bosc), *U. pugnax* (Smith) и *U. minax* (Leconte) или около 1.7 мм у *U. cumulanta* (Crane) (Human, 1920; Morgan, 1923). При этом у самцов разрастается одна из клешней (правая или левая), тогда как самки сохраняют две равные относительно небольшие клешни. В редких случаях взрослые самцы обладают двумя большими клешнями или же двумя малыши. (Morgan, 1920, 1923; Vernberg, Costlow, 1966). У другого представителя

декапод *O. gammarellus* андрогенная железа и гонада начинают развиваться на стадии второй личинки, а внешние признаки самца появляются после пятой линьки (Charniaux-Cotton, 1961). Даже у самцов Crustacea с очень ранним развитием вторичных половых признаков рост клешней изменяется в период достижения половой зрелости. У самцов декапод (*Pisa* sp., *Jassa falcata*, *Inachus leptochirus*, *Orconectes propinquus*), уже достигнувших половой зрелости, внутри одновозрастной группы наблюдается полиморфизм - различия в размере и форме клешней. (Sexton, Reid, 1951; Hartnoll, 1963, 1974). Указывается на существенное влияние сезонных факторов (температуры, освещенности и др.) как на скорость полового созревания, так и на формирование асимметрии и полиморфизма клешней у крабов-самцов.

Как и большинство высших ракообразных, крабы рода *Uca* регенерируют утраченные клешни, поэтому популяция может включать особей интактных и с регенерировавшими клешнями (Shin et al., 1999; Backwell et al., 2000; Rosenberg, 2002). Самцы чаще теряют большую клешню. Восстановленная клешня может стать идентичной утраченной или же отличаться по форме. Регенерируемая клешня сначала не достигает прежнего размера, что делает самца менее успешным при сексуальном и агрессивном поведении. В таких случаях наблюдалось использование крабами особых, обманных демонстраций, что позволяло им преодолевать этот временный недостаток (Backwell et al., 2000). Проводили эксперименты с удалением у крабов-самцов на ранних стадиях онтогенеза одной из клешней и последующим наблюдением за процессом её регенерации. У одних декапод (*Alpheus*) асимметрия восстанавливается за счет преобладающего разрастания меньшей клешни (Haseman, 1907; Morgan, 1920). Было известно, что у взрослых крабов *Uca* после удаления большей клешни (правой или левой) на её месте регенерирует большая клешня (Morgan, 1923; Vernberg, Costlow, 1966; Ahmed, 1978), т.е. сформированная в онтогенезе асимметрия необратима. На симметричной стадии у этих декапод, имевших ширину карапакса 2.0-3.3 мм, после удаления левой клешни в 57% случаев образовывалась левая малая клешня, поэтому особи оставались симметричными по размеру клешней. У остальных крабов регенерировавшая левая клешня оказалась меньшей по сравнению с разросшей за этот период правой клешней. Следовательно, удаление левой клешни может привести (но не обязательно) к образованию самцов - правшей (Morgan, 1923). В других опытах (Vernberg, Costlow, 1966) у крабов *U. pugilator* и *U. ranax* размером 4.65-8.7 мм, но ещё на симметричной стадии, после удаления левой (или правой) клешни большей оказывалась либо правая, либо левая клешня. М. Ahmed (1976, 1978) наблюдал после удаления

у крабов *U. cumulanta* (ширина карапакса 1.5-5.9 мм) одной конечности на симметричной стадии формирование внешних признаков полового диморфизма. У одной группы особей после удаления правой или левой клешни регенерировавшая клешня не отличалась от интактной и обе конечности были малыми. Это дало основание считать, что эти крабы изначально были самками. У второй группы удаление левой (или правой) клешни приводило к регенерации малой клешни, при этом интактная правая (или левая) клешня оказывалась несколько большей, чем левая. Особи с такой незначительной асимметрией, по мнению М. Ахмеда, были преимущественно самками. Наконец, у крабов третьей группы после удаления левой клешни разрасталась правая клешня, тогда как при удалении правой клешни большей становилась левая. В первом случае крабы были самцами-правшами, а во втором - левшами. Таким образом, удаление на ранней стадии онтогенеза одной из малых клешней вызывает постоянную асимметрию этих конечностей у крабов-самцов. Сравнивая результаты, полученные им и другими исследователями, М. Ахмед отмечал, что некоторые различия данных могут объясняться разным размером крабов, видовыми особенностями, а также действием внешних факторов среды. Он высказал гипотезу, согласно которой, симметричная стадия крабов рода *Uca* представляет собой важную преадаптацию в их онтогенезе, так как может служить потенциальной возможностью для изменения пола при минимуме морфологической или физиологической изменчивости. Все особи на этой стадии имеют характерную генетическую конституцию. При достижении определенного размера животного должна начинаться половая дифференциация с формированием у самцов асимметрии клешней как вторичного полового признака. Толчком для этого может послужить случайная или намеренная утрата (аутономия) одной из клешней. Возникновение асимметрии клешней, как и иных вторичных половых признаков, происходит за счет включения особых генов или выработки половых гормонов. Гормональным дисбалансом можно объяснить аномальные формы самцов и самок. Так, самцы с двумя маленькими клешнями могут оставаться такими всю жизнь. Однако блок на пути развития нормальной асимметрии может быть снят у них случайной потерей клешни из-за поломки её у основания, вблизи которого расположен центр развития асимметрии клешней. Сверх-самцы с двумя большими клешнями могут появляться в результате гиперактивности андрогенной железы или как вследствие процессов рекомбинации генов.

Влияние факторов среды на развитие диморфизма клешней у высших ракообразных. Некоторые нервно-мышечные механизмы морфологической и функциональной дифференциации клешней

Интересны попытки решить вопрос о возникновении и эволюции полового диморфизма у крабов на основании изучения у них пищевого поведения и некоторых других экологических особенностей их биологии. М. Вайсбург (Weissburg, 1991) исследовал у краба *Uca pugnax* (Smith) взаимосвязь полового диморфизма в отношении размеров клешней со скоростью потребления природного материала, содержащего пищу, а также с процессом отделения пищевых частиц от неорганических. Особое внимание уделялось подсчету количества щетинок (setae) - особых образований на ротовых частях краба (1 и 2-ые максиллипеды), осуществляющих черпательные движения, обеспечивая захват субстрата и отделение пищевого материала (Miller, 1961). Выявились существенные половые различия ротовых структур, особенно в отношении числа щетинок. На поверхности определенных участков максиллипед щетинок оказалось больше на 30-50% у самок, чем у самцов. Такое различие обнаружилось на тех участках, которые имеют особое значение для экстракции пищи. Был сделан вывод о том, что такое несходство не является результатом общей дивергенции между самцами и самками, а вызвано именно половым диморфизмом пищевого поведения. Самцы этого вида имеют выраженную большую клешню, используемую для демонстраций при агрессивном и половом поведении, а для потребления пищи применяется меньшая клешня. Самки используют для потребления пищи обе практически равные по размеру клешни. Большое количество щетинок на обеих клешнях обеспечивает самкам, по сравнению с самцами, большую скорость захвата субстрата, извлечения из него пищевых веществ и удаления комочков неорганических минеральных частиц.

Разные виды крабов демонстрируют отчетливые различия в строении клешней самок и малой клешни самцов в зависимости от субстрата, из которого они добывают пищевой материал (Crane, 1975; Jcely, Jones, 1978; Neiman, Barnwell, 1997; Rosenberg, 2000) (рис.2.6, 2.7). Длина клешней, их сила, наличие и расположение щетинок, число и форма зубов и бугорков на дактиле и т.п. ассоциирует в значительной степени с мягкостью или твердостью грунта (ил, песок, камни) и с особенностями потребляемой пищи.

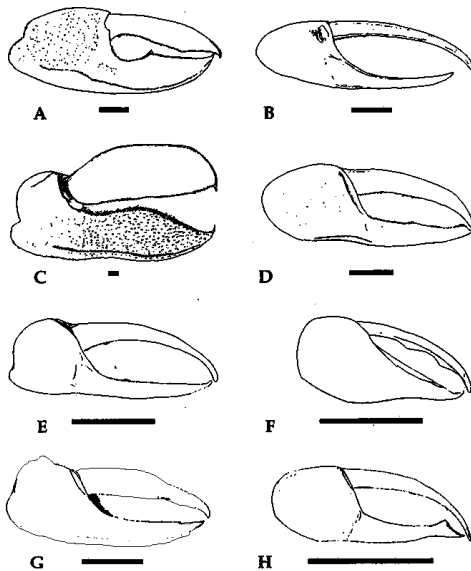


Рис. 2.6. Примеры большой клешни у разных видов рода *Uca*. Показана наружная поверхность правой большой клешни; полоска под изображением каждой клешни равняется 5 мм. (А) *Uca stylifera*; (В) *Uca festae*; (С) *Uca ornata* (D) *Uca herradurensis*; (Е) *Uca terpsichores*; (F) *Uca saltitanta*; (G) *Uca beebei*; (H) *Uca batuenta*. (Rosenberg, 2001).

На основании анализа материалов, касающихся экологических, морфологических и физиологических особенностей клешней у самцов и самок крабов *Uca pugnax*, а также видов рода *Ocypode* (Murai et al., 1982, 1983; Crane, 1941, 1975; Robertson, Pfeifer, 1965; Valiela et al., 1974; Caravello, Cameron, 1987), была высказана (Weissburg, 1991) гипотеза, согласно которой, эволюция определенного способа запасаения и обработки пищи могла совпадать по времени, если даже не предшествовала, формированию полового диморфизма клешней. Вероятно, первоначально самцы и самки имели слабую асимметрию клешней (как у крабов-призраков, ближайших родственников *Uca pugnax*). (Рис.2.7).

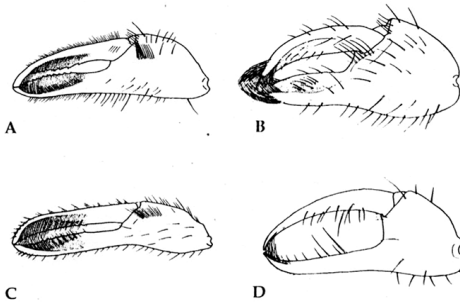


Рис. 2.7. Изображения малой клешни четырех видов крабов, представляющие вариации специализированных пищедобывательных структур. (A) *Uca flammula*; (B) *Uca panamensis*; (C) *Uca thayeri*; (D) *Uca terpsichores* (Crane, 1975).

Причинами формирования механизмов, приведших у *Uca pugilator* к снижению различия размеров клешней у самок и к его усилению у самцов, могли быть многие экологические и поведенческие факторы, но особое значение имела внутривидовая половая дифференциация экологических ниш и способов добычи и переработки пищевого материала. Вклад самок в передачу генов и в репродукционный процесс более значим, чем самцов, поэтому им требуется большой пищевой ресурс (Shine, 1989). Самки в течение 14 дней инкубационного периода прячутся в убежищах и не питаются, ограничиваясь запасенными ранее веществами. Самцы обычно охраняют убежища несколько дней, а затем уходят в другие зоны для питания (Christy, 1978; Salmon, Nyatt, 1983). Эволюция, направленная на использование самками для добывания пищи обеих клешней и на увеличение щетинок на их максиллах, способствовала более высокой скорости сбора субстрата и выделения из него пищевого материала. Благодаря этому самки могли собирать пищу с таких мест, где её концентрация была слишком малой для самцов. Самцы, не имея такой высокой потребности в пищевом ресурсе, испытывали менее сильный селективный пресс в отношении редукции асимметрии клешней. Они развивались в направлении увеличения возможности захвата новых территорий и их защиты от самцов своего вида. Для этого адаптивным приспособлением стала большая сильная клешня, в значительной степени освободившаяся от захвата пищи. Увеличенная крепкая клешня снижала также уязвимость самцов от хищников. Показано, например, что скорость поимки белыми ибисами интактных крабов-самцов *U. pugilator* в 4 раза ниже, чем самцов, лишенных клешней, или же самок (Bildstein et al., 1989). Полагают, что оба эволюционного процесса: формирование полового диморфизма ротовых структур и асимметрии клешней происходили взаимосвязанно. Первона-

чальная дивергенция, обусловленная совокупностью экологических факторов (будь то особенности пищевого поведения и/или риск от хищников), усиливалась в эволюции уже за счет наследования определенных признаков.

Влияние качества пищи и возможности доставать её одной или двумя клешнями на силу этих конечностей и асимметрию изучалось и у крабов *Cancer productus*, не имеющих такого отчетливого полового диморфизма по размеру и функции клешней, как у семейства *Uca* (Smith, 1990; Smith, Palmer, 1994). Собранный в полевых условиях молодь содержали в лаборатории и кормили в достаточном количестве моллюсками *Mytilus*, раковины которых крабы могли легко разрушать клешнями. После первой линьки в лаборатории крабов-самцов и самок, близких к состоянию зрелости, переводили на два типа питания. Одной группе давали интактных моллюсков (твердая диета), а другой - моллюсков со вскрытой раковиной (мягкая диета). У части выборки временно и обратимо иммобилизовали одну из клешней. После нескольких линек объемы и сила манусов клешней у крабов при твердой диете оказались большими, чем у тех, которые получали моллюсков с открытой раковиной. Иммобилизация одной из клешней приводила в обоих случаях к асимметрии клешней: свободная клешня либо увеличивалась и усиливалась относительно другой (при твердой диете), либо оставалась прежней (при мягкой диете). В обоих случаях ранее иммобилизованная клешня при обеих диетах уменьшалась относительно другой. При твердой диете относительное компенсаторное увеличение свободной клешни наблюдалось уже после первой линьки. Обнаруженная асимметрия клешней рассматривалась как следствие различной степени их манипулятивной активности при питании интактными моллюсками или с открытыми раковинами и как результат искусственной иммобилизации той или иной конечности. В этом проявилась поведенческая пластичность крабов, отразившаяся в морфологических различиях конечностей, непосредственно участвующих в добывании пищи. Было высказано предположение, что в естественных условиях у видов с неявным негенетическим различием клешней по размеру, форме и способности манипулировать, асимметрия этих конечностей может возникать не только в результате односторонней поломки дактиля или аутономии, но также как фенотипический поведенческий ответ на особенности (качество и количество) пищевого ресурса и способа его добывания. Фенотипическая пластичность может быть значимой как на экологической, так и на эволюционной шкалах. Если адаптивный поведенческий ответ организма на постоянно действующий фактор среды окажется на-

следуемым, то такое долговременное поведенческое изменение, закрепленное в эволюции под давлением естественного отбора, может привести к появлению стойких морфологических модификаций, конкретно, полового диморфизма и асимметрии клешней (вместо симметрии) у определенных видов Crustacea (Waddington, 1957; Dill, 1977; West-Eberhard, 1989).

Способ добывания пищи и её обработки является не единственным фактором, способствующим формированию диморфизма клешней крабов. Так, замечено (Crane, 1967, 1975; Barnwell, 1982), что сражения между самцами одного и того же вида, но имеющих разные клешни, особенно у “праворуких” более интенсивны и продолжительны, чем в отсутствии такой асимметрии. Значение фактора внутривидового агрессивного поведения для образования гетерохелии подчеркивалось при изучении асимметрии у крабов-призраков *Ocypode gaudichaudii* (Trott, 1987).

Влияние внешних факторов на формирование асимметрии клешней отчётливо показано у самцов-омаров *Homarus americanus* (Govind, Pearce, 1986). У половозрелых самцов одна клешня сильная, дробящая, а другая - тонкая, режущая, и каждая выполняет свою специфическую роль в запасаении пищи, защите территории и репродуктивном поведении (Herrick, 1895; Scrivener, 1971; Govind, Lang, 1974; Lang et al., 1977). Морфологической основой для такой функциональной дифференциации служит, в частности, неодинаковое строение замыкательного мускула: у режущей клешни он состоит на 60-80% из быстрых волокон с короткими саркомерами, а у дробящей- 100% волокон медленно действующие с более длинными саркомерами (рис. 2.8) (Jahromi, Arwood, 1971; Lang et al., 1977; Ogonwoski et al., 1980).

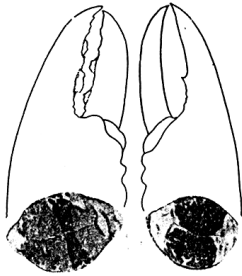


Рис 2.8. Замыкательные мускулы левой дробящей клешни и правой режущей на восьмой стадии ювенильного развития омара, у которого тренировалась левая клешня (увеличение $\times 24$) (Govind, Pearce, 1986).

Появление дробящей или режущей клешни слева или справа у этого вида равновероятно, что предполагает случайный характер такой латерализации, выявляющейся во время 4-5-ой стадий ювенильного развития (Emmel, 1908; Herrick, 1911; Lang et al., 1978). До этого клешни являются режущими, а их замыкательный мускул имеет центральную связку из быстрых волокон, заключенную между медленными волокнами (Lang et al., 1977; Govind, Lang, 1978; Govind, Kent, 1982). Диморфизм замыкательного мускула у режущей и дробящей клешней обусловлен различием диаметра и скорости проведения моторных аксонов, снабжающих каждую из них (Wiersma, 1955; Govind, Lang, 1974). Исследование скорости проведения аксонов передней абдоминальной области и размера её мускулатуры, а также формы и размера клешней и аллометрии их роста, в совокупности с наблюдениями за поведением омаров в онтогенезе, выявило интересные взаимосвязи морфо-функциональных характеристик с нейротологическими поведенческими паттернами (Lang et al., 1977). Так, на личиночной и ранних ювенальных стадиях при наличии ещё симметричных клешней, физиологические и морфологические особенности организма благоприятствуют использованию при действии внешних стимулов (например, хищника) адаптивной для этого периода онтогенеза формы защитного поведения - реакции избегания. У взрослых омаров с чётко выраженным диморфизмом клешней выявляется активная оборонительная стратегия.

В лабораторных экспериментах наблюдали (Govind, Pearce, 1986, 1988) за омарами от вылупления до поздней ювенильной стадии, с целью выявления факторов внешней среды, оказывающих существенное влияние на преобразование симметричных клешней. Молодых омаров (после

4-5 стадий) содержали по отдельности в лотках без какого-либо субстрата или в лотках с нарисованными на стенках и дне пятнами. В этих условиях у них сохранялись симметричные режущие клешни. При наличии кусков мягкого формового пластика, которыми омары манипулировали, возникала небольшая асимметрия клешней. Если омарам позволяли манипулировать твердыми предметами (осколки раковин устриц), то у большинства особей развивалась асимметрия клешней. Формированию асимметрии клешней способствовало также агрессивно-территориальное взаимодействие двух самцов. В случае, когда молодой омар мог видеть свое отражение в зеркале, у большинства особей сохранялись только режущие клешни (таблица 2). Итак, применение специальных способов усиления двигательной активности одной из клешней приводило обычно к её модификации из режущей в дробящую. При тренировке обеих клешней они развивались как режущие (таблица 2.1).

Таблица 2.1. Латерализация клешней у разных видов десятиногих ракообразных.

Виды с большей правой клешней (R) или левой (L), –, равное распределение “правшей” и “левшей” (Mariappan, Balasundaram, Schmitz, 2000)

Вид	Латерализация	Источник
<i>Calappa philargius</i>	R	Ng and Tan (1985)
<i>Callinectes sapidus</i>	R	Hamilton et al. (1976)
<i>Carcinus maenas</i>	R	Abby-Kalio and Warner (1989)
<i>Glabropilumnus laevimanus</i>	R	Tweedie (1950)
<i>Globopilumnus globosus</i>	R	Tweedie (1950)
<i>Heteropanope glabra</i>	R	Tweedie (1950)
<i>Heterozius rotundifrons</i>	R	Jones (1978)
<i>Macrobrachium nobilii</i>	R	Mariappan and Balasundaram (1997)
<i>Menippe mercenaria</i>	R	Cheung (1976)
<i>Necora puber</i>	R	Norman and Jones (1991)
<i>Neopanope texana</i>	R	Swartz (1972)
<i>Pilumnus hirtellus</i>	R	Tweedie (1950)
<i>Uca lacteal</i>	K	Yamaguchi (1973, 1977)
<i>Uca vocans</i>	R	Barnwell (1982)
<i>Uca tetragonon</i>	R	Barnwell (1982)
<i>Uca formosensis</i>	R	Barnwell (1982)
<i>Ocypode gaudichaudii</i>	L	Trott (1987)
<i>Synalpheus brevicarpus</i>	L	Herrick (1911)
<i>Alpheus dentipes</i>	–	Dawes (1934)
<i>Alpheus heterochaelis</i>	–	Young et al. (1994)
<i>Chlorodopsis melanochira</i>	–	Tweedie (1950)
<i>Homarus americanus</i>	–	Herrick (1911)
<i>Macrobrachium australe</i>	–	Davis (1987)
<i>Nephrops norvegicus</i>	–	Farmer (1974)
<i>Ocypode quadrata</i>	–	Haley (1969)
<i>Thalassina anomala</i>	–	Pillai (1990)
<i>Uca formosensis</i>	–	Shih et al. (1999)
<i>Xantho exartus</i>	–	Tweedie (1950)

Параллельно с развитием асимметрии формы и размера клешней изменялся состав волокон замыкательного мускула. У режущей малой клешни мускул состоял из быстро действующих волокон с небольшой центральной полоской медленных волокон, тогда как у дробящей клешни быстрые волокна заменялись на медленные. На основании полученных результатов пришли к выводу, что некоторый минимальный пороговый уровень рефлекторной (двигательной) активности клешней, причем неодинаковый, необходим на ранних стадиях развития омаров для модификации первоначально режущей клешни в дробящую, в основе чего лежит превращение быстрых мышечных волокон в медленные. При этом от парных клешней в центральную нервную систему поступает постоянно существенно различающаяся афферентная импульсация. В первом грудном ганглии происходит сравнение нейрональных входов от обеих клешней. При их неравенстве на стороне, откуда поступала более сильная афферентация, будет формироваться дробящая клешня, а на противоположной - сохранится режущая клешня. Следовательно, в основе формирования асимметрии передней пары конечностей у высших ракообразных может лежать процесс интеграции и дискриминации в ЦНС потоков афферентных импульсов от проприорецепторов клешней, неодинаковых по силе в результате различного манипулирования субстратом, взаимодействия с особями своего вида и действия иных внешних факторов.

Итак, у многих высших ракообразных изучены различные аспекты морфологической и функциональной латерализации, особенно гетерохелии. Мезозойские представители Crustacea были гомойохельными, а гетерохельные формы появлялись в конце этой эпохи или в третичную эпоху. Полагают (Przibram, 1905), что асимметрия клешней могла развиваться только у донных видов, которые не нуждались в тонком балансировании при плавании. Однако и среди большинства ползающих раков встречаются гетерохельные и гомойохельные формы. У крабов, которые вторично переходили к плавающему образу жизни, гетерохелия сохранялась по форме клешней при выравнивании их размеров.

Очевидно, что высшие ракообразные дают яркие примеры направленной асимметрии и антисимметрии. Относительная простота у этих беспозвоночных, по сравнению с позвоночными, строения мышечной и нервной систем, является благодатной основой для дальнейшего изучения феноменов асимметрии и понимания ее механизмов.

Анатомическая и функциональная асимметрия у моллюсков (тип Molusca)

Не менее интересными и перспективными объектами для изучения многих аспектов проблемы асимметрии у животных являются моллюски. Они привлекают внимание исследователей благодаря особенностям их строения: право- или левоспиральности раковин и асимметрии висцеральных органов (Boycott et al., 1930; Gould et al., 1985; Galloway, 1987; Robertson, 1993; Asami et al., 1998 и др.).

* Спиральность наблюдается не только у моллюсков. Среди бактерий *Aquaspiralla* имеются левые и правые виды с явным преобладанием последних (Galloway, 1987). Левые и правые формы свойственны трохоспирально закрученным фораминиферам, причем появление той или иной формы зависит от температуры водной среды.

Хиральность - фундаментальное свойство плана строения тела гастропод

Среди гастропод, являющихся в настоящее время самым большим классом моллюсков, наблюдаются особи с право- и левозакрученными спиралями раковин (соответственно правши и левши). Асимметрия распространяется и на внутреннюю организацию тела этих моллюсков. Хиральность (*handedness*) у гастропод рассматривается как фундаментальное свойство плана строения тела, имеющее, однако, особые вариации у разных видов. Большинство видов гастропод, особенно морских, имеют правоспиральные раковины. Также на правой стороне тела у них находятся пневмостом, гениталии и экскреторные поры (Clarke et al., 1978; Asami, 1993; Robertson, 1993). Некоторые группы, такие как *Clausilidae*, включают в основном левые виды. Имеется относительно немного полиморфных видов, состоящих из улиток с право- и левозакрученными спиралями (Asami, 1993). Функционально улитки правши и левши не отличаются (Vermeij, 1975). У слизней внешне лево- или правосторонняя асимметрия плохо просматривается, так как у них нет типичной для гастропод раковины. Однако, у определенных видов правосторонняя асимметрия отчетливо видна по расположению внутренних органов и отверстий тела. Левшество у слизней разных видов весьма редко (Draparnaud, 1801; Davies, 1972, 1973; Bielz, 1851), а у морских - совершенно неизвестно (Robertson, 1993). Описан (Reise et al., 2002) случай нахождения левой особи у наземного слизня (*Gastropoda: Pulmonata: Arionidae*), у которого внутренние органы, включая гениталии, пищеварительный тракт, ректальное отвер-

стие располагались зеркально обычному *Arion lusitanicus*. Слизень левша оказался неспособным к спариванию с обычными правыми сородичами и тем более произвести потомство (рис. 2.9 и 2.10).

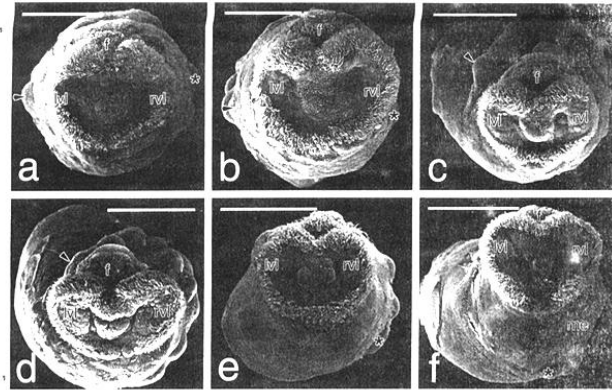


Рис. 2.9. Электронные микрофотографии, показывающие 90° ротацию ткани мантии вовремя развития *Amphissa columbiana*. Острые стрелок обозначает клетку выступающего эпителия мантии, которая локализована далеко слева до ротации. **а:** Апикальный вид (вентральная поверхность наверху изображения) эмбриона сразу после начала выделения раковины; отмечен иаленький рудимент ноги (f), начальное очертание velar долей (слева: lv1; справа: rv1), и выступающие клетки мантии с обеих сторон. **в:** Апикальный вид несколько более поздней стадии, при которой нога и доли паруса velar? выдаются сильнее, но онтогенетическая торсия не началась. **с:** Апикально-вентральный вид после начала ротации; клетка левого эпителия мантии повернулась вентрально приблизительно на 45°. **д:** Апикально- вентральный вид эмбриона, показывающий смещение левой эпителиальной клетки на 70°. **е:** Апикально-дорзальный вид на стадии, сходной с показанной на (с); клетка правого эпителия мантии повернулась дорзально приблизительно на 45°. **е:** Апикально-дорзальный вид, показывающий смещение клетки право-латеральной мантии в средне-дорзальном направлении **ф:** Апикально-дорзальный вид, показывающий смещение клетки право-латеральной мантии в средне-дорзальном направлении; также показана гиперстрофия эпителия мантии (me) по дорзально-латеральной правой стороне. Масштаб полос . 100 μm (Bondar, Page, 2003).

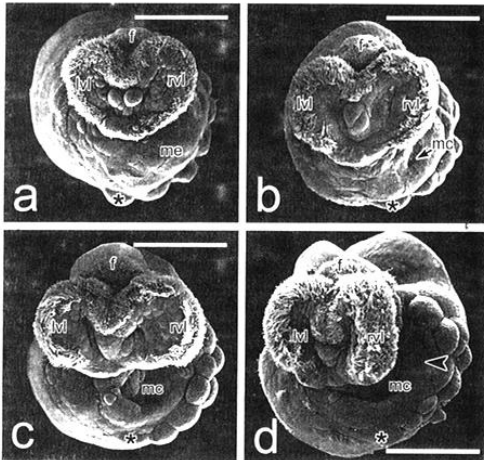


Рис. 2.10. Электронные микрофотографии, показывающие формирование мантийной полости на значительно более поздних стадиях развития эмбрионов *Amphissa columbiana*; эмбрионы на a-d показаны в апикальном виде (вентральная поверхность наверху изображения). Стрелками показана клетка выступающего эпителия мантии, которая повернулась в средне-дорзальное положение из право-латеральной позиции. **a:** Гиперстрофия мантийного эпителия (me) на дорзо-латеральной стороне справа. **в:** Первоначальная инвагинация мантийной полости (me) на правой стороне. **с:** Приблизительно на один день позже, чем (в), показано расширение мантийной полости. **d:** Приблизительно на один день позже, чем (с), показано продление мантийной полости по направлению влево; кончик стрелки обозначает анус. Масштаб полос . 100 μm. Остальные сокращения: f-нога, lvl-левая доля паруса, rvl –правая доля паруса (Bondar, Page, 2003).

У большинства видов гастропод появление раковин с необычной для данного вида ориентацией является исключением (Ancey, 1906; Seidle, 1989; Robertson, 1993; Perez, Espinosa, 1994).

Торсия – важнейший процесс онтогенеза гастропод

Феномен асимметричности в отношении направления спирали раковины (хиральность) у моллюсков, как и гетерохелия у декапод, исследуется в онтогенетическом, эволюционном, экологическом и физиологическом аспектах (Draparnaud, 1801; Dautzenberg, 1914; Gould et al., 1985; Gallowey, 1987 и др.). Палеозойские улиткообразные моллюски обладали первично-симметричным строением, что у современных брюхоногих свойственно только личинкам некоторых примитивных семейств. Асимметрия плана строения тела гастропод рассматривается как результат

торсии - особого эмбриологического процесса, суть которого состоит в повороте у личинки на 180° между цефалоподиумом (голова и нога) и висцеропаллиумом (висцеральные органы, мантия, мантийная полость и раковина). Поворот у нормальных, правозавитых улиток происходит в направлении против часовой стрелки. Онтогенетическая торсия особенно отчетливо проявляется у двух основных групп гастропод: *Patellogastropoda* и *Vetigastropoda* (Robert, 1902; Garstang, 1929; Smith, 1935; Crofts, 1938, 1955; Wanninger et al., 2000; Kay, Emler, 2002). Торсию считают центральным моментом в эволюции этих моллюсков, полагая, что поворот на 180° у гастропод мог сформироваться как наследуемое свойство (Garstang, 1929; Haszprunar, 1988; Ponder, Lindberg, 1997; Bondai, Page, 2003 и др.). Уже на самых ранних стадиях онтогенеза выявляется такой поворот между развивающимся цефалоподиумом и висцеропаллиумом, в результате чего анус и мантийная полость сдвигаются к передней части тела, а эмбриональная раковина поворачивается относительно комплекса голова-нога (Robert, 1902; Smith, 1935; Crofts, 1938, 1955). Наличие такой торсии обнаружили у всех гастропод за исключением нудибранхий (Raven, 1958; Fretter, Graham, 1962; Thompson, 1958, 1962). Всё же вопрос о начале процесса торсии и этапах его развития остаётся дискуссионным (Morton, 1958). Так, показано, что развитие мантийной полости у личинок ветигастроподы *Haliotis kamtschatkana* не соответствует классическому описанию (Page, 1997). У них весь висцеральный комплекс не поворачивается согласованно, потому что мантийная полость изменяет свое положение только на 90° . В результате, за короткий период после поворота на 180° цефалоподиума относительно раковины, мантийная полость и анус занимают право-латеральное положение. Впоследствии мантийная полость на правой стороне продлевалась ещё больше, располагаясь над головой слева, что не сопровождалось дальнейшей ротацией раковины. Изучая морфогенез мантийной полости и изменение траектории петли висцерального нерва у двух представителей *Caenogastropoda*: *Amphissa columbiana* и *Euspira lewisi*, показали (Bondar, Page, 2003), что смещение положения именно этих структур является главным следствием торсии. У *Amphissa columbiana* наблюдали поворот лишь на 90° между висцеропаллиумом и цефалопаллиумом. При этом мантийная полость первоначально формируется на правой стороне, а её последующее расширение над головой не сопровождается перемещением ануса и раковины. Расширение мантийной полости в более позднем эмбриогенезе происходит не за счёт дальнейшей ротации, а в результате изменения эпителия подкладки мантийной полости. Смещение висцеральной нервной петли проявляется на левой стороне раньше, чем на правой. Рис. 2.9-2.11 иллюстрируют тор-

сию и возникновение асимметрии на ранних этапах онтогенеза *Amphissa columbiana*.

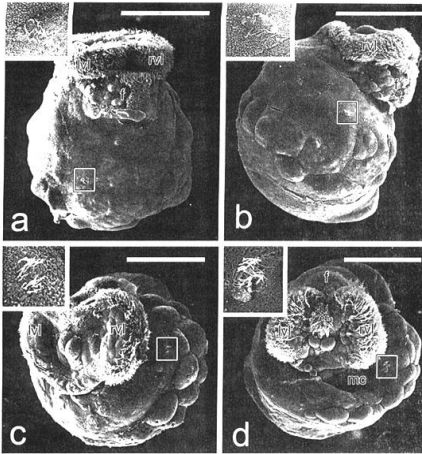


Рис. 2.11. Электронные микрофотографии, показывающие положение анального отверстия у более развитых эмбрионов *Amphissa columbiana*; на врезке при большем увеличении показаны выделенные участки. **а:** Вентральный вид, показывающий анальный реснитчатый пучок на вентральной стороне слегка выступающий справа. **в:** Латеральный вид несколько более развитого эмбриона, показывающий ротацию реснитчатого пучка ануса на правую сторону. **с:** Апикально-латеральный вид сразу перед формированием мантийной полости, показывающий положение реснитчатого пучка ануса на правой стороне. **д:** Апикальный вид, показывающий начальную мантийную полость (me) и право-латеральный реснитчатый пучок ануса. Масштаб полос. 100 μm . Остальные сокращения: f-нога, lvl-левая доля паруса, rvl – правая доля паруса (Bondar, Page, 2003).

У других брюхоногих моллюсков мантийная полость также начинает формироваться на правой стороне (Thompson, 1958, 1962; Page, 1992 и др.). Спорным является вопрос относительно адаптивного значения торсии для планктонных личинок и взрослых бентосных особей гастропод (Garstang, 1929; Беклемишев, 1964; Thompson, 1967; Pennington, Chia, 1985). Изучение торсии как фундаментального феномена развития гастропод (Runnegar, 1981) имеет особое значение в связи с вопросом о том, как наблюдаемая среди ныне существующих гастропод, торсия соотносится с эволюционным возникновением этой группы моллюсков (Falniowski, 1993; Elinson, 1987; Wray, Raff, 1989, 1991; Bieler, 1992). Высказана гипотеза (Salvini-Plawen, 1980), что торсия на 90° у личинок гастропод послужила основой для эволюции различных торсионных и асимметричных факторов у ныне существующих взрослых представителей этих моллюсков.

Моно- и полиморфные (лево- и право спиральные) виды и популяции гастропод. Хиральность как фактор, обуславливающий репродуктивную изоляцию популяций

Для изучения генетических основ хиральности и микроэволюционных изменений весьма удобными оказались полиморфные виды наземных улиток, в частности рода *Partula*. Существенные результаты дали исследования распространения на островах Полинезии различных популяций нескольких видов улиток и паттернов их гибридизации (Crampton 1916, 1932; Clarke, Murray, 1966, 1969; и др.). Было показано (Murray, Clarke, 1966), что в лабораторных условиях правые и левые особи *P. suturalis* свободно скрещиваются, причём наследование направления спиральности определяется действием одного локуса и особенно для фенотипа потомства. У трех филогенетически разграниченных видов: *Limnaea peregra*, *Laciniara biblicata* и *Partula suturalis* выявили, что генетический контроль хиральности определяется материнским генотипом в одном или нескольких локусах, и что он может измениться в результате простой мутации (Degner, 1952; Murray, Clarke, 1976; Freeman, Lundelius, 1982). Левшество наследуется как простая менделевская доминанта с задержанной экспрессией. Так, у *Limnaea peregra* левшество вызывалось отсутствием продукции материнского гена в цитоплазме яйца, который в норме обусловливает правшество. Инъецируя цитоплазму из правых яиц можно изменить паттерн раннего дробления левых яиц, однако инъекция из левых яиц не влияла на дробление правых яиц. (Freeman, Lundelius, 1982).

У гастропод встречаются таксоны с изменяющейся хиральностью (Vermeij, 1975; Robertson, 1993), хотя это явление внутри вида явление редкое. Уже при первом расщеплении яйца может наблюдаться инверсия спиральности раковин при сохранении нормальной внутренней организации моллюска (Freeman., Lundelius, 1982; Robertson, 1993). Исследуя вероятность реверсии хиральности в популяциях внутренне перекрестно-оплодотворяющихся улиток, выявили важную роль частотно-зависимой селекции. Оказалось, что в природной среде хиральное меньшинство улиток *Partula suturalis* неспособно спариваться с хиральным большинством. Несмотря на это хиральный диморфизм сохраняется в популяциях этого вида за счёт иммиграции особей с необычной спиральностью из других популяций (Clarke, Murray, 1969; Johnson, 1982). М.Джонсон (1982) изучал на островах Таити и Моореа улиток рода *Partula*. Из 12 исследованных видов 8 включали только правшей, 3 - левшей и лишь два вида были

полиморфными: *P. suturalis* и *P. otaheitana*, причем даже у этих последних видов большинство популяций состояло из особей одной морфы. На острове Moorea были области, где мономорфные популяции правой связывались пошаговыми клинами с мономорфными популяциями левой. Такое постоянное пространственное единообразие потенциально вариативного признака (левая или правая закрученность спирали) указывало на наличие сильного стабилизирующего отбора. Было известно, что мономорфные правые популяции *P. suturalis* имеют совпадающие места обитания с левыми популяциями видов *P. mooreana*, *P. tohiveana* и *P. aurana*, причем, как правило, гибриды между этими видами не образуются. Мономорфные левые популяции *P. suturalis* сосуществуют с правым видом *P. olympia* также без гибридизации. Левые и правые улитки *P. aurania* занимают неперекрывающиеся области, а переходная между ними зона соответствует переходу от левой к правшам для *P. suturalis*. В переходной зоне образуются как левые, так и правые гибриды этих видов. Такое пространственное расселение с совпадением некоторых зон обитания, с одной стороны, могло обеспечивать образование мономорфных популяций, а с другой - сохранение менее часто встречающейся морфы (Clarke, Murray, 1969; Murray, Clarke, 1968; 1980). Поведенческой основой для изоляции является то, что улитки с противоположной закрученностью раковин, спариваясь, занимают неправильную позицию (Lipton, Murray, 1979). Специально изучалось (Johnson, 1982) у *P. suturalis* влияние хиральности на частоту спаривания и селекцию, направленную против редких морф раковин. Улиток собирали из полиморфных популяций в долинах островов Ууфау и Moorea. В опытах использовали зрелых животных, взятых в природе, а также выращенных в лаборатории. После содержания улиток не меньше 12 месяцев в изоляции, образовывали в случайном порядке пары особей: 14 пар правой, 20 пар левой и 26 смешанных пар. Каждый член пары принадлежал к одной и той же популяции. Пары улиток оставались вместе в течение не менее трех месяцев, во время которых наблюдали их репродуктивное поведение: ухаживание, спаривание и копуляции. Ухаживаний оказалось примерно равное число у всех (табл. 2). Копулировать пытались все пары улиток, но среднее число удачных копуляций для смешанных пар равнялось только одной пятой от числа для одинаковых пар. Причиной этого было часто неправильное положение пениса одной из особей смешанной пары на заключительной стадии спаривания. Правильное его положение наблюдалась только в 13% у смешанных пар и в 90% у одинаковых пар. Спаривание удачно завершилось у 44% пар с одинаковыми спиралями раковин и только у 12% пар с про-

тивоположными спиралями. В течение последующих двух лет наблюдали за потомством каждой пары. В течение первого года смешанные пары произвели потомства на 28% меньше, чем одинаковые пары. Близкие результаты в отношении фертильности были получены у взрослых улиток этого вида, собранных в природе. Левые улитки из местности, где они встречались реже, чем правые, произвели потомства в среднем на 41% меньше, по сравнению с их сородичами-правшами. Это различие не обуславливалось низкой наследственной фертильностью левшей, так как когда обе морфы встречаются с равной частотой, они проявляют сходную фертильность (табл.3). Полученные результаты подтвердили существование репродуктивной изоляции, обусловленной хиральностью, и показали также, что у трех разновидностей улиток *Partula suturalis* левые особи, имеющие в меньшинстве, с трудом спариваются с правыми особями. Обсуждая свои результаты, М.Джонсон опирался на материалы ранних исследований (Clarke, Murray, 1969; Murray, Clarke, 1980). Было известно, что внутри полиморфных популяций можно наблюдать частичное ассортативное спаривание. Предполагалось, что популяции правых *P. suturalis* могли образоваться путем смещения репродуктивного признака в присутствии на той же территории левого вида *P.mooreana*. Гибриды между этими видами имеют необычные гениталии, предполагающие изоляцию после спаривания. Отбор, направленный против таких гибридов в соединении с изоляционным поведенческим паттерном, обусловленным спиральностью раковин, позволяет объяснить зональный эффект в отношении правой *P. suturalis*. Даже при том, что правши и левши могут быть физиологически эквивалентны, отбор в полиморфных популяциях направлен против реже встречающейся морфы, потому что она менее вероятна для спаривания и имеет редуцированную плодовитость.

Итак, положительная частотно-зависимая селекция, основанная на ассортативном спаривании, и территориальная изоляция способствуют мономорфизму и снижению вероятности изменения у *P.suturalis* одного типа спиральности на другой. Для того чтобы популяция правой этого вида эволюционировала от левых предков в результате смещения признака, селекция против гибридизации должна преодолеваться стабилизирующим эффектом селекции против первоначально редкой правой морфы. Это возможно, если в переходный период особи *P.suturalis* были бы менее обычными, чем *P.mooreana*. В этом случае и при отсутствии других поведенческих изоляционных механизмов левая морфа *P.suturalis* с большей вероятностью спаривалась с *P.mooreana*, чем с особями своего вида, что приводило бы к последующему снижению плодовитости левшей и гибридов. Результатом стало бы преимущество правой морфы. Как

только правая морфа достигла частоты большей 50%, положительная частотно-зависимая селекция, как и селекция гибридизации, могла гарантировать быстрое закрепление в популяции правозакрученными улиток. Возможность такого селективного процесса подтверждается моделями селекции генов ассортативного спаривания с плеотропными эффектами вдоль градиента среды (Moore, 1079; 1981). Итак, зональный эффект популяций улиток *P. suturalis* был объяснен полиморфизмом спиральности раковин. Положительная частотно-зависимая селекция может гарантировать стабильный зональный эффект до внесения другой морфы в зону альтернативной морфы с высокой частотой. Следует подчеркнуть, однако, что механизмы образования полиморфных или мономорфных популяций разных видов гастропод изучены ещё не достаточно и, очевидно, не ограничиваются только фактором взаимодействия морф с различной хиральностью.

Зависимость успешности репродуктивного поведения моллюсков от особенностей строения раковины (типа спиральности и высоты)

В предыдущем разделе представлены исследования некоторых филогенетических и генетических факторов, определяющих направление хиральности видов и отдельных популяций гастропод. Они оставили дискуссионными ряд важных вопросов. (Asami, 1993; Asami et al., 1998).

Как первоначальный генетический ресурс в отношении смещения признака левшества-правшества может появляться с достаточной частотой? Почему хиральный диморфизм имеется у конкретного вида гастропод? Как виды с полным левшеством могут возникать, если новый реверсивный аллель быстро элиминируется? Т.Асами с соавторами продолжили изучение вопроса о влиянии хиральности на репродуктивное поведение гастропод с правыми или левозакрученными раковинами, проверяя гипотезу, согласно которой у пульмонат-гермафродитов наличие бимодальных форм спиралей ассоциирует с различными способами спаривания. Ранее было показано (Sturtevant, 1923), что левые и правые морфы европейской прудовой улитки *Lymnaea stagnalis* весьма редко спариваются между собой. Наземные пульмонаты (*Stylommatophora*) имеют либо высокие и изящные раковины либо округлые, плоские раковины, тогда как промежуточные формы редки (Cain, 1977; Cowie, 1978). Такую бимодальность формы раковин нельзя было объяснить только филогенетической дивергенцией (Tillier, 1989; Tillier et al., 1996). Было известно также

(Gittenberg, 1988), что большинство левых видов имеют раковины с высокой спиралью. Кроме того, предполагалось, что улитки с высокими раковинами более успешны при межхиральном спаривании, поэтому вероятность диморфичности у таких видов могла быть более высокой, чем у плоскоспиральных видов. Так, улитки-правши *Partula suturalis*, имеющие раковины с высокими спиральями, копулируют с левшами посредством простого прилаживания их передних сторон тела (Lipton, Murray, 1979). Гипотеза относительно роли успешного межхирального спаривания для закрепления в популяции нового направления спиральности подтвердилась в модельных компьютерных исследованиях (Van Batenberg, Gittenberger, 1996).

Т. Азами с соавторами (1998) отнесли к высокоспиральным видам те, у которых высота раковины больше, чем ее диаметр, а к плоскоспиральным виды с равной или меньшей высотой раковины по сравнению с её диаметром. Несколько родов гастропод с необычными вершинами спиралей, а также все группы слизней и полуслизней (по Zilch, 1959-1960) не анализировались. На таблице 2.2 показано численное распределение правой и левой морф среди родов с высокими и плоскими раковинами у исследованных гастропод.

Таблица 2.2. Число родов *Stylommatophora*, имеющих высокие или низкие раковины, включающие «правшей», «левшей» или особей обоего типа.

Обозначения: число семейств в каждом надсемействе указано в скобках (Asami et al. 1998).

Надсемейство	Высокие раковины			Плоские раковины		
	«Правши»	«Левши»	Особь обоего типа	«Правши»	«Левши»	Особь обоего типа
Achatinelloidea (3)	8	1	5
Pupilloidea (10)	76	3	14	14
Endodontoidea (2)	3	41	1	...
Zonitoidea (1)	33
Ariophantoidea (5)	2	101	4	...
Achatinoidea (4)	58	5	5
Clausilioidea (1)	1	96	3
Oleacinoidea (1)	25
Acavoidea (1)	5	12
Bulimuloidea (8)	65	1	3	8
Streptaxoidea (6)	26	1	...	61	...	1
Helicoidea (4)	11	2	3	187	3	1
Всего	280	109	33	457	8	2

В таблице 2.3 представлены виды с высокой и низкой спиральностью и соответственно с одним из двух преобладающих способов спаривания.

Таблица 2.3 Взаимосвязь дихотомии формы раковин и поведения спаривания у пульмонат. Условные обозначения: ПП = спаривание посредством подъема на раковину; ЛЛ= спаривание «лицом к лицу». *Anguispira alternata* спаривается посредством подъема на раковину, но пенис вводится реципрокно (Webb, 1968). *Basommatophora*; все другие семьи являются *Stylommatophora*. Большинство видов *Hygromiidae* имеют плоские раковины (Asami et al., 1998).

Высокие раковины		Плоские раковины	
Семейство и род	Поведение при спаривании	Семейство и род	Поведение при спаривании
Achatinidae:		Bradybaenidae:	
Achatina	ПП	Bradybaena	ЛЛ
Archachatina	ПП	Enhadra	ЛЛ
Clausiliidae:		Camaenidae:	
Albinaria	ПП	Caracolus	ЛЛ
Euphaedusa	ПП	Satsuma	ЛЛ
Luchuphaedusa	ПП	Discidae:	
Stereophaedusa	ПП	Anguispira	ПП
Ellobiidae:		Haplotrematidae:	
Ellobium	ПП	Haplotrema	ПП
Hygromiidae:		Helicidae:	
Cochlicella	ЛЛ	Cepaca	ЛЛ
Lymnaeidae:		Helix	ЛЛ
Lymnaea	ПП	Theba	ЛЛ
Stagnicola	ПП	Helminthoglyptidae:	
Orthalicidae:		Cepolis	ЛЛ
Liguus	ПП	Helminthoglypta	ЛЛ
Partulidae:		Humboldtiana	ЛЛ
Partula	ПП	Monadenia	ЛЛ
Physidae:		Sonorella	ЛЛ
Physa	ПП	Oreohelicidae:	
Planorbidae:		Oreohelix	ПП
Bulinus	ПП	Polygyridae:	
Spiraxidae:		Allogona	ЛЛ
Euglandina	ПП	Ashmunella	ЛЛ
Strophocheilidae:		Cryptomastix	ЛЛ
Strophocheilus	ПП	Mesodon	ЛЛ
Succineidae:		Neohelix	ЛЛ
Catinella	ПП	Polygyra	ЛЛ
Oxyloma	ПП	Stenotrema	ЛЛ
Succinea	ПП	Trilobopsis	ЛЛ
		Triodopsis	ЛЛ
		Vespericola	ЛЛ
		Zonitidae:	
		Mesomphix	ЛЛ
		Ventrideus	ЛЛ

В первом случае, улитки спариваются нереципрочным образом: “самец” копулирует, забираясь на раковину “самки”, при этом партнеры взаимно соприкасаются половыми отверстиями в необходимом направлении (способ side-by-side) (рис.2.12,А). Такая сексуальная асимметрия способствует успешной копуляции левши и правши. В результате, положительная частотно-зависимая селекция ослабевает и противоположные аллели могут длительно существовать в популяции. В отличие от этого, улитки с плоскими раковинами спариваются реципрочно, “лицом к лицу” (face-to-face) (рис.2.12, В) при физической и функциональной симметрии между партнерами.

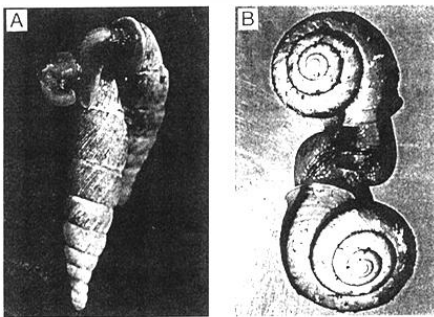


Рис. 2.12. Контрастные типы поведения спаривания, ассоциирующие с формой раковины. А, Спаривание посредством подъема на раковину у высоко-спирального левого вида *Stereophaedusa gouldi* (раковины около 20 мм высоты). В, Сексуально симметричное спаривание (face-to-face) у плоско-спирального правого вида *Euliadra congenital* (раковины шириной около 30 мм). В группах с обеими формами раковин генитальные органы правых улиток открыты на правой стороне тела; у левых улиток они открыты на левой стороне (Asami et al. 1998).

Такой способ препятствует межхиральному спариванию, потому что гениталии, расположенные у левшей слева, не соприкасаются с гениталиями, расположенными справа у правшей. В этом случае селекция направлена против ослабления хиральности и стабилизирует хиральный мономорфизм. Т. Т.Асами с соавторами специально выращивали лабораторные линии левшей и правшей у плоскоспиральной наземной улитки *Bradybaena similaris*. Этот вид не рассматривали как диморфичный, так как в природе его левые особи встречаются только как редкие варианты. Всё же наличие редкого числа левшей предполагало, что популяции содержат морфологических правшей, гомозиготных для левого рецессивного аллеля, и производящих левое потомство в соответствии с моделью

задержанного наследованием (Freeman, Lundelius, 1982). На взрослых улитках, ранее не производивших потомства, ставили опыты, используя три комбинации хиральных морф: внутрехиральные - правые особи с правыми (DD) и левые с левыми (DL), а также межхиральные - правые с левыми (DS). В первом эксперименте для определения успешности межхирального спаривания наблюдали за спариванием найденной в природе левой особи последовательно с несколькими правыми улитками. Попытки таких пар копулировать были безуспешными (рис.2.13), даже когда случайно партнеры принимали необычную для данного вида нерцепрокную позицию (side-by-side).

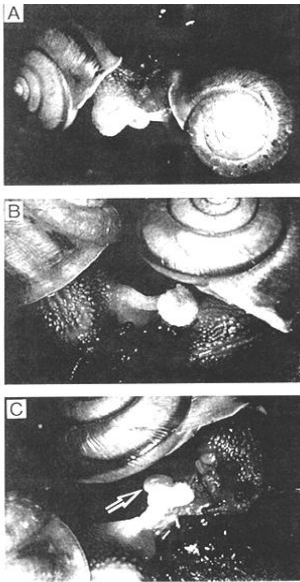


Рис.2.13. Неудача при межхиральном спаривании у плоских улиток *Bradybaena similaris* (раковины шириной около 12 мм). А, Неудача при необычной face-to-face позиции. Ухаживание достигает последней стадии выведения пениса, но реципрокная копуляция неудачна, только пенис левой улитки вводится. В, Неудача спаривания после редко изменяемой ориентации гениталий близкой к типу side-by-side. Попытка введения пениса неудачна. С. Нерцепрокное введение пениса наблюдалось редко, но сперматофор (стрелка) всегда выводился, когда пенис удалялся (Asami et al., 1998).

В контрольной группе наблюдалось успешное спаривание шести пар улиток-правшей. При скрещивании 139 улиток-правшей с левой, одна особь произвела левое потомство (F1). Во втором эксперименте проследили за поведением всех потомков этой генерации до генерации F4, составляя в случайном порядке пары для межхирального спаривания

(23DS), а также внутривиральных (22 DD) и (16 SS). Оказалось, что реакции ухаживания у смешанных пар проявлялось даже несколько активнее, чем у пар с одинаковой хиральностью. Вместе с тем, успешные копуляции наблюдались в 17.4% случаев при межхиральном спаривании (DS) и в 86.8% - при внутривиральном. (DD +SS). Следовательно, менее успешное спаривание улиток с плоскими раковинами *Bradybaena similaris* при межхиральном спаривании определяется именно механическими трудностями на завершающем этапе копуляции при использовании реципрокного способа спаривания. Полученные результаты сравнивали с данными изучения спаривания улиток *P. suturalis*, имеющих высокие спирали и спаривающихся нереципрокным способом (Johnson, 1982). При спаривании частота копуляций у обоих видов для пар DS была значительно меньшей, чем для пар DD+ SS. Число копулировавших пар DS по отношению к копулировавшим парам DD+SS оказалось существенно меньшим у *B. similaris*, чем у *P. suturalis* (таблица.2.4).

Таблица 2.4. Копуляция у внутри- и межхиральных пар у *Bradybaena similaris* и *Partula suturalis*. Обозначения: Данные для *P. suturalis* взяты из Johnson (1982). MX – межхиральная комбинация; ВХП – внутривиральная комбинация «правшей»; ВХЛ – внутривиральная комбинация «левшей» (Asami et al. 1998).

Вид и хиральная комбинация	Число копулировавших пар	Число неkopулировавших пар	Общее число пар
<i>Bradybaena similaris</i> :			
ВХП	18	4	22
ВХЛ	15	1	16
MX	4	19	23
<i>Partula suturalis</i> :			
ВХП	6	8	14
ВХЛ	9	11	20
MX	3	23	26

В целом, успешность межхиральных копуляций у вида с высокой спиралью была существенно выше по сравнению с плоскостральной формой. Очевидно, что у видов с плоской сферической раковиной правша и левша неспособны успешно копулировать, если только одна из особей не поворачивает свое тело по направлению к стороне другой особи. Но такая поведенческая симметрия комплекса ухаживания и спаривания не так проста и вероятна, как небольшая «подгонка» положения тел при межхиральном спаривании у высоких улиток (Asami et al., 1998). Таким образом, проведенные исследования доказали, что нереципрокный способ спаривания, характерный для видов с высокими раковинами, позволяет

им более успешно осуществлять межхиральную копуляцию, благодаря чему такие виды имеют большую вероятность быть диморфичными. Это, в свою очередь, ослабляет частотно-зависимую селекцию, направленную против хирального меньшинства. При допущении связи поведенческой дихотомии с формой раковины и с большим успехом при межхиральном спаривании у видов с высокой спиралью, предполагается более быстрая скорость хиральной эволюции у них, чем у плоскоспиральных видов, так как генетические изменения хиральности чаще проявляются в популяциях именно высокоспиральных видов. При обсуждении имеющихся данных возникает вопрос, почему высокоспиральные виды оказались более способными к межхиральному спариванию. Иначе говоря, каковы эволюционные и/или экологические причины тесной связи между формой раковины и поведением при спаривании? Одно из предположений состоит в экологических особенностях жизнеобитания улиток с плоскими и высокими раковинами. Плоские улитки имеют тенденцию быть более активными на горизонтальных поверхностях, а высокие - на вертикальных. (Cain, Cowie, 1978; Cameron, 1978). Эти экологические особенности в совокупности с постепенным закреплением преимущественного использования того или иного способа спаривания могли привести к формированию тесной связи формы раковины и поведения спаривания. Способствовать эволюции хирального диморфизма могли такие факторы как самооплодотворение, партеногенез или любое поведенческое изменение, которое делало бы межхиральную копуляцию такой же легкой, как и внутрихиральную (Asami, 1993; Asami et al., 1998).

Не решен вопрос о том, является ли филогенетически независимая эволюция левшества более частой у групп с высокими раковинами? Предполагается, что левые роды произошли от общего предка и что они не способны изменять направление своей хиральности. Показано, что хиральный диморфизм, при котором левши и правши имеются в популяции как сосуществующие морфы, широко распространен, особенно у видов с высокими спиральями раковин. Левшество у видов улиток с правыми плоскими раковинами известно как редкая вариация в природе (Récluz, 1859; Dautzenberg, 1914; Pelseneer, 1920). Когда хирально измененные особи появляются в популяции как новые вариации, они значительно менее приспособлены у плоских улиток, чем у высоких. Поэтому частотно-зависимая селекция против хирального меньшинства сильнее у плоских видов, чем у высоких, и оно быстро элиминирует в результате механической неспособности к межхиральному спариванию. Фактически, хиральный диморфизм отмечен, по крайней мере, у 11 родов из 7 семейств у высокоспиральных моллюсков *Stylommatophora* (*Achatinella*, *Auriculella*, *Par-*

tulina, Amphidromus, Nenia, Buliminus, Ena, Corona, Lignus, Partula, Campolaemus) и ещё у двух также высокоспиральных родов (*Lymnaea* (*Vasomatophora*) и *Campeloma* (*Carnogastropoda*)). У плоскоспиральных видов хиральный диморфизм не зарегистрирован.

Факторы, определявшие в эволюции образование дихотомии спаривания улиток и особенности проявления хиральности у видов с разными формами спиралей раковин, изучаются и на других моллюсках. Например, у наземных слизней также показано значение асимметрии положения половых отверстий для успешного спаривания. В опытах со спариванием левой особи *Arion lusitanicus* (*Gastropoda*, *Pulmonata*, *Arionidae*) с правшой этого же вида или с правшой близкого вида *A. rufus* наблюдали типичный паттерн ухаживания, однако попытки копуляций были безуспешными, так как партнеры на конечном этапе занимали неправильное положение (рис. 2.14) (Reise et al., 2002).

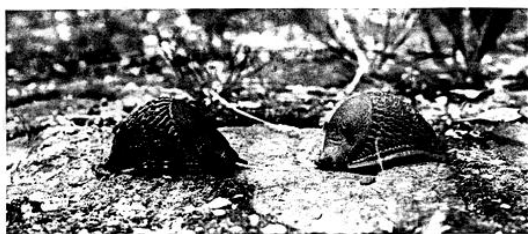
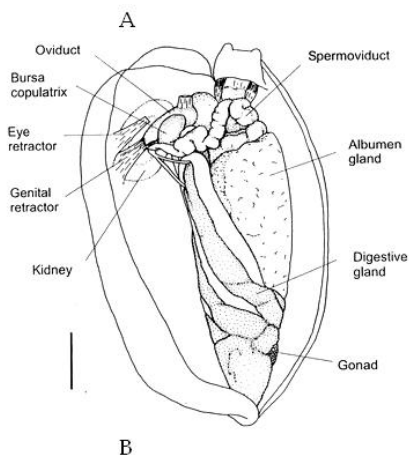


Рис. 2.14. Внутреннее анатомическое строение левой особи *A. lusitanicus*. Масштаб полосы =10мм.(А). В. Взрослая левая особь (светлее) вместе с нормальной улиткой *A. lusitanicus*, найденной в соседних участках (Германия, Саксония) (Reise et al., 2002).

Oviduct – яйцевод, Bursa copulatrix – копулятивная сумма, Eye retractor – ретрактор глаза, Genital retractor – ретрактор гениталий, Kidney – почка, Spermoviduct – семяпровод, Albumen gland – белковая железа, Digestive gland – пищеварительная железа, Gonad – гонада.

Исследовалась взаимосвязь хиральности улиток и слизней со способом спаривания и наличием, так называемых, “любвных стрел” (Davison et al., 2005). Некоторые виды гастропод на последней стадии ухаживания выстреливают друг в друга кальцинированные стрелы, что, возможно, повышает репродуктивный успех спаривания. Исходя из предположения о том, что стрелы обнаруживаются у таксонов, которые при спаривании занимают позицию face-to-face, проанализировали поведение спаривания у 60 родов из 28 семейств слизней и улиток Stylommatophora. Ни у одного из видов с нересципрокным способом спаривания, т.е. высокоспиральных, не обнаружено стрел (таблица 2.5).

Таблица 2.5. Унилатеральное спаривание улиток и слизней. Рода, которые спариваются унилатерально посредством подъема на раковину и не имеют стрел. Большинство являются также высокоспиральными родами (11/15 родов). Только один род образует содержащие стрелы группы (*Oreohelix*, *Helicoidea*), и имеет также плоские спирали. *Cerion* спаривается унилатерально, но по другой информации нет (Woodruff, 1978). ЛЛ=спаривание «лицом к лицу»; ПР = спаривание подъемом на раковину; П= плоско спиральные раковины, В= высоко-спиральные раковины (Davison et al., 2005).

	Поведение при спаривании	Форма раковины
Acavidae		
<i>Helicophanta</i>	ПР	П
Clausiliidae		
<i>Euphaedusa</i>	ПР	В
<i>Luchuphaedusa</i>	ПР	В
<i>Stereophaedusa</i>	ПР	В
Haplotrematidae		
<i>Haplotrema</i>	ПР	П
Oreohelicidae		
<i>Oreohelix</i>	ПР	П
Orthalicidae		
<i>Liguus</i>	ПР	В
Ceridae		
<i>Cerion</i>	?	В
Partulidae		
<i>Partula</i>	ПР	В
Rhytididae		
<i>Paryphanta</i>	ПР	П
Spiraxidae		
<i>Euglandina</i>	ПР	В
Strophocheilidae		
<i>Strophocheilus</i>	ПР	В
Succineidae		
<i>Catinella</i>	ПР	В
<i>Oxyloma</i>	ПР	В
<i>Succinea</i>	ПР	В

У большинства видов, входивших в 15 из 18 семейств, для которых характерно реципрокное спаривание и низкоспиральные раковины, “любовные стрелы” имелись (таблица 2.6).

Таблица 2.6. Одновременно реципрокно спаривающиеся улитки и слизни. Рода, которые спариваются таким образом обычно используют способ face-to-face, за исключением Achatinidae, Discidae и Albinaria. Виды, имеющие стрелы, находятся внутри группы со спариванием face-to-face и входят в три отдельные монофилетические группы: Helicoidea, Limacoidea и Philomycidae (Cain, 1977). Как Cochlicella и Monacha имеют сумку для стрел, и поэтому имеют возможность вторично терять стрелы. ЛЛ= спаривание «лицом к лицу», ПР = спаривание посредством подъема на раковину. П= плоские раковины. В= высокие раковины (Davison et al., 2005).

Надсемейство Семейство	Вид	Поведение при спари- вании	Наличие стрел	Форма рако- вины
Helicoidea Bradybaenidae	<i>Bradybaena</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Euhadra</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Mandarina</i>	ЛЛ		П
Camaenidae	<i>Caracolus</i>	ЛЛ		П
	<i>Satsuma</i>	ЛЛ		П
	<i>Amphidromus</i>	ЛЛ		В
Helicidae	<i>Cepaca</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Cantareus</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Theba</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Arianta</i>	ЛЛ	+	П
Helminthog- lyptidae	<i>Cepolis</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Helminthog- lypta</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Humboldtiana</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Monadenia</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Sonorella</i>	ЛЛ		П
	<i>Polymita</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Cochlicella</i>	ЛЛ	+	В
Hygromiidae	<i>Monacha</i>	ЛЛ	+	П
	<i>Polygyridae</i>			
Polygyridae	<i>Allogona</i>	ЛЛ		П
	<i>Ashmunella</i>	ЛЛ		П
	<i>Cryptomastix</i>	ЛЛ		П
	<i>Mesodon</i>	ЛЛ		П
	<i>Neohelix</i>	ЛЛ		П
	<i>Polygyra</i>	ЛЛ		П
	<i>Stenotrema</i>	ЛЛ		П

Это исследование важно для уточнения филогенетических взаимоотношений гастропод на основании изученных показателей: способе спари-

вания, хиральности и форме раковины (высокая или плоская), наличия «любовных» стрел.

Некоторые эволюционные аспекты изучения хиральности у моллюсков

Исследования асимметрии моллюсков в эволюционном и онтогенетическом аспектах, преследуют цель ответить на ряд ещё нерешенных вопросов. Например, как возникли асимметричные формы гастропод и почему почти все эти моллюски правые? Почему частотная эволюция измененной спиральности у улиток отчетливо контрастирует с отсутствием хиральной эволюции у большинства представителей животного царства? Как образовались в филогенезе правые и левые формы спиралей и какие эволюционные механизмы сохраняют такое редкое «левшество»?

Приведем некоторые представления относительно эволюции хиральности у гастропод. G. Vermeij (1975, 1985) обобщил данные относительно эволюции, географического распределения и систематики вымерших и ныне живущих гастропод с планиспиральными (билатерально симметричными) и левоспиральными раковинами. Он отметил преобладание среди современных гастропод видов с правоспиральными раковинами при редком наличии левоспиральных и билатерально симметричных (планиспиральных), что контрастирует с приблизительно равным числом правой и левой у семейств кониспиральных предковых форм наutilus-лоидов и аммонидных цефалопод (Flower, 1955; Nicol, 1958) и с примерно равными случаями у неэквивалентных бивальв, у которых больше левая или правая створка. Планиспиральных раковин могла быть примитивным признаком. (Knight, 1952; Vermeij, 1973), однако, могла возникать и вторично от уже существовавших право- и левоспиральных гастропод. Такой процесс предполагается у 9 линий архегастропод (все из морей до третичного периода, у пяти из 6 линий пресноводных и морских мезогастропод, у одной линии наземных неритогастропод, у одной линии для морских Thecosomata и Entomoheniata, более чем у двух линий пресноводных Basommatophora и у 8 планиспиральных семейств наземных Stylommatorans. Для возникновения и эволюции формы, размера, прочности и хиральности раковин существенное значение имели условия обитания моллюсков (планктон или бентос), а также особенности их двигательного поведения (Flower, 1955). Раковины относительно больших размеров (2-10см) наблюдаются среди планиспиральных улиток только у определенных ныне существующих наземных и пресноводных систематических

групп, например, у *Corillidae*, *Systrophidae* и *Ariophantidae*, а также у до-третичных морских гастропод. Все современные морские планиспиральные гастроподы имеют диаметр раковины менее 10 мм. Существенным фактором в эволюции гастропод считается возникновение гиперстрофии. Гиперстрофичные раковины характеризуются вершиной, опущенной ниже апикального края формирующегося завитка и базой, которая выдается как ложная спираль. Для приобретения гиперстрофии необходимо наличие у предковой формы умбиликуса, т.е. полости в основании раковины, образованной неполным перекрытием соседних завитков спирали. Такое строение делает раковину более изящной и хрупкой, по сравнению с раковинами без умбиликуса. Почти все планиспиральные раковины большинства архегастропод, пресноводных и наземных улиток гиперстрофичны, в отличие от большинства неогастропод и высших мезогастропод. В морях моллюски подвергаются воздействию мощных движений водных масс, а также, особенно в тропиках, прессу хищников, разрушающих раковины. Эти факторы особенно существенны для гастропод небольшого размера, которые поэтому обитают часто в пограничном слое водасубстрат, где движения воды ослаблены, а также среди водорослей или в иных условиях, где пресс хищников ослаблен (Vermeij, 1973, 1974). Гиперстрофия - относительно редкий признак у крупных современных морских гастропод. В эволюции начальная гиперстрофия, приведшая к планиспиральности, вероятно, возникала у гастропод малого и большого размера, так как в морях до четвертичного периода (Cretaceous) отбор среди больших улиток по признаку прочности раковины был менее интенсивным, чем в настоящую эпоху, поскольку ещё мало было крабов и рыб - естественных врагов современных морских гастропод (Schaeffer, Rosen, 1961). Предполагается, вместе с тем, что вторично планиспиральные и гиперстрофные семейства могли возникнуть в до третичный период даже среди гастропод с большими раковинами.

Около 74% кониспиральных родов, широко распространенных в позднем палеозое архегастропод *Pleurotomariacea*, имели раковины с умбиликусом, тогда как у родов *Trochacea* в период с триаса до нашего времени и у всех ныне существующих северо-американских родов этого древнего подсемейства соответственно только 60% и 58 % имеют раковины с умбиликусом (Knight et al., 1960). Большинство неогастропод и высших мезогастропод без умбиликуса стали важными элементами в фауне только в мезозое и особенно в кайнозое.

Возникновение и распространения видов с левозакрученными и симметричными раковинами рассматривается как результат действия особых экологических условий, снижения стабилизирующего отбора и опреде-

лённых механизмов. Ныне живущие виды-левши гипотетически могли возникнуть от примитивного симметричного предка (1); от правой формы посредством гиперстрофии преимущественно через переходную симметричную фазу (2); непосредственно путем реверсии правой формы (3). Эволюции планиспиральных, гиперстрофических и левых гастропод от правых предков может препятствовать интенсивный стабилизирующий отбор потому, что механизмы, изменяющие направленность спиральности, противоречат нормальной селекции (Vermeij, 1973).

Процесс торсии, включавший задержанное появление левого ретракторного мускула, а не правого, как на личиночной стадии, предрасполагал к возникновению преимущественно правых форм гастропод (Crofts, 1955; Raven, 1966; Underwood, 1972; Vermeij, 1973). Возможен переходный вариант, когда раковина снаружи уже левоспиральна, а организация мягких частей тела остается правосторонней. На конечном этапе эволюции раковина и висцеральные органы имеют левостороннюю направленность. За исключением некоторых слабо асимметричных *Bellorophontacea*, левоспиральные формы возникали семь раз независимо у ряда архигастропод (почти все из одной линии дотретичного периода), четыре раза среди мезогастропод, шесть раз среди морских неогастропод, дважды у *Basommatophora* и 9 раз среди наземных *Stylommatophorans*. Среди примитивных гастропод имеются представители с левой личиночной раковиной или такие, у которых левоспиральность сохраняется и у взрослых особей. У нескольких линий примитивных левых пресноводных *Planorbidae* в результате гиперстрофии наблюдается псевдоправая спиральность (Hubendick, 1955; Harry, 1964).

Раковины многих пресноводных и наземных право- и левоспиральных улиток меньше и изящнее, чем у морских гастропод. Многие из этих пресноводных улиток (*Basommatophora*) живут всего один год и адаптируются, в отличие от улиток с более прочными раковинами, посредством высокой скорости репродуктивной способности. Это относится и к наземным улитками, которым не нужно сопротивляться сильным водным течениям. Пресс естественного отбора против слабых раковин с умбиликусом мог проявляться слабее у пресноводных и наземных улиток, чем у большинства современных морских гастропод.

Существенны для понимания эволюции хиральности гастропод результаты сравнения дисперсии спиральности у личиночных форм (Reigel, 1962; Robertson, Merrill, 1963; Bickel, 1966; Janssen, 1966) Все 18-19 линий современных гастропод с типичной левоспиральностью, включая *Triphoridae* и *Thecosoma*, развиваются без планктонной стадии. Предполагается,

что как только реверсия симметрии становится очевидной на стадии дробления яйца, закрепление в популяции гена мутантного для асимметрии, становится вероятным у некоторых небольших популяций, у которых стабилизирующий отбор ослабевает (Vermeij, 1973). Общая редукция в распространении, связанная с потерей планктонной стадии, могла привести к высокой вероятности географической изоляции маленьких популяций. Чем большее число таких популяций, тем более высока возможность реверсии симметрии. Реверсия симметрии наиболее вероятна и распространена у неогастропод, состоящих из многих линий с прямым развитием и особенно у гермафродитных форм *Stylommatophora*.

До сих пор необъяснены аномалии в распространении типов спиральности гастропод. Например, почему все левоспиральные неогастроподы живут, а также предполагается, что жили, в морской среде с мягким дном и не известны для твердого субстрата? Почему среди наземных *Stylommatophora* левоспиральность редка в Африке, Австралии и Америке, но обыкновенна в Европе, южной Азии и на островах Тихого океана? Загадочно почти полное отсутствие левых видов у 3 из четырех семейств наземных прозобранхий и развитие в этой группе только одной небольшой линии планиспиральных форм.

Подчеркнём, что в настоящее время проблема возникновения разных типов хиральности или планиспиральности у гастропод и выявление роли в этом процессе различных экологических и геологических факторов далека от окончательного решения. Эту проблему можно рассматривать в более широком плане, поскольку спиральность свойственна не только моллюскам, но даже бактериям и фораминиферам. Известно, например, что у некоторых трохоспиральных фораминифер направление спиральности в эволюции изменялось от приблизительно равного представительства левых и правых форм к преобладанию форм одной направленности (Galloway, 1987).

Молекулярно-генетические основы морфологической асимметрии

Как видно из предыдущих разделов, исследование проблемы симметрия-асимметрия тесно связано с изучением взаимодействия филогенетических и онтогенетических процессов. Один из важнейших вопросов это выявление значения различных факторов среды и мутационного генетического фактора для формирования асимметрий, особенно направленной. Ещё в 1894 г было показано, что формирование правой или левой спиральности раковин улиток закладывается, по крайней мере, в период пер-

вого-второго дробления яйца (Crampton, 1894). Позже обнаружили (Boycott et al., 1930), что типичная правая закрученность раковины прудовика *Limnaea peregra* детерминирована доминантным геном, а левая – рецессивным. Н.Кольцов (1915) предположил, что направление спирали раковины моллюсков определяется особым веществом, которое может претерпевать инверсию своей молекулярной конфигурации и при мутировании превращаться из одного оптического изомера в его антипод. Изучение асимметрии живого на основе исследования конфигурации (изомерии) молекул белков, углеводов и других биологических веществ, образующих организм и участвующих в его физиологических процессах, начатое ещё Л. Пастером (1884) и затем продолженное (Neodham, 1934; Гаузе, 1940; Maroti, 1980; Кизель, 1985), способствовало продвижению в понимании глубинных механизмов формирования асимметрий. В 1911 году Ф.Лютц (цит. Астауров, 1974) связал появление у *Drosophila ampelophila* лишних жилок только на одном крыле с неравномерным распределением наследственной субстанции по разным сторонам организма. Позже подчёркивалась необходимость проведения исследований на дрозофиле для выявления асимметрий морфологических признаков и роли в их образовании генетических и фенотипических факторов (Тимофеев-Рессовский, Иванов, 1966; Астауров, 1974).

В последние десятилетия уже на новых методических уровнях развиваются исследования молекулярных и генетических механизмов формирования морфологических асимметрий. Большинство таких работ выполняется на позвоночных животных. В качестве основных исследуются механизмы, обуславливающие становление лево-правой оси плана строения билатерально-симметричных животных, а также устойчивых, консервативных асимметрий висцеральных органов. Благодаря проведению тщательных экспериментов на ранних эмбриональных стадиях развития птиц (Levin et al., 1995; 1997), грызунов (Layton, 1976; Love, Suupp, 1996; Collington et al., 1996; Meno et al., 1996; Nonaka et al., 1998), рыб (Oishi et al., 2006), амфибий (Yost, 1992; Hyatt et al., 1996), появилась возможность выдвигать содержательные гипотезы относительно молекулярно-генетических механизмов морфологических асимметрий, включающих такие факторы как модулирующие сигнальные молекулы, ионы кальция, действие электрических полей и другие (Shimeld, 2004; Raya et al., 2006). Выявлены особые гены, ответственные за формирование у эмбрионов позвоночных лево-правой оси тела. Они являются главными компонентами сигнального каскада, который ответственен за установление этой оси, а также морфологических асимметрий висцеральных органов. Молекуляр-

ный каскад этих генов обеспечивает пространственную и временную последовательность информации, необходимую для формирования асимметрий (Fujunaga, 1996; Wood, 1997; Burdine, Schier, 2000). Полагают, что информация о формировании лево-правой оси содержится в экстрацеллюлярной матрице и очень рано в онтогенезе обеспечивает образование нормального для вида асимметричного положения внутренних органов. Упуская многие интересные и важные детали такого рода исследований, укажем, что развитие асимметричного положения сердца и других органов относительно лево-правой оси контролируется молекулярно-генетическими механизмами, которые включают особые сигнальные молекулы (типа *nodal*) и особый транскрипционный фактор (ген *Pitx2*), протеины, кодируемые генами, которые преимущественно проявляются на левой стороне эмбрионов у всех изученных до сих пор позвоночных (Boorman, Shimeld, 2002). Предполагают (Casey, Hackett, 2000; Jr-KaiYu et al., 2002 и др.), что обнаружение лево-правых асимметрий висцеральных органов у всех хордовых (включая ланцетников и асцидий) свидетельствует об известной консервативности пути их развития, который сформировался ещё до отделения предковых линий ныне живущих хордовых. В основе такой консервативности лежит, очевидно, устойчивость в эволюции особых базовых молекулярно-генетических механизмов.

Довольно активно развивающиеся в последние годы (Nonaka et al., 1998; Vogan, Tabin, 1999; Capdella et al., 2000; Shimeld, 2000; 2004; Hamada et al., 2002; Essner et al., 2000; 2002, 2005; Kawakami et al., 2005; Raya, Belmonte, 2006; Oishi et al., 2006) исследования тонких механизмов формирования морфологических асимметрий у позвоночных с помощью специально разработанных методических подходов, способствуют активизации работ в этом плане на беспозвоночных.

Отметим, что если у позвоночных наличие лево-правой оси тела доказано молекулярно-генетическими исследованиями, то у беспозвоночных это требует специального обоснования. Полагают, что выявление у вида направленной асимметрии свидетельствует о наличии лево-правой оси, которая определяет пространственную идентичность структур, развивающихся на каждой стороне тела (Klingenberg et al., 1998). В указанной работе рассматривалась направленная асимметрия формы и размера крыльев у трёх видов мух: *Drosophila melanogaster*, *Musca domestica* и *Glossina palpalis gambiensis*. Исходя из того, что крылья развиваются независимо от разных имагинальных дисков, пришли к выводу о том, что обнаруженные лево-правые различия свидетельствуют о неодинаковой пространственной идентификации этих дисков, и, следовательно, о наличии лево-правой оси тела. Сходство проявления асимметрии у исследо-

ванных видов мух позволило предположить, что она сформировалась ещё до того, как десятки миллионов лет назад три предковых линии этих насекомых дивергировали, и устойчиво сохранялась в их эволюции. Ископаемые находки представителей этих семейств найдены в олигоцене. Насекомые из семейства Calliphoridae мелового периода более близки к *Musca*, чем к другим двум рассмотренным таксонам (McAlpine, 1989; Carpenter, 1992). Это подтверждает, что эволюционная дивергенция этих предковых линий весьма древняя и что направленная асимметрия у трёх линий существовала, по крайней мере, десятки, если не сотни миллионов генераций. Приводятся примеры асимметрий у других насекомых, которые невозможны без сформированной лево-правой оси тела. Это направленная асимметрия формы крыльев у медоносной пчелы (*Apis mellifera*; Smith et al., 1997), левосторонняя асимметрия мандибул у трипс (*Trypanoptera*; Heming et al., 1993) и различные, но видоспецифические асимметрии генитальной системы у клопов (*Cimicidae*; Carayon, 1966). Выразительна асимметрия макрогломерул обонятельных долей мозга и антенн у самок таракана *Nauphoeta cinerea*, у которых удаление правой антенны приводит к потере способности находить партнёра и демонстрировать репродуктивное поведение, тогда как удаление левой антенны не оказывает такого эффекта (Sreng, 2003). Наличие лево-правой оси у насекомых подтверждают эксперименты, в которых были идентифицированы особые гены, регулирующие зеркальные симметрии, например, ретинальную, (Cutforth, Gaul, 1997).

На червях, насекомых, моллюсках и других беспозвоночных проводятся исследования для выяснения молекулярно-генетических основ лево-правой сигнализации и путей эмбрионального развития, которые переводят позиционные сигналы в морфологические асимметрии.

Обширная группа червей, разнообразных по степени сложности анатомического строения, развития нервной системы и поведения, характеризуется билатерально-симметричным планом строения. Для нормального существования этих беспозвоночных важно целостное функционирование парных структур (Bennett, 1967, 1970). Так, например, показано, что перерезка циркумфарингеальной коннективы, соединяющей обе стороны переднего отдела нервной системы, нарушает нормальные циркадные реакции дождевого червя (*Limbricus terrestris*) при изменении освещённости.

Отметим, что изучение взаимодействия парных отделов мозга, особенно на нейрональном уровне, является одним из важнейших направлений в решении проблемы симметрия-асимметрия. Исследования такого

рода проводятся не только на червях, но также на насекомых, моллюсках и ракообразных (Sandoz et al., 2003; Redondo, Murray, 2005 и др.). Особенно детально изучены в этом плане нематоды и дрозофилы, чему способствует, в частности, хорошее знание их морфологии и молекулярно-генетических процессов.

Наличие лево-правой оси тела у червей доказывается экспериментальными исследованиями на нематоде *Caenorhabditis elegans* (Wood, 1991, 1997; Wood et al., 1996). Этот червь, имея в целом билатерально-симметричное строение, проявляет лево-правые асимметрии, причём определённой направленности. Изучение ранних эмбриональных стадий его развития показало, что, в отличие от взрослой особи, четырёх-шести клеточный эмбрион обладает отчётливой асимметрией, т.е. нематода только постепенно в онтогенезе приобретает билатерально-симметричную организацию. С помощью особых манипуляций удалось осуществить реверсию асимметрии у эмбриона, состоявшего из шести клеток. В результате была выращена нематода, зеркальная обычной, но вполне жизнеспособная. Предположили, что различия в формировании гомологичных клеток на обеих сторонах эмбриона возникают за счёт механизмов взаимодействия клеток, позиции которых слева и справа различаются уже на самых ранних эмбриональных стадиях.

Среди работ, направленных на выяснение тонких молекулярно-генетических механизмов формирования асимметрий у червей, отметим сначала исследования, показавшие, как нейрон приобретает асимметричное строение (Serafini et al., 1994; Alder et al. 2006 и др.). Оказалось, что у этих беспозвоночных в формировании типичного нейрона со многими короткими дендритами на одной стороне и длинным аксоном на другой важную роль играют особые белковые молекулы – *netrins*. Наблюдения за формированием флюоресцентно маркированного нейрона нематоды *Caenorhabditis elegans* показали, что когда эти протеины отсутствовали, нейроны развивались симметрично и только с короткими отростками. Это дало основание считать, что *netrin* является сигнальным фактором, который стимулирует асимметричный рост и развитие отдельных частей будущего нейрона и что он определяет, в каком локусе образуется аксон, посредством привлечения к нему особого клеточного белка *Mig-10*. Именно этот локус получает программу значительного роста и удлинения отростка клетки.

Изучая ранние стадии нейрогенеза нематоды *C. elegans* выявили значение особого гена *unc-86* для формирования у неё асимметрии (Vau-meister et al., 1996). У нематод обнаружена морфо-функциональная асимметрия на уровне нейронов. Так, ряд работ посвящён изучению у этих

червей тонких молекулярно-генетических механизмов латерализации вкусовых хеморецепторов (Ortiz et al., 2000; Pierce-Shimomura et al., 2001; Johnson, Hobert, 2003). Показано, в частности, что в мозгу *C. elegans* имеется пара нейронов, один из которых, левый (ASEL) “настроен” на анализ иона натрия, а другой, правый (ASEP) – иона хлора. Такая латерализация развивается в позднем эмбриогенезе. Считается, что до этого времени мозг имеет билатерально-симметричное строение. Образование асимметрии происходит в результате выключения гена для нейрона-сенсора иона натрия и включения гена для нейрона ASER -сенсора хлора. Полагают, что обнаруженная латерализация контролируется каскадом регуляторных факторов, которые различным образом ограничивают экспрессию особых генов-*gcy* (*guanylyl cyclases*) в ASEL и ASER и что специфический фактор miRNAs может быть функционально эквивалентен фактору транскрипции, регулирующему экспрессию этих генов.

Нематода *C. elegans* в последние годы становится объектом особо пристального внимания исследователей, изучающих у беспозвоночных возникновение и эволюцию лево-правых асимметрий, а также механизмы, их обуславливающих (Delattre, Felix, 2001 и др.).

Тщательно исследуются в последние годы механизмы, обеспечивающие асимметричное строение морфологических структур насекомых, широко используя в качестве объекта дрозофил. Этому способствует, в частности, высокая мутагенная способность плодовых мух. Выявлено участие *netrin* генов как важных руководящих факторов, необходимых для образования комиссуральных и периферических моторных нейронов (Harris et al., 1996; Mitchell et al., 1996; Brankatschk, Dickson, 2002) У *Drosophila melanogaster* выделен особый ген (*Staufen, a double stranded RNA binding protein*), который вовлекается в процесс инициации и установления клеточной асимметрии. Существенно, что этот ген обнаруживается на ранних стадиях эмбрионального развития и у позвоночных (Bateman et al., 2004).

У дрозофилы, как и у позвоночных, обнаружены асимметрии в строении внутренних органов. Изучая у нормальных и мутантных мух образование асимметрии петли (*looping*) половых органов, выявили генные механизмы этого процесса, который включает, в частности, ротационно-специфический аллель гена *Fas2*, кодирующий клеточный адгезивный белок, а также вещество (*retinoic acid*), сходное с ювенильным гормоном (Adam et al., 2003).

При исследовании у *Drosophila melanogaster* формирования в онтогенезе асимметричных лево-правых поворотов трёх отделов кишечника, обнаружили по этому признаку три мутантные линии. Пришли к выводу,

что в установлении асимметрии разных отделов кишечника участвуют различные гены (Havashi, Murakami, 2001). В последующих экспериментах (Hozumi et al., 2006) было показано, что для формирования у эмбриона нормального поворота заднего участка кишечника необходим ген *Myo31DF*, который кодирует образование особого миозина *MyoIA* (ангало-лог *MyoID* млекопитающих) и рассматривается как первичная детерминанта лево-правой асимметрии у дрозофилы. Авторы этого исследования полагают, что в реализации лево-правой асимметрии у беспозвоночных важную роль играют гены миозина (*Myo31DF* и *Myo61F*). На основании полученных данных разработана гипотетическая модель взаимодействия этих генов с актиновыми волокнами, которые необходимы для нормальной латерализации висцеральных органов. В указанной работе проведено сравнение данных на дрозофиле и на пресноводной улитке *Limnaea*, у которой изучены функции гена “левшества” (Wood, 1997; Shibasaki et al., 2004).

Анализируя имеющиеся материалы, следует иметь в виду, что эволюция живого прошла путь от простейшего уровня аминокислот (левые энантиоморфы) до сложнейших многоклеточных организмов. Иерархическая природа асимметрии целостного организма необязательно требует наличия прямых связей между его разными уровнями. Так, например, асимметричность отдельных белков может далеко не всегда влиять на асимметричность их совокупности (Chothia, 1991). Механизмы, определяющие возникновение асимметрии, включают как внутриклеточные процессы, так и первоначальный уровень клетка-клетка, а затем на более поздних этапах онтогенеза морфо-функциональные взаимосвязи парных элементов нервной системы, а также нейро-гуморальные влияния. Наличие положительной обратной связи может способствовать более быстрому росту клеток на отстающей по определённому признаку стороне, выравнивая скорости биосинтеза и роста на обеих сторонах тела. Очевидно, что степень выраженности асимметрии будет зависеть не только от генетической предрасположенности, но и от действия многих факторов среды.

Подчеркнём, что на фоне бурного развития в настоящее время молекулярно-генетических исследований внимание многих учёных направлено на изучение интимных механизмов и материального субстрата, обеспечивающих формирование асимметрий у билатерально-симметричных животных. Это выражается в появлении за последние годы значительного числа публикаций, освещающих данную проблему как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных. Исследования в этом плане весьма важны, так как позволяют выявить общие и специфические механизмы

формирования симметрии и асимметрии в различных филах позвоночных и беспозвоночных животных.

Пространственно-моторная асимметрия у беспозвоночных (на примере асимметрии направления движения)

Одна из наиболее изученных форм функциональной латерализации – это пространственно-моторной асимметрии (конкретно, асимметрии направления движения). Если асимметрии морфологических структур у беспозвоночных были известна давно, то интерес к проблеме латерализации функций усилился с обнаружением функциональной межполушарной асимметрии у позвоночных. В сборнике “Evolution and lateralization” П.Витт (Witt, 1977) впервые обозначил проблему латерализации функций у беспозвоночных, как дискуссионную и требующую специального изучения. Сам он не выявил асимметрии у пауков, изучая плетение паутины. У позвоночных наиболее отчетливыми проявлениями функциональной межполушарной асимметрии являются моторные: односторонние вращения, предпочтение одной из конечностей или определенного (левого или правого) направления движения. Все эти формы движения в той или иной степени связаны с ориентацией животного в пространстве, в частности, со способностью различать «правое» и «левое».

Выбор определенного направления движения хорошо изучен у позвоночных в связи с проблемой асимметрии функций ЦНС. Такого рода пространственно-моторная асимметрия показана у крыс (Glick, Cox, 1976; Glick et al. 1977; Hoffman, 1980; Glick, Ross, 1981; Ross, Glick, 1981 и др.), мышей (Тхоржевский, 1973; Korczyn, Eshel, 1979; Удалова, 1996; Маркина и др., 1999), хомяков (Gieehrl, Distel, 1980), кошек (Glick, Weaner, Meibach, 1981; Дутов и др., 1985), у рыб (Глейзер, 1981; Непомнящих, Гремячих, 1993). У грызунов выявлено неодинаковое значение корковых и подкорковых отделов правого и левого полушарий головного мозга для формирования одностороннего предпочтения в различных экспериментальных условиях (Sherman et al., 1980; Удалова, Михеев, 1983, 1988; Moran et al., 1984; Kubos, Robinsjn, 1984; Бианки, 1985; Удалова, Кашина, 1987). Выявлены некоторые механизмы асимметрии направления движения, в том числе и нейрохимические (Glick et al., 1977; Дутов, Анохов, 1983; Клименоко и др., 1995).

Что касается беспозвоночных, то в литературе удавалось найти разрозненные факты, свидетельствующие о наличии у них пространственно-

моторной асимметрии. Так, было показано передвижение летучей саранчи преимущественно направо или налево, что рассматривалось как результат асимметрии моторного контроля (Wilson, 1968). Стойкий, не зависящий от внешних факторов выбор левого или правого направления полета при поисках пищи, наблюдался у шмелей *Bombus lapidarius* (Cheverson, 1982). Эти данные указывали на индивидуальное лево- или правостороннее предпочтение у насекомых, но вопрос о наличии у беспозвоночных видоспецифической пространственно-моторной асимметрии оставался открытым. Систематическое, целенаправленное исследование такой асимметрии началось в лаборатории В.Л.Бианки (1985) как одно из направлений изучения проблемы функциональной латерализации ЦНС у животных. В настоящее время имеется довольно большой экспериментальный материал, касающийся предпочтения направления движения у беспозвоночных.

Наиболее примитивными животными с билатеральным строением тела и нервной системы являются плоские ресничные черви. Ресничные черви дали начало всему многообразию зеркально-симметричных организмов (Иванов, Мамкаев, 1973). Возникновение билатеральной симметрии у них произошло в эволюции при переходе от плавания к передвижению по твердому субстрату (Серавин, Карпенко, 1987). Особенности строения турбеллярий отразились на характере восприятия ими окружающего пространства (Серавин, Карпенко, 1987). Турбеллярии (*Convoluta convoluta*) различают (в отличие от инфузорий) стимулы, действующие на них справа или слева. Повороты переднего конца тела влево или вправо после сильных раздражений не являются для отдельной особи четко равновероятными, что согласовалось с ранней гипотезой об индивидуальном предпочтении левого или правого направления движения у планарии *Dendrocoelum lacteum* (Chapounthier et al., 1968). Специально изучали асимметрию направления движения у пресноводных планарий четырех видов: *Dugestia tigrina* (бесполоя и половая расы), *Dugestia lugubris*, *Ijimia tenuis*, *Blellacephala punctata* (Бианки, Шейман, Зубина, 1990; Шейман, Зубина, Бианки, 2004). Анализ индивидуального поведения планарий выявил особей без достоверного выбора одного из направлений (“симметрики”) и с преимущественным выбором правого или левого направления. “Симметрики” составили около 60% выборки. Среди “асимметриков” число “правшей” и “левшей” было неодинаковым у разных видов. У лабораторного вида *Dugestia tigrina* “правши” составили 23-32%, “левши” - 10%. У трех других видов, взятых из природных условий, “левшей” оказалось больше, чем “правшей”: соответственно 22-40% и 9-11%. По сумме односторонних поворотов в целом для популяции выявили пра-

востороннее предпочтение у *Dugestia tigrina* (56% правых поворотов и 44% левых, $p < 0,05$). У остальных трех видов наблюдалась лишь тенденция к преобладанию правых или левых выборов. На бесполой расе *Dugestia tigrina* показали, что суммарные количества первых правых или левых поворотов различались незначительно, хотя и с тенденцией к преобладанию правых поворотов, причём более выраженной у “асимметриков”, чем у “симметриков”. Примерно у 2/3 “правшей” первая реакция была правосторонней и у 1/3 – левосторонней. У “левшей” соотношение было таким же, но с обратным знаком направления. Отмечалась определенная устойчивость обнаруженной у планарий асимметрия, что проявилось, в частности, в отсутствии ее сдвигов в зависимости от сезона, а также от ориентации лабиринта по сторонам света.

Итак, у представителей низших многоклеточных беспозвоночных - планарий четырех видов преобладают “симметричные” особи, а «асимметричные» особи подразделяются на группы с преобладанием правых или левых поворотов. Такого рода предпочтение направления движения является наиболее примитивной формой функциональной видовой асимметрии, а преобладание левого или правого выбора для асимметричной части популяции - как видовой признак. Важен вывод о том, что функциональная асимметрия возникает у червей одновременно с морфологической билатеральной симметрией. Одновременно с появлением у планарий ЦНС обнаруживается асимметричность химических характеристик нервной системы (Шейман и др., 2004). Доказательством возникновения функциональной асимметрии на столь раннем уровне филогенеза беспозвоночных служат также данные о преобладании особей с левосторонними вращательными движениями у морских турбеллярий трех видов *Pseudostomon quadrioculatum*, *Coronopharyns pusillus* и *Provortex karlingi*, которым ещё не свойственна точная зеркальная симметрия нервной системы (Богута, 1985).

Пространственно-моторная асимметрия возможна у моллюсков и ракообразных. Так, наличие правосторонней асимметрии показано у брюхоногого моллюска *Hymanassa obsoleta* при тестировании в Т-образном лабиринте (Bretz, Dimock, 1983). Любопытный анализ провела И.С. Рогинская (1987), обнаружив в результате, что большинство моллюсков *Nudibranchia*, а также представители других отрядов подкласса (*Anaspidea*, *Notaspidea*, *Sacoglossa* и др.) производят кладки в виде лент или шнуров, закрученных в горизонтальной плоскости в виде спирали. При этом оказалось, что спиральные кладки *Opisthobranchia* северного полушария закручены влево, т.е. против часовой стрелки, а кладки моллюсков южного по-

лушария – имеют форму правозакрученной спирали (т.е. завиты по часовой стрелке). Предположили участие сил Кориолиса в образовании данной асимметрии.

Ракообразные, особенно высшие, обладают довольно высоким уровнем симметризации тела, а также нервной системы. Асимметрию направления движения исследовали на представителях ракообразных, имеющих различную степень сложности строения нервной системы и поведения. Применяя методику «открытого поля», проводили эксперименты на бокоплавах (*Gammarus oceanicus*) Белого моря (Удалова, Карась, Жуковская, 1990; Удалова, Карась, 2004). Животное помещали в аквариум, дно которого было разделено на три зоны и на 8 секторов.

Тестировали активных, крупных (2- 2,5 см) особей старшего возраста. В начале рачка помещали в центр аквариума и после односторонней адаптации наблюдали в течение шести тридцатисекундных интервалов его двигательную активность. Учитывали направление движения, нахождение в каждой из трех зон, переворачивания и остановки. Каждый переход из одного сектора в соседний или из одной зоны в близлежащую принимали за одно движение. Проводили 1-3 опыта с часовыми интервалами, во время которых бокоплава отсаживали в другой сосуд. Сравнивали число движений в направлении по часовой стрелке и против нее. Рассчитывали коэффициент асимметрии (Кас), как отношение разности этих показателей к их сумме. Определяли число особей, двигавшихся преимущественно по часовой стрелке (“правши”) или против нее (“левши”) или без достоверного различия между этими величинами (“симметрики”). У всей исследованной выборки (204 бокоплава) обнаружилась асимметрия, проявившаяся в достоверно большем количестве движений по часовой стрелке (направо), чем против нее (налево).

Животные - «асимметрики» составили 93,5% выборки. Среди них оказалось больше особей с правосторонней асимметрией ($p < 0,05$). Двигательная активность и асимметрия изменялись при повторных тестированиях. В целом для группы из 38 особей в первом тесте наблюдалось правостороннее предпочтение (Кас= + 0,055; $p < 0,001$), во втором - левостороннее (Кас= -0,110; $p < 0,001$), а в третьем тесте вновь появилась правосторонняя асимметрия, причем более сильная (Кас=+0,208; $p < 0,001$). При первом тестировании было 20 “правшей”, 17 “левшей” и один “симметрик”, при втором - соответственно 16, 20 и 2 особи, при третьем- 21, 14 и 3. (рис. 16, I, II).

Изменения Кас, а также двигательной активности, у “правшей” и “левшей” проявлялись неодинаково. У “правшей” двигательная активность усиливалась во втором опыте и снижалась в третьем. Асимметрия

сначала резко ослабевала, а затем усиливалась, не достигая исходного уровня. У “левшей” повторные тестирования приводили к постепенному ослаблению двигательной активности и асимметрии. Среди “асимметриков” при повторении тестов выявлялись особи с инверсией исходного знака асимметрии и “симметрики”. Итак, асимметрия у бокоплавов характеризовалась динамичностью, причем “правши” оказались более устойчивыми к повторным тестам, чем “левши”. Эта особенность асимметрии особенно проявилась, когда тесты проводили на фоне нефтяного загрязнения. При действии токсиканта резко снижалась двигательная активность. Исходная положительная величина коэффициента асимметрии уменьшалась. “Асимметриков”, особенно “правшей” стало меньше, а “симметриков” - больше. “Правши” оказались менее устойчивыми к действию токсиканта, чем “левши”, если судить по изменению величины $K_{ас}$, но более устойчивыми по другому показателю - сохранению у каждой особи исходного знака асимметрии (он не менялся у 30% среди “правшей”, а среди “левшей” только у 14%).

У высоко организованных ракообразных: пресноводных речных раков *Astacus leptodactylus* было обнаружено достоверное правостороннее предпочтение при ориентации в восьмилучевом лабиринте и на специальных полигонах (Баранюк и др., 1983).

У черноморских крабов (*Carcinus meanas*) асимметрию направления движения изучали на особях-самцах с диаметром карапакса 6,2-7,7 см по методике активного избегания (Карась, Удалова, 1988). Условия опыта обеспечивали равновероятный выбор правого или левого направления. Первую группу животных тестировали 10 раз в течение одного опыта, вторую – также, но в течение 2-х опытов, разделенных часовым интервалом. Отчетливое правостороннее предпочтение выявилось в целом для обеих выборок.

Первая выборка распалась на 12 “правшей”, 3 “левшей” и 6 “симметриков”; вторая - на 24, 5 и 4 особи соответственно. В целом “правшей” оказалось в 4,5 раза больше, чем “левшей” ($p < 0,01$). Наличие у крабов асимметрии клешней позволило рассмотреть вопрос о взаимосвязи морфологической асимметрии клешней и функциональной асимметрии направления движения. У 43 крабов большей была правая клешня, а у 11 - левая. В каждой группе отмечалась правосторонняя асимметрия, причём во второй - несколько более сильная: соотношение правых и левых выборов равнялось соответственно 1,6 и 2,7, т.е. особи с большей левой клешней относительно чаще выбирали правый проём, чем крабы с большей правой клешней. Обнаружилась зависимость правого или левого выбора

от начальной позы животного в стартовом отсеке. Если краб ориентировался правой стороной тела и правой клешней (безразлично большой или малой), то правые выборы наблюдались в 88% случаев в первом десятке проб и в 84% - во втором. Если же крабы были первоначально сориентированы левой стороной к левому проёму, то левый проём выбирался соответственно в 86 % и 81% .

Насекомые представляют класс беспозвоночных, характеризующийся сложным симметричным строением нервной системы и высокоорганизованным поведением. С.Д. Putnam (1962), изучая поведение жуков *Aleochara bilineata* в Y-образном лабиринте, обнаружил в выборке более половины особей, достоверно предпочитавших выбирать левое или правое направление движения. В целом для выборки, однако, асимметрия определенного знака не выявилась. В этой работе была прослежена зависимость каждого последующего выбора от нескольких предшествовавших, в том числе и от первого в опыте выбора, и, кроме этого, сделана попытка выявить половые различия в отношении одностороннего предпочтения, оказавшаяся безрезультатной. Поворотные тенденции в T-образном лабиринте изучали у личинок и имаго мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) (Бианки, Шейман, 1985). Затемнение и отруби в обоих коленах лабиринта служили подкреплением. Асимметрию выявляли по трём критериям: направленности первого поворота; обучению в лабиринте в течение 100 проб у жуков и 50 - для личинок; переделке первоначально предпочитаемого направления движения в лабиринте. В последнем случае за неправильный выбор животное наказывалось механическим ударом. По первому повороту в выборке из 130 личинок 53% особей поворачивали направо, а 47% - налево, т.е. достоверного предпочтения направления движения не выявилось. В другой выборке из 60 личинок у 60% особей наблюдали первый правый поворот. В целом, можно было говорить о тенденции к правшеству. По результатам экспериментов с обучением и переделками выбор правых и левых поворотов оказался равновероятным у личинок (40 особей) и у жуков (20 особей). При этом, однако, прочность исходных левосторонних поворотных тенденций оказалась более выраженной, чем правосторонних. Это проявилось как в условиях свободного выбора (у личинок и жуков), так и при переделке исходного направления движения на противоположное (у личинок). Полученные результаты указывают на наличие у мучного хрущака некоторых форм функциональной асимметрии. Заметим, что у этого жука индивидуальная функциональная асимметрия может иметь морфологическую основу, так как что у личинок и взрослых особей этого вида грибовидные тела асимметричны: у 2/3 насе-

комых левая доля заходит за правую, а у 1/3 -правая доля заходит за левую (Brihschneider, 1914).

Исследовалась асимметрия направления движения и на более высокоорганизованных насекомых: осах, пчёлах и муравьях. Пчёлы и осы, обследуя группу близко расположенных объектов и многократно возвращаясь за приманкой, запоминают наиболее простой правильный путь облета, чаще всего по кругу, причем двигаются преимущественно против часовой стрелки, т.е. налево (Мазохин-Поршняков, Карцев, 1979). Поворот пчел преимущественно налево наблюдался и в другом исследовании (Schmid-Hempel, 1984). Асимметрию траекторий движения, выбираемых медоносными пчелами (*Apis mellifera*) и складчатокрылыми осаами (*Paravespula* spp.) при поиске корма изучали специально (Карцев и др., 1988). Во время фуражировочного облета насекомому надо было по одному разу посетить каждую из четырех кормушек с сиропом по углам столика. Анализировали только случаи, когда пчела или оса собирала корм из четырех кормушек, не возвращаясь на посещавшиеся ранее кормушки. Подтвердилось достоверное преобладание в выборках особей, предпочитавших летать против часовой стрелки. Отметили, что если насекомое подлетает по прямой к середине столика с кормушками, то, чтобы двигаться против часовой стрелки, т.е. поворачивать налево, ему надо сначала повернуть направо. По результатам обследования значительного числа пчел и ос пришли к следующим заключениям: рабочим особям общественных насекомых присуща моторная асимметрия; видовая моторная асимметрия указывает на наличие функциональной асимметрии головного мозга, тогда как индивидуальную (групповую) асимметрию можно объяснить за счёт повторения насекомым своего пути, первый раз найденного случайно.

Пространственно-моторной асимметрии подробно исследовалась у муравьев (Карась, Удалова, Дашевский, 1986; Удалова, Карась, 1986, 1989, 1997, 2004; Удалова, Жуковская, Карась, 1992). За 3-4 недели до опытов семью муравьев (*Myrmica rubra*), состоящую из рабочих особей, самок и расплода, помещали в искусственное гнездо. Над гнездом находилась арена, на которой устанавливали лабиринт из съёмных бумажных мостиков. Он состоял из двух симметричных половин, каждая из которых включала целевую площадку с подкреплением, симметричную ей пустую площадку и выход. Лабиринт соединялся с ареной центральным и двумя боковыми мостиками. Подкрепление: куколка собственного вида или капля сахарного сиропа находились на обеих целевых площадках. Муравьев-разведчиков сначала приучали подниматься на стартовую площадку.

После этого у наиболее активных особей, помеченных индивидуально, вырабатывали лабиринтный навык транспортировки расплода или фуражировки. В первом случае реализовалась социальная защитная мотивация, во втором - социальная пищевая. Как только один из муравьев проходил со стартовой площадки на первый участок лабиринта, съемный мостик удаляли. Передвигаясь по лабиринту, муравей мог взять подкрепление, а затем через один из выходов выйти на арену и далее в гнездо. Траекторию передвижения от входа в лабиринт до выхода из него (цикл) записывали последовательностью букв, обозначавших участки лабиринта, принимая за единицу движения прохождение каждого участка. После каждого цикла все части лабиринта заменяли. Траектории передвижения и продолжительность нахождения в лабиринте, а также в значительной степени частота заходов в него определялись самими муравьями. В лабиринте муравей мог реализовать множество правильных траекторий: минимальной длины или избыточных, т.е. с лишними и /или повторными подходами к участкам лабиринта. Эксперимент на каждом муравье продолжался 1-3 дня. Формирование лабиринтного навыка оценивали по совокупности показателей: возникновению первого правильного решения, количеству правильных решений, стабилизации навыка, среднему числу движений в цикле и на его первом этапе (от входа в лабиринт до первого взятия подкрепления), отношению числа подходов к целевым площадкам со взятием подкрепления и исследовательских подходов к ним, а также по другим критериям. Асимметрии выявляли по числу подходов к целевым площадкам с подкреплением, выходам из лабиринта и суммарному числу движений на всех участках правой или левой половин лабиринта и по некоторым другим показателям. Для каждой особи, и в целом для выборок, рассчитывали коэффициент асимметрии: частное от деления разности соответствующих показателей для правой и левой половин лабиринта к их сумме.

Стратегии поведения муравьев при обучении в многоальтернативном лабиринте зависели от вида социальной мотивации (забота о потомстве или пищевая) и уровня пищевой мотивации (Карась, Удалова, Загораева, 1986; Карась, Удалова, Дашевский, 1986, 1990; Карась, Удалова, 1998, 2000; Удалова, Карась, 1999 и др.). При мотивации заботы о потомстве, а также при высоком уровне пищевой мотивации, выявили эффект сверхбыстрого обучения. При низкой пищевой мотивации наблюдалось стохастическое, неоптимизированное поведение. Во всех экспериментальных моделях выявлялась пространственно-моторная асимметрия в индивидуальной форме и/или в целом для выборок (Удалова, Карась, 1985, 1986, 1989, 2004; Карась, Удалова, Загораева, 1986; Карась, Удалова, Да-

шевский 1986 и др.). Асимметрию, обнаруженную для достаточно больших выборок, обозначали как видовую или “семейную“. При защитной мотивации асимметрия оказалась более выраженной, чем при пищевой, особенно при сниженной потребности семьи в пище. На таблице 10 представлены суммарные данные для 140 муравьев из 7 семей, переносивших расплод и для 30 муравьев из 3 семей, обучавшихся фуражировке при относительно низком уровне пищевой мотивации.

В первом случае достоверная правосторонняя асимметрия проявилась по подходам к целевым площадкам, по выходам, по числу “чистых” циклов (т.е. траекторий, проходивших только на одной половине лабиринта), а также по суммарному числу движений на каждой половине лабиринта. Во втором случае почти все показатели асимметрии были хуже, причём достоверное правостороннее предпочтение обнаружилось по подходам к площадкам, по “смешанным” циклам и суммарному числу движений, но отсутствовало по таким важным показателям, как подходы к целевым площадкам и выходы. У всех животных в целом выявилось правостороннее предпочтение по пяти из семи показателей. Достоверная индивидуальная асимметрия отмечалась у 57% особей при защитной мотивации и только у 26% при пищевой, а по суммарному числу движений соответственно у 84% и 60% выборки. При выработке навыка фуражировки на фоне высокой пищевой мотивации семьи асимметрия проявлялась отчетливее, но ее показатели в целом были хуже, чем при защитной мотивации (Карась, Удалова, 1998, 2000).

Выборки муравьев из разных семей различались по знаку и степени выраженности асимметрии, а также по динамике ее показателей в ходе обучения. Знак и степень выраженности показателей асимметрии менялись весьма значительно при обучении фуражировке (Удалова, Карась, 1989).

Асимметрия направления движения оказалась в целом более отчетливой и стабильной у муравьев-“правшей”, чем у “левшей”. Это проявилось, в частности, при обработке суммарных данных для 6 муравьев-“правшей” и 5 - “левшей” из разных семей, обучавшихся переносу расплода в течение 60 циклов. У “правшей” асимметрия была стабильной по всем трем показателям, а у “левшей” - менее выраженной и не выявилась по числу выходов. Окончательное закрепление знака асимметрии обычно совпадало со стабилизацией лабиринтного навыка.

Показатели асимметрии, наблюдавшиеся при обучении, изменялись, как правило, в экзаменах, в которых меняли качество подкрепления, что приводило к смене доминирующей мотивации или же к изменению уро-

веня пищевой мотивации, а также в экзаменах с изменением структуры лабиринта или его ориентации. Формирование новой стратегии поведения сопровождалось увеличением, снижением или инверсией асимметрии в соответствии со спецификой изменившейся экспериментальной ситуации. В качестве примера приведем результаты экспериментов с множественными переделками навыка транспортировки расплода (Удалова, Жуковская, Карась, 1991, 1992). При обучении подкрепление находилось на обеих целевых площадках (21 муравей) или на одной из них (22 муравья). В конце обучения у каждого муравья выявлялась индивидуальная правая или левосторонняя асимметрия. В экзамене подкрепление помещали поочередно на предпочитаемую или не предпочитаемую при обучении площадку. Муравьи могли выполнять до 8 переделок ранее выработанного навыка. Сформированные при обучении минимизированные асимметричные траектории (“чистые циклы”) преобразовывались в противоположные по направлению, очевидно, по механизму зеркального переноса. Коренным образом перестраивалась часть траекторий, связанная непосредственно с выбором целевой площадки. Первоначальная асимметрия по числу подходов к целевым площадкам или “чистых” циклов изменялась адекватно новым условиям. По другим показателям асимметрия сохранялась по знаку или же не выявлялась с достоверностью. В целом асимметрия ослабевала. Последние переделки муравьи выполняли лучше, чем первые, причем особенно те особи, у которых при обучении сформировалось предпочтение левой целевой площадки. Существенные или относительно небольшие изменения исходной пространственно-моторной асимметрии, образовавшейся при обучении транспортировки расплода, прослеживались и в других вариантах экзаменов со сменой местоположение подкрепления (Дашевский, Карась, Удалова, 1989), с поворотом лабиринта в горизонтальной плоскости (Карась, Удалова, Дашевский, 1995) или в вертикальной (Удалова, Карась, 1997).

Приведем также данные экспериментов, в которых муравьев обучали навыку фуражировки при низком уровне пищевой мотивации, а экзамен проводили на фоне пищевой депривации семьи (Карась, Удалова, 1998). При обучении достоверная асимметрия (правосторонняя) выявилась только по суммарному числу движений ($K_{ас} = +0,083$), а в экзамене обнаружилась по трем основным показателям: подходам к целевым площадкам, выходам и суммарному числу движений ($K_{ас}$ равнялся соответственно $+0,476$; $+0,186$ и $+0,435$). Такое усиление асимметрии сочетались с быстрой минимизацией траекторий и стабилизацией лабиринтного навыка, что было биологически адекватно. Полученные результаты указывают на то, что пластичность поведения муравьев может проявляться не только в

быстрой и адекватной модификации сформированного при обучении навыка, но также в изменении пространственно-моторной асимметрии.

Для проверки предположения о том, что одностороннее моторное предпочтение в симметричной среде могло закрепляться после первого, возможно, случайного, одноименного поворота, рассматривали у достаточно большой выборки муравьёв взаимосвязь между первым правым или левым поворотом в первом цикле и основными показателями асимметрии (Удалова, Карась, 1989). По первым поворотам обнаружилось правостороннее предпочтение: направо поворачивали 57% особей, а налево - у 43%. Такое исходное "правшество" чаще приводило в конце обучения к формированию правосторонней асимметрии по суммарному числу движений ($p < 0,05$) и по выходам из лабиринта ($p < 0,01$), но не по подходам к целевым площадкам. При исходном "левшестве" наблюдалось практически равновероятное закрепление в процесс обучения правого или левого направления движения. Полученные данные не указывают всё же на особое значение первого выбора направления для окончательного формирования знака асимметрии. В то же время они подчеркивают преобладание правосторонних тенденций при пространственной ориентации муравьёв.

Представленный экспериментальный материал позволяет сделать вывод о возможности выявления у беспозвоночных индивидуальной, групповой (популяционной), а также видовой пространственно-моторной асимметрии, конкретно выбора определённого направления движения. Асимметрия такого рода обнаружена у животных весьма далеких таксономических групп, причём при реализации простых или довольно сложных форм поведения: тигмотаксис у гаммарусов, реакция активного избегания у крабов, обучение в лабиринте у планарий, жуков, речных раков и муравьёв, фуражировочный облет у ос, шмелей и пчел. У планарий и мучного хрущака асимметрия проявляется в довольно примитивной форме функциональной видовой асимметрии, у пчёл и ос - в стойком предпочтении облёта кормушек против часовой стрелки. У гаммарусов, крабов, раков и муравьёв отмечается отчетливая видоспецифическая правосторонняя асимметрия. Очевидна зависимость показателей обнаруженной у беспозвоночных асимметрии от специфических условий эксперимента, характера поведенческой реакции, числа проб и других факторов. У муравьёв семейные, а также индивидуальные особенности асимметрии, могут зависеть от общедвигательной активности особи, от типа мотивации и ее уровня, а также от соотношения исследовательской и доминирующей мотиваций. Сильная исследовательская активность ослабляет асиммет-

рию. Имеют значение также условия среды обитания семьи. Есть указания на то, что в семье одни муравьи функционально связаны с левой половиной гнезда, а другие - с правой (Захаров, Орлов, 1984), что может отразиться на выборе направления движения в экспериментальных условиях. Наряду с этим, факторами, препятствующими выявлению присущей, возможно, генетически обусловленной асимметрии направления движения, могут быть недостаточно однородная среда, присутствие внешних ориентиров (Непомнящих, Гремячих, 1993) и даже наличие токсических веществ (Удалова и др., 1995).

Тот факт, что у представителей различных таксономических групп беспозвоночных, а также у позвоночных животных (Sherman et al., 1980; Hoffman, 1980; Glick, Ross, 1981; Удалова, Михеев, 1982; Удалова, Кашина, 1987; Удалова, 1996 и др.), в сходных экспериментальных условиях выявилась правосторонняя асимметрия направления движения, предполагает существование каких-то общих, филогенетически обусловленных механизмов, обеспечивающих возникновение пространственно-моторной асимметрии. Выявление у некоторых видов беспозвоночных левосторонней асимметрии оставляет открытым вопрос о соотношении генетических и средовых факторов в формировании пространственно-моторного предпочтения у различных представителей животного мира.

Довольно сложно определить (даже у позвоночных), каково функциональное значение обнаруживаемой асимметрии направления движения (Удалова, Михеев, 1988; Непомнящих, Гремячих, 1993). Данные на беспозвоночных, в том числе на муравьях, относительно того, как наличие “правшества” или “левшества” связано с проявлением других поведенческих реакций, в частности с общедвигательной активностью, способностью к обучению, устойчивостью к загрязнению среды, довольно противоречивы. Всё же нельзя отрицать, что механизмы, формирующие асимметрию направления движения, имеют важное биологическое значение, включаясь в осуществление пространственного анализа и в реализацию двигательных стратегий, т.е. в реализацию важнейших форм ориентационного и поискового поведения. Одностороннее предпочтение имеет адаптивное значение, обеспечивая более эффективное исследование и использование животными окружающей среды. Так, у муравьев выбор и закрепление в процессе обучения определенного направления движения является важным элементом стратегии их поведения в многоальтернативной среде, способствующим формированию минимизированных траекторий. Вектор направления движения, входит, по-видимому, как неременный элемент в карту пространства, создаваемую в процессе обучения, что благоприятствует анализу пространства по признаку “правое-левое”

(Удалова, Карась, 1997). Насекомые способны дифференцировать пространство по оси собственного тела, выделяя абстрактные признаки “правый-левый” безотносительно к конкретным ориентирам (Мазохин-Поршняков и др., 1987). Выявленная у беспозвоночных, особенно у муравьев, динамичность асимметрии является, как и у позвоночных, особенностью, способствующей эффективному и адекватному изменению поведения в новых условиях.

Требует дальнейшего исследования проблема связи функциональной пространственно- моторной асимметрии с морфо-функциональной организацией парных образований ЦНС. У позвоночных по морфологическим, электрофизиологическим и нейрохимическим показателям установлены отчетливые корреляции асимметрии направления движения, как и предпочтения одной из передних конечностей, с асимметрией правых и левых отделов мозга (Sherman et al.; Glick, Ross, 1981; Удалова, Михеев, 1982, 1988; Moran et al., 1984; Бианки, 1985; Вартанян, Климентьев, 1991; Удалова, 1996 и др.). На беспозвоночных такого рода исследования в отношении различных форм функциональной асимметрии еще весьма малочисленны (Feyereisen, 1985; Zakharov, Orlova, 1989; Burmistrov, Shurapova, 2000; Шейман и др., 2004). По-видимому, там, где очевидна морфологическая асимметрия образований головного мозга, высока вероятность эндогенной (исходной) функциональной асимметрии (например, у мучного хрущака). Рассматривая анатомио-физиологические предпосылки моторной асимметрии у пчёл и ос, предположили, что преимущественный выбор определенного направления движения связан с некими нервными механизмами, т.е. с внутренними факторами, но он может формироваться (или изменяться) под действием многих внешних факторов, в том числе и магнитного поля Земли. (Карцев и др., 1988). Исследования в этом плане помогут ответить на вопрос о том, за счёт каких нервных механизмов (сенсорных и эффекторных) осуществляется дискриминация правой и левой сторон организма и окружающего его пространства. Они важны также для решения вопроса о том, почему в ходе эволюции животного мира сформировалось билатерально-симметричное строение организмов.

Заключение. Беспозвоночные как перспективные объекты для решения важнейших вопросов проблемы морфологической и функциональной латерализации живых организмов

Обобщая приведённые материалы, подчеркнем, что многие беспозвоночные демонстрируют зачастую более выраженные формы и типы асимметрии (особенно в отношении анатомических признаков), по сравнению с позвоночными животными. При этом у беспозвоночных имеются примеры довольно отчётливо выявленной связи анатомической латерализации с функциональной, поведенческой. Довольно сложно, однако, обстоит дело в отношении пространственно-моторной асимметрии, функциональное значение которой в ряде случаев трудно объяснить. Для выяснения причин проявления морфологической и функциональной асимметрий у животных имеет значение изучение нервных механизмов, лежащих в основе формирования разных типов латерализации. Хорошими основаниями для этого является относительная простота строения ЦНС у ракообразных, моллюсков, насекомых, идентифицирование у них функций отдельных ганглиев, достаточная изученность функционирования и биохимических процессов ЦНС и нервно-мышечных образований. Даже далеко не полный обзор материалов, касающихся анатомической и функциональной латерализации у различных представителей беспозвоночных, позволяет утверждать, что изучение асимметрии у червей, насекомых, ракообразных и моллюсков несомненно должно способствовать решению многих аспектов указанной проблемы. Это, прежде всего, кардинальный вопрос о происхождении в эволюции животного мира отклонений от билатерально-симметричного плана строения тела. Гипотетически можно представить наличие немногих глобальных природных факторов (например, ускорение Кориолиса), инициировавших первоначальное смещение симметрии в том или ином направлении на ранних этапах эволюции. Сочетание этих факторов с действием многообразных условий внешней среды (температура, давление, сезонные сдвиги, качество среды обитания и т.д.) могло привести к возникновению асимметрии как таковой, так и к появлению её разных типов и степени выраженности. Многие беспозвоночные оказываются весьма удобными объектами для выявления значения различных экологических факторов, влияющих на анатомическую и функциональную латерализацию. Достаточно упомянуть, кроме приведённых данных на крабах и моллюсках, материалы об изменении типов асимметрии у дрозофил при действии стрессирующих факторов (Гречаный и др., 2005). На степень выраженности и тип асимметрии могут влиять экстремальные температуры и звуковые раздражители, вредные хи-

мические вещества, паразитарные инфекции, дефицит пищи и т.п. (Valentine et al., 1973; Mc Kenzie, Clark, 1988; Parsons, 1990; Polak, 1993; Graham et al., 1993)

Среда обитания в значительной степени диктует образование у беспозвоночных видоспецифических адаптивных форм поведения, зачастую тесно связанных с морфологической и функциональной асимметрией. Особенно отчетливо это проявляется у высших ракообразных. Поэтому весьма интригующей кажется проблема происхождения и формирования морфо-функциональной латерализации у высших ракообразных (гетерохелия клешней и асимметрия иных образований), развивающаяся в тесной взаимосвязи с этологическими паттернами полового, агрессивного, территориального и пищедобывательного поведения, а также с особенностями межвидовых взаимоотношений. Не менее удивительна ассоциация формы раковины и её хиральности со способами спаривания у моллюсков.

Есть многочисленные указания на то, что степень выраженности асимметрии, особенно флуктуирующей, может представлять собой меру стабильного развития животного, т.е. служить показателем его генетического и/или фенотипического качества. Это, в частности, выявлено при исследовании полового поведения (выбора партнёра) как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных (Harvey, Walsh, 1993; Ueno, 1994; Eggert, Sakaluk, 1995; Rhodes, 1996; Allen, Simmons, 1996; Simmons, Ritchie, 1996; Hunt et al., 2004; Cooley, 2004). Успешному проведению такого рода исследований способствует то, что поведение беспозвоночных относительно проще, чем позвоночных, и легче поддается нейроэтологическому анализу.

Беспозвоночные весьма удобны для решения такого важнейшего вопроса как соотношение генетических и средовых факторов при формировании асимметрии и, в связи с этим, вопроса о возможности перехода от одного типа асимметрии к другому. Этому способствует сравнительно короткий жизненный цикл многих беспозвоночных, частая смена поколений, достаточно хорошо изученный генотип у некоторых их представителей (например, у дрозофилы). Кроме того, доступность многих беспозвоночных для проведения экспериментов позволяет получать с меньшими затратами статистически достоверные результаты, причем даже на самых ранних стадиях онтогенетического развития животных.

Выявление особенностей географического и зонального распространения беспозвоночных с различными типами асимметрии дает богатый материал для популяционной экологии, генетики и эволюционной физио-

логии. Относительно менее сложная организация нервной, нервно-мышечной и сенсорных систем беспозвоночных, а также достаточная изученность их у ряда моллюсков и ракообразных открывает широкие возможности для исследования нейрональных основ функциональных и морфологических асимметрий. Работы в этом плане (Faugé, Ноу, 2000; Sreng, 2003; Жуков, Тучина, 2006 и др.) весьма перспективны. Такие исследования в сочетании с изучением формирования асимметрий в онтогенезе позволят перейти от описания различных феноменов проявления латерализации (морфологической и функциональной) к пониманию их обуславливающих механизмов: генетических, молекулярных, биохимических, нейро-гормональных. Нет сомнений в том, что изучение проявлений морфо-функциональных асимметрий у беспозвоночных перспективно, интересно и открывает новые возможности для исследования эволюционных процессов.

Глава 3

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА И РОЛЬ НЕЙРОПЕПТИДОВ В ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ

Т.Н. Соллертинская

Проблема функциональной специализации больших полушарий является одной из самых острых и актуальных проблем современного учения о мозге. Она находится в центре внимания многих наук: нейрофизиологии, психологии, психиатрии и, даже, педагогики. Учение о функциональной специализации полушарий возникло в неврологии и развивалось в процессе клинического изучения многообразных локальных поражений мозга. Несмотря на важность этой проблемы для нейрофизиологии формирование доминантности или асимметрии в эволюции изучено недостаточно. Не исследованы нейрофизиологические и нейрохимические механизмы, лежащие в основе формирования межполушарной асимметрии на различных уровнях филогенетического развития позвоночных. Недостаточно изучена роль новой коры в функциональной специализации полушарий в эволюционном ряду млекопитающих. Известно, что в ходе эволюции билатеральное симметричное строение тела и ЦНС возобладало у всех наиболее развитых животных и человека, как наиболее адаптивный вариант из всех возможных форм морфологической организации. Этот факт ставит перед исследователем ряд сложных вопросов — почему билатеральная симметрия строения организма является необходимым условием прогрессивной эволюции в животном мире? Каким образом формируется зеркально-симметричный организм в процессе индивидуального развития и за счет каких физиологических механизмов осуществляется у млекопитающих, а особенно у человека дискриминация его правого или левого полушарий? В чем смысл того, что каждая половина мозга подобна и одновременно отличается от противоположной? И, наконец, какими средствами эволюция обеспечила восстановление нарушенных мозговых функций при одностороннем повреждении? Последний вопрос заслуживает особого внимания, если учесть что значительная часть пациентов неврологической клиники страдает

унилатеральными функциональными расстройствами травматической и васкулярной этиологии. Изучение функциональной асимметрии мозга возникло в клинике. Для анализа функциональной специализации полушарий в нейрофизиологии широко используется комплекс различных физиологических методов. Один из них — изучение фоновой электрической активности левого и правого полушарий, распределение генерализованных биоэлектрических реакций, вызванных потенциалов и реакций усвоения ритма при выполнении различных речевых и неречевых заданий. Показано, что для ЭЭГ человека характерна межполушарная асимметрия — большая синхронизация правого полушария. Эта асимметрия крайне динамична: она исчезает в условиях пассивного бодрствования и усиливается в период выполнения разнообразных речевых заданий и решения логических задач. При выполнении неречевых заданий фокус активности смещается в правое полушарие. Установлено, что при предъявлении словесных стимулов вызванные потенциалы в левом полушарии достоверно отличаются от вызванных потенциалов в гомологичных точках правого полушария своей большей амплитудой и меньшим латентным периодом. Систематизации результатов электрофизиологического изучения функциональной специализации полушарий и разработки методов математического анализа динамических, быстро изменяющихся форм межполушарной асимметрии посвящены многие работы последних десятилетий (Болдырева и др., 1993; Брагина, Доброхотова, 1981, 1988; Жаворонкова, 2001; Жирмунская и др., 1982; Князева, 1991; Bradshaw, Nettleton, 1981; Collins, 1985).

В последние годы одной из важнейших проблем в нейрофизиологии является исследование механизмов опознания эмоций, значение специализации полушарий мозга, их взаимодействие при осуществлении этой функции, а также в процессах сна и бодрствования (Костандов, 1993; Леутин, 1992; Разумникова, 2002; Русалова, 2004; Crowne, Richardson et al., 1987; Davidson, 1993). Большинство психофизиологических и нейрофизиологических исследований на здоровых людях и больных с очаговыми поражениями мозга подтверждают ведущую роль правого полушария в обработке информации о лицевой экспрессии (Diamond et al., 1976). Предполагают существование в правом полушарии «словаря» эмоциональных выражений лиц. Исследования с применением методов функционального картирования мозга продемонстрировали большую степень активации правого полушария мозга человека при восприятии эмоций. Однако,

в литературе имеются данные о важном участии левого полушария для правильного опознания мимики (Etcoff, 1984). Динамический характер межполушарной асимметрии при опознании эмоций обнаружен при анализе карт мозга по показателям вызванных потенциалов. Показана зависимость точности опознания эмоций от последовательности активации передне-центральных отделов коры двух полушарий (Davidson, 1993). В работе Д.В. Давыдова (1999) установлены межполушарные различия для разных компонентов вызванных потенциалов (лобных, центральных, затылочных и теменных областей) в условиях их контрлатеральной стимуляции. Показано, что латентный период вызванных потенциалов при опознании эмоций в правом полушарии короче. Проблема взаимосвязи сновидений и функциональной асимметрии мозга наименее изучена и дискуссионна. В процессе накопления данных об особенностях функционирования полушарий высказано предположение о связи сновидений с доминированием правого полушария (Nelson et al., 1977). Это положение подтверждено наблюдениями, свидетельствующими об относительном повышении активности правого полушария (недоминантного для речи) во время быстрого сна и левого полушария во время медленного сна. Однако при органических поражениях левого полушария во многих случаях отмечалось снижение частоты или полное исчезновение сновидений, что позволило сделать вывод о преимущественной роли левого полушария в формировании сновидений. Имеются также указания на периодическую смену доминантности полушарий в разные фазы сна. Установлено, что для сновидений правшей характерна меньшая яркость и эмоциональность, большая представленность фактора новизны, а также речевой активности выявленной при психолингвистическом исследовании. У больных неврозами при доминирующем левом полушарии показан разный вклад правого и левого полушарий в организационно-сновиденческих процессов (Nelson et al., 1977). Таким образом, на основании вышеизложенных данных можно заключить, что современная наука о мозге располагает разнообразными методами исследований латерализации функций больших полушарий. Одни из них уже давно известны, испытаны; другие новы и весьма перспективны.

Особенности функциональной асимметрии мозга у животных

До последнего времени о функциональной межполушарной асимметрии головного мозга (ФМА) говорили как об уникальной особенности человека. Однако, начиная с 1980 г. положение существенно переменялось — феномен специализации функций в ЦНС был обнаружен у животных. Результаты исследований на животных опубликованы и проанализированы в ряде изданных монографий, сборников и статей (Балонов, Деглин, 1976, 1981; Бианки, 1985, 1989; Collins, 1985). Ознакомление с этими материалами убеждает в сложности этой проблемы. Следует подчеркнуть, что в работах, посвященных асимметрии мозга животных объединены неоднородные явления. К ним относят морфологическую асимметрию центральных образований мозга, одним из примеров которых является асимметрия гобенулярных ядер, наиболее выраженная у круглоротых и в слабой форме сохраняющаяся у поперечноротых и амфибий. Сюда относят и так называемую вторичную асимметрию нервных образований некоторых беспозвоночных, возникающую на определенной стадии развития и связанную с асимметрией определенных органов (Collins, 1985; Concha, Wilson, 2001; Crowne, Richardson et al., 1987). У млекопитающих можно выделить следующие две основные формы асимметрии мозга: межполушарную, т.е. доминирование активности структур одного из полушарий и функциональную специализацию полушарий, т.е. специализацию каждого полушария для выполнения определенной функции. В настоящее время широко обсуждается сходство функциональной асимметрии человека и животных. Высказываемые суждения противоречивы. Одни исследователи отрицают это сходство, видят в асимметрии мозга человека и животных явления лишь внешне сходные и считают, что изучение феномена асимметрии у животных не может пролить свет на историю асимметрии мозга человека. Другие этому сходству придают фундаментальное значение, подчеркивая важность сравнительного изучения явлений асимметрии для понимания прогрессивной эволюции мозга. По мнению Л.Я. Баллонова (1981) литературные данные свидетельствуют в пользу чрезвычайного сходства в картинах ФМА человека и животных. Это обнаруживается и в сходстве роли ведущей конечности, ведущего глаза и уха в приспособительной деятельности и в том, что коммуникативная деятельность у тех и

других контролируется структурами левого полушария, а все формы пространственной ориентировки — правого полушария. Сходство выявляется и в том, что выключение доминантного полушария тяжелее и глубже нарушает поведение, чем выключение полушария недоминантного и в том, что ФМА выявляется при выполнении сложных заданий и может исчезать в условиях покоя, сна, мозговой патологии некоторых видов памяти. Об определенном сходстве в нейрофизиологической организации моторной и сенсорной асимметрии у человека и животных выдвигает положение В.Ф. Фокин (2004). О наличии межполушарной асимметрии у животных чаще всего судят по данным электрофизиологических исследований — большей десинхронизации и преобладанию в одном из полушарий амплитуды и фокуса максимальной активности вызванных потенциалов на афферентные стимулы и по особенностям двигательных реакций — предпочтению одной конечности, движение которой более ловки, быстры и точны, и по так называемым «поворотным тенденциям» (Балонов и др., 1981) — предпочтению определенного направления поворотов в лабиринте и предпочтению движения глаз при ориентировке в окружающем. Выявление поворотных тенденций Доти (Doty, 1977), имея ввиду древние механизмы адверсивных реакций, обозначил как «проникновение эволюционно древних рефлексов в сложные формы поведения». По его мнению предпочтение одной конечности и направление поворотных тенденций свидетельствуют о большей активности противоположного полушария. Межполушарная асимметрия по одному или комплексу признаков в литературе установлена у многих животных: мышей, крыс, опоссума (Удалова, Кашина, 1987; Crowne, 1987; Glick et al., 1977), собак (Балонов и др., 1981), обезьян (Milner, 1969). Асимметрия полушарий выявлена также у дельфинов. Следует подчеркнуть, что у животных межполушарная асимметрия более выражена в отношении реакций передних конечностей. Асимметрия при выполнении манипуляционных движений имеет давнюю историю. Традиционно принято считать, что в отличие от человека число правой и левой у животных (крысы, обезьяны) примерно одинаково (Peterson, 1934). Степень выраженности предпочтения зависит от сложности и характера выполняемого движения. Дискуссионен вопрос и о влиянии сроков обучения для выявления предпочитаемой конечности (Июффе, Плетнева, Сташкевич, 2004). Наиболее распространенной точкой зрения до последнего времени была та, что предпочтение опре-

деленной конечности у животных изначально не существует, а полностью формируется в процессе обучения. По данным М.Е. Иоффе и соавт. (2004) до 15% крыс линии Wistar, которые могут проявлять выраженное предпочтение в одном или, даже, нескольких последовательных блоках (по 10 взятий) неоднократно меняют его. Авторы считают, что именно крысы являются настоящими амбидекстрами, и для выявления их моторного предпочтения необходимо длительное обучение. Термины «правша» или «левша» по отношению к животным имеет смысл, связанный только с моторной или стрессорной асимметрией.

Большой вклад в проблему межполушарной асимметрии у различных животных внесен работами В.Л. Бианки с сотрудниками (Бианки, 1985, 1989). Согласно ему различают индивидуальную и видовую межполушарную асимметрию. При первой имеет место равная вероятность доминирования правого или левого полушарий у каждого представителя вида; при второй — видоспецифическое доминирование активности одного из полушарий. Видовая асимметрия выявляется при регистрации вызванных потенциалов на стимулы разных модальностей: зрительные, слуховые, соматические. Следует отметить, что у разных животных стабильность доминирования одного из полушарий неодинакова. У большинства мышей и крыс преобладание лапы может исчезать или сменяться доминированием другой конечности. У кошек доминирование одного из полушарий более стабильно, чем у крыс и сохраняется на протяжении длительного времени. У тех кошек, у которых четкая межполушарная асимметрия отсутствует, она может появляться в условиях тренировки какой либо деятельности. По мнению В.Л. Бианки (Бианки, 1989) межполушарная асимметрия у животных (крысы) — явление динамичное, т.е. у них обнаруживается феномен флюктуации доминантности — перемещение на время доминирующей активности из одного полушария в другое. Доминирование одного из полушарий максимально выражено при выполнении сложных экспериментальных задач и сглаживается в периоды покоя и сна.

Данные относительно функциональной межполушарной асимметрии (ФМА) у обезьян немногочисленны и противоречивы. Подавляющее число исследований относятся к концу 70-х годов. Длительное время было общепризнанным мнение, что обезьяны одинаково действуют обеими руками (Grzimek, Ztschr, 1949). В дальнейшем было установлено, что при выполнении сложных двигательных актов, бимануальных заданий у макак в 90% выявляется ведущая

рука (Milner, 1969). Однако, существует и другое мнение. Согласно Warren (1980) у макак-резусов предпочтение одной руки отсутствует, оно проявляется в процессе условно-рефлекторного эксперимента. У более высокоорганизованных обезьян обнаруживается предпочтение одной руки при заданиях, требующих тонких движений пальцами (бабуины) или при эмоционально жестикуляции (гориллы). Сведения о том, какая из конечностей у обезьян доминирует — правая или левая дискутабельны. Одни (Nelson et al., 1977) находят, что при выполнении визуальных задач у обезьян преобладает активность левой руки, т.е. доминирует правое полушарие; при выполнении тактильных задач ведущей оказывается правая рука, т.е. доминирует левое полушарие. Другие (Yeni-Komshian, Benson, 1976) полагают, что преобладание той или иной конечности от тестовой ситуации не зависит. Считается, что у высших обезьян (шимпанзе) ведущей, как правило, является правая рука, область ее представительства в мозге достоверно больше, чем левой (Hopkins, Pilcher, 2001; Yeni-Komshian, Benson, 1976). Согласно точке зрения В.Ф. Фокина (2004) эволюционно морфологическая асимметрия может некоторым образом опережать функциональную. Так у трех видов человекообразных обезьян размер 44 поля в левом полушарии достоверно больше, чем в правом. При этом речевые возможности этих животных крайне ограничены. По данным В.Ф. Фокина (2004) морфологическая асимметрия нервной системы не всегда коррелирует с поведенческой. Например, у земноводных, рептилий и рыб асимметрию в поведении трудно обнаружить. Такое предпочтение в процессе онтогенеза появляется не сразу: первые 15 недель левая рука более активна, и лишь позже выявляется устойчивое предпочтение правой. По-видимому, у обезьян с возрастом доминантность правого полушария сменяется левым. Высказано мнение, что межполушарная асимметрия у животных имеет определенное отношение к их «творческим» способностям. Согласно многочисленным литературным данным у крыс, кошек и обезьян, у которых доминирование одного из полушарий более выражена условно-рефлекторная деятельность находится на более высоком уровне своего осуществления (Milner, 1969). Одной из наиболее трудных и мало исследованных проблем является проблема функциональной специализации полушарий. Исследования на человеке показывают, что функциональная специализация полушарий выявляется в отношении сложных функций, в отношении же относительно элемен-

тарной деятельности (простые формы условных рефлексов) полушария эквипотенциальны (Балонов, Деглин, 1976). Данные на млекопитающих в этом аспекте единичны. В частности показана асимметрия ретикулоспинальных рефлексов у миног (Grzimek, Ztschr, 1949). Более обширны опыты на млекопитающих. Так при исследовании особенностей образования и динамики сложных форм поведения, памяти обнаружено, что функциональная специализация полушарий свойственна и животным. Эта закономерность особенно наглядно проявляется при выключении полушарий (метод распротраняющейся депрессии). На основании этих опытов было сделано предположение, что правое полушарие у многих животных играет, по-видимому, ведущую роль в пространственной ориентировке (Бианки, 1985). Так, в частности, макаки-резусы после экстирпации теменно-затылочной области коры перестают ориентироваться в лабиринте (Doty, 1977). Сведений о специализации левого полушария у животных мало. Предположительно структуры этого полушария доминируют при решении задач, требующих обобщения и комплексирования признаков сложных сигналов. Установлено, что у белых крыс пищевые условные рефлексы на предъявление сложных зрительных раздражителей значительно больше нарушаются при выключении левого полушария, чем правого (Бианки, 1985; Crowne, Richardson et al., 1987). У обезьян (макаки-резусы) левому полушарию принадлежит ведущая роль в дискриминации сложных зрительных стимулов (Warren, 1980). Обнаружено, что у японских макаков количество правильных реакций существенно больше при предъявлении сигналов на правое, чем на левое ухо, т.е. у них выявляется эффект «правого уха», свидетельствующий о доминантности левого полушария для восприятия коммуникативных сигналов.

В последние годы в литературе обсуждается вопрос о корреляции «рукости» с морфологическим строением мозга. С этой точки зрения большой интерес представляет мозолистое тело, т.к. в соответствии с морфо-функциональной организации его функция состоит в передаче информации между симметричными и несимметричными пунктами больших полушарий и некоторых подкорковых образований, а также в проведении афферентной информации в полушария и подкорковые центры из нервных центров другой половины мозга. Особый интерес представляет участие мозолистого тела в механизмах памяти. Опыты в таком аспекте выполнены на крысах, кошках и обезьянах. В настоящее время накоплен экспериментальный материал, позволяющий утверждать наличие у животных

асимметрии в переработке информации обоими полушариями, в том числе и при их раздельном функционировании. Показано, что у колдотомированных крыс возростала поведенческая и нейрохимическая асимметрия (Glick et al., 1977). У кошек с перерезкой мозолистого тела характер движения, выполняемых правой или левой конечностью был в целом аналогичен. В то время как у интактных животных выявлялись достоверные различия в двигательной активности «доминантной» и «субдоминантной» лап (Фокин, 1982). У обезьян, в особенности у человекообразных (шимпанзе) после перерезки мозолистого тела передача моторного навыка от одной конечности к другой была практически невыполнимой, выявлялись сложности формирования дифференцировок и кратковременной памяти (Doty, 1977). В последние годы в ряде работ исследуют связь асимметрии с системой мшистых волокон гиппокампа (Иоффе, Плетнева, Сташкевич, 2004). По данным этих авторов асимметрия пучков мшистых волокон достоверно коррелировала с направлением моторной асимметрии, т.е. «правшеством» или «левшеством». Авторы приходят к заключению, что степень выраженности и асимметрия площади проекции пучков мшистых волокон гиппокампа является одним из многих факторов, влияющих на направление и силу моторного направления. Животные с более мощными пучками мшистых волокон имеют высокую степень асимметрии и чаще употребляют определенную лапу.

Суммируя изложенные данные, следует отметить, что выполненные по межполушарной асимметрии и ФМА исследования проведены в основном на млекопитающих (крысы, кошки, обезьяны). Этап домлекопитающих изучен крайне недостаточно. Неясны общие черты и черты различия в асимметрии подкорковых образований и структур коры, а в пределах коры — в асимметрии функций древней, старой и новой коры. Не исследованы животные, представляющие критические этапы филогенетической эволюции. Между тем, согласно теории критических этапов развития интегративной деятельности мозга, постулируемой А.И. Карамяном (1987) на основных критических этапах филогенеза роль мозговых структур, осуществляющих интегративную и координационную деятельность мозга различна. Следует особо подчеркнуть, что в доступной нам литературе отсутствуют данные об особенностях межполушарной асимметрии на начальном этапе эволюции млекопитающих у насекомоядных. Между тем, именно этап насекомоядных представляет

особый интерес. Мозолистое тело у них отсутствует. Именно насекомоядные являются тем этапом эволюции, на котором впервые в филогенезе позвоночных происходит дифференциация гиппокампа на основные его поля. Специфической особенностью гиппокампа ежей является обширность зоны распространения мшистых волокон (Kunzle, 2003). По мнению авторов, это является отражением малой степени дифференциации и специализации гиппокампа по сравнению с более высокоорганизованными млекопитающими. Основным интегративным центром у ежей является лимбическая кора.

Химическая асимметрия мозга: асимметрия нервной, иммунной и эндокринной систем

В последние два десятилетия в связи с нейропептидным «бумом» 70-х годов особенно остро встала проблема о химической симметрии и асимметрии мозга. Большую роль в процессах симметрии и асимметрии стали придавать нейропептидным факторам. Было показано, что латерализация опиатных рецепторов в зрительной коре имеет место уже у рептилий (Вартамян, Климентьев, 1991). Обнаружено, что связывание опиоидов с левой и правой зрительной корой черепахи различно. Большой вклад в проблему химической асимметрии мозга внесен работами Г.А. Вартамяна и Б.Е. Климентьева (1991). Согласно их данным межполушарные нейрохимические различия могут быть искусственно созданы (введением биологически активных веществ из поврежденного мозга). Такая искусственно создаваемая асимметрия базируется главным образом на присутствии в составе биологически активных веществ нейропептидов. Так при интрацестернальном ведении реципиентам аргинин-Д-лейцин-энкефалина (50 мкг) и аргинин-лейцин-энкефалина (1-10 мкг) у 70-86% из них возникает позная асимметрия. Действие этих пептидов как факторов позной асимметрии осуществляется через опиатные рецепторы, поскольку предварительное введение налорфина (опиатного антагониста) приводит к уменьшению количества реципиентов с позной асимметрии (Вартамян, Климентьев, 1991). Однако данные о роли нейропептидных веществ в филогенезе функциональной асимметрии мозга недостаточны.

В последние годы быстрое развитие нейроиммунологии привело к накоплению большого количества материалов о различных аспектах интеграции иммунной, нервной и эндокринной систем. Эти дан-

ные позволяют обоснованно говорить о том, что иммунная и нейроэндокринная системы объединены по сути в одну нейроэндокринно-иммунную систему, выполняющую в организме базисную функцию по адаптации к изменяющейся внешней среде (Абрамов, Абрамова, 1996; Bryden, McManus, 1992; Geschwind, Behan, 1984; Hopkins, Pilcher, 2001). Как было указано выше, одним из базисных условий нормального функционирования ЦНС является асимметрия головного мозга. Левое и правое полушария различаются между собой по ряду морфологических, функциональных и биохимических параметров. В связи с этим естественно возник вопрос — не создают ли интегративные взаимоотношения нервной, эндокринной и иммунной систем условий существования функциональной асимметрии и если функциональная асимметрия в этом блоке в организме существует, то какова ее роль? Согласно В.В. Абрамову (1996) существует несколько механизмов передачи регулирующих сигналов на иммунную систему со стороны нейроэндокринной. Во-первых, через вегетативную нервную систему (ее симпатический и парасимпатический отделы). При этом, нейромедиаторы воздействуют на иммунокомпетентные клетки через специфические рецепторы на их поверхности и оказывают иммунорегуляторный эффект. Во-вторых, через включение гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового отдела. Иммунорегулирующее влияние гормонов гипофиза описано для АКТГ, СТГ, ТТГ (Geschwind, Behan, 1984). Установлено, что физиологические дозы глюкокортикоидов способны оказать стимулирующее влияние на гуморальный иммунный ответ, а высокие — ингибирующий. В-третьих, через передачу регуляторных сигналов с помощью нисходящего аксоплазматического транспорта биологически активных веществ. Предположительно, что асимметрия иммуноэндокрино-нервной системы, в целом, существует и она имеет важное значение для выполнения ею адаптационных функций (Diamond et al., 1976). У крыс и кошек установлены различия в эффектах пептидных факторов правого и левого полушарий на амплитудно-временные характеристики вызванных потенциалов. Показано различное влияние тимозина и В-активина на латерализацию сенсорного контроля у крыс. Обнаружено, что тимозин увеличивал количество пищедобывательных движений, которые осуществлялись правой лапой, а В-активин — сокращал их. Тимозин более эффективен при правополушарной патологии (смещает латерализацию влево), а В-активин — при левополушарной (Абрамов, Абрамова,

1996). В последние годы расширились представления о диапазоне висцеральных регулирующих влияний полушарий головного мозга. Появились работы, исследующие иммунорегулирующие функции полушарий головного мозга (Delrue, Deleplanque et al., 1994; Neveu, 1991). Литературные данные о различном изменении иммуномодулирующей функции полушарий головного мозга довольно противоречивы. По мнению В.В. Абрамова (1996), интегрированные в единый блок нервная, эндокринная и иммунная системы определяют важнейшие структурно-функциональные параметры жизнедеятельности организма и составляют его «стержень». Однако, эти системы асимметричны как по отдельности, так и в составе единого блока. По мнению автора, эволюционной причиной формирования функциональной асимметрии организмов является комплексное влияние этих систем.

Несмотря на все вышеперечисленные работы, данные о начальном и продвинутом этапах эволюции млекопитающих - о насекомых и приматах — немногочисленны, противоречивы и не могут служить нейрофизиологической основой для понимания эволюционных закономерностей в механизмах межполушарной асимметрии мозга. Отсутствуют и систематические данные о регулиющей роли нейрогормонов у различных млекопитающих.

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению особенностей функциональной асимметрии мозга и роли нейрогормонов гипоталамуса (вазопрессин, тиролиберин, АКТГ), опиоидного пептида мет-энкефалина и лекарственному препарату «Кортексину» в регуляции высших нервных функций (сложные формы реакций выбора стороны подкрепления) у ежей и обезьян.

Методика

Опыты выполнены на 10 европейской ежах (*Erinaceus europaeus*) и 6 яванских обезьянах (*Macaca mulatta*), используя модели пищевого поведения. Эксперименты на ежах выполнены в условиях свободного поведения в экспериментальной камере, состоящей из стартового и основного (рабочего) отсеков. В передней части рабочего отсека смонтированы симметрично расположенные кормушки, закрытые шторками из непрозрачного оргстекла. Над рабочим отсеком по центру размещен динамик для подачи звуковых стимулов (800 и 1000 Гц). В ряде опытов в условиях свободного поведения

регистрировали вегетативные и моторные реакции. Для более объективной и точной оценки условно-рефлекторной деятельности ежей (УРД) в установке смонтирован таймер-хронометр с датчиком движения, позволяющий измерить с точностью до 0,01 с изменения латентных периодов УРД. В опытах изучали изменения следующих показателей: латентный период положительных условных реакций (УР) и следовых условных реакций (СУР), межсигнальную активность, правильную траекторию движения животного к подкрепляемой кормушке, предпочтение выбора подкрепляемой кормушки, время возвращения в стартовый отсек. Ежей обучали выбору стороны подкрепления (правая и левая кормушки) на разные звуковые раздражители. Реакции выбора были усложнены: у ежей вырабатывали СУР со временем отсрочки 10-15 с. Невротические нарушения вызывали путем повышенной нагрузки на аналитико-синтетическую деятельность мозга. Опыты на обезьянах выполнены в двух сериях: в условиях свободного поведения и в приматологическом кресле с мультипараметрической регистрацией движений, ЭЭГ и вегетативных реакций. В условиях свободного поведения обезьян обучали выбору стороны подкрепления на предъявление фигур различного цвета: красного цвета — правая, синего — левая сторона. Использована сложная методика выбора стороны подкрепления при осуществлении СУР со временем отсрочки 20-80 с. В работе учитывалась «ведущая конечность» животного. Оценка «рукости» проводилась по 5 бальной системе. Для более точного суждения о моторной функциональной асимметрии использовали тест Коллинза. В этой серии опытов прослеживали критерий правильно осуществленных реакций (вправо или влево), их динамику, латентные периоды (ЛП), предпочтение определенной конечности для получения пищевого подкрепления. Во второй серии опытов приматологическое кресло с животным помещали в звукоизолированную камеру. Перед обезьяной находилась панель с тремя (левой, посредине и правой) кормушками, которые были закрыты непрозрачными шторками. После инструментальной реакции в виде открывания шторки, подтягивания кормушки за рычаг обезьяна получала пищевое подкрепление. Условным раздражителем для правой кормушки служил тон частотой 200 Гц с уровнем звукового давления 60 дБ, а для левой — белый шум с уровнем звукового давления 40 дБ. Помимо положительных УР у обезьян изучена два вида внутреннего торможения: дифференцировочное и угасательное (острое угашение). В этой

серии опытов у обезьян одновременно с моторными и вегетативными характеристиками регистрировали ЭЭГ ассоциативных зон новой коры (фронтальной, париетальной и теменной областей). ЭЭГ отводили монополярно с помощью имплантированных электродов с индифферентным электродом в затылочной области. ЭКГ регистрировали биполярно с активным электродом в грудном отведении (IV-е межреберье по среднеключичной линии) и пассивным электродом на правой нижней конечности. Регистрацию дыхательного компонента проводили с помощью ниппельной силиконовой трубки, заполненной графитовым порошком. Нарушение ВВД вызывали предъявлением трудных для обезьян условно-рефлекторных задач, либо выработкой СУР с большим временем отставания (60-80 с) сразу, без предварительного перевода наличного рефлекса в следовой. Последний методический прием вызывал у животных появление выраженных невротических нарушений. Нейропептиды вазопрессин (ВПР), метэнкефалин (МЭ) и тиролиберин (ТРГ) вводили подкожно и интраназально в дозах 0,1-1,0 мкг/кг, 5-15 мкг/кг и 3-5 мкг/кг соответственно, а препараты АКГГ4-10 и «Кортексин» подкожно и внутримышечно в дозах 0,1-5,0 мкг/кг и 0,1 мг/кг соответственно за 10 мин до начала опыта. Полученные данные обрабатывали статистически с помощью стандартной компьютерной программы MicroCall Original 7.0. Оценивалась средняя арифметическая изучаемых показателей по каждому компоненту и среднеквадратичное отклонение. Сравнение средних величин проводилось с помощью критерия Стьюдента. Для определения достоверности использовался уровень значимости $p < 0,05$.

Результаты.

Особенности функциональной моторной асимметрии у насекомоядных и роль нейропептидов в ее регуляции

Обнаружено, что условные пищедобывательные инструментальные рефлексы на звуковые стимулы у ежей появлялись на $4,5 \pm 1,2$ и закреплялись после $67,0 \pm 1,4$ сочетаний условного раздражителя с безусловным. Этап возвращения в стартовый отсек формировался позже: после 20-30 сочетаний условного раздражителя с безусловным. По мере формирования условного рефлекса формировалась определенная траектория движения к подкрепляемой кормушке. В процессе работы по особенностям функциональной моторной асим-

метрии все экспериментальные животные были разделены на две группы. Первая группа (6 ежей) включала в себя животных предпочитающих левую сторону подкрепления, т.е. «левши». Вторая группа (4 ежа) состояла из животных выбирающих только правую сторону подкрепления, т.е. «правши». Феномен пространственной асимметрии у всех экспериментальных ежей был четко выражен, не изменялся при длительной пищевой депривации и проявлялся не только в условно-рефлекторных опытах, но и при получении безусловного подкрепления. Было установлено, что индивидуальное предпочтение стороны подкрепления у ежей стойкое и не меняется в течение всего периода обучения. Более того, степень выраженности предпочитаемой стороны подкрепления у ежей не зависела от сложности условно-рефлекторной задачи и проявлялась также при формировании СУР. В условиях наших опытов мы не могли выявить у ежей моторного предпочтения одной конечности. Ежи «левши» и «правши» для успешного выполнения пищедобывательной реакции в равной степени использовали обе передние конечности и зубы. Экспериментальные животные обеих групп различались по скорости формирования и упрочения УР. Обнаружено, что вышеупомянутые закономерности формирования УР характерны для ежей «левшей». Критерий осуществления УР у них высокий (100%), латентные периоды короткие (1-2 с), а этап возвращения в стартовый отсек составлял 80%. У ежей «правшей» формирование УР происходило медленно (после 10-15 сочетаний), критерий осуществления УР ниже (75-80%), латентные периоды длиннее (4-5 с). Для этих животных характерна высокая степень межсигнальных реакций и нестабильность этапа возвращения в стартовый отсек. Было установлено, что процесс обучения (до 120-130 сочетаний) не меняет сторону предпочтения у ежей «правшей». Не было отмечено и формирование моторного предпочтения определенной конечности как у ежей «левшей», так и «правшей». Пространственная моторная асимметрия имела место и при образовании СУР. Показано, что в обеих группах формирование СУР у ежей затруднено и возможно лишь при коротком времени отсрочки (до 10 с). У ежей «левшей» СУР по моторному компоненту формируются быстрее после $8,0-10,0 \pm 1,2$ сочетаний условного раздражителя с безусловным и закрепляются после 90-100 сочетаний. На стадии закрепления критерий осуществления моторного компонента составляет 70-80%. В опытах с регистрацией вегетативных компонентов СУР было показано, что

у ежей «левшей» дыхательный компонент появляется параллельно или, даже, ранее (на $4,1 \pm 1,7$) сочетаний. Критерий его упрочения составляет 70%. Характерной особенностью у ежей является волнообразный характер вегетативных компонентов, которые проявляются и в наличную, и следовую фазы СУР. На стадии стабилизации преобладающим типом дыхательной УР является реакция урежения ЧДД. Сердечные УР не стабильны по проявлению и знаку, имеют низкий критерий своего осуществления (30%). Они более выражены в наличную фазу. У ежей «правшей» показатель осуществления моторного компонента СУР ниже (60%). Формирование его происходит несколько медленнее (после 12-14 сочетаний). Дыхательный компонент в целом аналогичен по знаку и критерию осуществления таковому у ежей «левшей». Сердечный компонент нестабилен по проявлению и знаку.

Было установлено, что введение опиоидного пептида МЭ (15-25 мкг/кг) приводило к общеповеденческим изменениям у ежей. Они заключались в возрастании двигательной, ориентировочно-исследовательской активности, увеличении количества вертикальных стоек до $18,27 \pm 4,8$ (при норме $6,2 \pm 1,7$) после введения. Пищевая возбудимость снижалась. У невротизированных ежей наблюдалось усиление невротических реакций, растормаживание всех изученных видов внутреннего торможения и СУР. У ежей «левшей» показатель осуществления УР не менялся. Этап возвращения в стартовый отсек был нарушен. Латентный период УР короткий. На фоне МЭ у ежей «левшей» не было облегчающего изменения пространственной асимметрии: предпочтительной кормушкой оставалась левая. У ежей «правшей» введение МЭ осуществляло более выраженный характер влияния на ВНД. УРД приобретала нестабильный, хаотический характер. Выявлялись изменения пространственной асимметрии. Наблюдался феномен «дезориентации пространственной асимметрии». В ответ на условный стимул ежи походили то к левой, то к правой кормушкам, осуществляя пищедобывательную реакцию. Однако безусловные реакции отсутствовали. Эффекты МЭ регистрировались в течение 3 дней после его введения.

Обнаружено, что введение АКГГ4-10 и «Кортексина» на поведенческую деятельность ежей в целом однонаправленно и носит усиливающий характер на врожденные формы нервной деятельности. После введения АКГГ4-10 усиление межсигнальной, двигательной ориентировочной активности более значительно и длительно (до 4-5 дней после введения). На ВНД и СУР, а также реакции

выбора стороны подкрепления влияние препаратов имело определенные черты различия. Так на фоне «Кортексина» регистрировалось увеличение реакций выбора стороны подкрепления на доминирующую сторону как по показателям простых УР, так и СУР. Этот эффект особенно отчетлив у ежей «правшей», у которых критерий осуществления УР достигал 100%. Однако, на фоне «Кортексина» выработать УР у них на левую кормушку не удалось, несмотря на большое (более 36) количество сочетаний. Интересной особенностью «Кортексина» у ежей явилось выраженная тенденция к усилению СУР. Так критерий их осуществления по моторному компоненту достигал 80%. Регистрировалось увеличение времени отсрочки до 15-20 с. Усиливающие эффекты «Кортексина» на СУР у ежей кратковременны (до 2 дней после введения). По сравнению с «Кортексином» влияние АКГГ4-10 на СУР носит облегчающий, но более кратковременный характер (1 день после введения). Обнаружено, что на фоне препарата возможно формирование СУР и на противоположную сторону. Этот эффект более отчетлив у «левшей». Однако критерий осуществления правильных СУР на правую сторону низок (40%) по всем регистрируемым компонентам. Ответы имеют место и в наличную, и следовую фазы. При этом по вегетативным показателям в наличную фазу УР они более отчетливы. Увеличения времени отсрочки не наблюдалось.

Особенности функциональной моторной асимметрии приматов и роль нейропептидов в ее регуляции

Установлено, что в исследуемой нами группе обезьян (6 животных) неизменно выявлялась ведущая конечность (рука). Эта закономерность особенно выражена при выполнении сложных двигательных актов, заданий, требующих тонких движений пальцев, при эмоциональном напряжении. Было показано, что степень латерализации у одних и тех же животных значительно возрастает после частых тестирований (проведение ежедневных опытов в течение одного месяца). Предпочтение определенной конечности особенно выражено в процессе условно-рефлекторного обучения при осуществлении тонких специализированных движений, которые также формируются в процессе сложных форм условно-рефлекторной памяти (СУР с большим (80-90 с) временем отсрочки) и процессов образной

памяти. Было установлено, что при выполнении более простых движений или же осуществлении простых форм нервной деятельности те же самые обезьяны, которые проявляли отчетливую латерализацию в специализированных движениях — в простых являлись амбидекстрами.

Анализ особенностей обучения сложным условно-рефлекторным актам, а также выполнение специальных тестов в условиях свободного поведения позволил нам условно разделить всех экспериментальных животных на 3 группы. У трех обезьян наблюдалось выраженное предпочтение правой конечности, т.е. «правши». У двух особей преобладала активность левой руки, т.е. доминировало правое полушарие. Одна обезьяна была амбидекстром. Было установлено, что в 70% случаев предпочтение выбора определенной стороны подкрепления — явление динамичное. У обезьян наблюдается «флюктуация доминантности», т.е. перемещение на время доминирующей стороны подкрепления. Этот феномен особенно выражен в первых опытах по обучению сложным формам реакции выбора (СУР с большим (80-90 с) временем задержки) и невротизированных животных.

Обнаружено, что при введении малых (10-15 мкг/кг) доз МЭ в условиях более простых поведенческих моделях (СУР со временем задержки 20 с) его эффект на реакции выбора незначителен. Показатель осуществления УР оставался на высоком (100%) уровне. Изменения выбора стороны подкрепления не было зарегистрировано. Наблюдалось лишь незначительное увеличение латентных периодов СУР на левую сторону. При предъявлении более трудных условно-рефлекторных задач (СУР со временем отсрочки 60-80 с) картина изменений иная. Реакции доминирования выбора правой стороны подкрепления чередовались с доминированием слева, т.е. наблюдался феномен флюктуации или «дисбалансировки» межполушарных взаимоотношений. Ведение антагониста опиатных рецепторов налаксона полностью снимало этот феномен и возвращало реакции выбора стороны подкрепления к исходному уровню. Можно предположить, что феномен «дисбалансировки» у обезьян свидетельствует о возникновении невротических нарушений и изменении высших нервных функций. При введении больших (35-50 мкг/кг) доз МЭ реакции выбора стороны подкрепления по показателю СУР были полностью подавлены: животные заторможены, пищевая активность полностью подавлена.

Иные закономерности имели место при введении нейрогормонов. Было обнаружено, что при введении ТРГ отчетливо прослеживались две тенденции. Во-первых, усиливающий, общеактивирующий характер влияния. Во-вторых, усиление активности доминирующего полушария. Следует отметить, что изменение межполушарных взаимоотношений в значительной степени зависело от того, какая рука у обезьян была доминирующей. Так, например, у обезьяны по кличке Микки, у которой исходно доминировал выбор левой стороны подкрепления, введение ТРГ сохраняло эту особенность, хотя выбор на правую сторону тоже увеличивался. Эффекты ТРГ особенно отчетливы в первые три дня после введения. На фоне ТРГ у обезьян наблюдались изменения врожденных форм поведения. Они носили дозозависимый характер. Введение больших (25-30 мкг/кг) доз ТРГ вызывало явления пространственной дезориентации. При введении малых (3-5 мкг/кг) доз ТРГ у «правшей» в течение 3 дней регистрировали повышение агрессивных реакций. У «левшей», особенно у амбидекстра, наблюдалось усиление коммуникативности.

Введение ВПР оказывало в целом аналогичных характер влияния на межполушарную асимметрию обезьян. На фоне препарата выявлялось усиление реакций выбора стороны подкрепления на ранее доминирующую сторону. Латентные периоды реакций выбора на доминирующую сторону (по показателям СУР) удлинялись и приближались к моменту подкрепления. Последнее свидетельствует об усиливающем влиянии ВП на СУР. Более того, на фоне ВПР можно было выработать реакции выбора по показателям СУР с большим (до 90 с) временем отсрочки. Латентные периоды реакций выбора на противоположную сторону флюктуировали по длительности: их увеличение регистрировалось лишь в день введения препарата. Следует отметить, что в условиях наших опытов мы не наблюдали у обезьян изменения «рукости» после введения МЭ, ТРГ и ВПР.

Влияние АКТГ4-10 на функциональную асимметрию у обезьян изучено подробно. Установлено, что оно носит отчетливо дозозависимый характер. Эффекты особенно выражены у невротизированных животных, у которых показатель осуществления реакций выбора находится на низком (40-50%) уровне, и у которых выявляется феномен «дисбалансировки» межполушарных взаимоотношений. Показано, что введение АКТГ4-10 в дозе 3-5 мкг/кг приводило к кратковременному (1 день после введения) увеличению реакций

выбора на доминирующую сторону. Однако, латентные периоды изменялись неотчетливо. Иные закономерности имели место при введении малых (0,1-0,3 мкг/кг) доз АКТГ4-10. Было установлено, что в этом случае введение препарата осуществляло нормализующий компенсаторный эффект на обе стороны подкрепления. Реакции выбора на доминирующую и недоминирующую стороны подкрепления восстанавливались до 100% уровня осуществления. Латентные периоды их удлинялись, в особенности по показателям СУР доминирующей стороны подкрепления. Компенсаторные эффекты АКТГ4-10 особенно значительны после вторичного введения препарата. Они регистрируются по всем изученным показателям ВНД. На фоне АКТГ4-10 реакции десинхронизации в ответ на предъявление условного следового стимула выражены отчетливо, в особенности во фронтальной ассоциативной области. Эффекты малых доз препарата длительны и регистрируются в течение 4-5 дней после введения.

Было обнаружено, что введение ультрамалых (0,01 мкг/кг) доз АКТГ4-10 вызывает седативные эффекты у невротизированных обезьян. Реакции агрессии исчезали, handling-реакции облегчались.

В наших экспериментах на обезьянах по корреляции электрофизиологических и поведенческих характеристик прослежено отношение симметричных зон коры мозга в исходном состоянии, их качественные перестройки при стрессе и после введения препаратов. Анализ ЭЭГ активности симметричных областей мозга показал, что у обезьян «правшей» наблюдается наиболее выраженное доминирование по всем частотам ЭЭГ в левом полушарии, особенно в теменной и височной областях. При выработке и, особенно, на стадии упрочения СУР с большим (60 с) временем отсрочки, требующей от животного высокой степени концентрации высших нервных функций — регистрировалась активация левого полушария. При осуществлении процессов образной памяти большая активация имела место в правом полушарии. При осуществлении реакции выбора стороны подкрепления регистрировалось уменьшение альфа активности у «правшей» в левом полушарии; у «левой» — в правом. Этот феномен был особенно выражен при введении малых (0,1 мкг/кг) доз АКТГ4-10. При ЭЭГ исследовании обезьян в неврозе отмечался полиморфизм, неустойчивость и диффузность изменений электрической активности мозга. При средней степени тяжести невротических нарушений эти изменения локализованы преимущественно в лобных отделах мозга (верхняя, средняя и нижняя области фронт-

тальной коры). По мере нарастания невротических симптомов и нарушений ВНД по показателям СУР изменения регистрировались в теменно-височных отведениях. Амплитуда волн ЭЭГ частотой 1-4 Гц значительно снижалась. Симметризация биоэлектрических показателей в теменной и височной коре исчезала. Введение малых доз АКТГ4-10 вызывало появление в ЭЭГ медленных волн и меняло отношение амплитуд в левом и правом полушариях в зависимости от того, какими они были исходно. Было показано, что на фоне введения препарата при предъявлении звуковых условных стимулов выраженность вызванных потенциалов возрастает по амплитуде и его компонентам. При предъявлении условного звукового стимула, а также последующей инструментальной реакции соотношение между амплитудами (в диапазоне до 30-34 Гц) левого и правого полушария возрастало. Выраженной реакции десинхронизации предшествовал высокоамплитудный, многокомпонентный вызванный потенциал. У обезьян амбидекстров асимметрия ЭЭГ при осуществлении условной инструментальной реакции выражена неотчетливо.

Влияние «Кортексина» изучено у обезьян (3 особи) в условиях свободного поведения. Установлено, что по сравнению с АКТГ4-10 эффекты «Кортексина» более пролонгированы (до 30 дней). На фоне препарата у животных наблюдалось значительное увеличение функции внимания, снижение агрессии, увеличение коммуникации с экспериментатором. Эффекты «Кортексина» более ярко выражены у обезьян в неврозе или у животных, предпочитающих реакции выбора на правую сторону. В этих случаях показатель осуществления реакций выбора возрастал до 100% на обе стороны. Однако, на доминирующую сторону латентные периоды реакции выбора увеличивались значительно больше (до 57-52 с при 60 с отсрочке). Правильные реакции имели место только в следовую фазу СУР. Тогда как на недоминирующую сторону 30-40% инструментальных реакций осуществлялось и в наличную фазу СУР. В наших опытах изменения рукости у обезьян после введения «Кортексина» обнаружено не было. Характерной особенностью «Кортексина» является выраженное влияние на процессы памяти. Так после введения препарата у обезьян можно было выработать (по показателям СУР) реакции выбора стороны подкрепления с временем отсрочки до 90 с.

Заключение

Таким образом, представленные данные свидетельствуют об определенных проявлениях асимметрии на начальном и конечном этапе эволюционного развития млекопитающих (у насекомоядных и приматов) и о роли нейропептидов в ее регуляции. Несомненно, что обнаруженные нами у исследованных млекопитающих функциональные межполушарные различия неразрывно связаны с морфологическими, в первую очередь со структурными особенностями новой и старой коры. Так показано, что у насекомоядных можно с уверенностью судить лишь о феномене пространственной асимметрии. Моторное предпочтение конечности неотчетливо. Пространственное предпочтение стороны подкрепления «стойкое», не зависит от времени обучения и сложности условно-рефлекторной задачи. Известно, что у ежей новая кора слабо дифференцирована, основным интегративным центром является лимбическая область, мозолистое тело отсутствует. Интересно, что насекомоядные являются тем этапом, на котором впервые в филогенезе позвоночных происходит дифференциация гиппокампа на основные его поля. Показано, что специфической особенностью гиппокампа европейского ежа является необычная зона мшистых волокон, которая в отличие от других млекопитающих простирается в поле CA1. Однако, обширность распространения мшистых волокон у ежей, по мнению ряда авторов, (Kunzle, 2003) является отражением малой степени дифференциации и специализации гиппокампа по сравнению с более высокоорганизованными млекопитающими. Можно предположить, что в отсутствии дифференцированной новой коры у насекомоядных в механизмах функциональной асимметрии ведущая роль принадлежит лимбическим структурам мозга: лимбической коре и гиппокамп. Однако, нельзя не учитывать и другие факторы. Так механизмы, формирующие пространственную асимметрию (направление движения) имеют важное биологическое и экологическое значение. Они включаются в осуществление пространственного анализа, важнейших форм ориентационного и поискового движения у таких примитивных млекопитающих, ведущих ночной образ жизни, как ежи. Несомненно одно, что это вопрос сложный и требует специальных исследований. Изучение роли различных нейропептидов в регуляции функциональной асимметрии у ежей установило, что в отличие от более высокоорганизованных у примитивных млекопитающих влияние различных препаратов более выражено на безусловные

(врожденные) формы деятельности. Аналогичная закономерность — преимущественное влияние опиоидов (β -эндорфин) и нейрогормонам (ТРГ и ВПР) на врожденные формы деятельности было ранее установлено на ежах в работах других авторов (Соллертинская, Обидова, 1991; Соллертинская, 1996). Показано, что эффекты АКТГ4-10 и «Кортексина» на приобретенные формы нервной деятельности носят облегчающий характер. Специфичность во влиянии препаратов у ежей проявляется как тенденция. Так на фоне АКТГ4-10 у ежей можно выработать условные рефлексy и на противоположную сторону. Этот усиливающий эффект более значителен у ежей «левой». На фоне же «Кортексина» увеличивались реакции выбора на доминирующую сторону, что особенно отчетливо у ежей «правой». Известно, что пространственная асимметрия является одной из филогенетически древних форм межполушарной асимметрии мозга. В отсутствие дифференцированных зон новой коры, локальных проекций моторного представительства в новой коре нейрофизиологическую организацию функциональной асимметрии мозга осуществляют лимбические образования. Нейропептиды и нейрогормоны принимают участие в регуляции пространственной асимметрии. Однако, специфичность во влиянии различных препаратов у ежей носит ограниченный характер и проявляется как тенденция.

На уровне приматов (у обезьян) в условиях высокодифференцированных зон новой коры, в первую очередь ее ассоциативных областей, межполушарные различия ярко проявляются. Последние находят отражение в выделении ведущей конечности «рукости», предпочтении выбора определенной стороны подкрепления и, наконец, в электрофизиологических и вегетативных коррелятах этих поведенческих изменений. Установлено, что у обезьян различные нейропептиды (МЭ, ТРГ, ВПР, АКТГ4-10 и «Кортексин») принимают дифференцированное участие в регуляции функциональной асимметрии. Влияние препаратов выявляется преимущественно на сложных поведенческих моделях — реакции выбора стороны подкрепления по показателям СУР с большим (60-80 с) временем отсрочки. На простые формы нервной деятельности это влияние неотчетливо. Следует отметить, что эти данные коррелируют с результатами исследований других авторов (Бианки, 1985, 1989). Согласно последним доминирование одного из полушарий бывает максимально выраженным при выполнении сложных экспериментальных задач. Ус-

тановленные нами на обезьянах факты влияния препаратов, которые проявляются преимущественно на сложных поведенческих моделях, при выполнении тонких специализированных актов возможно связано с тем, что мозговое представительство специализированных выученных движений, как правило, унилатерально. На это указывает отсутствие прямого трансфера этих движений при смене активной конечности, как у животных, так и человека. Простые синергии обычно представлены билатерально. Таким образом, можно предположить, что у обезьян межполушарная асимметрия мозга — явление динамичное. Оно является одной из существенных характеристик функционального состояния ЦНС и обеспечивает наиболее сложные формы деятельности мозга. Показано, что эффекты препаратов у обезьян носят дозозависимый характер. Они наиболее ярко выражены при введении малых доз. Так, в частности было установлено, что введение больших доз МЭ приводит к подавлению реакций выбора и появлению невротических нарушений, отражением которых в определенной степени является феномен «дисбалансировки» межполушарных взаимоотношений. Согласно положению И.П. Ашмарина (Ашмарин, Титов, 1991) в регуляции высших нервных функций, процессов памяти ведущая роль принадлежит малым и ультрамалым дозам нейропептидов, едва превышающих их плазменный уровень. Это положение подтверждается и в наших опытах на обезьянах. Наиболее выраженные изменения в реакциях выбора стороны подкрепления наблюдаются при введении малых доз нейропептидов.

Анализ установленных закономерностей свидетельствует о том, что в отличие от ежей у обезьян различные нейропептиды и нейроромоны дифференцировано участвуют в регуляции функциональной асимметрии мозга. На фоне их введения наблюдаются изменения доминантности различных полушарий. Их эффекты различны по длительности и выраженности. Известно, что в настоящее время выдвинуто положение о том, что иммунная и нейроэндокринная системы объединены в единую систему интеграции (Абрамов, Абрамова, 1996). По иммунологическим данным роль опиодных нейропептидов и нейроромонов гипоталамуса в регуляции функций иммунной системы различна. При введении β -эндорфина наблюдается снижение синтеза антител; при введении ВПР и ТРГ синтез антител усиливается. Можно предположить, что различное влияние МЭ и нейроромонов на доминантность правого и левого полушарий объясняется различным характером нейроиммуноэндокринного

взаимодействия. Показано, что по мере эволюции нейроиммуноэндокринное взаимодействие усиливается.

Наши данные свидетельствуют о том, что у низших обезьян (яванские макаки) в отличие от других представителей млекопитающих отчетливо наблюдается доминантность определенной конечности. Она не зависит от выполнения визуальных, слуховых или тактильных задач и практически не меняется с возрастом. Это, вероятно, свидетельствует о специализации и кортикализации моторных функций у обезьян по сравнению с другими млекопитающими.

Таким образом, по мере эволюции происходит совершенствование центрально-периферической организации функциональной межполушарной асимметрии. Это неразрывно связано с дифференциацией и специализацией зон новой коры, большим межполушарным взаимодействием и большим взаимодействием с подкорковыми структурами мозга. Одним из наиболее сложных и дискуссионных вопросов является сходство в феноменах межполушарной асимметрии мозга человека и обезьяны. С нашей точки зрения, установленные закономерности свидетельствуют об определенных чертах сходства человека и низших приматов. Это сходство обнаруживается в феномене флюктуации доминантности у обезьян при выработке сложных СУР, аналогичных феномену межполушарной дисбалансировки у человека при решении трудных задач (Балонов, Деглин, 1981; Николаенко, 1978).

ФОРМИРОВАНИЕ И ОРГАНИЗАЦИЯ МОТОРНОГО ПРЕДПОЧТЕНИЯ У КРЫС

Сташкевич И.С.

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва

Накопленные за последние годы данные свидетельствуют о том, что мозг животных, в том числе и грызунов, анатомически, нейрохимически и функционально латерализован, а одним из важнейших принципов функционирования мозга является латеральная специализация больших полушарий – симметричные образования правого и левого полушарий мозга выполняют свои специфические функции (см. обзоры Бианки, 1985, 1989; Абрамов, Абрамова, 1996; Glick, Shapiro, 1985; Carlson, Glick, 1989; Denenberg, 1981, 1983; Denenberg, Yutzey, 1985; Nottebohm, 1979). Одним из проявлений функциональной асимметрии мозга является моторная асимметрия - предпочтение правой или левой стороны при локомоции, плавании, выборе рычага, различное направление вращательных движений и, наконец, предпочтительное использование правой или левой конечности при выполнении манипуляционных двигательных навыков. Однако остаются недостаточно изученными основные вопросы – имеет ли место различный вклад правого и левого полушария мозга в организацию и реализацию моторной асимметрии и, если имеет, то в чем заключаются эти различия. Одним из подходов к решению этого вопроса могут служить сравнительные исследования особенностей формирования и реализации двигательной задачи животными с разным двигательным предпочтением – правшами (доминирующее левое полушарие) и левшами (доминирующее правое полушарие). Адекватной экспериментальной моделью (Peterson, 1942), которая наиболее четко выявляет функциональную двигательную асимметрию, является использование одной конечности крысами при доставании корма из узкой горизонтальной трубки-кормушки. В этой ситуации крысы вынуждены использовать одну лапу, однако, несмотря на возможность использовать любую лапу условиях свободного выбора конечности, большинство из них предпочитает правую или левую. Изучение сходства и различий при формировании данного моторного навыка, и его реализации у крыс-правшей и крыс-левшей позволяет сопоставить роль правого и левого полушарий в этих процессах. Следует,

однако, иметь ввиду, что такие сравнительные исследования требуют, прежде всего, надежного разделения крыс на правой и левой, а результаты этого разделения в значительной степени могут зависеть от метода их оценки. Известно, что в начале обучения у большинства крыс в захвате и извлечении пищи участвуют попеременно обе лапы, а максимальное предпочтение одной из них формируется в процессе обучения (Микляева, 1989; Микляева и др., 1989; Сташкевич, Куликов, 2000; Сташкевич и др., 2001). Специально проведенные исследования показали, что предпочтение, определенное кратковременным тестированием не всегда определяет характер двигательной латерализации в процессе продолжающегося обучения (Сташкевич, Куликов, 2000). В ходе обучения (81 крыса линии Вистар) выраженного уровня предпочтения (как право -, так и левостороннего) достигли не только крысы с изначальным доминированием конечности (59% из общего числа исследуемых животных), но и те, у которых в начале обучения предпочтение отсутствовало вовсе (23%), и даже животные с исходно противоположным знаком (6%). Кроме того, 12% крыс, несмотря на наличие предпочтения в начале обучения в ходе тренировки его неоднократно меняют, и в конечном итоге являются амбидекстрами. Представляется вероятным, что уровень доминирования конечности, определенный по показателям кратковременного тестирования, может быть промежуточным результатом периодических колебаний характера и степени двигательной асимметрии, отражающих текущее функциональное состояние животных (Фокин, Пономарева, 2004) или их предшествующий опыт (Denenberg, 1981; Denenberg, Yutzey, 1985; Tang, Verstyne, 2002). Учитывая эти факторы, для проведения соответствующих сравнительных исследований представляется более правомерным разделение крыс на правой и левой по результатам предпочтения, сложившегося к концу обучения.

Кроме того, следует остановиться на тех критериях, которые используются для оценки формирования латерализованного навыка. В ряде исследований отмечается, что перед каждым успешным взятием пищи предпочитаемой лапой животные обычно выполняют несколько безуспешных предваряющих движений (Йолтуховский, 1997; Сташкевич, Куликов, 2004; Zhuravin, Bures, 1986), однако упускается из виду, что в предваряющих попытках могут участвовать попеременно обе лапы и лишь хорошо обученные животные выполняют эти движения одной (предпочитаемой) лапой. Очевидно, что не только максимальное предпочтение конечности для взятия пищи, но и реорганизация бимануальных движений в предваряющих попытках является важным показателем становления латерализованного навыка в ходе обучения. Тем не менее, ди-

намика реорганизации бимануальных реакций в предваряющих движениях ранее специально не исследовалась, и данные о временном соотношении этих двух процессов латерализации навыка (предваряющие попытки и успешное взятие) отсутствуют.

В нашей работе (Сташкевич, Куликов, 2006) исследовался характер участия обеих конечностей в ходе обучения, как при выполнении завершающего движения (взятие пищи), так и в предваряющих попытках у крыс правой и левой (самцы линии Вистар в возрасте 1.5 - 2 мес., масса 250-300г). После 48 – часовой пищевой депривации крысы обучались доставать корм (пищевые шарики) лапой из узкой горизонтальной трубки – кормушки (внутренний диаметр 1.3 см), прикрепленной в центре передней стенки камеры на расстоянии 5 см от пола. Перед началом пробы трубка была закрыта стержнем – поршнем. Кормушку открывали вручную, и пищевые шарики (диаметр 3 - 3.5мм, масса 4.5мг) подавались в трубку через расположенное в ней отверстие (диаметр 8 мм) на расстоянии 40мм от входа в кормушку. Дальнейшее расстояние между пищей и входным отверстием в кормушку регулировалось стержнем. Отсчет удачно выполненных проб начинался с момента успешного взятия пищи лапой с расстояния 5мм от входа в кормушку (подвижка корма стержнем). Как правило, с такого короткого расстояния крысы выполняли не более 2-3 проб, а затем расстояние последовательно увеличивалось до 20-25мм от входа в кормушку и поддерживалось во всех дальнейших пробах. Для успешного захвата и извлечения пищи крысы увеличивали глубину просовывания лапы. Когда все движения, выполненные крысой после подачи порции корма, заканчивались успешным его извлечением, кормушку вручную закрывали, и проба считалась выполненной. В течение каждой пробы вели визуальное наблюдение за характером использования конечностей животным. Отмечали, какой лапой крыса доставала пищу из кормушки, и предшествовали ли этому предварительные движения только этой лапы или животное использовало попеременно то одну, то другую конечность. Для оценки характера и степени предпочтения конечности в захвате и извлечении пищи служил коэффициент асимметрии (K_{ac}), вычисляемый по формуле

$$K_{ac} = \frac{П - Л}{П + Л},$$

где П - число успешных взятий правой лапой, Л - левой (из 10 проб).

Для оценки использования конечностей в движениях, предваряющих успешное взятие, служил бимануальный коэффициент асимметрии (BK_{ac}), вычисляемый по формуле

$$BK_{ac} = \frac{(П + Л) - Б}{...}$$

П + Л + Б,

где П - число проб (из 10), выполненных с использованием в предварительных попытках исключительно правой лапы, Л - выполненных исключительно с использованием левой, Б - число проб с бимануальными движениями. Независимо от направления предпочтения, отрицательное значение BK_{ac} указывает на отклонение в сторону проб с бимануальными реакциями. Для каждого животного вычисляли значения K_{ac} и BK_{ac} в последовательных блоках из 10 проб в течение 6 экспериментальных дней (300 проб, по 50 проб в день). На основании значений K_{ac} определяли число проб, с момента выполнения которых крыса обнаруживала максимальное предпочтение конечности для извлечения пищи ($K_{ac} = 1$ у правой и $K_{ac} = -1$ у левой) и число таких крыс в каждом блоке. На основании значений BK_{ac} определяли число проб, с момента выполнения которых у крысы отсутствовали бимануальные реакции в предварительных попытках ($BK_{ac} = 1$ как у правой, так и у левой) и число таких крыс также на последовательных этапах обучения. Полученные индивидуальные результаты усреднялись отдельно для крыс-правшей и крыс-левшей.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ Statistica-5 с использованием критериев Стьюдента (t-test) и Манна-Уитни для межгрупповых сравнений, парного критерия Вилкоксона и критерия Стьюдента (t-test) для парных сравнений при оценке результатов в пределах одной группы, а также биномиального критерия для сравнения двух долей (процентов). Так как результаты проверки значимости различий, как по параметрическим, так и непараметрическим критериям были идентичны, то приведены значения достоверности различий (p) по критерию Стьюдента. Для оценки скорости обучения применялась квазиньютоновская аппроксимация экспериментальных данных соответствующим уравнением нелинейной регрессии.

В зависимости от конечного результата обучения, крысы, обучившиеся данному навыку ($n = 86$), были разделены на две группы - правшей и левшей. В группу правшей вошли животные ($n = 48$), которые в конце обучения преимущественно ($0.4 < K_{ac} \leq 1$) использовали правую лапу для извлечения корма, в группу левшей - крысы ($n = 38$), преимущественно использовавшие левую ($-1 \leq K_{ac} < -0.4$).

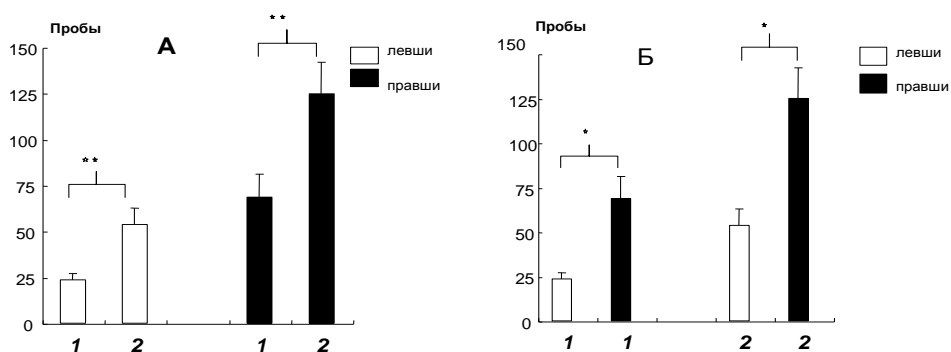


Рис. 4.1. Среднее число проб, необходимых для формирования максимального предпочтения конечности при извлечении пищи (1) и исчезновения предваряющих бимануальных движений (2) у левшей и правшей (А) и межгрупповые сравнения результатов (Б). По оси ординат - среднее число проб (\pm стандартная ошибка среднего). * - достоверные различия $p < 0.01$, ** - $p < 0.001$. Объяснение в тексте.

В результате исследования оказалось (Рис. 4.1А), что для крыс- правшей среднее число проб (\pm стандартная ошибка средней), выполненное до достижения абсолютного предпочтения правой лапы в захвате и извлечении пищи составило 68.75 ± 12.1 (1), тогда как для полного исчезновения бимануальных предваряющих движений (2) им потребовалось выполнить достоверно большее число проб – 124.79 ± 17.25 ($p = 0.0001$). Для крыс-левшей среднее число проб, требуемых для абсолютного предпочтения левой лапы в захвате и извлечении пищи (1) равнялось 23.42 ± 3.7 , а для полного отсутствия бимануальных реакций в предварительных попытках (2) проб было выполнено достоверно больше 53.68 ± 9.05 ($p = 0.0001$). Межгрупповое сравнение этих результатов (рис.4.1, Б) показало, что и для достижения абсолютного доминирования предпочитаемой конечности в успешных попытках (1), и для полного отсутствия бимануальных реакций в предварительных движениях (2), крысы – левши выполняют достоверно меньше проб, чем крысы – правши (23.42 ± 3.7 vs. 68.75 ± 12.1 , $p = 0.001$, и 53.68 ± 9.05 vs. 124.79 ± 17.25 , $p = 0.001$ соответственно). Для оценки динамики формирования этих показателей в ходе обучения было проанализировано число крыс с максимальным предпочтением конечности при доставании пищи и крыс с полным отсутствием предварительных бимануальных движений на последовательных этапах обучения и соот-

ношение этих показателей у правой и левой. Результаты представлены на рис. 4.2.

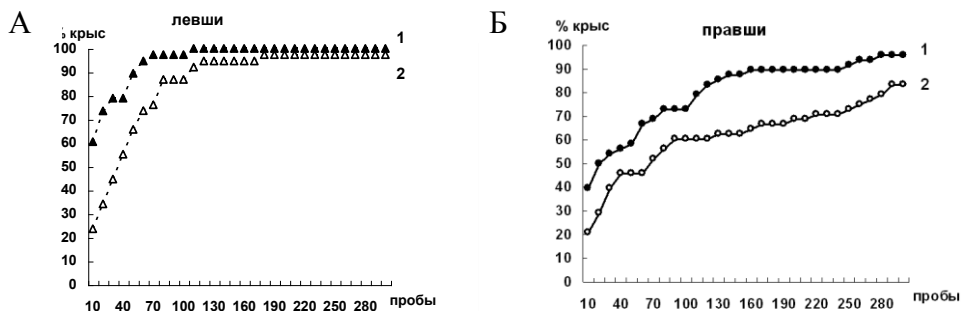


Рис.4.2. Формирование максимального предпочтения конечности для извлечения пищи и латерализованной двигательной координации у крыс правой и левой. По горизонтали – блоки по 10 проб; по вертикали - процент крыс с максимальным предпочтением конечности для взятия пищи (1) и крыс с отсутствием бимануальных реакций в предварительных движениях (2) в группе правой (А) и левой (Б) в различные периоды обучения.

Видно, что в самом начале обучения (первые 10 проб), как в группе правой (рис. 4.2, А), так и в группе левой (рис. 4.2, Б), количество крыс, извлекающих пищу исключительно предпочитаемой лапой, заметно больше, чем крыс, использующих исключительно эту же лапу в предварительных попытках, т.е. с полным отсутствием бимануальных реакций (39.5 % vs 21 %, $p = 0,04$ и 60.5% vs 23.7 %, $p = 0.002$, соответственно). В ходе дальнейшей тренировки в обеих группах последовательно увеличивается как число крыс с абсолютным доминированием предпочитаемой лапы в доставании корма (1), так и их число с отсутствием бимануальных движений в предшествующих попытках (2). Однако в группе левой (рис.4.2, Б) число крыс с максимальным предпочтением левой лапы при выполнении завершающего движения достоверно преобладает над числом крыс с полным отсутствием бимануальных реакций в предварительных движениях лишь до 70 проб (97.36% vs 76.13%, $p=0,009$). Далее это преобладание становится менее выраженным, а после выполнения 130 проб подавляющее большинство левой используют только левую лапу и в предварительных попытках. У крыс – правой (Рис.4.2А) преобладание числа крыс с максимальным предпочтением правой лапы в успешных по-

пытках над числом крыс с полным отсутствием бимануальных реакций в предварительных движениях сохраняется на всех этапах обучения. Межгрупповые различия представлены на рис.4.3.

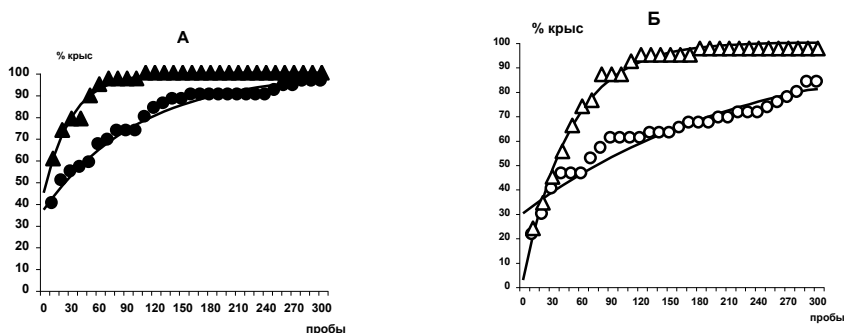


Рис.4.3. Сравнительное соотношение числа крыс с максимальным предпочтением конечности для взятия пищи (А) и с отсутствием бимануальных реакций в предварительных движениях (Б) у правшей и левшей на последовательных этапах обучения. Экспериментальные данные обозначены кружками (для правшей) и треугольниками (для левшей). Сплошные линии – теоретические кривые, отражающие процент обученных животных в конце каждого этапа тренировки.

При выполнении завершающего движения (Рис. 4.3 А) число крыс – левшей (треугольники) с абсолютным доминированием левой лапы для доставания корма значительно больше, чем крыс – правшей (кружки) с максимальным предпочтением правой лапы как в первых 10 пробах (60.5 и 39 % соответственно, $p = 0,04$), так и при дальнейшей тренировке. Даже при выполнении крысами 240 проб это преобладание еще статистически значимо (100 и 89% соответственно, $p = 0,03$). Процент животных, у которых полностью отсутствуют бимануальные реакции в предварительных попытках (рис. 4.3 Б), в самом начале обучения мало отличается у правшей и левшей и сравнительно невелик (20.8 и 23.6, соответственно), и их последующее увеличение также практически совпадает вплоть до выполнения 40 проб. Но после выполнения 50 проб число крыс – левшей, использующих только левую лапу в предварительных движениях, становится заметно больше, чем правшей, использующих в этих движениях только правую, после 60 проб это различие становится статистически значимым (73.68% vs 45.83%, $p = 0,01$) и сохраняется до конца обучения. Таким образом, и у правшей, и у левшей максимальное использование одной ко-

нечности для захвата и извлечения пищи формируется раньше, чем изолированное использование этой же конечности в предварительных движениях, но крысам – левшам для формирования каждого из этих процессов требуется меньше проб, чем крысам-правшам. Для уверенных суждений о том, что это различие между правшами и левшами связано с различной скоростью обучения животных разных групп была использована квазиньютоновская аппроксимация экспериментальных данных соответствующим уравнением нелинейной регрессии. Наиболее приемлемой с точки зрения близости теоретических кривых к экспериментальным данным оказалась модель, предусматривающая полное обучение всех животных при неограниченном увеличении числа сессий (в нашем случае сессия – блок из 10 проб), но допускающая некоторое влияние начального опыта, выражающееся в том, что уже в первых 10 пробах некоторая часть животных показывает 100%-ное обучение. Эта модель может быть описана уравнением $Y(k) = 100(1 - B \exp(-Ck))$, где Y – ожидаемое теоретическое значение доли (%) полностью обученных животных в конце k – той сессии обучения (k – номер сессии), 100 – максимально достигаемый при бесконечном числе сессий (асимптотический или предельный) уровень обучения (процент полностью обученных животных), B – разница между начальным и асимптотически достигаемым уровнем обучения (диапазон обучения), C – параметр, определяющий изменение скорости обучения от сессии к сессии (чем больше значение C , тем выше темп обучения соответствующей группы животных). Теоретические кривые, отражающие процент обученных правой и левой конечности в конце каждого этапа тренировки, представлены на рис. 4.3 сплошными линиями. Сравнение коэффициентов C , вычисленных для каждой теоретической кривой и пропорциональных относительно темпу обучения привело к следующим результатам. Обучение максимальному использованию предпочитаемой конечности для захвата и извлечения пищи происходит быстрее, чем обучение изолированному использованию этой же конечности в предварительных движениях как у правой (коэффициент C равен соответственно 0.097 ± 0.004 и 0.044 ± 0.0025 , $p=0,012$, $t=2.52$), так и у левой (0.332 ± 0.021 и 0.209 ± 0.007 , $p < 0,001$, $t=5.56$). Однако у левой по сравнению с правшами оказалась достоверно выше и скорость формирования максимального предпочтения конечности для взятия пищи (среднее значение коэффициента C у них достоверно больше (0.332 ± 0.021 и 0.097 ± 0.004 соответственно, $p < 0,001$, $t = -10.99$), и скорость латерализации навыка в предварительных попытках (0.209 ± 0.007 и 0.044 ± 0.0025 , соответственно, $p < 0,001$ $t=22.20$).

Использование такого дополнительного показателя, как исчезновение бимануальных движений в предваряющих попытках оказалось, таким образом, достаточно эффективным для оценки процесса формирования латерализованного навыка. Прежде всего, полученные результаты свидетельствуют, что критерием формирования данной латерализованной реакции служит не только более выраженная способность одной конечности к успешным тонким манипуляциям, обеспечивающим захват пищи, но и реорганизация первично доминирующей двигательной координации, основанной на работе обеих конечностей. Известно, что при формировании нового двигательного навыка используются уже имеющиеся, часто врожденные, средства координации, которые реорганизуются в процессе обучения (Бернштейн, 1990; Гурфинкель, Левик, 1990; Козловская, 1976; Bracha et al., 1990; Grillner, Wallen, 1985). В данной экспериментальной ситуации такими наличными ресурсами могут быть всегда присутствующие в поведенческом репертуаре лабораторных крыс чередующиеся копательные движения обеими лапами, так называемый паттерн “диггинг” (Bracha et al., 1990), как свойственная виду врожденная форма двигательного поведения. Однако использование этого бимануального паттерна с неадекватными координационными средствами для новой задачи, значительно затрудняет ее выполнение. Новая задача требует успешного использования только одной лапы и соответствующей новой позы для сохранения нужного при этом равновесия (использование непреподобной лапы в качестве опоры на переднюю стенку камеры или на пол). Существующее предположение о том, что в ходе выработки новой координации происходит торможение исходно используемой координации, если она препятствует выполнению новой задачи (Иоффе, 1991; Levitan, Reggia, 2000), может быть использовано для объяснения механизма реорганизации бимануальных движений. Известно также, что при осуществлении данного инструментального рефлекса, движения, выполняемые крысами для захвата и извлечения пищи, являются сенсорно – контролируемыми, тогда как предварительные безуспешные движения – квазибаллистические, с минимальным сенсорным контролем (Йолтуховский, 1993; Zhuravin, Bures, 1986, 1989). Очевидно, координации с минимальным сенсорным контролем оттормаживаются позже, чем сенсорно-контролируемые, обычно связанные с выполнением наиболее тонких манипуляций.

Из полученных результатов следует также, что формирование новой двигательной координации у крыс – левшей происходит быстрее, чем у крыс – правшей. Стоит обратить внимание, что это различие проявляется на ранней стадии обучения, которая сопровождается установкой позы, выбором конечности, поиском адекватного движения, пространственным

соизмерением цели и положения конечности, т.е. в целом отражает процесс выработки новой стратегии двигательного поведения. Исходя из этого, полученные результаты могут говорить о преимуществе крыс-левшей (доминантное правое полушарие мозга), по сравнению с крысами-правшами (доминантное левое полушарие) при выработке необходимой координации в ходе обучения новой стратегии двигательного поведения. Такое предположение согласуется с имеющимися в литературе данными о преимущественном использовании правого полушария в сложных поведенческих задачах, связанных с пространственной ориентацией у животных (Бианки, 1985, 1989; Рябинская, Валуйская, 1983; Удалова, Михеев, 1982; Denenberg, 1981; Denenberg et al., 1991; Sherman et al., 1980;). Однако следует иметь в виду, что функциональная асимметрия больших полушария мозга - явление динамичное и на разных этапах обработки информации и реализации выполняемых действий может доминировать то одно, то другое полушарие (Бианки, 1985, 1989). Поэтому при других условиях обучения, или на других его стадиях или при выполнении других задач крысы-правши могут оказаться успешней левшей.

Последнее предположение до некоторой степени находит свое подтверждение при изучении устойчивости двигательного предпочтения. Сам факт наличия моторного предпочтения при выполнении манипуляционных навыков ставит вопрос - насколько оно прочно и сохраняется ли при разного рода воздействиях на животных и, в частности, можно ли изменить предпочтение в случае принудительного переобучения? Хорошо известно, что предпочтение у крыс, сложившееся в ходе обучения в условиях свободного выбора конечности, воспроизводится даже после длительного перерыва, демонстрируя постоянство выбора в одних и тех же условиях эксперимента (Микляева, 1989; Collins, 1985; Waters, Denenberg, 1994; Tsai, Maurer, 1963). С другой стороны, известно, что первоначальное предпочтение у интактных крыс можно изменить на противоположное после принудительного обучения доставать пищу непродпочитаемой конечностью (Микляева, 1989; Martin, Webster, 1974; Peterson, 1934, 1951; Mikljaeva, Bures, 1991; Milisen, 1937; Wentworth, 1942). Результаты этих работ рассматривались в плане решающей роли обучения в феномене переделки двигательного предпочтения. При этом отмечалось, что у некоторых крыс уже небольшое число проб, выполненных непродпочитаемой лапой, вызывало заметное изменение предпочтения, тогда как у других крыс было невозможно получить смену «рукости» даже при длительной тренировке непродпочитаемой лапы (Микляева, 1989; Peterson, 1951; Wentworth, 1942). Присутствие таких животных заставляет предположить, что как смена «рукости» в результате короткой тренировки непред-

почитаемой конечности, так и сохранение предпочтения, несмотря на длительное переобучение, отражает различную степень устойчивости первоначального предпочтения у отдельных индивидуумов, но специально этот вопрос на крысах не был изучен. Для исследования устойчивости начального предпочтения к переобучению, и ее сравнения у крыс-правшей и левшей, нами были соблюдены дополнительные экспериментальные условия, удовлетворяющие требованиям поставленной задачи. Первоначальное предпочтение конечности, сложившееся в условиях свободного выбора, определялось только после установления стабильного уровня использования соответствующей конечности. Основанием для обязательного соблюдения этого условия явились наши предыдущие исследования, о которых речь шла выше. Для всех животных, участвующих в переобучении, число проб, выполняемых ими до начала переобучения, при принудительном использовании неpreferred лапы и после переобучения, было одинаковым.

После выработки стойкого двигательного предпочтения (I серия экспериментов), на запястье preferred лапы надевался легкий (4г.) браслет, который мешал просунуть preferred лапу в кормушку на глубину, необходимую для захвата и вытаскивания корма. Крысы, вынужденные использовать исходно неpreferred конечность, обучались ею пользоваться для извлечения пищи (II серия). Затем браслет снимали, и крысы вновь получали возможность свободного выбора конечности (III серия). Тестирование предпочтения в каждой серии экспериментов осуществлялось не менее 6 дней и составляло не менее 300 проб (50 в день), что позволяло судить о постоянстве (или его отсутствии) частоты использования определенной конечности в первой и третьей сериях экспериментов. Во второй серии у крыс из-за браслета не было возможности использовать preferred лапу для извлечения корма, и только неpreferred лапа использовалась в течение всего принудительного цикла.

С 1-го дня тренировки в каждой серии экспериментов вели визуальное наблюдение за каждой попыткой достать пищу, и отмечали, какой лапой осуществлялся ее захват и вытаскивание. Характер и степень предпочтения в первой и третьей сериях определяли по процентному соотношению использования лап в захвате и извлечении пищи в каждых последовательных 50 пробах: если крыса пользовалась одной конечностью не менее чем в 75% случаев, то эта лапа считалась preferred.

Поскольку распределение частоты использования конечности отличалось от нормального, для сравнительной оценки результатов применяли

непараметрические критерии: U-test Манн-Уитни и критерий χ^2 для сравнительной оценки межгрупповых результатов, а также парный критерий Вилкоксона для поэтапной оценки в пределах одной группы.

В экспериментах с переобучением участвовали 35 крыс. Конечные результаты выбора лапы (в последних 50 пробах из 300 в III серии) представлены в таблице 4.1.

Таблица 4.1. Распределение количества крыс в зависимости от результатов принудительного переобучения.

Группы животных	к-во	После принудительного переобучения		
		переобучились	вернулись к предпочитаемой лапе	стали амбидекстрами
все исследуемые крысы	35	12 (34%)	15 (43%)	8 (23%)
крысы-правши	17	6 (35%)	7 (41%)	4 (24%)
крысы-левши	18	6 (33%)	8 (45%)	4 (22%)

Хотя все крысы были подвергнуты в равной степени принудительному переобучению, в условиях последующего свободного выбора только часть из них (34%) изменила первоначальное предпочтение на противоположное. Другая часть крыс (23%) после принудительной тренировки непродолжаемой лапы утратила первоначально сформировавшееся предпочтение одной конечности. Однако 43% крыс с появлением возможности свободного выбора конечности возвратились к использованию лапы, предпочитаемой ими до переобучения. При этом соотношение крыс, изменивших предпочтение, сохранивших его и ставших амбидекстрами, оказалось примерно одинаковым для крыс-правшей и крыс-левшей и сходным с соотношением для всех животных в целом.

Как было показано ранее (Микляева и др., 1988; Сташкевич, Куликов, 2000) и уже упоминалось выше, процесс обучения при свободном начальном выборе конечностей не является единственно определяющим фактором формирования результирующего предпочтения. Тот факт, что

крысы демонстрируют различную устойчивость первоначально сформированного предпочтения конечности к принудительному переобучению, показывает, что сам процесс переобучения, или обучения (тренировки) неподобающей лапы, также не является единственным и достаточным условием ни для смены «рукости», ни для его сохранения или перехода к амбилатеральности. Различная устойчивость к переобучению может быть предопределена исходно существующими еще до первоначального обучения специфическими внутренними факторами, одним из которых может быть величина (степень) предпочтения. К настоящему времени сформировалась представление, согласно которому внешняя среда, включая фактор обучения, обуславливает направление предпочтения (правое - левое), тогда как степень исходного предпочтения (сильная - слабая) контролируют внутренние, и, по крайней мере, частично, наследственные факторы (Бианки, 1985; Collins, 1968, 1985, 1991; Signore et al., 1991; Waters, Denenberg, 1994). Представление о врожденном и, соответственно, самостоятельном существовании на индивидуальном уровне различной степени предпочтения базируется на результатах, полученных в генетических исследованиях на мышах (Collins, 1968, 1985, 1991; Biddl et al., 1993, 1996). На наличие у крыс разной исходной степени предпочтения - от его полного отсутствия до максимально выраженного право - и левостороннего доминирования конечности указывает U-образная форма распределения коэффициента асимметрии при начальном кратковременном тестировании (Сташкевич, Воробьева, 1997; Collins, 1991; Signore et al., 1990), когда фактор обучения сведен до минимума. Очевидно, что различная устойчивость к переобучению максимально сформированной руки вследствие длительной тренировки может служить убедительным дополнительным доводом в пользу существования на индивидуальном уровне исходных различий в степени предпочтения. Выраженная устойчивость первоначального предпочтения к переобучению отдельных крыс, может свидетельствовать о сильной степени предпочтения, свойственной именно этим крысам. Смена «рукости» характерна для животных, у которых исходная степень предпочтения выражена не так сильно, но оказывается достаточной, чтобы при обучении в условиях свободного первоначального выбора конечности сформировать выраженное предпочтение соответствующего направления. Однако принудительная тренировка неподобающей лапы именно у таких крыс может вызвать смену предпочтения. Животные с исходно слабой степенью предпочтения в результате переобучения становятся амбидекстрами. В экспериментах с переобучением не участвовали крысы, которые, несмотря на выраженное предпочтение одной лапы при кратковременном тестировании, демонст-

рировали неустойчивый характер предпочтения или вообще его отсутствие в процессе длительного обучения. Можно полагать, что именно у этих крыс, выделенных нами в группу амбидекстров (Сташкевич, Воробьева, 1997; Сташкевич, Куликов, 2000), исходно предпочтение отсутствует.

Помимо конечных результатов переобучения была рассмотрена динамика их становления и проведено сравнение этих результатов для крыс-правшей и крыс-левшей. На каждом отдельном графике рисунков 4,5,6 представлены усредненные по всем животным каждой подгруппы проценты использования соответствующих конечностей в последовательных этапах тестирования каждого цикла тренировок - свободный выбор конечности (I), принудительное использование непредпочитаемой лапы (II), возвращение к свободному выбору (III).

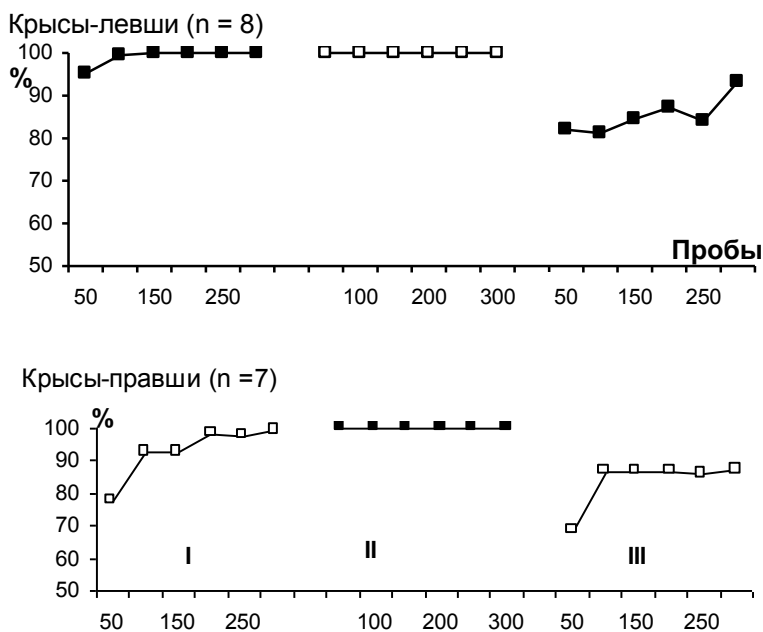


Рис. 4.4. Сохранение предпочтения конечности после переобучения у крыс-правшей и крыс-левшей. По оси абсцисс - последовательное число выполненных проб в каждом цикле; по оси ординат - усредненный по всем животным данной подгруппы процент использования конечностей за соответствующие периоды тестирования. Темные квадраты - левая лапа, светлые - правая.

Результаты трех последовательных серий экспериментов для крыс - правшей и крыс - левшей, вернувшихся после переобучения к своему предпочтению, представлены на рис. 4.4. Обращает на себя внимание, что возвращение к исходному предпочтению после переобучения является динамическим процессом, который по своему характеру совпадает с динамикой первоначального обучения. Однако предпочтение, хотя и сохранилось, но не достигло, по крайней мере, в тестируемом интервале времени, уровня, который предшествовал переобучению. При возвращении к свободному выбору конечности (рис. 4.4, III), в первых 50 пробах и правшей и у левшей процент использования изначально предпочитаемых ими лап (правой и левой, соответственно) значительно (и достоверно) ниже результатов, достигнутых ими к концу I серии экспериментов (рис. 4.4, I, 300 проб). Если к концу первой серии крысы - правши пользуются правой лапой в 99,4% случаев, то в начале третьей серии только в 68%, ($Z=2,19$, $P=0,02$). Для левшей эти же значения соответствуют 100% и 82% , соответственно, ($Z=2,2$, $P=0,02$). К концу тестирования (последние 50 проб из выполненных 300) процент использования предпочитаемой лапы в обеих группах оказывается сниженным по сравнению с последними 50 пробами I серии, однако только у правшей это снижение статистически значимо ($T=1,5$, $Z=1,88$, $P=0,05$), тогда как крысы-левши к этому времени достигают более высокого результата. Таким образом, крысы-левши, восстановившие предпочтение левой лапы, по сравнению с крысами-правшами, восстановившими предпочтение правой, и в начале и в конце III серии оказываются ближе к уровню предпочтения, сложившемуся в I серии.

Более неожиданными оказались экспериментальные данные для животных изменивших характер предпочтения после принудительного переобучения (рис. 4.5).

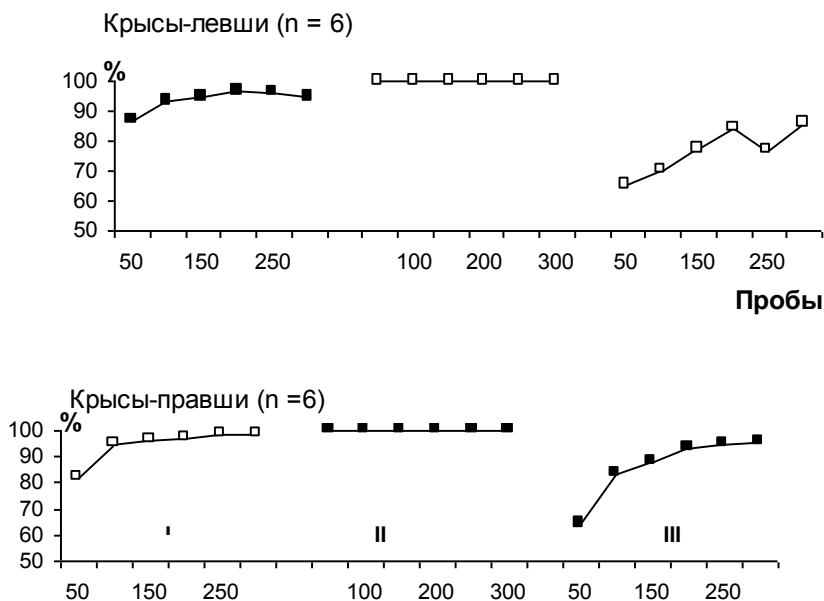


Рис. 4.5. Смена предпочтения конечности после переобучения у крыс-правшей и крыс – левшей. Обозначения как на рис. 4.4

Несмотря на то, что абсолютное использование непредпочитаемой лапы во 2 серии, непосредственно предшествовало возвращению к свободному выбору, процент ее применения в начале III серии и у правшей и у левшей оказывается сниженным и постепенно растет с увеличением выполненных проб. При этом надо отметить, что использование непредпочитаемой левой лапы у правшей нарастает более быстро и интенсивно, чем использование непредпочитаемой правой лапы у левшей. Если в первых 50 пробах процент использования непредпочитаемых конечностей в обеих группах практически одинаков (64,6% и 65,6%), то после выполнения 100 проб правши используют левую лапу в 83,6% случаев, а левши правую - в 70%. В последующих интервалах и до конца тестирования процент использования правшами левой лапы также выше, чем левшами правой. При этом было замечено, что крысы - левши, в некоторых пробах III серии испытывали затруднения в захвате и извлечении корма непредпочитаемой правой лапой. Они использовали не предпочитаемую для них правую лапу для просовывания в кормушку, но иногда подгрребали этой лапой корм к ее краю, и окончательно доставали пищу лапой с близкого

расстояния или языком. Иными словами, переобучившиеся крысы-левши менее успешны в использовании не предпочитаемой для них лапы.

Результаты трех последовательных экспериментальных серий для крыс - правшей (вверху) и крыс-левшей (внизу), которые, утратив после переобучения предпочтение одной конечности, выбрали амбилатеральную стратегию, представлены на рисунке 4.6.

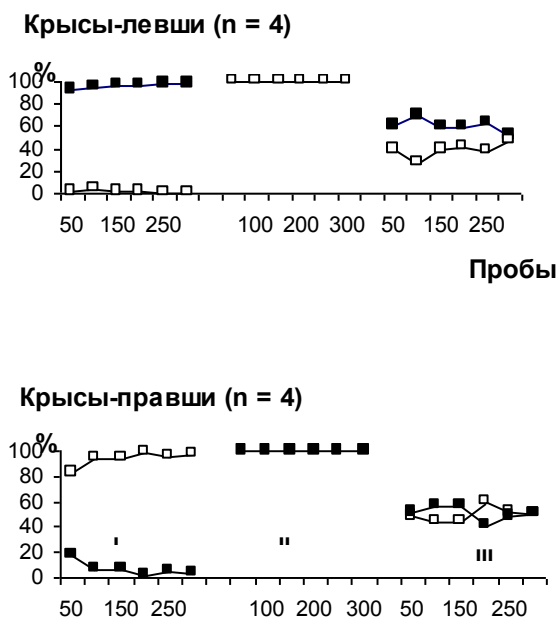


Рис. 4.6. Потеря предпочтения конечности после переобучения у крыс - правшей и крыс-левшей. * - достоверные различия $p < 0.01$, ** - $p < 0.001$.

Оказалось, что крысы-левши, выбравшие после переобучения амбилатеральную стратегию, используют изначально предпочитаемую ими левую конечность в большем проценте случаев, т.е. чаще, чем не предпочитаемую правую (достоверные различия обозначены звездочкой). Крысы-правши, с аналогичным результатом переобучения в основном используют обе конечности в равной степени.

Таким образом, при сравнении результатов обучения и переобучения крыс-правшей и левшей, помимо общих характерных черт обнаружены и

некоторые различия. Обучение латерализованному двигательному навыку, и, следовательно, его становление у крыс с различным моторным предпочтением происходит с разной скоростью, и преимущество в этом процессе за левшами. Более выраженная тенденция к возвращению первоначально сформированного предпочтения у крыс-левшей, и менее выраженная успешность в использовании исходно непредпочитаемой для них лапы, может быть показателем их большей устойчивости к принудительному переобучению по сравнению с правшами. Однако именно этот фактор может затруднить адаптацию животных в ситуациях, требующих смены конечности. В этих условиях преимущество может оказаться за крысами-правшами. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости дифференцированного подхода при исследованиях адаптивного двигательного поведения крыс-правшей и крыс-левшей.

Как уже отмечалось ранее, при осуществлении данного навыка крысы обычно в каждой пробе выполняют несколько повторных попыток до выполнения движения, заканчивающегося успешным извлечением пищи. Надо подчеркнуть, что даже после интенсивной тренировки, т.е. при хорошо упроченном навыке, серия таких последовательных движений доминирующей конечностью присутствует в подавляющем большинстве проб. Закономерно возникают вопросы - почему предваряющие движения упорно присутствуют у хорошо обученных крыс, каково их значение для точного выполнения завершающего движения и существуют ли различия в реализации этих движений при упроченном навыке у крыс-правшей и левшей? Отсутствие четких представлений на этот счет связано с тем, что основное внимание исследователей было направлено на изучение структуры отдельных движений, т.е. компонентов, составляющих эти движения, и их кинематические характеристики (Козловская, 1976; Dolbakyan et al., 1977; Moroz, Bures, 1983; Saling, Michalik, 1990; Zhuravin, Bures, 1986, 1988, 1989), а картина выполнения всей последовательности остается неизученной. В следующей части работы был проведен детальный структурный анализ паттерна всей последовательности повторных движений и особенностей их выполнения крысами-правшами и левшами. С этой целью кормушка была оснащена 5 фотоэлектрическими контурами - светодиодами ИК диапазона и фототранзисторами (рис. 4.7 А). Поступательные движения лапы в кормушку прерывали лучи контуров, а движения обратного направления – восстанавливали их. Первый луч находился на расстоянии 10мм от входа в кормушку, последний - на расстоянии 30мм. Расстояние между контурами равнялось 5 мм.

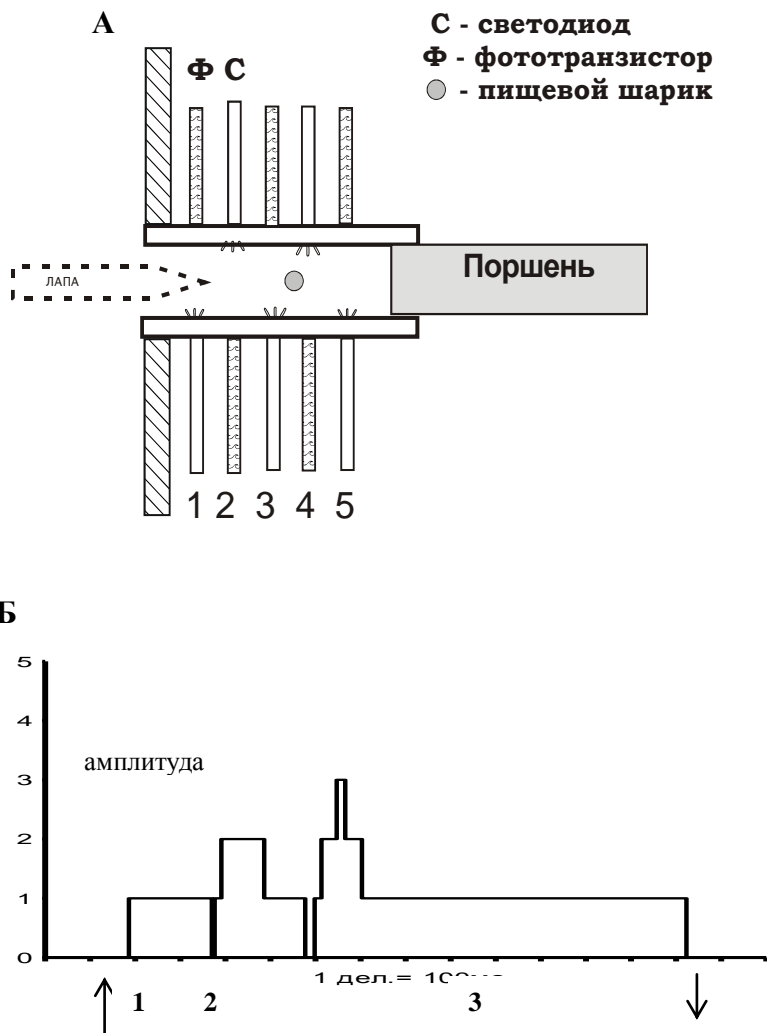


Рис. 4.7. Схема регистрирующего устройства (А) и пример регистрируемой последовательности совершаемых крысой пищедобывательных движений в ходе одной пробы (Б). 1,2,3 –отдельные движения по очередности выполнения, по оси абсцисс – шкала времени, по оси ординат – амплитуда выполненного движения (пересечение соответствующего контура). $\uparrow\downarrow$ - время выполнения всей последовательности движений. Объяснение в тексте.

Сформированные импульсы через входное устройство поступали на компьютер. Амплитуда каждого движения оценивалась в соответствии с конечным номером луча, перекрытого лапой при ее поступательном движении. На рис. 4.7Б представлен пример регистрации одной пробы, во время которой крысой были выполнены три следующих друг за другом движения с амплитудами 1, 2, 3. Регистрировались следующие показатели: общее количество попыток (движений), предпринятых крысой в каждой пробе, амплитуда, которая соответствовала глубине каждого движения, количество предваряющих движений, выполненных с разными амплитудами и амплитуда успешного движения. Обучение крыс продолжалось 6 дней (50 проб в день). Анализировались результаты, полученные к концу обучения (последний экспериментальный день) - амплитудный состав повторно выполняемых предваряющих движений, количественная оценка этих движений и их последовательность. К концу обучения как правши, так и левши демонстрировали выраженную способность к точному завершению поставленной задачи – в подавляющем большинстве проб они успешно захватывали и извлекали пищу с дальнего расстояния (амплитуда 3-4, т.е. 20-25мм). Заметно меньше проб заканчивалось предварительным подгребанием пищи к входу в кормушку и последующим извлечением ее коротким движением лапы (амплитуда 1-2, т.е. 10-15 мм) или языком (рис. 4.8).

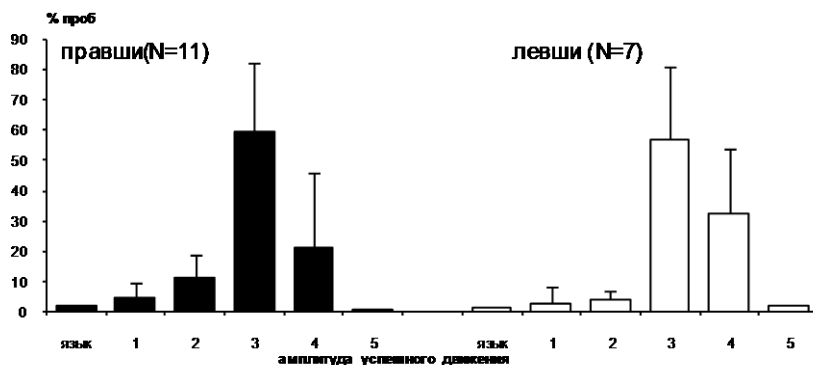


Рис. 4.8. Амплитуда завершающих движений (взятие пищи) у крыс-правшей и левшей. По оси абсцисс – амплитуда движения, по оси ординат – процент выполненных проб.

Несмотря на успешное доставание пищи с дальнего расстояния правшами и левшами, у них проявились существенные различия в структурной организации серии движений, предшествующих успешному захвату пищи.

Амплитудный анализ (дальность) предваряющих попыток показал, что в репертуаре предварительных движений у всех крыс присутствовали как коротко -, так и длинно амплитудные движения. Однако соотношение (баланс) коротко и длинноамплитудных предваряющих движений у крыс правой и левой оказалось различным. На рис. 4.9 А представлено процентное соотношение предварительных попыток, выполненных с различной амплитудой у крыс каждой группы (средние значения по группе).

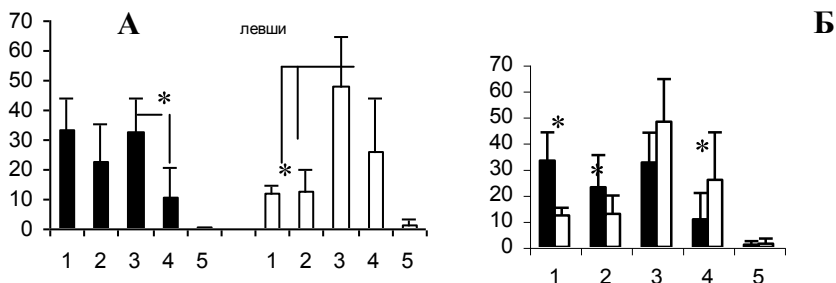


Рис. 4.9. Различное соотношение коротко и длинно амплитудных предварительных движений у крыс правой и левой

Видно, что в репертуаре предварительных движений у крыс – правшей (темные столбики) короткоамплитудные движения (амплитуды 1 и 2) представлены практически в равной степени с длинноамплитудными (амплитуда 3), при этом движений с амплитудой 3 достоверно больше, чем с амплитудой 4. В репертуаре же предварительных движений у крыс-левшей (светлые столбики) короткоамплитудные движения встречаются значительно и достоверно реже, чем движения с амплитудой 3 и 4. Межгрупповое сравнение этих результатов (рис. 4.9 Б) показало, что крысы - правши используют короткие предварительные движения с самой малой регистрируемой амплитудой значительно и достоверно в большей степени, чем крысы-левши, а количество движений с амплитудой 3 у них значительно и достоверно меньше. Достоверная разница в значениях указанных величин позволяет предположить, что различия в амплитудных характеристиках предварительных движений носят не случайный характер,

а отражают различия паттерна двигательного поведения крыс правой и левой. Об этом же свидетельствуют данные сравнительного анализа среднего числа выполненных предварительных движений у отдельных крыс каждой группы и амплитудного состава выполненных при этом движений. Рис. 4.10 иллюстрирует эти результаты.

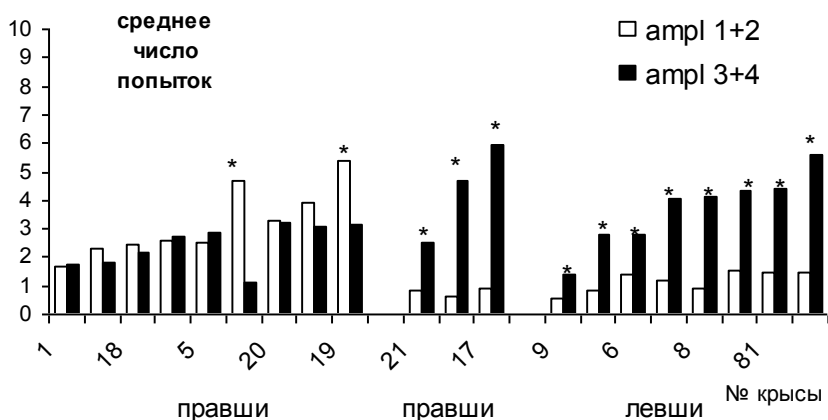


Рис. 4.10. Соотношение коротко и длинноамплитудных предварительных движений, выполненных каждой крысой. Объяснение в тексте.

Каждая пара столбиков соответствует отдельной крысе (ее номер обозначен на оси абсцисс), а последовательность пар по горизонтали упорядочена средним числом всех предварительных попыток. По оси ординат отложены средние значения суммированных коротких (амплитуда 1 и 2, светлые столбики) и суммированных длинных (амплитуды 3, 4 и 5, темные столбики) предварительных движений. Видно, что у каждой крысы из группы левой, вне зависимости от общего числа предварительных попыток среднее число длинноамплитудных движений достоверно преобладает над средним числом движений с короткой амплитудой. В тоже время, у правой, (также независимо от общего числа предварительных движений) преобладание длинноамплитудных движений отсутствует у 8 крыс из 11, а у некоторых наблюдается преимущественное использование движений с короткой амплитудой. Таким образом, несмотря на индивидуально различное общее число выполненных предварительных попыток, специфическое соотношение движений с короткими и длинными амплитудами остается сходным у всех крыс-левой (преобладание длинноам-

плитудных движений) и у большинства крыс-правшей (отсутствие такого преобладания).

Оказалось также, что различия в репертуаре коротких и длинных предварительных движений, часто сопровождаются и различной последовательностью их выполнения (рис. 4.11).

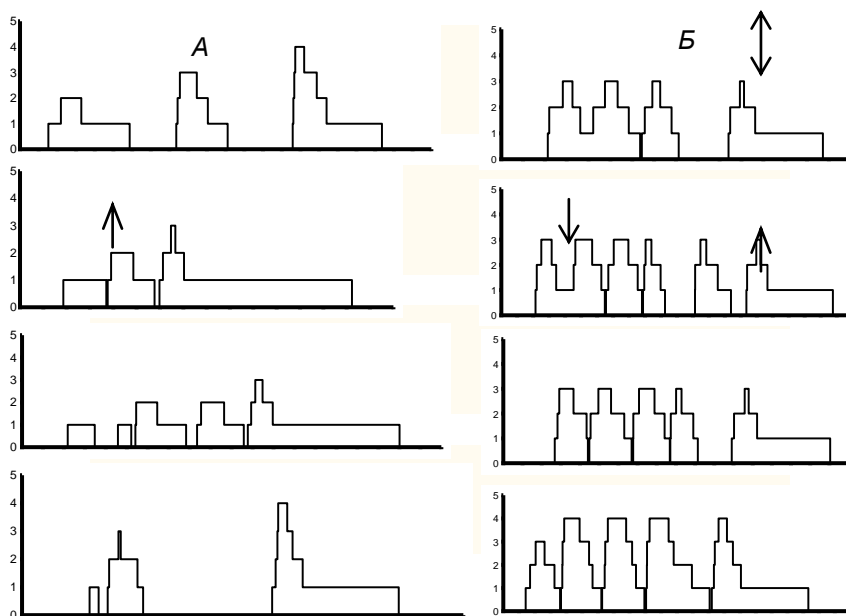


Рис. 4.11. Примеры наиболее характерных паттернов последовательностей выполняемых движений. $\uparrow\downarrow$ - время выполнения всей последовательности движений, \updownarrow - последующее движение выполняется до полного выведения лапы из кормушки. 1 дел=100мс;

На рис. 4.11,А – приведены примеры проб, выполненных крысами, у которых число короткоамплитудных движений было равно или преобладало над длинноамплитудными движениями. Видно, что последовательность выполнения попыток начинается (\uparrow) с коротких движений (амплитуда 1 или 2), за которыми следуют движения с увеличенной амплитудой (3 и 4), последнее из которых заканчивается (\downarrow) успешным взятием и извлечением пищи. На рис.4.11,Б - примеры проб для крыс со значительным преобладанием предварительных длинноамплитудных движений. У них практически вся последовательность состоит из глубоких длинно амплитудных попыток, однако только последнее движение заканчивается успешно. Иногда можно наблюдать (\updownarrow), что последующие движения начинают выполняться еще до полного вывода лапы из кормушки.

Таким образом, при осуществлении крысами упроченного пищедобывательного навыка успешному извлечению пищи предшествует серия организованной последовательности предварительных безуспешных движений, но организация этой последовательности (стратегия) в одной и той же ситуации у разных крыс различна (стратегия 1 – последовательность начинается с коротких движений с последующим увеличением амплитуды, и стратегия 2 – последовательность состоит главным образом из глубоких, длинноамплитудных движений). На рис. 4.12 представлено количественное соотношение крыс-правшей и левшей с выраженной той или иной стратегией двигательного поведения. Группу животных со стратегией 1 составляют крысы-правши, а со стратегией 2 – преимущественно крысы-левши. Был вычислен коэффициент сопряженности между выбором стратегии и «рукостью», который оказался равен 0.5 и эта степень связи по точному критерию Фишера связи оказалась статистически значима ($p < 0.004$). Это свидетельствует о различной организации паттерна предварительных движений у крыс с разным моторным предпочтением.

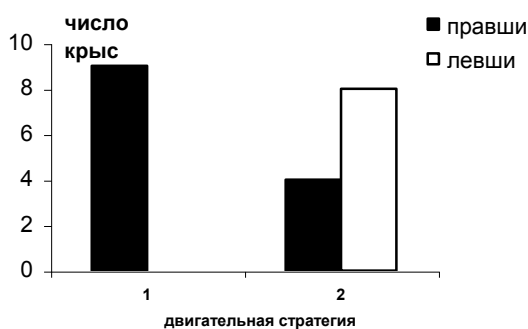


Рис. 4.12. Организация паттерна предварительных движений и моторное предпочтение.

Наблюдаемый при реализации пищедобывательной задачи немедленный переход к следующему движению и наличие стойкой организации двигательного поведения показывает, что пищедобывательное двигательное поведение сходно с другими стереотипными активностями передних конечностей у крыс. Известно, что у крыс стереотипная двигательная активность выявляется при осуществлении целого ряда поведенческих навыков, имеющих характер циклической последовательности – ходьбы, плавания, чесания, лизания и копания. Поскольку управление стереотипными двигательными актами не задается извне, а организовано на осно-

ве центральных двигательных программ, наличие связи между организацией паттерна предварительных движений и моторным предпочтением указывает на наличие межполушарной асимметрии этой организации. Однако для решения вопроса о различной специализации правого и левого полушарий мозга для выполнения специфических двигательных паттернов, следующим закономерным шагом должно быть сравнение характера этих паттернов при выполнении задачи обеими лапами одной и той же крысы.

Из данных литературы следует, что отдельное движение выполняемое, крысами при реализации данной задачи (особенно фаза экстензии), обладает чертами запрограммированного «баллистического» движения и очень трудно поддается модификации (Йолтуховский, 1997; Dolbakyan et al.; Saling, Michalik, 1990; Zhuravin, Bures, 1986). С другой стороны, очевидно, что после серии предварительных движений, конечное движение, выполняемое обученными крысами, достигает своей цели. Можно полагать, что движения, предваряющие успешное взятие, хотя сами по себе безуспешны, но каким-то образом обеспечивают или подготавливают настройку точного завершающего выполнения задачи. Из результатов работы видно, что одни крысы выполняют начальные короткие, возможно, прицельные предварительные попытки, с постепенным увеличением амплитуды последующих движений, тогда как другие успешно реализуют задачу после последовательного выполнения серии глубоких, длинноамплитудных предварительных движений, часто гиперметричных. Если предположить, что настройка успешного движения формируется в ходе выполнения предварительных движений, то механизмы этой настройки при разной стратегии двигательного поведения могут быть различны. Но пока мы не располагаем данными, позволяющими определить эти механизмы. Можно высказать предположение, что наряду с таким механизмом, как увеличение амплитуды последующего движения для приближения к конечной цели, возможен другой механизм - резкий сдвиг темпа с последующей корректировкой времени выполнения успешного движения. В поисках ответа представляются необходимыми последующие сравнительные исследования временных показателей предварительных и успешных конечных движений, главным образом их быстрой поступательной фазы, а также анализ интервалов между ними.

Обобщая все вышеизложенные результаты, не вызывает сомнения, что функциональные возможности крыс-правшей и левшей при их обучении латерализованному навыку неодинаковы. Это проявляется в скорости обучения новому навыку, в разной степени устойчивости выработанного навыка к переобучению, и в различиях организации паттерна пищедобы-

вательных движений. В этих результатах находит свое отражение связь функциональной специализации полушарий мозга главным образом с реализацией моторного предпочтения, но не с самим выбором этого предпочтения. В этой связи представляет интерес иная постановка вопроса - принадлежит ли полушарию, контролирующему предпочтительное использование лапы, специальная роль в «умении» этой конечности, ее способности к более совершенному выполнению манипуляционных движений (быстрота и точность). Сравнительные исследования кинематических показателей безуспешных и завершающих манипуляционных движений, выполняемых предпочитаемой и не предпочитаемой конечностями у крыс с разным моторным предпочтением могут помочь в решении этого вопроса.

Заключение

Проблема функциональной асимметрии мозга и специализации его полушарий является одной из центральных проблем физиологии. Изучение этой проблемы идет широким фронтом, большой размах приобретает использование новых современных возможностей при изучении структурных и нейрохимических закономерностей межполушарной асимметрии. Представленные в настоящей статье результаты работы с использованием поведенческого подхода, могут оказаться полезными для анализа тех закономерностей, которые участвуют в процессах формирования моторной асимметрии и специализации полушарий мозга, и также для выработки стратегии дальнейших исследований.

Глава 5

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА – КАК ОБЪЕКТ РЕПРОДУКТИВНОГО СИСТЕМОГЕНЕЗА

А.В. Черноситов, В.И. Орлов, В.В. Васильева

В сложной соподчиненной иерархии морфофункциональных асимметрий, формирующих латеральный фенотип, функциональная межполушарная асимметрия головного мозга (ФМА) занимает центральное место.

Признаки асимметрии мозга обнаруженные у большинства представителей животного мира и достигающие максимальной выраженности у человека, позволяют рассматривать ФМА как один из базисных, надвидовых факторов эволюции.

Асимметрия мозга существует в тесном единстве с висцеральными и соматическими асимметриями. Всеобъемлющие афферентно - эфферентные связи мозга с остальными органами и системами определяют взаимовлияние центральных и периферических асимметрий, что при любых как физиологических, так и патологических латерализованных изменениях вызывает неперенный асимметричный отклик в сопряженных органах другого уровня. Таким образом, иерархия морфофункциональных асимметрий организма являет собой весьма лабильную во времени и пространстве надсистемную конструкцию, имеющую в то же время и достаточную жесткость, predeterminedную индивидуальными особенностями фенотипа.

Замечено, что пространственная разнонаправленность ФМА и висцеральных асимметрий, так как и функциональная симметрия полушарий мозга, нередко коррелирует с различными видами соматовисцеральной и нервно-психической патологии. Это позволяет рассматривать такой тип стереофункциональной организации или, точнее, такую стереофункциональную дезорганизацию как возмож-

ный источник либо, по крайней мере, как условие возникновения патологии.

В ряде случаев организм оказывается способен самостоятельно выйти из подобной неблагоприятной ситуации посредством взаимоподстройки центральных и периферических асимметрий, обеспечивающей их пространственную сонаправленность. Конечным итогом такой взаимоподстройки асимметрий становится полноценная центрально-периферическая интеграция, способствующая, в свою очередь, восстановлению гомеостаза и поддержанию необходимого уровня резистентности.

Согласно этим закономерностям организуются и процессы женской репродукции, которые являются идеальной естественной моделью взаимодействия центральных и периферических морфофункциональных асимметрий.

Доминантно-асимметричный принцип организации функциональных систем женской репродукции

В норме при каждой овуляции репродуктивный аппарат полностью подготовлен к наступлению беременности, что подтверждается удивительной синхронностью продвижения оплодотворенной яйцеклетки по маточной трубе и «готовностью» слизистой оболочки матки к приему плодного яйца. Причем речь идет не о готовности всего эндометрия в целом, что было бы расточительно с точки зрения биоэнергетики, а готовности конкретной зоны, которую бластоцит находит с поразительной точностью. Данная зона латерализована и располагается на ипсилатеральной по отношению к овулирующему яичнику половине матки. Исследованиями В.И. Орлова с соавт. (1998) и Сагамоновой К.Ю. (2001) показано, что в ней, по сравнению с противоположной стороной эндометрия, уже задолго до момента овуляции, т.е. на стадии созревания доминантного фолликула, происходит усиление митотических процессов, усиливается секреторная трансформация, повышает чувствительность клеточных рецепторов к гормонам, увеличивается содержание гистонов и кислых белков ядерной фракции эндометриальных клеток, возрастает кровоток в ипсилатеральной маточной артерии. Для сперматозоидов, попадающих в этот период в полость матки, открыто устье только одной, ипсилатеральной доминантному яичнику, маточной

трубы, тогда как противоположная закрыта спазмом маточно-трубного сфинктера.

Все это объясняет причину того, что имплантация плодного яйца в подавляющем большинстве случаев происходит на ипсилатеральной по отношению к овулирующему яичнику стенке матки (Kavakami et al., 1993). Причем чаще справа, что связано с преобладанием в человеческой популяции декстрального соматовисцерального фенотипа.

Имплантация бластулы на ипсилатеральную доминантному яичнику стенку матки приводит к формированию хориона, а затем плаценты, которая в значительном проценте случаев (при одноплодной беременности) также остается латерализованной, т.е. место ее прикрепления и основная масса расположены либо справа, либо слева от срединной сагиттальной плоскости, что на ранних этапах беременности манифестируется ретроплацентарной гиперплазией миометрия (Порошенко, 1985, 1992) и заметной сонаправленной асимметрией кровотока в маточных артериях (Орлов, 2006).

Каким же образом морфофункциональные асимметрии аппарата репродукции, формирующиеся в динамике менструального цикла и во время беременности, связаны с ФМА мозга, возникшей задолго до их появления, и могут ли они изменить характер межполушарных отношений.

Этот вопрос необходимо рассматривать в контексте общих закономерностей взаимосвязи центральных и периферических асимметрий.

Исследования 80-х годов показали, что физиологическое течение беременности достоверно чаще отмечается у женщин с правым доминирующим яичником и правосторонней локализацией плаценты (Орлов, Порошенко, 1988), что прямо коррелирует с преобладанием в популяции индивидов с декстральным фенотипом (т.е. тех, у кого функционально превалирует левое полушарие).

Однако в последние годы произошло заметное изменение ситуации: при относительном сохранении соотношения в популяции «праворуких и леворуких» наметилась выраженная тенденция к увеличению процента левоплацентарных беременностей параллельно со значительным ростом гестационных осложнений. Не остался безучастным к этим изменениям и головной мозг, подтверждением чего явилось возрастание числа психогений параллельно с ростом пароксизмальной активности в коре обоих полушарий, что может

служить косвенным признаком функциональной амбилатерализации полушарий мозга.

Как же можно объяснить данные факты с позиции современной физиологии?

В основе всех нервно-регуляторных механизмов лежит принцип доминанты, открытой А.А. Ухтомским. Этот же принцип определяет и характер межполушарных отношений (Бианки, 1983, 1985).

Распространенная в настоящее время формулировка сущности данного явления мало отличается от авторской: доминантна – временно господствующая в организме рефлекторная система, (а это подразумевает наличие центральных, проводниковых и эффекторных звеньев), направляющая работу нервных центров на определенном отрезке времени для реализации жизненно важных поведенческих, вегетативных, висцеральных актов (Русинов, 1969).

Уже в своих ранних публикациях А.А. Ухтомский рассматривал доминанту мозга как констелляцию возбужденных мозговых структур. Еще до появления объективных доказательств активного содействия периферии с очагом стационарного возбуждения в коре он включил в рамки доминанты субкортикальный, вегетативный и гуморальный компоненты (Ухтомский, 1923-1924). Тем самым он впервые ввел понятие **ДОМИНАНТНОЙ СИСТЕМЫ**.

Развитие отечественной физиологии, базирующееся на идеях нервизма, к середине 60-х годов воплотилось в теорию функциональных систем, предложенную учеником И.П. Павлова П.К. Анохиным (1980), которая интегрировала основные идеи А.А. Ухтомского, Н.Е. Введенского и И.П. Павлова, дополнив и объединив их биокибернетическими принципами автоуправления (полярность, многоуровневое дублирование, прямые и обратные положительные и отрицательные связи и т.д.).

С позиций теории П.К. Анохина интерцентральный динамика возбуждения в каждый момент упорядочена иерархически организованной функциональной системой, в основе которой доминанта, организующая синхронизацию в констелляции нервных центров с оптимальным стационарным возбуждением и определяющая вектор текущих соматовисцеральных функций организма.

В общем потоке теоретических и экспериментальных исследований особое место принадлежит доминантам, связанным с репродукцией. Чуть ли не сразу после признания идей Ухтомского в научный обиход прочно входит термин «половая доминанта».

Ухтомский писал: «В высшей степени выразительную устойчивую картину представляет доминанта полового возбуждения у кошки, изолированной от самцов в период течки. Самые разнообразные раздражения, вроде стука тарелок, призыва к чашке с пищей, и т.п., вызывали не обычное мяуканье и выпрашивание пищи, а лишь усиление симптома комплекса течки. Введение больших доз бромистых препаратов... не способно стереть эту половую доминанту в центрах. Установившая доминанта, очевидно, очень инертна и прочна... Состояние сильного утомления также не уничтожает ее... она может становится еще выпуклее, чем в норме, и она гаснет последней».

Это образное описание относится к периоду, предшествующему слиянию мужских и женских гамет (консомация), т.е. рассматривает тот этап, в котором доминанта обеспечивает вегетативные, гормональные и поведенческие условия консомации с целью последующего оплодотворения яйцеклетки.

Несмотря на то, что сам А.А. Ухтомский не изучал беременность и роды под углом зрения своей теории, в его работах встречаются упоминания о доминантной природе следующего за консомацией этапа репродуктивного цикла - беременности.

Дальнейшее развитие представлений о доминантной организации процессов репродукции нашло отражение в работах И.А. Аршавского (1957-1967).

По его мнению, в женском организме происходит последовательная смена 4 доминантных установок: 1-ая связана с собственно половой доминантой, обеспечивающей поиск, сближение с противоположным полом и оптимальные условия для оплодотворения; 2-я необходима для нормального течения беременности (доминанта беременности); 3-я обеспечивает подготовку к родам и родовой процесс (родовая доминанта); 4-я получила название лактационной и контролирует все процессы и механизмы, направленные на вскармливание потомства.

На рубеже 80-90-х годов в научный обиход наряду с термином «гестационная доминанта» (ГД) вводится новое понятие – «материнская доминанта», которая объединяет физиологические и психические компоненты от момента зачатия до родов и даже распространяется на период выхаживания ребенка в первые годы его жизни (Батуев, 1999; Агаджанян и др., 1996).

Такой подход, как и постулированная И.А. Аршавским смена «доминантных установок», созвучна развиваемой в настоящее время концепции о том, что в организменном континууме одна функциональная система сменяется другой (Судаков, 1987) и подтверждает и теоретически обосновывает последовательное возникновение нескольких функциональных систем и, соответственно, доминант, каждая из которых выполняет конкретную биологическую задачу в репродуктивном цикле.

Сама по себе парадигма доминантной организации процессов женской репродукции в целом положительно воспринималась физиологами, психологами и клиницистами, занимающимися проблемами женской репродукции, но вместе с тем долгое время не рассматривалась в качестве базового принципа репродуктивного системогенеза. Поэтому она не учитывалась в разработке новых прогностических и диагностических критериев оценки функционального состояния репродуктивной системы. Этим, по видимому, можно объяснить и крайне редкое упоминание о доминанте мозга в работах прагматичных западных репродуктологов.

Действительно, наблюдаемое у многих беременных повышение порогов ноцицептивного раздражения, повышение специфической и неспецифической резистентности, ослабление клинических признаков сахарного диабета или гипертензии И.А. Аршавский вполне обоснованно связывает с эффектом сопряженного торможения многих структур мозга со стороны гестационной доминанты. Однако он не объясняет, почему у другой части беременных субклинические формы сахарного диабета и гипертензии могут принимать угрожающие клинические формы, почему у одних женщин беременность может нивелировать, а у других провоцировать височные эпилептические пароксизмы.

Наконец, почему у женщин с отсутствием сколь-либо заметной эндокринной, инфекционной, соматической или нервно-психической патологии беременность может внезапно осложниться гестозом, фетоплацентарной недостаточностью и даже угрозой прерывания? Долгое время в попытках выявить причины таких идиопатических осложнений гестации исследователи не вспоминали о доминанте, да и прямых критериев ее наличия фактически не существовало.

Существенный прорыв в понимании механизмов ГД намечился в середине 80-х годов. Работами Порошенко и Орлова (1985, 1988)

было впервые установлено, что гестационная доминанта при одноплодной беременности однополушарна. Она захватывает лимбико-диенцефальные образования в полушарии, контралатеральном стороне расположения плаценты. Такое их пространственное соотношение является важным условием нормального течения беременности. Электрофизиологическая идентификация ГД осуществлялась с использованием компьютерного анализа усредненных вызванных потенциалов (УВП) на информационно-индифферентные световые вспышки в сроки 25-30 недель, т.е. на этапе «расцвета» маточно-плацентарного комплекса.. Выявленная амплитудная асимметрия по некоторым главным компонентам усредненного вызванного ответа симметричных височных отведений, в частности, снижение амплитуды компоненты Р-180 в полушарии, контралатеральном стороне расположения плаценты, рассматривалась авторами как объективный и достоверный признак ГД.

Стертость электрофизиологических признаков однополушарной ГД, как и инверсия асимметрии УВП в сопоставлении со стороной расположения плаценты, достоверно сопровождали, а иногда опережали клинические проявления угрожающего прерывания беременности. (Рис.5.1).

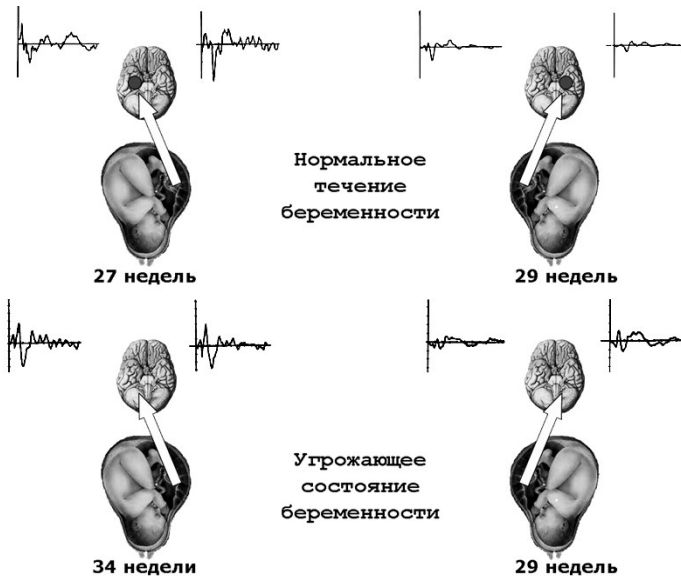


Рис. 5.1. Усредненные вызванные потенциалы симметричных височных зон коры при физиологической и осложненной беременности, вверху - УВП-признаки однополушарной доминанты при правостороннем и левостороннем расположении

плаценты; внизу - отсутствие УВП признаков доминанты при угрозе преждевременных родов (амплитудная симметризация или инверсия УВП по сравнению с нормой). По оси X - 1000 мсек, по оси Y - 15 мкв/ дел (по Порошенко и Орлову, 1985).

УВП- признаки ГД были в последнее время подкреплены результатами спектрального анализа спонтанной ЭЭГ, проводимого с помощью программно-аппаратного комплекса «Энцефалан 131-01» (разработка ЛТД «Медиком» г. Таганрог) (Васильева с соавт., 2003-2005). Суммарная биоэлектрическая активность мозга регистрировалась монополярно по схеме «10-20» в симметричных лобных, височных, центральных, теменных, затылочных областях. Референтный электрод располагали на мочках ушей. Запись ЭЭГ беременных осуществляли в состоянии покоя с закрытыми глазами в течение 20 минут. В ЭЭГ – обследованиях участвовали только «праворукие женщины», определяемые тестированием по опроснику Аннет.

С использованием пакета прикладных программ на IBM «Pentium» осуществляли визуализацию полученной информации, отбор не содержащих артефактов немозгового происхождения участков записи (по пять 6-секундных ЭЭГ – эпох). Для отобранных таким образом эпох производили расчет спектров мощности и когерентности по алгоритму быстрого преобразования Фурье для 16 каналов в диапазоне ритмов ЭЭГ дельта (1-3 Гц), тета (4-7 Гц) и альфа (8-13 Гц). В последующем вычисляли средние уровни когерентности ЭЭГ (Ког) в разных частотах для различных пар отведений. Все данные трансформировали в электронную таблицу «Excel 2000», в которой проводили вторичную обработку. Так, по спектральным характеристикам вычисляли коэффициенты межполушарной асимметрии в каждой паре отведений для альфа- ритма у каждой женщины

$$K_{ac} = \frac{MR-ML}{MR+ML} \times 100\%$$

где MR – значения мощности ритма справа,

ML – значения мощности ритма слева.

Спектральные показатели ЭЭГ, значения коэффициентов межполушарной асимметрии, значения когерентности в парах отведений усредняли. Анализ энцефалографических данных проводили с учетом латеральности расположения плаценты. Сторону расположения плаценты определяли при ультразвуковом сканировании (прибор «Тошиба SAA 340А», Япония).

На всем протяжении физиологической беременности, начиная с самых ранних сроков и до начала родовой деятельности у женщин с праволатерализованной плацентой обнаруживали увеличение спектральной мощности быстрых (бета-1 и бета -2) колебаний в височных, теменных и лобных отведениях коры левого полушария, а мощности медленных частот – в симметричных отделах коры правого полушария.

Параллельно с этим между височными фронтальными и центральными отведениями левого полушария регистрировали более высокие, по сравнению с правым полушарием, значения когерентности в диапазоне альфа - ритма. (Рис. 5.2).

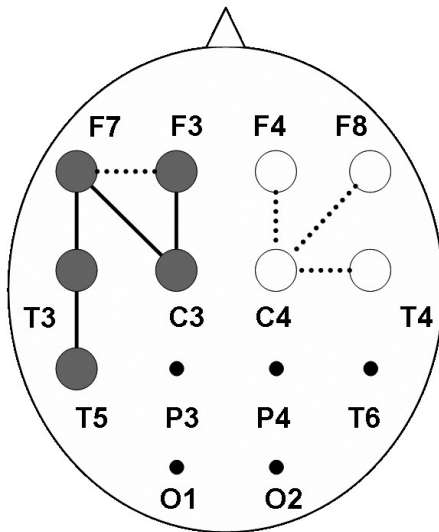


Рис. 5.2. Когерентность ЭЭГ в диапазоне альфа-ритма при правосторонней плаценте и неосложненном течении беременности. Сплошные линии отражает высокие значения когерентности.

После родов в левом полушарии отмечали снижение когерентности в тета, альфа, и бета-частотном диапазоне, наиболее выраженное в передне-центральных и центрально-височных парах отведений параллельно с резким снижением суммарной спектральной мощности, что приводило к сглаживанию электрографических признаков межполушарной асимметрии.

Психологическое обследование, проводимое параллельно с регистрацией ЭЭГ, показало, что у беременных с отчетливыми электро-

графическими признаками однополушарной доминанты отмечается большая эмоциональная устойчивость, высокая толерантность к фрустрации, понижение ситуативной тревожности и нервно-психического напряжения.

И напротив, степень выраженности психических нарушений, обычно связываемых с возникновением гестационной патологии, гораздо теснее коррелирует с отсутствием электрографических признаков однополушарной гестационной доминанты, нежели с какими-либо ее отдельными нозологическими формами (гестоз, фетоплацентарная недостаточность, угроза прерывания и т.д.) (Васильева, 2003-2005).

Здесь просматривается определенная аналогия с результатами экспериментальных исследований, свидетельствующих о повышении неспецифической резистентности и стрессоустойчивости у беременных крыс, у которых за счет количественного преобладания плодов в правом маточном роге наблюдалась левосторонняя асимметризация полушарий, весьма сходная по электрографическим признакам с гестационной доминантной у беременных женщин (Черноситов, 2000).

Еще одним аргументом, подтверждающим закономерный для нормальной беременности доминантно-асимметричный принцип организации гестационной функциональной системы, являются данные, впервые полученные в ходе динамического обследования женщин с хроническим бесплодием, подвергнутых лечению по программе экстракорпорального оплодотворения и забеременевших после переноса 4-5 дневного искусственно выращенного эмбриона в полость матки.

Уже в первые дни после имплантации перенесенного в матку эмбриона наблюдается увеличение суммарной спектральной мощности ЭЭГ в лобных, а в случаях успешного развития хориона на 6-7 неделе также в височных и теменных отделах левого полушария (Рис.5.3). В этих же зонах коры по сравнению с симметричными правого полушария обнаруживается увеличение мощности бета-колебаний и возрастают значения когерентности, аналогично описанным для неосложненной, спонтанно возникшей беременности (Васильева, 2005). При этом необходимо отметить одну немаловажную деталь. Подобная картина обнаруживается лишь в тех случаях, когда имплантация эмбриона происходит на правой половине эндометрия, а сама женщина относится к декстральному фенотипу.

Соблюдение именно таких условий значительно повышает процент благоприятного развития индуцированной беременности (Сагамонова, 2001).

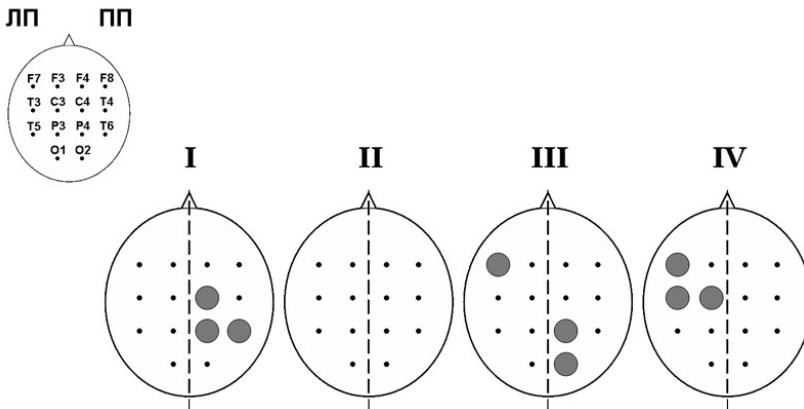


Рис. 5.3. Межполушарное распределение показателей суммарной спектральной мощности (Ссм) ЭЭГ при реализации программы ЭКО и ПЭ, завершившейся неосложненной беременностью и родами.

I - фон;

II - гормональная стимуляция овуляции;

III- 3 день после переноса эмбриона в матку;

IV- 7 неделя беременности.

Темными кружками отмечены зоны с повышенной Ссм ЭЭГ

Может возникнуть вполне резонный вопрос – а не являются ли описанные электрографические паттерны отражением пространственной организации процессов в неокортексе, характерной для исходной функциональной асимметрии мозга. На этот вопрос можно ответить однозначно: описанные особенности ЭЭГ в указанных отделах коры являются признаком возникновения гестационной доминанты. Подкрепить это положение можно еще несколькими довольно убедительными аргументами.

Они базируются на данных электрофизиологического обследования беременных, у которых на рубеже I-II триместров посредством ультразвукового сканирования зарегистрирована миграция плаценты.

Напомним, что одним из важнейших факторов нормального развития беременности является пространственная сонаправленность

гестационной доминанты, латерализации плаценты, направленности латерального соматовисцерального фенотипа и исходной ФМА.

Это условие обеспечивает полноценную центропериферическую интеграцию и оптимальное развитие системы «мать-плацента-плод», в частности, за счет повышения ее неспецифической резистентности (Черноситов, 2000-2004). Вероятность несложного течения беременности значительно выше в случаях левополушарной локализации ГД и правосторонней плаценты, чем при левосторонней плацентации (Орлов, Порошенко, 1988), что объяснимо подавляющим преобладанием в популяции индивидов с декстральным соматовисцеральным фенотипом (примерно 70-80%), т.е. леводоминантных по мозгу.

Соответственно, формирование плаценты справа и ГД слева как нельзя лучше соответствует исходному латеральному фенотипу большинства женщин (Рис. 5.4 а).

С данной точки зрения для относительного меньшинства, т.е. для праводоминантных по мозгу индивидов с преобладанием синистральных соматовисцеральных и поведенческих признаков латерального фенотипа, физиологически адекватной является левосторонняя локализация плаценты (Рис. 5.4 б). Помимо этих двух абсолютно полярных типов стереофункциональной организации системы «мать-плацента-плод», существует и третий, смешанный.

У значительной части беременных сколько-либо заметную латерализацию плаценты обнаружить не удастся, что нередко сочетается с признаками амбидекстрии по некоторым показателям латерального поведенческого профиля (Рис. 5.4 ж). Амбилатеральное расположение плаценты определяет самый вариативный и сложный тип пространственной организации системы «мать-плацента-плод» (Рис. 5.4 д, е, ж). Дело в том, что амбилатеральная плацента не является абсолютной прерогативой женщин-амбидекстров и может встречаться как среди лево-, так и праводоминантных по мозгу индивидов.

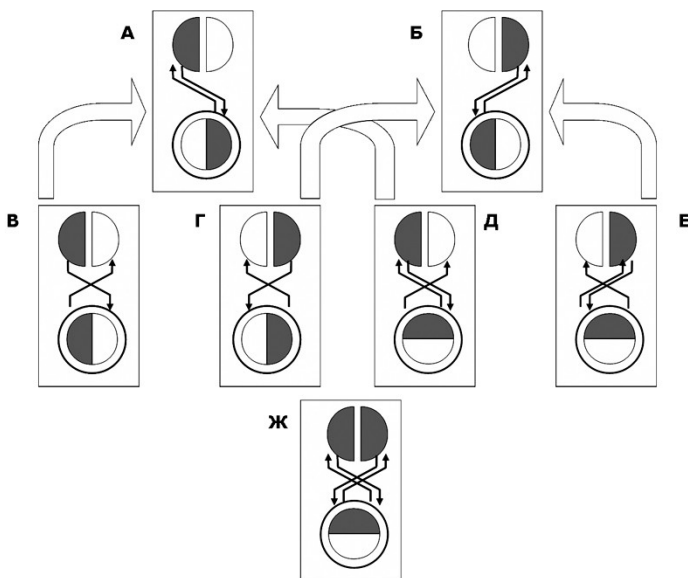


Рис. 5.4. Варианты соотношения стороны исходно-доминантного полушария мозга (заштриховано в верхней части каждого фрагмента) и стороны плацентации (заштриховано в нижней части каждого фрагмента) при одноплодной беременности у женщин. Тонкими стрелками обозначена направленность значимых внутрисистемных афферентно-эфферентных связей; толстые стрелки показывают вероятные пути достижения центропериферической интеграции

Сторону формирования плаценты у подавляющего процента беременных можно определить при ультразвуковом сканировании матки уже в первые недели беременности, причем даже тогда, когда ее предшественник-хорион еще отчетливо не визуализируется (Порошенко, Орлов, Черноситов и др., 1992).

В месте его формирования отмечается утолщение стенки матки, толщина которой в 1,5-2,5 раза увеличена по сравнению с толщиной остального миометрия. Такая ретрохориально-ретроплацентарная гиперплазия миометрия (термин предложен А.Б. Порошенко и В.И. Орлов в середине 80-х годов) в норме достигает максимальной выраженности к 8-10-й недели беременности и сохраняется примерно до 14-15 недели.

Вместе тем зона первичной закладки хориона не всегда совпадает со стороной окончательной локализации плаценты. Акушерам хорошо известен факт ее миграции в конце I, в начале II триместра беременности. Однако, если перемещение плаценты вверх от области

внутреннего зева вполне понятно, то причины миграции плаценты в горизонтальной плоскости слева направо, а иногда и справа налево долгое время объяснения не находили.

Интерпретировать это нередкое для гестации явление оказалось возможным только с точки зрения внутрисистемной пространственной «взаимоподстройки» центральной и периферической асимметрии, при которой последняя, определяемая латерализацией плаценты, подстраивается под направленность исходной ФМА.

Несмотря на пространственную детерминированность nidации оплодотворенной яйцеклетки, которая, как уже говорилось выше, происходит чаще всего на ипсилатеральной овулировавшему яичнику стенке матки, не исключена и вероятность «несанкционированной» ее имплантации в любом другом месте эндометрия. Например, у леводоминантных по мозгу женщин с декстральным соматовисцеральным фенотипом оплодотворенная в правой маточной трубе яйцеклетка по каким-то причинам фиксируется не на правой, а на левой, менее подготовленной к ее приему стенке матки.

Подобная ситуация может привести к быстрой остановке беременности, а в более благоприятных случаях - смещению вектора роста хориона, а затем и плаценты на противоположную, с лучшим трофическим обеспечением стенку матки.

У женщин с исходным доминированием правого полушария и, соответственно, превалированием синистральных признаков латерального фенотипа в случае «несанкционированной» правосторонней nidации яйцеклетки плацента может мигрировать на левую половину матки.

Итак, если рассматривать беременность с точки зрения взаимовлияния исходных и привнесенных самой гестацией морфофункциональных асимметрий, то очевидно, что формирование плаценты контралатерально исходно доминантному полушарию снижает, а ипсилатерально - повышает вероятность возникновения угрожающих состояний беременности.

Следовательно, для леводоминантных по мозгу женщин оптимальной для вынашивания беременности можно считать правостороннюю локализацию плаценты. Для праводоминантных более благоприятной является левосторонняя плацентация, даже принимая во внимание относительно более слабые гемодинамические возможности левой половины матки. Оба этих варианта можно рассматривать как нормальное соотношение морфофункциональных асиммет-

рий «центра» и периферии в пространстве системы «мать-плацента-плод».

Ипсилатеральная исходно- доминантному полушарию, а значит, чаще левосторонняя планцентация, приводя к пространственному несоответствию центральной и периферической асимметрии, характеризуется отсутствием признаков гестационной доминантны и становится одним из важнейших факторов (одновременно - и прогностическим признаком) угрозы прерывания беременности (Орлов, Порошенко, 1988).

Именно в таких случаях и наблюдается миграция плаценты.

Вероятно потому, что трофические условия, на половине матки, которая получает эфферентацию от исходно-доминантного полушария, более приемлемы для ее нормального функционирования.

Т.о. миграция, переводя плаценту в режим оптимальной соподчиненности с регуляторными центрами мозга, способствует самопроизвольному ослаблению или исчезновению угрозы невынашивания.

Что касается нелатерализованной плаценты, то теоретически такому ее расположению более адекватна функциональная амбивалентность полушарий мозга, проявляемая поведенческой амбидекстрией, которая, однако, встречается в популяции намного реже, чем нелатерализованная плацента, если судить о ее локализации по итогам обследования на ранних этапах беременности. К середине II триместра, по завершению формирования маточно-плацентарного комплекса, процент беременных с нелатерализованной плацентой значительно снижается, что лишний раз подчеркивает физиологическую целесообразность миграции. Очевидно, что за счет плацентарной транслокации происходит самоподстройка гестационных асимметрий к структуре исходного латерального фенотипа. Это являет собой великолепный пример самоорганизации функциональной системы «мать- плацента-плод» и во многом определяет успешное течение беременности.

И теперь самое главное – как миграция плаценты отражается на характере межполушарных отношений. При смещении плаценты на правую половину матки возникает активация в лобных, центральных и теменных зонах коры левого полушария, по своим спектрально-мощностным и когерентным показателям сопоставимая с ранее описанными электрографическими признаками однополушарной гестационной доминантны. Эти изменения достигают своего максимум

ма на момент перемещения массы плацентарной ткани на правую маточную стенку и сохраняются до начала родовой деятельности.

Еще одним доказательством того, что обнаруженные при беременности особенности межполушарной организации электрогенеза специфичны для гестационной доминанты, служат показатели усредненных вызванных потенциалов, зарегистрированных у женщин до и спустя две недели после искусственного прерывания беременности. Все обследованные женщины имели декстральный поведенческий профиль, т.е. были леводоминантные по мозгу; у всех до операции беременность протекала без заметных нарушений и практически у всех по данным УЗ-сканирования имплантация эмбриона и развитие хориона происходило на правой половине матки.

Оказалось, что асимметрия вызванного ответа на световые вспышки, а именно - достоверное уменьшение амплитуды компонента с латентностью пикового значения 120-180 мсек, обнаруживаемая до аборта, сменяется после него амплитудно-конфигурационной симметрией вызванного потенциала в симметричных лобных и височных отведениях (Рис. 5.5).

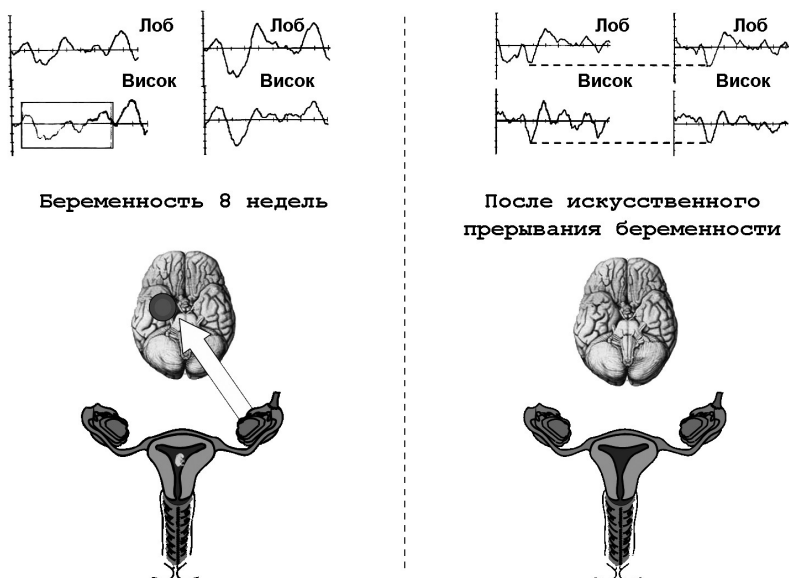


Рис. 5.5. УВП симметричных лобных и височных зон коры до и спустя 14 дней после искусственного прерывания беременности, по оси X -500 мс; по оси Y - 5 мкв/деление

Т.о. искусственная ликвидация эмбриона вместе с хорионом – т.е. периферического звена гестационной функциональной системы, приводит к самоликвидации и ее центрального звена – гестационной доминанты.

Помимо ЭЭГ и УВП – паттернов гестационной доминанты в полушарии, противоположном стороне расположения плаценты, отмечается увеличение постоянного потенциала, который рассматривается как интегральный показатель уровня энергетического метаболизма мозговой ткани (Фокин, 2003).

На рис.5.6 представлен пример межполушарной асимметрии уровня постоянного потенциала при левосторонней плацентации у женщины с преимущественно синистральными признаками латерального поведенческого профиля и неосложненным течением беременности. Это, как указывались выше, является одним из вариантов адекватного пространственного соотношения в направленности центральной и периферической гестационных функциональных асимметрий в рамках исходного латерального фенотипа. Совершенно иной, симметричный характер постоянного потенциала коррелирует с отсутствием ЭЭГ- признаков гестационной доминанты при угрозе прерывания беременности.

Онтогенез функциональной межполушарной асимметрии

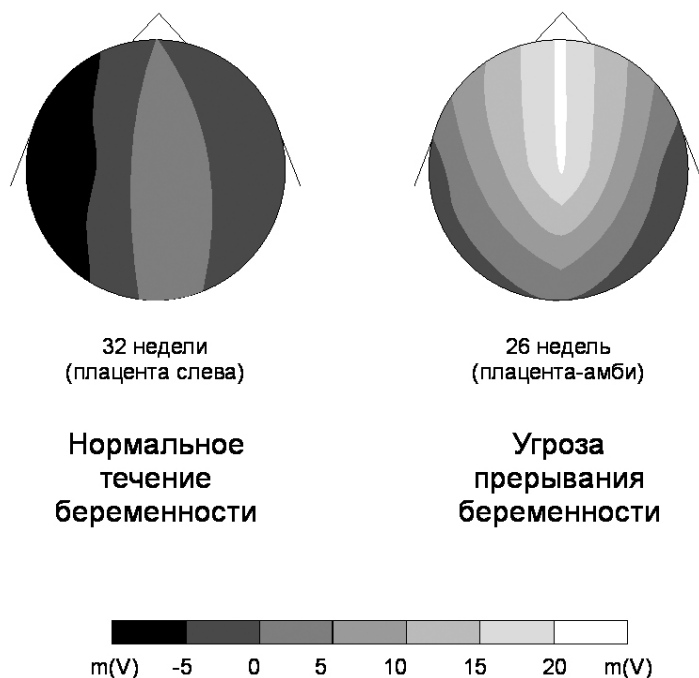


Рис. 5.6. Картирование уровня постоянного потенциала мозга.

Слева - неосложненное течение беременности, левосторонняя локализация плаценты, ЭЭГ признаки правополушарной гестационной доминанты; Справа - угроза прерывания беременности, амбилатеральное расположение плаценты, отсутствие ЭЭГ - признаков гестационной доминанты.

С помощью параллельного энцефалографического, реоэнцефалографического и транскраниального доплерометрического обследования беременных было установлено, что у женщин с неосложненной беременностью ЭЭГ признаки однополушарной ГД коррелируют со снижением сопротивления сосудистого русла, повышением пульсового кровенаполнения и улучшением венозного оттока в каротидном бассейне, лобных, теменных и височных отделах полушария, контралатерального стороне локализации плаценты.

У беременных с угрозой прерывания, наряду с отсутствием ЭЭГ признаков ГД, отмечено повышение сопротивления сосудистого русла, снижение пульсового кровенаполнения, и ослабление венозного оттока в сосудах обоих полушарий. (Черноситов, Трохимчук, 2005).

Говоря о доминантах, формирующихся в динамике репродуктивного цикла, нельзя не коснуться процесса, предшествующего бере-

менности и являющегося обязательным условием ее возникновения. Это созревание яйцеклетки и ее овуляция. Этот процесс следует рассматривать как результативный «продукт» другой функциональной системы – фолликуло-овуляторной (ФОФС).

Как известно, любая функциональная система, формирующаяся по доминантному принципу, возникает для реализации конкретной биологической цели и самоликвидируется, когда цель достигнута.

С этой точки зрения цель фолликуло-овуляторной функциональной системы (ФОФС) - обеспечить созревание яйцеклетки и посредством овуляции и попадания последней в маточную трубу, создать условия для ее оплодотворения. Если оплодотворение происходит, то на смену ФОФС приходит гестационная функциональная система, а при отсутствии оплодотворения ФОФС самоликвидируется и вновь формируется в начале следующего менструального цикла.

В этой связи вполне закономерным явился поиск и обнаружение электрофизиологических признаков однополушарной фолликуло-овуляторной доминанты.

Было обследовано несколько десятков девушек и женщин в возрасте 17-40 лет с нормальным менструальным циклом. Для определения стороны расположения, размеров доминантного фолликула и момента овуляции использовали метод УЗ сканирования, результаты которого сопоставляли с показателями базальной температуры

У всех женщин в динамике менструального цикла регистрировали усредненные вызванные потенциалы на световые вспышки и ЭЭГ.

Для идентификации электрофизиологических паттернов, связанных с относительно кратковременным процессом созревания яйцеклетки и овуляцией, использована специальная математическая обработка вызванных потенциалов, усредненных по 30-50 стимулам у каждой обследованной, а затем по всей выборке в целом. Для систематизации и анализа УВП применяли метод главных компонент (векторов) и определяли коррелятивную связь последних с фактором латерализации доминантного фолликула. (Подробно методика обработки УВП изложена нами в хрестоматии «Функциональная межполушарная асимметрия» 2004, Научный мир, гл. 20)

Подобный метод анализа подтвердил связь разных компонентов вызванного ответа с латерализацией преовуляторного фолликула, которая, впрочем, заметна и при рассмотрении нативных УВП сим-

метричных височных зон коры, зарегистрированных до и после овуляции (рис. 5.7) (Дубровина, 1999; Орлов, Черноситов, Дубровина и др., 1997).

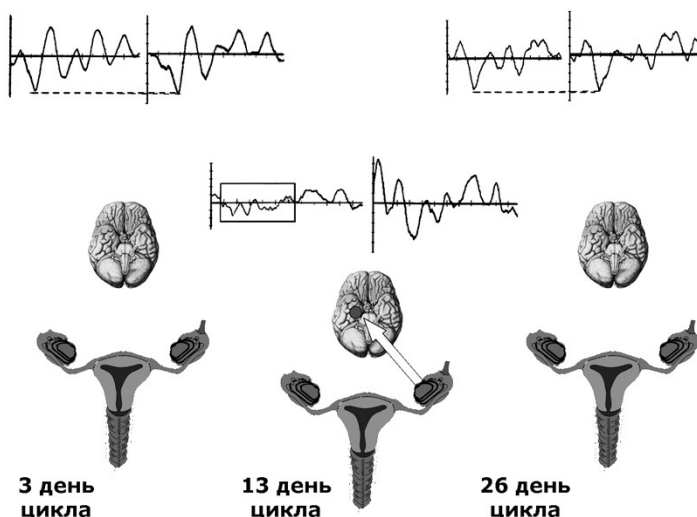


Рис. 5.7. Амплитудная асимметрия УВП височных зон коры на момент овуляции доминантного фолликула в правом яичнике. В каждом фрагменте левая запись соответствует левому полушарию, правая - правому полушарию. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.5.

На этапе созревания фолликула и овуляции в правом яичнике, так же, как и при правопацентарной беременности, в передневисочных зонах левого полушария возрастала мощность бета-волн, а в симметричных зонах правого полушария – мощность альфа и тета-волн.

Регистрируемая в первой половине менструального цикла асимметрия спектрально-мощностных показателей ЭЭГ и амплитудная асимметрия УВП исчезает после овуляции и вновь появляется к 6-7 дню менструального цикла (Васильева, 2005).

Такая электрофизиологическая асимметрия, как и при беременности, пространственно сонаправленная и совпадающая по времени с циклически возникающей морфофункциональной асимметризацией яичников, свидетельствует о формировании фолликуло-овуляторной доминанты (ФОД).

Показательно, что у женщин с хронической аменореей, т.е. у тех, у которых созревание фолликула не происходит, по показателям как

спонтанного, так и вызванного электрогенеза подобной межполушарной асимметрии обнаружить не удалось.

Эволюционные предпосылки влияния морфофункциональных асимметрий аппарата репродукции на функциональную межполушарную асимметрию головного мозга

Показано, что признаки морфофункциональных асимметрий, в том числе ФМА мозга, сходные с таковыми у человека, в той или иной мере присутствуют у большинства высокоразвитых животных (Бианки, 1985).

В то же время у млекопитающих, за исключением человека и высших человекообразных обезьян, матка двурогая, а беременность – многоплодная. Наличие добавочного маточного рога у женщин как и многоплодная беременность – явление весьма редкое и является отголоском предшествующих этапов филогенеза.

Сопоставление этих, вполне очевидных фактов с данными, изложенными в предыдущем разделе, делало вполне закономерным предположение о существовании взаимосвязи асимметрии мозга с морфофункциональными асимметриями репродуктивного аппарата у эволюционных предшественников человека.

Для ответа на этот вопрос были поставлены хронические эксперименты на нескольких сотнях беспородных крыс – самок 6-8 месячного возраста. Направленность ФМА определяли путем сопоставления результатов многократного тестирования направленности побегов в У-образном лабиринте с УВП на световые вспышки и ЭЭГ симметричных отделов полушарий, показателями перекисной хемилюминесценции, содержания катехоламинов (А, НА, ДА) и серотонина в симметричных участках коры, гипоталамуса и стриопаллидума. Все показатели ФМА сопоставляли: у небеременных крыс с длиной рогов матки и размерами яичников: у беременных – с количеством концептов (плодных мешков с эмбрионом) в каждом их маточных рогов. У части крыс проводили одностороннее удаление маточного рога вместе с придатками – (корнотубовариозектомия (КТОЭ)), после чего подсаживали крыс к самцам и на фоне беременности указанными методами изучали влияние односторонней беременности на характер межполушарных отношений.

Путем обсчета по формуле абсолютных значений лево- и правосторонних побегов, длины правого и левого маточного рога опре-

деляли индивидуальные латеральные профили побегок (ЛПП) и рогов матки (ЛПР). Выстраивали упорядоченные по возрастанию ряды ЛПП и ЛПР. Корреляционную связь определяли в каждой паре рядов.

Была обнаружена достоверная корреляционная зависимость ЛПР от ЛПП (рис. 5.8) (коэффициент – 0,6127, что при $n=53$ более чем в 2 раза превышал критическое значение КК достоверности 0,99, т.е. $p<0,01$).

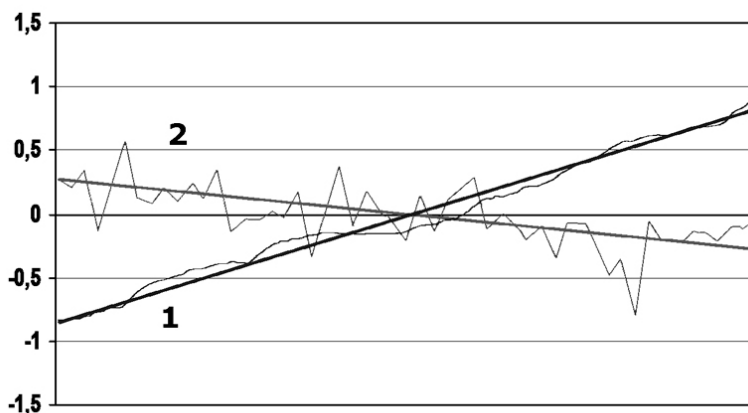


Рис. 5.8. Зависимость латерального профиля рогов (ЛПР) от латерального профиля побегок (ЛПП).

1. тонкая кривая - упорядоченный по возрастанию график индивидуальных значений ЛПП, толстая линия – линейная аппроксимация упорядоченного ряда значений ЛПП;

2. тонкая кривая - график зависимых от ЛПП значений ЛПР, толстая линия - линейная аппроксимация зависимого ряда значений ЛПР

Таким образом, налицо обратная корреляция между направленностью побегок и длиной ипсилатерального рога матки и прямая корреляция между направленностью побегок и длиной контралатерального рога.

Дополнительной иллюстрацией к сказанному может служить внутри и межгрупповое сопоставление средних размеров рогов матки у унилатеральных крыс. Так, в группе левобегущих (значения

ЛПП более 0,3) длина правого рога составляет $40,9 \pm 2,4$ мм, длина левого рога $33,8 \pm 2,6$ мм ($p < 0,05$).

В группе амбилатеральных крыс (ЛПП менее +0,3 и более - 0,3) длина правого рога $37,2 \pm 1,8$, а левого $34,0 \pm 1,7$ мм ($p < 0,05$).

Что касается яичников, то здесь проведение корреляции с ЛПП и ЛПР оказалось невозможным из-за значительной ошибки измерения, превышающей предельно допустимую величину. Тем не менее, при сравнительной оценке абсолютных размеров левых и правых яичников у унилатеральных и амбилатеральных крыс просматривается та же тенденция, что и для рогов матки. Так, средний размер правого яичника у левобегущих особей составил $4,3 \pm 0,7$ мм, левого $3,5 \pm 0,5$ мм, средний размер правого яичника у правобегущих особей $3,8 \pm 0,3$ мм, левого яичника $4,5 \pm 0,7$ мм (рис.5.9).

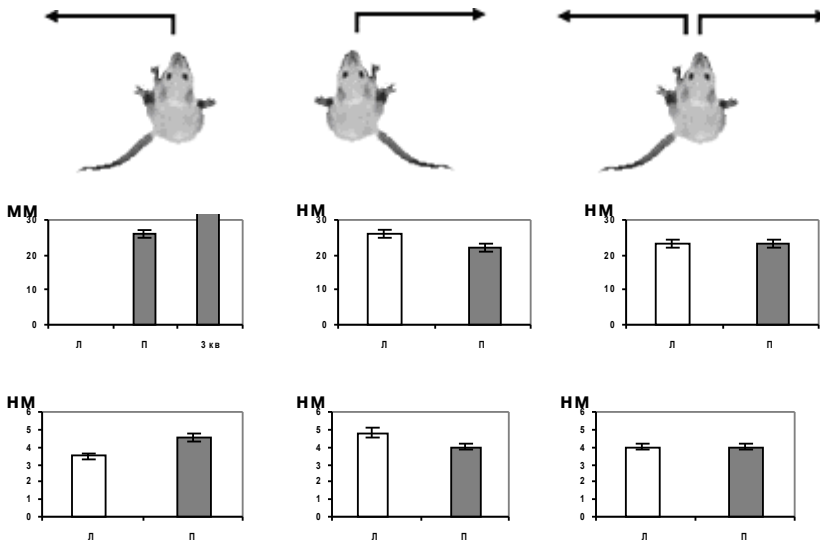


Рис. 5.9. Усредненные показатели длины маточных рогов (1) и размеров яичников (2) у крыс с различной направленностью побегов в лабиринте (отмечено стрелками) Л - слева, П – справа.

Было обнаружено, что у крыс с большей длиной правого рога матки амплитуда положительного компонента вызванных потенциалов на свет с латентным периодом 25 - 30 мс и амплитуда отрицательного компонента с латентным периодом в 75 - 80 мс в сенсомом-

торной и зрительной коре левого полушария значительно ниже, чем в правом ($p < 0.05$) (рис. 5.10).

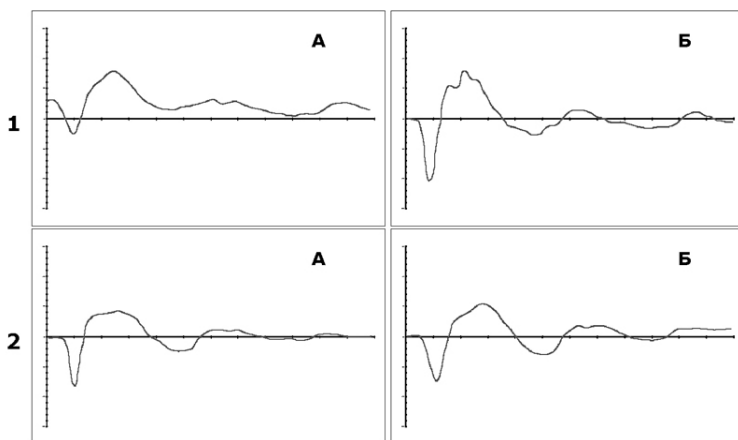


Рис. 5.10. Межполушарная асимметрия УВП височных зон коры.

1 - крыса с синистральным ЛПП, правый маточный рог -32 мм, левый маточный рог - 22 мм;

2. - крыса с амбилатеральным типом ЛПП, правый маточный рог - 27 мм, левый маточный рог - 28 мм.

А - левое полушарие, Б - правое полушарие. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

У крыс с обратным соотношением длины маточных рогов соотношение амплитуд УВП было прямо противоположным. В первом случае большинство крыс имело синистральный, а во втором - дextrальный тип ЛПП.

Связанные с асимметрией маточных рогов амплитудные различия лево и правополушарных УВП аналогичным образом коррелировали с асимметричным содержанием катехоламинов - особенно норадреналина и серотонина в ткани гомотопичных отделов мозга (рис.5.11).

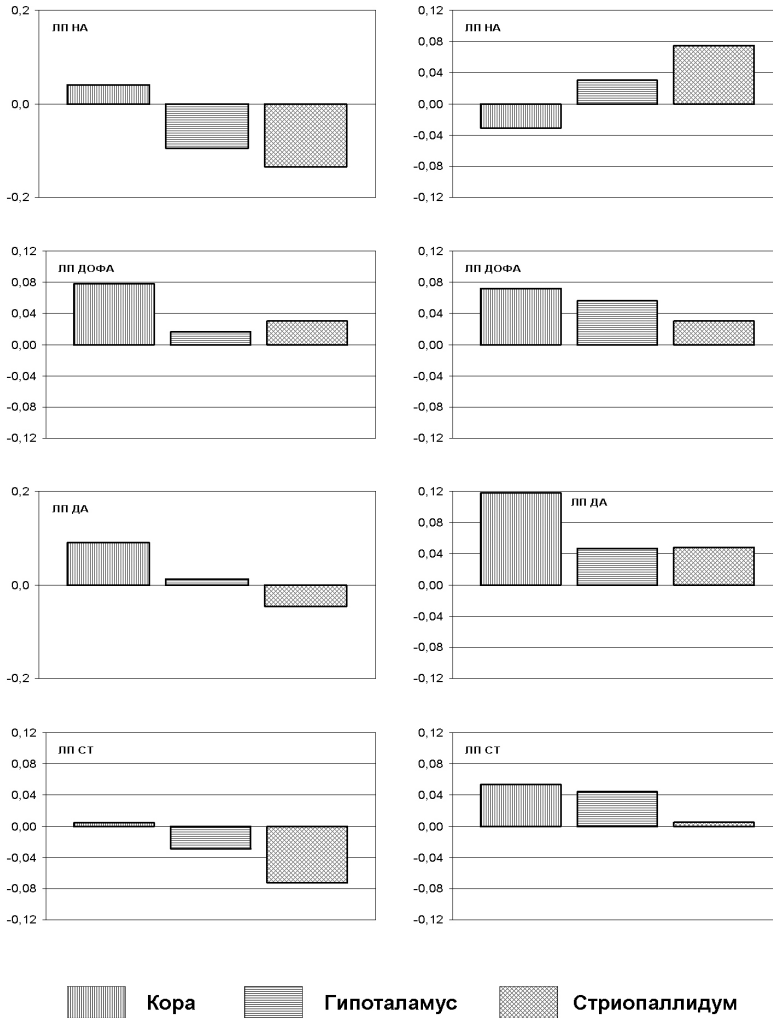


Рис. 5.11. Усредненные латеральные профили (ЛП) катехоламинов и серотонина в структурах мозга крыс с декстральным (слева) и синистральным (справа) типом латерального профиля рогов матки.

Сходные с описанными электрофизиологические и нейрохимические показатели межполушарной асимметрии были обнаружены и у беременных крыс. Здесь они коррелировали с другим фактором - количественным преобладанием концептов (плацентарно-плодовых комплексов) в одном из маточных рогов. Так, большее количество концептов в правом маточном роге коррелировало с увеличением

содержания норадреналина и ДА в гипоталамусе, а также норадреналина, ДА и серотонина в стриопаллидуме левого полушария (Рис. 5.12). Соответственно и амплитуды компонентов УВП с латентностью в 25-30 и 75-80 мс в отведениях левого полушария были ниже, чем в правом.

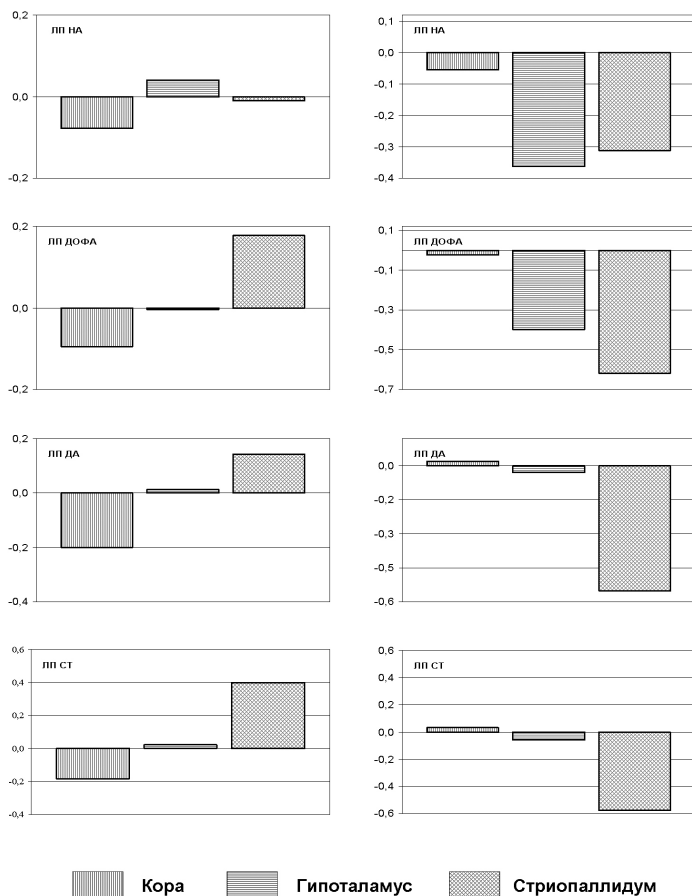


Рис. 5.12. Индивидуальные латеральные профили катехоламинов и серотонина в мозге беременных крыс. Левые фрагменты - у крысы 4 плода в левом роге матки, 2 плода - в правом роге матки; Правые фрагменты - у крысы 3 плода в левом роге, 8 - в правом роге.

Совершенно иную картину по УВП и нейрохимическим показателям наблюдали у животных с большим количеством концептов в

левом маточном роге. Нужно сказать, что таких крыс в выборке было существенно меньше (рис. 5.12 левые фрагменты).

При заметном количественном преобладании концептов в правом или левом маточном роге в симметричных структурах мозга обнаруживали диаметрально противоположную интенсивность перекисного окисления (значений мгновенного (Н) и суммарного (СС) свечения периксисной хемилюминесценции) (Рис. 5.13), характеризующую уровень энергетических кислородозависимых процессов и состоятельность антиоксидантных механизмов.

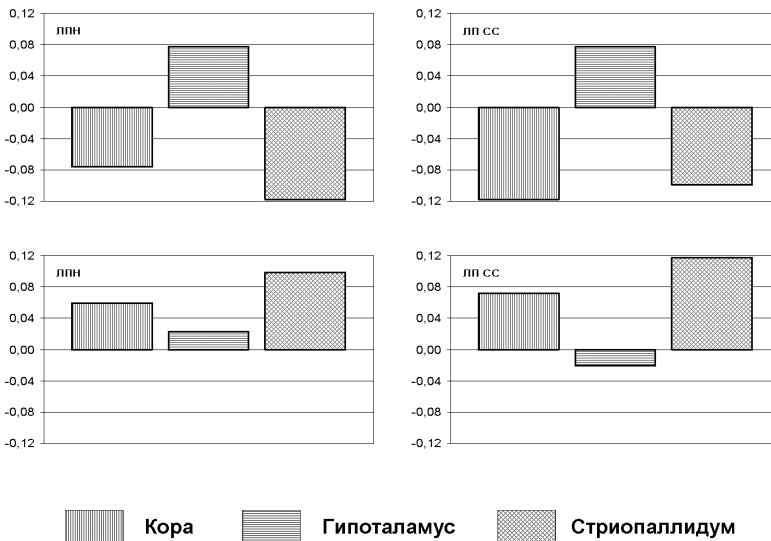


Рис. 5.13. Индивидуальные латеральные профили показателей мгновенного (Н) и суммарного свечения (СС) перекисной хемилюминесценции в мозге крыс с разным соотношением количества плодов в рогах матки. Вверху - 2 плода в левом роге, 4 - правом роге. Внизу – 3 плода в левом роге, 2 плода в правом роге

Влияние латерализованных процессов на характер межполушарных отношений подтверждено изменением направленности ФМА у животных с односторонним удалением маточного рога с придатками КТОЭ и развитием у них беременности в сохраненном маточном роге. У крыс с исходно синистральным профилем побежек, интегрально отражающим доминирование левого полушария, правосторонняя КТОЭ и последующая беременность в левом роге приводила к инверсии латерального поведенческого профиля с вероятностью около 90%.

Не менее показательны изменения исходной ФМА после односторонней КТОЭ, обнаруженные у исходно амбилатеральных особей. Левосторонняя КТОЭ уже через 10 дней после операции и, особенно на фоне возникающей беременности в сохраненном правом роге матки, сопровождалась заметной тенденцией к синистрализации латерального поведенческого профиля, а правосторонняя КТОЭ и беременность в левом маточном роге - тенденцией к его декстрализации (Кузьмин, 1999).

Такой эффект можно объяснить односторонним ослаблением афферентации в лимбико-диэнцефальные отделы мозга, контралатеральной стороне КТОЭ с одновременным усилением ее со стороны сохраненного маточного рога и яичника.

Таким образом, морфофункциональные асимметрии аппарата женской репродукции, как в своем фенотипическом виде, так и искусственно доведенные до крайней выраженности, могут изменять характер межполушарных отношений.

Представленные данные, свидетельствующие о принципиально сходном для человека и животных механизме модулирующего влияния латерализованных процессов в аппарате женской репродукции на ФМА мозга, позволяет рассматривать ее как объект репродуктивного системогенеза.

Заключение

Представленные результаты клинко-экспериментальных и экспериментальных исследований, свидетельствующие о влиянии латерализованных процессов женской репродукции на характер межполушарных отношений у человека и животных, дополняет представления о половых особенностях и эволюционной природе функциональной асимметрии мозга.

Электрофизиологические и нейрохимические признаки ФМА, трудно идентифицируемые в состоянии покоя, становятся более заметны при реализации двигательных актов, выработке и воспроизведении условных рефлексов, выполнения заданий когнитивного характера, предъявлении эмоционально значимых стимулов в корковых представительствах анализаторов, адекватных по своей моно или полисенсорности предъявляемым мозгу раздражителям.

Иными словами - скрытые признаки базальной ФМА контрастируются формирующимися функциональными системами.

В этом плане функциональные системы женской репродукции обеспечивают естественную, долговременную и латерализованную «нагрузку» на мозг.

В случае пространственного соответствия латерализованных процессов овуляции и беременности с направленностью фоновой ФМА, происходит контрастирование последней за счет возникновения в исходно-доминантной полушарии фолликуло-овуляторной и гестационной доминант.

В случае пространственного их несоответствия исходная ФМА подвержена существенной трансформации, что у животных, в отличие от человека, может приводить даже к временному изменению направленности латерального поведения.

Учитывая перманентность репродуктивных циклов, влияние со стороны аппарата репродукции на мозг можно рассматривать как один из определяющих факторов ФМА у женских особей и индивидов, где она регулярно становится объектом, и, вместе с тем - важнейшим компонентом репродуктивного системогенеза.

Глава 6

МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ, ЕЕ ФУНКЦИЯ И ОНТОГЕНЕЗ

В. Ротенберг

Исследование межполушарной функциональной асимметрии мозга и создание концепций, объясняющих природу асимметрии, развивалось в двух различных (и даже противоположных) направлениях. С одной стороны, накапливались данные о роли локальных структур левого и правого полушария в реализации совершенно конкретных психических и поведенческих функций. Движение в этом направлении было основано на наблюдениях неврологов за функционированием больных с повреждением различных структур левого и правого полушарий. Оно началось задолго до открытий Sperry, Gazzaniga и их сотрудников, совершенных на больных с расщепленным мозгом (Sperry, Gazzaniga, Bogen, 1969; Gazzaniga, 1970) и успешно продолжается в настоящее время с использованием самых современных техник (Craif et al., 1999). С другой стороны, после исследований больных с расщепленным мозгом предпринимались многочисленные попытки выявить глобальные различия в принципах деятельности правого и левого полушария и предложить их концептуальное обоснование. Задача данной главы состоит в том, чтобы показать, что это второе направление может рассматриваться не только как дополнительное к первому, но в известном смысле даже как его составная часть. В этом – своеобразие данного раздела науки о функции мозга, ибо обычно в науке отдельные конкретные аспекты проблемы обобщаются интегральными концепциями и выступают как их частные случаи. Но прежде чем перейти к описанию этого своеобразия проблемы межполушарной асимметрии, необходимо дать критический анализ тем концепциям, которые уже получили широкую известность к настоящему времени.

На основании первых же результатов исследований на больных с расщепленными межполушарными связями был сделан вывод, что левое и правое полушария обрабатывают качественно различную информацию. Функциями левого полушария считались восприятие и обработка вербально-знаковых материалов, символов, обеспечивающих вербальную

коммуникацию между людьми. Это представление подкреплялось известными фактами нарушения речевосприятия и речепродукции при повреждении височных структур левого полушария. Функцией же правого полушария считалось манипулирование невербальным материалом: восприятие и продуцирование образов, мелодий, интонаций голоса; ориентация в пространстве, включая пространство собственного тела; выполнение кинестетических задач. Это представление также подкреплялось клиническими данными об утрате этих функций при поражении различных структур правого полушария.

Первое произвольное направление взора при предъявлении различных функциональных задач также свидетельствовало в пользу определяющей роли характера воспринимаемого материала: когда здоровому человеку с сохранными межполушарными связями предъявляют задачу на пространственное представление, его взор обращается влево, свидетельствуя об активации правого полушария; при мысленном же составлении фраз или выполнении простых арифметических операций взор обращается вправо, отражая активацию левого полушария (Kinsbourne, 1972).

По-видимому, именно совпадение с клиническими наблюдениями и данными таких функциональных проб, а также простота и наглядность теории определяющей роли информации в феномене межполушарной функциональной асимметрии сделали эту теорию очень известной, несмотря на накопление фактов, ей противоречащих.

1. Тщательное исследование лиц с расщепленным мозгом показало, что правое полушарие, хотя и неспособно к речепродукции, во всяком случае у взрослых людей без органического поражения левого полушария, способно, тем не менее, к пониманию грамматически и синтаксически простых вербальных конструкций (Ellis et al., 1988; Rastatter et al., 1987). Более того, оказалось, что интерпретация определенной, семантически достаточно сложной вербальной информации является функцией именно правого полушария мозга. Именно правое полушарие чувствительно к юмору (Wapner et al., 1981; Shammi, Stuss, 1999) и понимает метафоры (Winner, Gardner, 1977).

2. Было установлено, что электрическая активность структур левого полушария возрастает при чтении научных текстов, но при чтении текстов художественных возрастает активность правого полушария (Ornstein et al., 1979), хотя в обоих случаях речь идет о словесной информации.

3. Левое ухо здорового человека, посылающее информацию в правое полушарие мозга, более чувствительно к мелодиям, чем правое, что соответствует исходной теории. Но правое ухо, связанное с левым полушари-

ем, более чувствительно к ритму и доминирует в процессе дихотического прослушивания и опознания мелодий, если они отличаются только по ритмической составляющей (Gordon, 1978), притом, что все мелодии относятся к невербальной информации.

4. Исследователи предполагали, что у лиц с разделенными полушариями исчезнут словесные отчеты о сновидениях. Действительно, образы сновидений, согласно теории, должны быть в компетенции правого полушария, не способного на речепродукцию. Если образы сновидений действительно всегда продуцируются правым полушарием, отчеты о сновидениях при отделении правого полушария от ответственного за речепродукцию левого должны исчезнуть. Но оказалось, что более чем в трети случаев эти отчеты получить удастся, хотя они и менее богаты, чем у здорового человека с целым мозгом (Норре, 1977). Значит, левое полушарие и само продуцирует эту образную информацию, хотя и реже чем правое и в более ограниченных масштабах.

5. Опознание обычных человеческих лиц – функция правого полушария, по этому вопросу у исследователей полный консенсус. Но если черты лица искажены, если некоторые из них особым образом выделяются, то такие лица быстрее опознаются левым полушарием, хотя они не утрачивают при этом свою образную природу (Parkin, Williamson, 1987).

6. Язык общения глухонемых – это язык жестов. Известно, что эмоциональная жестикуляция, как часть невербального поведения воспринимается и оценивается правым полушарием. Но язык глухонемых – функция левого полушария и, так же как вербальные возможности здоровых людей, утрачивается при повреждении именно левого полушария (Bellugi et al., 1983).

Все вышеперечисленные данные свидетельствуют против предположения, что функциональные различия между полушариями определяются характером воспринимаемой информации, и побуждают к поиску других принципов функциональной асимметрии.

Гипотеза, предложенная Голдбергом и Коста (Goldberg, Costa, 1981), приписывает левому полушарию критическую роль в операции рутинными, хорошо усвоенными общими представлениями, неважно - лингвистически или образно оформленными, и в регуляции привычного, текущего поведения. Правому же полушарию приписывается ведущая роль в оперировании принципиально новой, непрогнозируемой информацией. Само по себе связывание правого полушария с новизной и неожиданностью информации представляется продуктивным, ибо, как будет показано дальше, правое полушарие играет решающую роль в творческих процес-

сах. Но новизна хотя и существенный, но не исчерпывающий показатель творческого продукта, и сама по себе новизна не является привилегией творческого акта. Так, аналитический процесс, в котором доминирует левое полушарие, может вести к новому знанию и пониманию реальности, и в этой связи было бы неверным приписывать левому полушарию «рутинные» функции. Предложенная концепция не объясняет преимущество именно левого полушария в идентификации странных лиц с необычными чертами, как и преимущество правого полушария в идентификации привычных лиц. Как будет показано далее, левое полушарие играет критическую роль в процессе выделения субъекта из мира и в самопознании, что тоже никак не подпадает под определение рутинной деятельности.

Согласно теории Косслин (Kosslyn, 1978), основа межполушарной функциональной дихотомии лежит не в характере самой информации, а в принципах ее организации, что явилось значительным шагом вперед в понимании проблемы. Левое полушарие организует информацию по категориальному принципу, а правое обеспечивает ей пространственные координаты. Но и эта концепция не свободна от противоречий. Можно ли считать, например, что категориальность характеризует только человеческие лица с необычными выделяющимися чертами, в отличие от обычных лиц? Что здесь является категорией? Как с позиции концепции Kosslyn можно объяснить, почему повреждение правого полушария делает невозможным решение математической задачи, требующей творческого подхода, тогда как решение рутинных математических задач выполняется при этом легко (Zenkov, 1978)? А метафоры – на каком основании следует их считать организованными в пространственных координатах? Все эти вопросы остаются без ответа в рамках данной концепции.

Более последовательным и продуктивным представляется подход, делающий акцент на различии во временной организации информации (Gordon, 1978; Zaidel, 1984). Согласно этому подходу, основной функцией левого полушария является последовательный анализ информации, неважно – вербальной или образной, а функцией правого полушария является одномоментное «схватывание» многих элементов информации как единого целого, что обеспечивает постижение сущности предмета или явления до его анализа. Этот подход действительно отражает различия между правым и левым полушарием в особенностях их взаимодействия с миром. Но исчерпывает ли такой подход эти различия, или он нуждается в дополнении?

В исследованиях Полич (Polich, 1982) показано, что в определенных условиях и левое полушарие способно к одномоментному «схватыванию»

ряда элементов информации, причем так же быстро, как и правое полушарие. Полич предъявлял своим испытуемым набор буквенных знаков или простых геометрических фигур поочередно в правое и левое поля зрения, т.е. в левое и правое полушарие. Элементы информационного ряда были или совершенно идентичны, или один из элементов отличался от других по вполне определенному признаку. Например, если использовать в качестве аналога набор русских букв, среди нескольких букв «п» могла стоять одна буква «н». Задание состояло в том, чтобы как можно быстрее, нажимом на ключ, ответить, одинаковы ли все элементы информационного ряда, предъявленной совокупности, или между ними есть отличие. Когда информация подавалась в правое поле зрения (левое полушарие) ответы были точны и по скорости даже превосходили ответы, даваемые при поступлении информации в левое поле зрения (правое полушарие), независимо от характера элементов информационного ряда. Напомним, что левое полушарие быстрее идентифицирует и лица, отличающиеся определенной четко очерченной чертой. В связи с этим возникает предположение, что более быстрая оценка левым полушарием сходства или различия некоторого множества элементов определяется не одномоментным схватыванием этого набора элементов как целого, а быстрым выделением конкретного отличительного признака в ряду аналогичных элементов – или обнаружением их полного сходства (напоминаем – речь идет об относительно простых по строению элементах). Целостность же восприятия – нечто иное и она остается уникальным свойством правого полушария.

Это различие требует более подробного обсуждения, ибо в нем корень всей проблемы межполушарной асимметрии.

Одно из наиболее серьезных ограничений всех вышеуказанных концепций состоит в том, что они как бы имплицитно предполагают, что мир, в котором человек существует, реальность, с которой он взаимодействует и информация, поступающая в мозг сводится исключительно к реестру предметов и явлений. Между тем, и философы, и естествоиспытатели, во всяком случае в точных науках, таких как современная физика, и в гуманитарных науках, таких, как психология, давно пришли к выводу, что предметы и явления не существуют в отрыве друг от друга, вне связей с другими предметами и явлениями. Мир – это не только и даже не столько совокупность отдельных предметов и явлений, сколько совокупность связей между ними. Связи эти могут быть сильнее или слабее, более или менее разнообразными и сложными, но именно они определяют динамичность этого мира, и материального мира, и мира межличностных отношений, и составляют основную суть явлений. В естественных условиях эти

связи достаточно богаты, они могут и взаимно дополнять, и отрицать друг друга, создавая предпосылки для амбивалентных отношений, таких как притяжение и отталкивание, любовь и ненависть и т.п. Характер и особенности связей нередко имеют определяющее значение для понимания смысла того или иного предмета или явления. Один и тот же предмет – например, яблоко – приобретает совершенно различный смысл в зависимости от того, находится ли оно перед вами на блюде, привлекательное и аппетитное, как на холстах Сезанна; или оно помещено на голову сына Вильгельма Телля, и он должен сбить его стрелой, не задев головы ребенка; или это яблоко, падающее на голову Ньютона и способствующее инсайту – открытию закона всеобщего тяготения; или это то яблоко, которое Ева протягивает Адаму, определяя тем самым дальнейшую историю человечества; или это метафорическое яблоко из стихотворения Андрея Вознесенского «Но любовь – это райское яблочко с бритвами – сколько раз я надкусывал, сколько давал». Разумеется, отличие между всеми этими, такими разными по сути, но такими реальными яблоками определяется не собственными свойствами каждого из них, а особенностями взаимосвязей, реальных или потенциальных, включая воображаемые, с другими предметами и явлениями. Для человека, единственного живого существа, формирующегося в контексте истории и культуры, роль таких ассоциативных связей особенно велика, и они могут сосуществовать одновременно, взаимно пересекаясь и делая картину мира чрезвычайно богатой и полиморфной. И то, что именно у человека наиболее выражена функциональная асимметрия полушарий мозга, представляется не случайным, а непосредственно обусловленным этим беспрецедентным богатством связей. Именно это и нашло отражение в концепции межполушарной асимметрии, предложенной мной более 25 лет тому назад (Ротенберг, 1979; Rotenberg, 1979).

Согласно этой концепции, правое полушарие «схватывает» предметы и явления как целое, как это постулировалось и в концепции Gordon и Zaidel, но в отличие от этих авторов подчеркивается, что целостность эта создается за счет одномоментной интеграции как внутренних связей между элементами этих предметов и явлений, так и внешних связей этих предметов и явлений с другими. Преимущество целостного, правополушарного «схватывания» именно в этом и состоит – в интеграции сложных и нередко противоречивых связей. Если объект восприятия представляет собой совокупность простых однородных элементов со столь же простыми отношениями между ними (как например, в тех наборах букв или простых геометрических фигур, которые Полич предьявлял своим испытуе-

мым в разные поля зрения), у правого полушария нет никакого преимущества по сравнению с левым в схватывании такого рода «целостности». Говоря метафорически, целостность, в которой уникально компетентно правое полушарие – это целостность калейдоскопа, а не целостность цепи, состоящей из одинаковых звеньев.

Левое полушарие занято противоположной деятельностью – оно производит разъятие целого на его составные элементы. Из всего обилия реальных и потенциальных связей между предметами и явлениями, левое полушарие выбирает отдельные, немногие, в пределе – одну единственную, но наиболее сильную, что обеспечивает возможность анализа, но за счет синтеза. Оно дифференцирует, а не объединяет. Если мы вернемся ко всем перечисленным выше противоречиям, которые позволили отвергнуть представления о ведущей роли качественно различной информации в природе межполушарной асимметрии, мы увидим, как представление о разной организации связей позволяет эти противоречия разрешить.

1. Активность правого полушария при чтении художественного текста объясняется тем, что такой текст требует целостного восприятия и адресуется к воображению и множественным ассоциативным связям, выходящим за рамки самого текста. Это особенно относится к метафорам. Учебник же по точным наукам требует точного определения и разделения понятий и последовательного перехода от одной логической структуры к другой – а это уже функция левого полушария.

2. Улавливание ритма в музыкальном произведении требует выделения четко очерченных и ограниченных звуковых паттернов, подчиняющихся определенному алгоритму. Все, что доступно алгоритмическому анализу – функция левого полушария. В мелодии же звуки не подчиняются простым алгоритмам, связи между ними сложнее и многообразнее.

3. Сновидения, о которых рассказывают люди с прерванными межполушарными связями, отличаются от типичных снов большей структурированностью и меньшей ассоциативностью. К проблеме сновидений в связи с межполушарной асимметрией мы еще вернемся.

4. Оpozнание человеческого лица требует одномоментного схватывания не только его черт, но и их пространственных соотношений. Отдельные черты лица сами по себе менее существенны, чем общая картина, в которую они складываются, и попытка ориентации на каждую черту в отдельности может вести к ошибкам опознания. Но если такая черта является столь выделяющейся и необычной, что определяет всю картину – в этом случае у левого полушария безусловные преимущества перед правым в процессе опознания.

5. Язык глухонемых для понимания требует точного определения смысла каждого отдельного знака – точно так же, как при словесном общении необходимо понимание каждого слова в его единственном для данного контекста значении. Это требует компетенции левого полушария. А эмоциональная жестикация убедительна только тогда, когда все ее компоненты – выражение лица, движения рук, посадка головы, вся поза – воспринимаются как нечто целое. В противном случае отдельный жест или мимическое действие могут произвести впечатление фальши. Восприятие этой целой картины находится в ведении правого полушария.

В этой связи целесообразно подробнее рассмотреть концепцию, предложенную В.Л. Деглиным (1996). Согласно ей, психическая деятельность это оперирование знаками, и отражение сознанием действительности есть построение знаковых моделей действительности. Знаки разделяются на естественные (нативные) и искусственные (условные). Нативные знаки это сами объекты, имеющие природное или искусственное происхождение и существующие сами по себе, а не специально для выполнения семиотической функции. В знаки эти объекты превращаются в определенных условиях, и знаки в этих случаях нерасторжимо связаны с замещаемыми ими объектами. Искусственные знаки (слова, математические знаки и т.п.) специально созданы для знаковой функции и в другой ипостаси не могут быть использованы. Они произвольны и конвенциональны и с замещаемыми ими объектами непосредственными, природными узлами не связаны.

Левое полушарие оперирует искусственными, условными знаками, а правое – естественными. Так, бессмысленные звуковые последовательности, имитирующие слова и безусловно не привязанные к объектам, лучше воспринимает левое полушарие. Это восприятие требует полного фонемного анализа, тогда как правое воспринимает слова, символизирующие объекты, как целостный звуковой гештальт и в обход такого поэтапного анализа. Просодические характеристики речи сплачивают отдельные звуки в нерасторжимое целое. Таким образом, и в этой концепции различие между знаками сводится к оппозиции глобального целого и совокупности элементов. Но по нашему мнению качественная особенность целостности как раз и определяется неисчерпаемым множеством внутренних связей, их богатством.

Необходимо также подчеркнуть, что по Деглину знак может сочетать в себе признаки конвенционального и природного, что нарушает строгость оппозиции. Кроме того, по Деглину, статус знака определяется позицией интерпретатора; например, памятники письменности на неизвест-

ном языке выступают для наших современников как естественные признаки человеческого присутствия здесь в прошлом, тогда как для современников этих знаков они были искусственными. То обстоятельство, что знаки могут быть динамичны и один и тот же знак может выступать в разных функциональных значениях, с нашей точки зрения, определяется характером отношений (связей) между этим знаком и другими естественными и конвенциональными знаками.

Данные о функции локальных структур мозга хорошо согласуются с вышеуказанными общими положениями. Показано, что левая височная доля ответственна за распознавание слова по составляющим его буквенным элементам, а правая височная доля обеспечивает опознание слова как целого, как гештальта.

Показано, что фонематическая, синтаксическая и структурно-грамматическая организация речи связаны с функцией левой височной доли, т.е. эта доля мозга ответственна за выделение отдельных компонентов речи и их правильную иерархическую организацию. Именно благодаря этому мы различаем фразы типа: «Коля побил Петю» и «Коля побит Петей». При угнетении левого полушария перестают различаться фонемы, противопоставленные по определенным признакам, стираются различия в звукосочетаниях ба-па, ва-фа. Нарушается правильный выбор звуков в собственной речи. Нарушается морфологическая членимость слова. Нарушается классификация по принадлежности к разным частям речи. Снижается удельный вес предлогов, союзов, частиц, местоимений (Деглин, 1996) – всех элементов речи, определяющих построение точного и всеми одинаково понимаемого смысла высказывания. В ассоциативном эксперименте после выключения правого полушария увеличиваются логические суждения и аксиоматические утверждения. (Деглин, 1996). В то же время при доминировании правого полушария после выключения левого происходит ориентация на глобальный звуковой образ слова, минуя фонологическое кодирование, и поэтому малознакомые слова не могут быть опознаны; правая височная доля ответственна за различение интонаций, мужского и женского голоса – то, что не расщепляется на элементы (Деглин, 1996). Восприятие художественных, особенно поэтических текстов, как было отмечено, зависит от функции передне-височных отделов правого полушария. При выключении левого полушария ассоциативный эксперимент выявляет богатство ассоциативных связей, в том числе и отдаленных (Chiarello, 1998; Chernigovskaya, Deglin, 1986). Например, в ответ на слово-стимул «вода» появляются слова «пляж», «рыбалка», т.е. стимул порождает сложный и многогранный образ, уходящий корнями в жизнен-

ные реалии. После выключения правого полушария слова-стимулы становятся центром синтаксически строго оформленных высказываний, но нарушается понимание коммуникативного смысла высказывания, оно правильное, но выхолощенное.

Тонкие дифференцированные моторные функции (т.е. выполнение точных движений) находятся в компетенции левой теменной доли, тогда как координация движений, определяющая гармоничность невербального поведения, регулируется правой теменной долей. Эта гармоничность не зависит ни от каких внешних параметров: даже безобразно толстый человек, которого можно заподозрить в неуклюжести, может элегантно двигаться и прекрасно танцевать.

Передне-теменные отделы левого полушария обеспечивают направленное внимание на конкретные объекты, а симметричные отделы правого полушария ответственны за широту поля внимания. Это проявляется, в частности, в том, что левое полушарие чувствительно к информации, поступающей только в правое поле зрения, тогда как правое полушарие, конкретно – верхняя лобная извилина, получает информацию из обоих полей зрения (Weintraub, Mesulam, 1987; Heilman et al., 2003; Corbetta et al., 2002). Поэтому повреждение правого полушария приводит к игнорированию левого полупространства, тогда как повреждение левого полушария не приводит к игнорированию правого полупространства. Именно с правым полушарием связано изменение направленности внимания, когда появляются редкие и неожиданные стимулы (Downar et al., 2002).

Задние и центральные отделы правого полушария существенно превосходят соответствующие отделы левого в сфере зрительно-пространственного восприятия, причем не столько в непосредственном простом восприятии отдельных объектов (с этим успешно справляется и левая затылочная доля), сколько в том восприятии, которое требует синтеза воспринимаемого материала, сопоставления и интеграции его отдельных элементов. Так, правое полушарие лучше левого определяет, одинаковы ли два предъявленных образа или один – зеркальное отражение другого (Funnel et al., 1999). Правое полушарие лучше определяет различия в пространственной ориентации объектов. Правая височная доля ответственна за восприятие и опознание отдельных сложных объектов, правая теменная – за восприятие их комбинаций и сцен. (Belyi, 1988) С правой теменной областью связана не только ориентация во внешнем пространстве, но и в пространстве своего тела, представление о положении конечностей и т.п. (Devinsky, 2000). При органическом поражении этой доли мозга не осознаются часто сопровождающие это поражение параличи левых ко-

нечностей и вообще игнорируется вся зрительно-пространственная и слуховая информация, поступающая слева (Pavani et al., 2003; Berti, 2004). Правое полушарие ответственно также за восприятие и регуляцию эмоций (Schore, 2003), независимо от их знака (Wader et al., 2003).

Существенно, что при раннем повреждении левого полушария правое может взять на себя выполнение вербальных функций, тогда как при раннем повреждении правого левое не берет на себя функции пространственной ориентации, т.е. правое полушарие уже на ранних этапах онтогенеза имеет определенные качества (Saugstad, 1998).

Мнестические функции полушарий также различны (Rotenberg, Weinberg, 1999). Функцией правого полушария является эпизодическая память, память на события личного характера, которая является основой личного опыта, и она строится на постоянном тесном взаимодействии правого полушария и лимбической системы (Markowitsch, 1995). Гиппокамп отвечает за эмоциональные компоненты памяти, особенно значимые для эпизодической памяти. Это память по преимуществу образная, и она опирается на сплетение множества взаимосвязанных, расположенных в многомерном пространстве звеньев. Каждое из этих звеньев взаимодействует сразу со многими другими и таким образом формируется сложная сеть переплетающихся связей, которые отчасти перекрывают друг друга. Выпадение из этой сети какого-то одного звена или даже нескольких не способно разрушить всю систему. Это дает правополушарной памяти большое преимущество в объеме и прочности фиксации материала. Интересно, что в состоянии гипноза высокогипнабельные люди обычно используют стратегию целостного восприятия, и именно при этом лучше всего справляются с задачами на пространственную память. Инструкция, предлагающая испытуемому мысленно представить взаимодействующие образы или целую картину обеспечивает лучшее воспроизведение материала, чем инструкция, предлагающая продуцировать отдельные образы (Begg, 1978).

Логическая же память является функцией левого полушария. Она может быть схематично представлена в виде множества изолированных линейных цепей, каждое звено которых соединено не более чем с двумя другими – предшествующим и последующим. В результате выпадение даже одного звена (например, вследствие органического поражения мозга) ведет к разрыву всей цепи, включающей это звено, и к выпадению из памяти определенного объема информации. Правда, благодаря отдельным связям между цепями, разрыв одной из них может быть в какой-то (никогда не полной) степени скомпенсирован с привлечением хотя и относи-

тельно дистанцированной, но все же логически релевантной информации из других сетей памяти. Следы памяти сохраняются в виде четких интерпретаций в левом полушарии и в виде относительно диффузных ассоциаций в правом (Westerberg, Marsolek, 2003).

Таким образом, можно утверждать, что общим свойством всех структур правого полушария является целостность - целостность восприятия и целостность поведения, не подчиняющаяся простым алгоритмам; синтез, а не дифференциация.

Противоположная функция – дифференциации, разделения на элементы, анализа – достигает своего высшего уровня в логико-знаковом мышлении. Оно ответственно за установление причинно-следственных связей, вероятностный прогноз, восприятие стрелы времени, т.е. за представление о движении от прошлого к будущему. Логико-знаковое аналитическое мышление связано с передними фронто-орбитальными отделами левого полушария. Эти же отделы мозга ответственны за формирование так называемой Я-Концепции, т.е. за способность к выделению себя из мира, осознанию себя, и последовательному изложению представлений о себе, за способность к осуществлению когнитивного контроля над поведением в зависимости от контекста (Miller, Cohen, 2001). Поскольку речевое общение, логико-знаковое мышление и самосознание считались высшими психическими функциями, то передние отделы левого полушария считались наиболее высокоразвитыми отделами мозга. Функциональное же значение симметричных отделов правого полушария до самого последнего времени оставалось недостаточно ясным.

В последние годы появились данные, что с передними, фронто-орбитальными отделами правого полушария связаны такие сложные и только человеку принадлежащие функции, как формирование Я-Образа – целостного, неразложимого на элементы и в силу своей сложности не полностью осознаваемого представления человека о себе, от которого зависит выбор поведенческих альтернатив в конфликтных ситуациях (Rotenberg, 1982; Craik et al., 1999; Keenan et al., 2001, 2000; Decety, Sommerville, 2003; Newen, Vogeley, 2003); чувство эмпатии (Shamai-Tsoory et al., 2003); чувство юмора (Shammi, Stass, 1999); то, что получило название theory of mind – способность понять, как тебя понимают другие (Newen, Vogeley, 2003; Platek et al., 2004); автобиографическая эпизодическая память, тесно связанная с самовосприятием (Markowitsch, 1995; Lou et al., 2004) и базирующаяся на зрительной образной памяти (Rubin et al., 2003); способность отличить себя от других (Decety, Chaminade, 2003), наконец способность к творческому решению задач (Springer, Deutsch, 1981; Bowden,

Veeman, 1998). По своей значимости для интеграции человека в мире эти функции едва ли не превосходят значимость тех функций симметричных отделов левого полушария, которые рассматривались как высшие психические.

Это подтверждается и последними открытиями в области онтогенеза межполушарной асимметрии (Schore, 2003; Saugstad, 1998). В первые 2-3 года у ребенка доминирует правое полушарие. Это естественно, ибо есть необходимость первоочередного целостного «схватывания» объектов и явлений внешнего мира, для формирования целостного же, до всякого анализа, к ним отношения – определения их как притягательных или опасных. Именно правое полушарие обеспечивает эмоциональный контакт с матерью, улавливания выражения ее лица, отражающего ее отношение к ребенку. Отношение это воспринимается в самом общем виде – приятие или неприятие. Уже на 4 день новорожденный различает голос матери. До 10 месяцев он различает фонемы даже лучше, чем взрослый. Показано, что сами нейрональные связи в правом полушарии формируются под воздействием эмоциональных контактов с матерью (Schore, 2001). Интересно, что способность к речевому общению закладывается именно на этом этапе доминирования правого полушария, в конце второго года жизни, и поэтому не удивительно, что при поражении в раннем возрасте левого полушария правое может брать на себя речевые функции. Отчасти эта способность сохраняется и у взрослых, в частности после функциональной левосторонней гемисферэктомии (Trudeau et al., 2003). Эта ранняя способность правого полушария к манипуляции вербальным материалом, о которой мы несколько раз упоминали, может иметь и долговременные последствия: высказана гипотеза (Ротенберг, 2001), что внутренняя речь взрослого человека представляет собой организацию вербального материала по законам правополушарного мышления. По Л.С. Выготскому, внутреннее слово, составляющее основу внутренней речи, выступает, с одной стороны, как носитель определенного значения (как условный знак), а с другой стороны, как бы вбирает в себя смысл предыдущих и последующих слов, расширяя рамки своего значения. Оно так насыщено разноплановыми ассоциациями и так богато полифоническими связями, обращенными не только к другим словам, но и к предметному миру, что становится по существу естественным знаком. При принципиальном противопоставлении этих знаков возникает неразрешимое противоречие. Это противоречие снимается, если рассматривать внутреннюю речь как организацию вербального материала по правополушарным законам установления связей между элементами. При этом еще и происходит выигрыш во

времени, ибо внутренняя речь не развертывается в такой же линейной экскурсивной последовательности, как речь коммуникативная, а обладает всеми преимуществами симультанности, что обеспечивает и спонтанность коммуникативной речи, не нуждающейся благодаря этому в длительной предварительной подготовке. Перевод внутренней речи в коммуникативную сводится к изменению характера связей между элементами внутренней речи. Представление о правополушарной организации вербального материала позволяет приблизиться к пониманию таких феноменов, как сохранение вербального раппорта с гипнотизером при внушении «довербального» состояния раннего детства, с учетом того обстоятельства, что гипноз, как и другие особые состояния сознания, характеризуется сдвигом доминантности в сторону правого полушария (Ротенберг, 1985; Sackheim et al., 1979).

Между 3 и 5 годами жизни начинает формироваться доминантность левого полушария. Происходит не только дальнейшее развитие речи, но и начинает формироваться логико-знаковое, аналитическое мышление, которое в условиях Западной цивилизации становится доминирующим в процессе школьного обучения. В подростковом возрасте начинает вновь доминировать правое полушарие, причем особенно интенсивно развиваются его фронто-орбитальные отделы. Эти отделы позднее всего созревают и в левом полушарии, но в правом процесс созревания длится дольше, причем у мужчин дольше, чем у женщин.

До последних открытий вышеописанных функций лобных отделов правого полушария смысл этого вторичного смещения доминирования вправо и наиболее позднего развития этих отделов мозга оставался неясным. Известно, что чем позже происходит окончательное созревание структуры мозга, тем более высокого уровня достигает ее функциональное развитие. Правда, одновременно повышается и ее уязвимость – то, что не окончательно созрело, более чувствительно к любым повреждающим воздействиям – от физической травмы до психологической. К этой проблеме мы еще вернемся. Если исходить из этой связи длительности созревания и уровня окончательного развития, передние отделы правого полушария должны выполнять какие-то наивысшие психические функции, более высокие, чем левополушарное логико-знаковое мышление и речь, которые долго считались кульминационной точкой развития мозга. Все вышеперечисленные функции правых фронто-орбитальных структур, от формирования Я-Образа до творческих решений проблем, по-видимому и составляют эти высшие психические функции. Но оставался открытым вопрос, как обобщить их и объединить единым представлением о

правополушарном мышлении, сопоставимом по значимости и уровню организации с левополушарным логико-знаковым аналитическим мышлением.

Исходя из ранее изложенных представлений о различии между полушариями мозга в восприятии связей между предметами и явлениями реальности, предлагается следующая концепция. Разница между двумя стратегиями мышления сводится к противоположному типу организации контекстуальной связи между элементами информации. Левые лобные отделы обеспечивают формирование высоко упорядоченного однозначно понимаемого контекста, в котором связи между элементами не создают внутренних противоречий и который обеспечивает последовательный логический анализ. Такая стратегия мышления позволяет построить прагматически удобную, но упрощенную модель реальности. Вышеупомянутые функции передних отделов левого полушария – выявление причинно-следственных отношений, вероятностный прогноз и т.д. – связаны с построением однозначного контекста. В противоположность этому, функцией правых передних отделов мозга является формирование многозначного контекста. Преимущество этой стратегии мышления проявляется только тогда, когда информация сложна, внутренне противоречива и не может быть исчерпывающе представлена в рамках контекста однозначного. Примером такой контекстуальной связи являются связи между образами в сновидениях или в произведениях искусств. Когда человек просыпается после яркого и значимого для него сновидения, которое, как ему кажется, хорошо помнит во всех деталях, и пытается пересказать его так, чтобы передать свои впечатления, он нередко с удивлением обнаруживает, что в пересказе ускользает что-то основное, так что он не только не передает впечатление от сновидения другим, но и не производит должного впечатления на самого рассказчика. И происходит это не потому, что человеку не хватает слов, а потому, что в обиходной, не поэтической речи не воспроизводится тот многозначный контекст сновидений, который определяется обилием взаимнопересекающихся связей между отдельными образами. Обычная речь формируется по законам однозначного контекста и именно поэтому не может передать все это богатство связей. «Мысль изреченная есть ложь», и в этом же смысл знаменитого парадоксального изречения Св. Августина «Я знаю, что такое пространство и время, только до тех пор, пока меня об этом не спрашивают». И по этой же причине в обычной речи не удастся исчерпывающе передать впечатление от подлинного произведения искусств. Что бы ни было сказано, это всегда только слабое приближение к этому впечатлению. Многозначный

контекст искусства требует для передачи такого же контекста, поэтому лучшие искусствоведческие работы это не аналитические тексты, а самостоятельные произведения искусств. То же относится к попытке описания чувств и межличностных отношений, которые у здоровых духовно развитых людей всегда многозначны. Если вы можете исчерпывающе объяснить, за что вы кого-то любите – значит вы его не любите.

Есть важный аспект, нуждающийся в специальном рассмотрении. Хотя целостность восприятия, свойственная разным структурам правого полушария, тоже является следствием одномоментного схватывания множества различных внутренних связей элементов реальности, целостность не является синонимом многозначности. Целостная сущность становится многозначной только после формирования однозначного контекста и только по контрасту с ним. Формирование многозначного контекста действительно представляет собой высший уровень психических функций человека и предпосылки к нему возникают только после полного развития левого полушария, ответственного за формирование однозначного контекста. Это совпадает с описанной выше онтогенетической последовательностью развития мозга, и в такой последовательности содержится очень важный психологический и философский смысл.

На ранних этапах онтогенеза необходимо интегральное восприятие мира и самого себя как неотделимого (без рефлексии) компонента этого мира, для адаптивной интегральной реакции на любое явление мира. Благодаря взаимодействию со сложными явлениями, включая эмоциональные контакты, на этом этапе закладываются предпосылки к последующему развитию многозначного мышления, но нет еще оснований для его реализации. На втором этапе развития формируется мышление, обеспечивающее анализ и дифференциацию явлений и создание однозначных моделей, удобных в коммуникации. Одновременно происходит выделение себя из мира, рефлексия. Без этого этапа невозможно самопознание. Но после завершения этого второго витка гегелевской спирали (антитезиса по отношению к исходному тезису – целостному восприятию мира и себя как его неотъемлемой части) появляется необходимость в третьем витке - синтезе. Выделенный из мира и в определенной степени противопоставленный ему субъект должен почувствовать себя вписанным в целостный мир уже на совершенно другом уровне, после понимания своей особенности и отделенности. Эта вписанность достигается за счет создания новых отношений с миром в рамках многозначных контекстов, находящихся в оппозиции к однозначным контекстам, но вбирающих в себя последние как частный случай. Так многозначный Я Образ включает в себя

Я Концепцию как частный случай, ею не исчерпываясь. Происходит тот высший синтез, без которого невозможны ни творчество, ни счастливое ощущение вписанности в мир и гармонии с этим миром, при ясном ощущении себя отдельной личностью. Именно это является уникальным свойством взрослого здорового человека, отличающее его и от высших обезьян (которых можно научить владению языком, его грамматикой на уровне 2-3 летнего ребенка (Fitch, Hauser, 2004; Savage-Rumbaugh, Lewin, 1994; Savage-Rumbaugh et al., 1998), так что отличие не в самом языке, и от младенца, который тоже чувствует свою вписанность в мир, но на совсем ином уровне, на уровне слияния с миром без выделения себя. Эта вписанность в мир многозначностей – не растворение в нем, а как бы обогащение себя за счет мира. Между тем именно выделение себя из мира является обязательным предварительным условием формирования Я Образа как высшей психической инстанции. Да и возможность целостного восприятия настоящего и прошлого и ориентация на будущее возможны только после формирования левополушарной стрелы времени и преодоления ее ограниченности.

На основании вышеизложенного, можно предположить, что многозначный контекст предрасполагает к чрезвычайно свободной, ничем не ограниченной манипуляции информацией, и может обеспечить неограниченное число новых связей между предметами и явлениями. Но исследования, проведенные на депрессивных больных, которым в процессе электросудорожной терапии временно выключали правое или левое полушарие, не подтверждают это предположение (Черниговская, Деглин, 1986). После восстановления вербального контакта испытуемым в этом эксперименте предлагали следующий ложный силлогизм (и ряд на него похожих): «Обезьяны хорошо прыгают по деревьям. Дикобраз - обезьяна. Прыгает дикобраз по деревьям или нет?» В контрольном исследовании до выключения того или иного полушария испытуемые в большинстве случаев отвечали на вопрос отрицательно, ориентируясь на реальность, а не на ложное утверждение, и гораздо реже (хотя и чаще, чем можно было ожидать) ответ был положительным, т.е. испытуемые оставались в рамках искусственного силлогизма и следовали законам формальной логики. После выключения левого полушария и относительно более сохранной функции правого, пациенты, как правило, отвечали на этот вопрос отрицательно – чаще, чем в контрольном эксперименте. Отрицательный ответ сопровождался эмоциональной экспрессией, возмущением абсурдности ложного утверждения. Но при выключении правого полушария и относительной сохранности функции левого ответ был в большинстве случаев

положительным. Однако на тут же заданный прямой вопрос «Разве дикобраз обезьяна?» следовал верный ответ «Нет, дикобраз колючий, как ежик», и на вопрос, может ли он прыгать по деревьям, следовал верный отрицательный ответ. Но только до тех пор, пока вопросы были вырваны из контекста силлогизма и отождествление дикобраза с обезьяной звучало именно как вопрос, а не как утверждение. Когда же вслед за этим через несколько минут испытуемому вновь предъявляли тот же силлогизм, ответ был «Раз дикобраз обезьяна, значит он прыгает по деревьям». А на возражение типа «Но Вы же знаете, что дикобраз не обезьяна» (и на все такие же возражения, относящиеся к другим сходным силлогизмам) следовал ответ, обращающий на себя внимание своей стереотипностью «На карточке так написано». Это исчерпывающе объясняло испытуемому его ответ, т.е. не было критического отношения к исходному постулату. Деглин обращает внимание, что испытуемые были как бы свободны от собственного прошлого опыта и знаний, т.е. свободны от реальных отношений вещей. Они были свободны и от собственного воображения и подчинялись только формальной логике задачи. Это была особая свобода, свобода от многозначного контекста при полной зависимости от однозначного контекста инструкции. Благодаря такой особой свободе можно «экстрагировать» объект из многообразия реальных связей и поместить его в искусственную среду обедненных связей и отношений. Противоречия при этом не разрешаются, а игнорируются. Выключение правого полушария обеспечивает такую «свободу» от реальности, и это может приводить к торжеству фикции над реальностью (Деглин, 1996). При этом интересно, что левое полушарие не протестует против того, что, вообще говоря, противоречит его собственным устоявшимся знаниям! Ведь вне силлогизма, при постановке вопроса о тождестве обезьяны и дикобраза, ответ был, как правило, отрицательным.

В связи с этим необходимо учесть еще один очень важный нюанс этого эксперимента. Написанный силлогизм безапелляционно объявляет дикобраза обезьяной, и выясняется, что авторитет такого безоговорочного утверждения, авторитет написанного превосходит собственное устоявшееся представление, и даже привлечение внимания к ложности исходной посылки не меняет позиции, раз «здесь написано». Если ложное положение формулируется как вопрос, оно отвергается, но, будучи сформулированным как постулат, принимается безоговорочно. Дело ведь не только в том, что испытуемый с выключенным правым полушарием следует формальной логике силлогизма – дело в том, что перед этим он принимает абсурдный постулат, ложность которого ему в принципе вроде бы извест-

на – и принимает его вполне искренно и без колебаний. И из этого вытекает очень серьезная проблема социальной психологии, особенно с учетом того, что часть испытуемых и до выключения правого полушария, т.е. в естественных условиях, отвечала на этот силлогизм утвердительно.

Недавно исследование этой проблемы получило дальнейшее развитие в очень интересных экспериментах группы проф. Ю.Куля из Университета в Оснабрюке (Baumann et al., 2005). Этими исследователями показано, что при физиологической активации левого полушария (причем самым простым способом – повторными упражнениями правой руки) здоровые испытуемые принимают предложенный авторитетом список рекомендуемых видов деятельности за результат собственного выбора (при условии, что эти виды деятельности не очень лично значимы для субъекта). Напротив, при активации правого полушария такой «инфильтрации» в сознание навязанных решений не происходит. Инфильтрация (принятие чужого выбора за собственный, при отсутствии подлинной личностной идентификации с этим выбором, его интеграции личностью) происходит при полном сохранении сознания испытуемого и принципиально отличается от гипнотической внушаемости в условиях измененного состояния сознания, когда доминирует правое полушарие и когда происходит полная личностная идентификация с внушенным (Ротенберг, 1986). Инфильтрация информации отличается от ее интеграции тем, что принимается на сознательном уровне, но может вызвать протест на уровне бессознательном. Можно предположить, что именно невозможность видеть ситуацию в полном объеме, отсутствие вписанности информации в многозначный контекст делает человека беззащитным перед безапелляционными утверждениями авторитетов или «написанного», ибо «левополушарный» не способен самостоятельно продуцировать альтернативу. Если возможность альтернативы подразумевается самим вопросом, человек способен использовать прошлое знание, но самое последнее безапелляционное утверждение имеет для него силу закона и не подлежит девальвации, ибо девальвация предполагает рассмотрение информации в более широком контексте – в частности, в контексте противоположной информации, и нормальный выбор требует широкого видения, а левополушарный тип мышления этому не способствует. Из двух и более утверждений истинным считается наиболее безапелляционное, подкрепленное авторитетом и последнее. Вот что значит выражение «Сохранить за собой последнее слово». Для социальной психологии существенно также, что у лиц с функциональной преобладающей активностью левого полушария мотивы афилляции, эмоциональной привязанности менее выражены, чем мотивы

доминирования, а при сдвиге асимметрии вправо – наоборот (Kuhl, Kazen, 2005). Создается впечатление, что дефицит способности к установлению многозначных эмоциональных связей у «левополушарных» подменяется потребностью в диктате и доминировании или в подчинении диктату.

Разумеется, способность принимать искусственную виртуальную реальность, обеспеченная фронто-орбитальными структурами левого полушария, совсем не бесполезна при решении некоторых абстрактных логических научных задач. Но эта же способность может стать источником ошибок и неустранимых противоречий, основанных на представлении, что в любой сложной ситуации, включая эмоциональные отношения, есть только одна истина, исключая любую другую. Искусственно упрощенная картина мира, основанная на однозначном контексте, может оказаться в противоречии с реальной картиной мира, отраженной правополушарными системами. Это порождает внутренний конфликт, который может быть разрешен двумя путями. При высоких функциональных способностях правых фронто-орбитальных структур те же самые механизмы многозначного мышления, которые делают человека открытым ко всем сложностям и противоречиям мира, могут использоваться для снятия, преодоления этих противоречий. Конфликт разрешается за счет вписывания неразрешимых с позиции логики противоречий в более широкий и менее ригидный контекст. Это оптимальный вариант разрешения противоречий, одно из проявлений высших психических возможностей правых лобных структур. При этом предотвращается развитие психических расстройств.

Если же функциональных возможностей правого полушария для интеграции им же уловленных сложностей реального мира оказывается недостаточно, могут развиваться разные формы психических расстройств, например депрессия. При депрессии временное выключение правого полушария освобождает человека на какое-то время от невыносимо противоречивой картины мира и от внутренних конфликтов, связанных с его отношением с этим миром и с самим собой, и ставит человека перед искусственно упрощенной, упорядоченной картиной мира, что приводит к улучшению настроения, к временному избавлению от депрессии (Rotenberg, 2004).

Здоровый человек не свободен от многозначных контекстов, адекватных многогранной реальности, в том же смысле, в каком Антей не свободен от Земли, восстанавливающей его силы. Отказ от такой «свободы» - это плата за сохранение нашего истинного богатства.

Свобода же правополушарного типа мышления – это свобода в использовании естественных, существующих и возможных, связей между явлениями реальности. Это не свобода нищего, которому нечего терять и поэтому он на все готов. Это свобода богача, основанная на реальных и потенциальных возможностях и ими же ограниченная, и играющая решающую роль в процессах творчества.

Левополушарное мышление тоже ограничено – формальными правилами. Но оно не ограничено в готовности принимать и создавать такие правила, нередко искусственные, тогда как правополушарное многозначное мышление ограничено набором естественных связей. Правда, они богаты и неисчерпаемы как мир.

Изложенный подход позволяет объяснить, почему чувство юмора и понимание парадоксов и метафор это функция правополушарного мышления. Для левого полушария парадокс непостижим. Любое утверждение должно быть либо истинным, либо ложным, и отрицающие друг друга идеи несовместимы. Не существуют для него и метафоры, отражающие возможные, но не очевидные связи между объектами. Между тем удачные метафоры составляют важный компонент искусства и вызывают у читателей и зрителей с сохранными правополушарными функциями эффект «удивленного узнавания» (Ротенберг, 2000) – немедленного опознания адекватности сравнения, которое оказывается столь убедительным, что человек удивляется, как это он не видел этого раньше, как это ему самому не приходило в голову. И этот эффект означает, что на подсознательном уровне, а говоря точнее – на уровне правополушарного «видения» человек уже был готов к восприятию метафоры или открытия. Феномен удивленного узнавания – самый надежный признак подлинности открытия – и в искусстве, и в науке.

В этой связи заслуживает обсуждения творчество больных шизофренией. Я имею в виду не те случаи, когда болезненный процесс борется с признаками исходной одаренности, и искры этой одаренности еще освещают произведение. Я имею в виду продукцию больных после полной победы болезненного процесса. Образы, ассоциации и метафоры больных на этом этапе вполне могут быть оригинальными и впечатляющими. Больные кажутся совершенно свободными в манипуляции символами и образами, которые не ограничены естественными многозначными связями вследствие функциональной недостаточности правого полушария (Cutting, 1992; Rotenberg, 1982; 1994; 2004). Другие люди, впечатленные этим необычным творчеством, в то же время чувствуют его противоестественность и как правило не вовлечены в эмоциональные сопереживания

с автором (то же самое нередко относится к произведениям так называемого модерна, которые как правило являются продуктом левополушарного мышления, скорее замысла, чем озарения и вдохновения.). Эффект удивления, иногда даже потрясения есть, а «узнавания» нет.

Необходимо учитывать, что функциональная дефектность правого лобного отдела мозга при шизофрении отнюдь не тождественна доминированию полноценного левополушарного мышления. В норме функции обоих лобных долей взаимно дополнительные, и хотя какой-то один тип мышления обычно доминирует, это не означает функциональной несостоятельности другого. Например, высокая потенция правополушарного мышления у творческих людей не отрицает их способности к поиску причинно-следственных связей, и даже обеспечивает для этого поиска более широкую основу, делая его менее рутинным. Многозначный контекст не только включает в себя однозначный, как частный случай – он еще и способствует расширению этого однозначного контекста. Если бы этого не происходило, творческий продукт, особенно в литературе и науке, так и оставался бы часто «вещью в себе» - автор не мог бы донести его до нас.

При шизофрении невозможность построить многозначный контекст и целостную картину мира из множества разрозненных элементов (Cutting, 1985), это сочетается с нарушением вероятностного прогноза, что находится в функции левого полушария (Meerson, 1986). События с очень низкой вероятностью возникновения воспринимаются субъективно, как высоко вероятные. В частности, больные не обнаруживают иллюзии Шарпантье (Feigenberg, 1972). Правополушарное многозначное мышление не пользуется механизмом вероятностного прогноза, и благодаря этому чувствительно к редким и «случайным» событиям и отношениям, существенным для целостной картины реальности и для творчества.

Есть принципиальная разница между способностью людей с высоким творческим потенциалом временно выйти за ограничивающие рамки вероятностного прогноза, и неспособностью больных шизофренией к формированию вероятностного прогноза вследствие дефекта левополушарного мышления.

Известно, что больные шизофренией, ориентированные на свой внутренний мир и очень чувствительные ко всему, что по их оценке к нему относится, мало чувствительны ко всем остальным событиям реальной жизни, даже объективно имеющим к ним отношение, и поэтому для них выравниваются вероятности этих «внешних» событий, а у творческих людей вероятности могут выравниваться потому, что у них высокая чувстви-

тельность и к мало, и к высоковероятным событиям. Дисфункция левополушарного мышления при шизофрении может быть связана либо с тем, что передние структуры левого полушария заняты созданием альтернативной реальности, этим внутренним миром бредовых построений и галлюцинаций, или их активность снижена под действием нейролептиков или вследствие доминирования негативных симптомов.

Описанный ранее онтогенез межполушарной асимметрии помогает объяснить более высокий разброс (высокую вариабельность) интеллектуальных и творческих возможностей у мужчин, по сравнению с женщинами – среди них больше и гениев, и умственно неполноценных больных психическими заболеваниями (например, шизофренией). Более длительное созревание структур правого лобного отдела у мужчин, с одной стороны, обеспечивает более высокий уровень развития этой структуры у тех, у кого этот процесс протекает успешно. С другой стороны, пока структуры мозга не завершили свое развитие, они более уязвимы для любых вредных воздействий, от физической травмы до психотравмы, и поэтому среди мужчин выше процент лиц с серьезными психическими нарушениями. В то же время среди женщин выше процент больных с аффективными расстройствами (с депрессией, Weissman et al., 1984), в связи с их более высокой, по сравнению с мужчинами, чувствительностью к межличностным отношениям (говоря метафорически, у мужчин эти отношения – часть мира, а у женщин – это часто весь мир) и менее высоко развитой, в связи с более быстрым окончательным созреванием в процессе онтогенеза, правой лобной доли, обеспечивающей создание многозначного контекста. Между тем именно способность к созданию таких контекстов способно защитить от неразрешимых, с позиции формальной логики, внутренних конфликтов.

Предотвращение и успешное решение внутренних конфликтов, предотвращающее распад поведения и дезинтеграцию личности, в большой степени зависит от функционирования механизмов психологической защиты. Правое полушарие мозга играет в этих механизмах решающую роль, в связи со следующими его особенностями:

1. У здоровых людей вся информация, включая вербальную, «схватывается» правым полушарием быстрее, чем левым, причем с обеих полей зрения. Это обеспечивает возможность ее оценки до осознания. Информация может быть оценена на предмет ее соответствия основным личностным установкам и мотивам, и в случае несоответствия, при угрозе внутреннего конфликта, она может не допускаться в сознание до ее соответствующей трансформации.

2. Возможность для такой оценки обеспечивает Образ Я, локализованный в лобных отделах правого полушария. В Образе Я реализуется упомянутый выше синтез, в терминах гегелевской триады. На высшей стадии развития левополушарных функций – на стадии формирования логико-знакового мышления – формируется Я-Концепция, осознанное представление человека о себе как о выделенной из мира и в определенной степени миру противостоящей субстанции. Представление это поддается анализу и экспликации в однозначно понимаемой речи. Но это выделение из мира несет в себе опасность выпадения из мира и должно быть преодолено за счет интеграции личности как многогранного целого в мире как целом. Именно это достигается формированием Образа Я, включающего Я-Концепцию как частное проявление и преодолевающего ее ограниченность. Образ Я включает в себя все проявления личности, интегрирует все ее установки и мотивы, включая социальные, все связи и отношения со значимыми для человека другими и с миром в целом, включая идеальный мир культуры, все связи с прошлым, настоящим и предполагаемым будущим. Образ Я – это и есть человек. Благодаря этим связям Образ Я столь многогранен, что не поддается анализу, не может быть полностью осознан и он многозначен в сопоставлении с осознаваемой Я-Концепцией.

Поскольку Я-Концепция в него интегрирована, Я-Образ являет собой как бы полномочное представительство сознания в сфере бессознательно-го психического. Именно в этом качестве он отвечает за механизмы психологической защиты, и такое понимание помогает решить классический парадокс: каким образом механизмы психологической защиты обеспечивают интересы сознания, оставаясь вне сознания.

3. В то же время правополушарный многозначный контекст предоставляет возможность для максимально гибкой манипуляции с информацией и выявления новых аспектов и граней реальности, помогающих преодолеть, казалось бы, непреодолимые противоречия между различными мотивами и установками поведения. Благодаря способности к построению многозначного контекста они вписываются в целостную картину мира.

Однако при психических расстройствах (неврозах, депрессии, шизофрении и т.п.) как и при психосоматических расстройствах выявляется функциональная дефектность правополушарного мышления. Прежде всего, показано (Rotenberg, 1984; 1988; 1995), что при многих психических и психосоматических расстройствах уменьшено число отчетов о сновидениях, сами отчеты относительно коротки, упрощены, бедны образами и лишены качества многозначности, по сравнению со сновидениями

здоровых испытуемых. Другим признаком функциональной дисфункции правого полушария является алекситимия. Алекситимия характеризуется трудностью распознавания и выражения чувств и телесных ощущений, бедностью фантазии (Rubino et al, 1991). Это не следствие вытеснения информации (Newton, Contrada, 1994), а имманентное качество человека. Мы уже писали, что человеческие эмоции многозначны по своей природе. Поэтому обедненная фантазия и слабая образность могут быть естественными причинами основного признака алекситимии – невозможности почувствовать и выразить эмоции. Этот вывод согласуется с результатами исследований, показавшими роль правого полушария в восприятии и обработке эмоциональных переживаний (Wittling, Rosenman, 1993) и в эмоциональной экспрессии – эмоции больше выражены на левой стороне лица (Sackheim, Gur, 1978), движение взора в ответ на эмоционально насыщенные вопросы направлено влево, что свидетельствует об активации правого полушария (Hugdahl, Carlgren, 1981). Алекситимия же коррелирует с преимущественной направленностью взора вправо при любых вопросах (Parker et al., 1992). Алекситимия типична не только для психосоматических расстройств (Alkin, Alexander, 1988), но и для депрессии (Parker et al., 1991), характеризует нервную булимию (Jimerson et al., 1994), невротические и психотические нарушения (Rubino, 1993). Это как бы общий (и с нашей точки зрения патогенетический) компонент очень многих форм патологии, отражающий функциональную дефектность правополушарного мышления.

Пока полноценная способность к созданию многозначного контекста обеспечивает интеграцию человека в мире и эмоциональный баланс, человек защищен от психических и психосоматических расстройств. Когда же такая интеграция нарушается, человек оказывается беззащитным перед сложной реальностью, полной внутренних противоречий. При этом даже функционально неполноценные структуры правого полушария сохраняют чувствительность ко всем проблемным аспектам реального мира, хотя и не способны к ним адаптироваться. Воспринять информацию и адекватно ее переработать – разные задачи. Поэтому депрессия усиливается при выключении левого полушария и временно уменьшается при выключении правого, когда человек внезапно оказывается перед упрощенной моделью реальности (см. Rotenberg, 2004).

И у здоровых людей с сохранной потенцией правополушарных механизмов могут периодически возникать проблемы с их использованием. Согласно очень убедительной концепции проф. Дж. Куля (Kuhl, Beckman, 1994) острый отрицательный аффект по типу чувства беспомощности или

деструктивной тревоги (отказа от поисковой активности, в нашей терминологии), возникающий в тяжелой стрессовой ситуации может временно нарушить доступ субъекта к ресурсам его правополушарных возможностей, точно так же, как это состояние блокирует любые формы конструктивного поведения и психической активности (Ротенберг, Аршавский, 1984; Ротенберг, 2001). Этот феномен имеет и свое физиологическое выражение. Как было показано в наших (Rotenberg, Arshavsky, 1991; 1997) и в ряде других исследований (De Pascalis, Palumbo, 1986; Grossman, 1988; Whitton, 1978; Martindale, 1975) оптимальное функционирование правополушарных и особенно лобных структур в процессе образных представлений и при решении творческих задач у лиц с высоким творческим потенциалом происходит при уменьшении электрофизиологических признаков активации мозга, что проявляется усилением альфа-активности параллельно с повышением пространственной синхронизации мозговых биопотенциалов (Ливанов, Свицерская, 1984). Это уникальная особенность правополушарного мышления, ибо для успешного функционирования логико-знакового мышления и для выполнения других функций левого полушария, как и для выполнения ряда функций теменных, височных и затылочных отделов правого полушария необходима физиологическая активация, проявляющаяся депрессией альфа-ритма. Состояние неадаптивной тревоги и беспомощности сопровождается физиологической активацией правых фронтально-орбитальных отделов мозга, что препятствует их оптимальному функционированию. Поэтому для того, чтобы в стрессовой ситуации полноценно использовать адаптивные возможности правополушарного мышления, необходимо хотя бы на какое-то время освободиться от прессинга негативного аффекта. Этого можно достичь в процессе психотерапии (Ротенберг, 1986), в особых состояниях сознания (см. ниже) или при временном выключении из ситуации во время естественного сна со сновидениями, характеризующимися сдвигом доминантности полушарий вправо (Hong et al., 1995). Если правополушарные механизмы функционируют полноценно, наступает компенсация и восстанавливается интеграция с миром. Если они оказываются неполноценными (что может быть обусловлено, в частности, дефицитом ранних эмоциональных контактов с родителями, Ammon, 1986), состояние декомпенсации углубляется, вплоть до развития патологии. Мы уже указывали, что большая частота депрессий у женщин может быть связана с относительно более быстрым созреванием правого лобного отдела, который не успевает при этом достичь достаточно высокого уровня функционального развития (Saugstad, 1998).

С этим более ранним окончательным созреванием правых лобных структур у женщин может быть связан и один психологический феномен, не получивший достаточного освещения в литературе. У девушек чаще, чем у юношей наблюдается диссоциация между высоким интеллектуальным развитием, порой даже опережающим возраст, и личностной незрелостью, своего рода инфантилизмом, который проявляется трудностями в построении межличностных отношений, дефектностью самооценки, неспособностью интегрировать различные чувства и впечатления, ощущением неписанности в мир. В сочетании с высоким интеллектуальным уровнем, обостренной рефлексией и выраженными духовными запросами эта личностная незрелость остро переживается как экзистенциальный кризис, не находящий своего разрешения.

С другой стороны, более долгий период развития этой структуры у мужчин сопряжен с опасностями необратимых ее повреждений, что может быть одной из причин более частого заболевания шизофренией (Rotenberg, 2004).

У больных шизофренией есть много признаков дисфункции структур правого полушария, причем не только лобных его отделов. Невербальное поведение этих больных часто дисгармонично (Rosen et al., 1991). Это может быть связано с дефектом Образа Я (Rotenberg, 1994). Их правое полушарие лишено преимущества первоочередного схватывания информации (Костандов, 1983), что должно очень серьезно сказываться на функциях психологических защит. У больных шизофренией нарушена способность к формированию целостной картины мира, они воспринимают его как набор многочисленных мало связанных между собой событий и объектов (Cutting, 1991; Gray et al., 1991). У них снижена способность к обработке пространственной информации (Cutting, 1992; Gur, 1978). Они менее, чем здоровые, чувствительны к проявлению эмоций (Turner, 1964; Bellack et al., 1992; Googing et al., 2001).

Многие негативные симптомы шизофрении отражают функциональную недостаточность правого полушария, например уплощение аффекта. Правое полушарие этих больных не доминирует в реализации тех функций, которые у здоровых находятся в его компетенции: оценка эмоций по мимике (Borod et al., 1993); выполнение задач на зрительно-пространственное представление (Gabrovska-Johnson et al., 2003); способность к схватыванию целостной формы (Ferman et al., 1999).

Трудности в оценке нюансов социальных отношений, нарушение протодии речи, нарушение мимики и зрительного контакта – все это относится к признакам дефектности правого полушария (Borod et al., 1989). Не-

чувствительность к нюансам контекста (Gray et al., 1991) и к различным значениям слов (Charman et al., 1976) тоже свидетельствует о дисфункции структур правого мозга. Склонность больных шизофренией воспринимать собственные произвольные действия как навязанные извне (Frith, Done, 1989) по-видимому отражают дефектность Образа Я. С этим же, вероятно, связана и тенденция галлюцинирующих больных приписывать свой голос другому (Seal et al., 2004) и воспринимать свою внутреннюю речь как голос другого (Shergilil et al., 2000).

С другой стороны, вербальные галлюцинации и бредовые построения могут быть связаны с компенсаторной гиперактивностью левого полушария: столкнувшись с невозможностью интегрального восприятия мира, человек начинает строить ее упрощенные левополушарные модели, которые оказываются ошибочными и окрашенными страхом перед этой реальностью (Friedman et al., 2001; Romney et al., 2000; Rotenberg 1994). При параноидной шизофрении наиболее выражено преобладание в обработке информации левого полушария, а при недифференцированной шизофрении это преобладание отсутствует (Friedman et al., 2001); последнее сопряжено с плохим пониманием однозначных контекстов (MacDonald, Carter, 2003) и с затруднением в выявлении причинно-следственных отношений (Kircher, Leube, 2003), что свидетельствует о функциональной дефектности передних отделов левого полушария (Falgatter, Strik, 2000).

Современные представления о межполушарной асимметрии позволяют по-новому интерпретировать и расстройства памяти в пожилом возрасте. Те нарушения памяти, которые обусловлены обычным процессом склерозирования мозговых сосудов проявляются, прежде всего, нарушением кратковременной памяти. Долговременная память и особенно эпизодическая память на значимые события прошлого, чаще сохранена. Иногда она становится даже более яркой, чем раньше, и всплывают давно забытые сцены – возможно в связи с ослаблением интерференции с новой информацией. При этом временная последовательность событий может быть смещена – происшедшее много лет назад воспринимается как случившееся недавно. Это нарушение памяти может быть объяснено дефектностью левополушарных мозговых механизмов, чувствительных к любой органической патологии мозга, в сочетании с возрастным снижением функции правого полушария (McDowell et al., 1994). Возможность включить новую информацию в многозначный контекст с возрастом снижается (Baltes, 1991). В результате новая информация может быть усвоена только с помощью левополушарных механизмов, но именно они особенно чувствительны даже к небольшим нарушениям циркуляции крови. С

этим же связано нарушение памяти на временную последовательность событий – стрела времени это тоже функция левого полушария.

Возникает вопрос, почему при возрастном снижении функции правого полушария сохраняется эпизодическая память на давние прошлые события. Вероятно, надо различать способность к созданию многозначного контекста для включения новой информации – эта функция ослабляется с возрастом – и возможность сохранять ранее усвоенную информацию в уже сформировавшихся разветвленных нейронных сетях правого полушария. Довольно высокая устойчивость профессиональной памяти может быть объяснена ее значимостью для самооценки и Образа Я.

При повреждении левого полушария нередко страдает функция извлечения следа из памяти и это особенно ярко проявляется в феномене интерференции, когда временной интервал между процессом запечатления и извлечения информации заполнен какой-либо интеллектуальной деятельностью. По существу в этих условиях процесс извлечения заданной информации аналогичен выделению сигнала из шума, где условным «шумом» является интерферирующая информация. Выделение же сигнала из шума требует способности к логическому упорядочиванию информации, умения удержать однозначную цель.

У лиц с генетическим риском развития болезни Альцгеймера задачи на мнестические функции вызывают более выраженную функциональную активацию префронтальных, теменных и гиппокампальных структур левого полушария, по сравнению с людьми того же возраста, но без риска развития болезни Альцгеймера (Bookheimer et al., 2000). Эта выраженность функциональной активации левого полушария коррелировала со снижением памяти при повторном тестировании спустя 2 года. Авторы этого исследования высказали правдоподобную гипотезу, согласно которой это может свидетельствовать о дополнительных компенсаторных когнитивных (интеллектуальных) усилиях для выполнения тех задач, которые у лиц без предрасположенности к болезни Альцгеймера таких усилий не требуют.

Компенсаторная активность левого полушария проявляется и в феномене конфабуляций при амнезии. Этот феномен изучен недостаточно хорошо (Dalla Barba, 1993; Schnider et al., 1996). Он проявляется поступками или утверждениями не соответствующими реальным событиям прошлого или настоящего. Конфабуляции произвольны и пациент не замечает этого несоответствия. Конфабуляции часто встречаются при болезни Корсакова и связаны с поражением правого полушария, они нередко принимают фантастический и бредовой характер (Joseph, 1986; Luria, 1978;

1980; Shapiro et al., 1981; Bisiach, Luzzatti, 1978). Возникают они иногда и после разъединения полушарий (Gazzaniga, Le Doux, 1978), когда левое полушарие лишено возможности проверить свой информационный багаж и свои идеи на релевантность. Высказано предположение, что конфабуляции отражают попытку субъекта заполнить дискомфортные провалы в памяти (Bonhoeffer, 1904; Talland, 1961). Как и бредовые построения, при шизофрении, конфабуляции виртуальны и свободны от реальных отношений между явлениями действительности, но при этом они обычно не содержат внутренних противоречий (Rotenberg, Weinberg, 1999). Мы полагаем, что конфабуляции представляют собой продукт искусственной попытки заменить забытое многозначное содержание однозначным, хотя и сложно организованным. В многозначном контексте целое не определяется его отдельными компонентами, а только взаимосвязями между ними. Напротив, отдельные элементы контекста несут на себе отпечаток целого. Сложность же однозначного контекста целиком определяется числом входящих в него элементов.

Warner et al. (1981) обнаружили, что больные с поражением правого полушария испытывают трудности при попытке уловить смысл гештальта. Они склонны к построению сложного контекста, постоянно дополняющегося новыми элементами, как бы для компенсации этой трудности в определении целого.

Неспособность к адекватному отражению многомерного мира на уровне многозначного контекста ведет к уплощению личности, обеднению внутреннего мира. Тенденция к конфабуляциям – это попытка скомпенсировать этот дефект за счет богатого деталями сложного контекста, лишённого, однако преимуществ целостности. Странность конфабуляций – это цена, которую платит мозг за искусственное упрощение реальности, связанное с дефектом правополушарного мышления. В этом смысле конфабуляция – это больше чем феномен мнестических расстройств, это попытка соответствовать сложности мира, но попытка с негодными средствами.

Между тем есть методы, позволяющие восстанавливать функциональную полноценность правополушарного мышления, и к числу таких методов относятся особые состояния сознания.

Особые состояния сознания типа самадхи–йоги и Дзен-медитации, характеризуются доминированием правополушарного типа мышления (Ornstein, 1972; Rotenberg, Arshavsky, 1995), но при этом эти два состояния очень отличаются друг от друга по характеру угасания ориентировочной реакции. При самадха-йоге ориентировочная реакция выражена слабо – новый стимул не вызывает типичной для здоровых испытуемых депрес-

сии альфа-ритма. При Дзен-медитации, напротив, ориентировочная реакция практически не угасает на повторяющийся стимул. (Stigsby et al., 1981; Kasumoto, Hirai, 1966). Несмотря на видимую противоположность по этому параметру, между состояниями есть сходство: в обоих случаях субъект не способен ориентироваться на значимость стимула. В состоянии самадха-йоги каждый стимул воспринимается как нерелевантный, а в Дзен-медитации один и тот же стимул всякий раз воспринимается как новый и релевантный. Но это значит, что в обоих случаях отсутствует сопоставление ранее сформированной модели реальности со стимулом: либо субъект реагирует на стимул в полном отрыве от прежнего опыта, либо опыт не структурирован. Модель реальности и структурированность опыта – функция левого полушария, и их отсутствие означает доминирование правого полушария, воспринимающего мир непосредственно и не формирующего вероятностного прогноза событий.

Таким образом, представленный выше анализ данных исследований свидетельствует о том, что передние отделы мозга ответственны за восприятие и организацию полярных и взаимодополняющих способов организации контекстуальных связей между элементами информации. Левые лобные структуры обеспечивают рефлексию, анализ причинно-следственных связей и целенаправленную деятельность; правые лобные структуры обеспечивают гармоничную интеграцию человека в мире и творчество. Функциональная недостаточность правополушарных механизмов лежит в основе дезадаптации и многих психических и психосоматических заболеваний. В следующем разделе этой главы будет показано, как эти особенности функционирования полушарий определяют характер психофизиологических отношений в различных популяциях.

Глава 7

МЕЖПОЛУШАРНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРИ НОРМАЛЬНОМ И ОТКЛОНЯЮЩЕМСЯ РАЗВИТИИ: МОЗГОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ И ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Ковязина М.С., Балашова Е.Ю.

Асимметрия мозга и межполушарное взаимодействие: история и современное состояние исследований

Проблема межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия

- одна из наиболее актуальных проблем современной нейропсихологии. Одним из путей изучения функциональной асимметрии является дальнейшее накопления знаний о функциях левого и правого полушария, о механизмах, лежащих в основе межполушарных различий и определяющих при этом характер их взаимодействия. Именно наличие функциональных связей между полушариями обеспечивает преимущества мозга как парного органа. Раскрытие нейропсихологических механизмов функционирования комиссуральной системы мозга, ее вклада в реализацию любой психической функции является важной задачей современной нейропсихологии. Хотя нейропсихологи давно говорят о существовании фактора межполушарного взаимодействия (Хомская, 2002), это понятие пока недостаточно наполнено конкретным содержанием. Остается открытым вопрос о качественной специфике нейропсихологических синдромов при различной патологии комиссуральной системы мозга. Будут ли они принципиально отличаться от полушарных синдромов? Или окажутся отчасти сходными с полушарными синдромами и, вместе с тем, будут включать ряд специфических черт? Ответы на эти вопросы дадут возможность приблизиться к пониманию формирующихся в онтогенезе функциональных связей комиссур мозга с правой или левой гемисферой.

Анатомический субстрат межполушарного взаимодействия

Координация многообразных эффектов, вносимых правым и левым

полушарием, возможна лишь при наличии специального механизма межполушарного взаимодействия. Анатомическим субстратом такого взаимодействия являются многочисленные мозговые комиссуры (передняя, дорсальная, вентральная, гиппокампальные, базальная теленцефалическая, гипоталамическая и др.), однако ведущая роль принадлежит самой крупной комиссуре - мозолистому телу (МТ). Оно объединяет лобные, теменные и затылочные области больших полушарий головного мозга и соответственно подразделяется на передние, средние и задние отделы. Передняя часть изогнута несколько вниз и вперед и образует так называемое колено МТ, переходящее в нижних отделах в клюв (рострем). Средняя часть – наиболее длинный отдел МТ – ствол. Задняя часть называется утолщением (спленумом).

При изучении мозга младенцев, детей и взрослых было обнаружено, что миелинизация передней комиссуры и МТ заканчивается только к подростковому возрасту (Yakovlev, LeCours, 1967). Большинство современных МРТ-исследований показывает, что МТ созревает к концу второго десятилетия жизни (Barkovich, Maroldo, 1993; Giedd et al., 1996; Thompson et al., 2000). По другим данным, размер МТ продолжает увеличиваться до середины двадцатилетия (Pujol et al., 1993). Значительное увеличение размера МТ на МРТ-изображениях сагиттального среза выявлено у детей между 4 и 18 годами (Geers et al., 1999). Последующие лонгитюдные исследования показали нелинейное увеличение задней части МТ к 18 годам (Geers et al., 1999). Фронтальная область МТ увеличивается между 3 и 6 годами, его задняя часть - между 6 и 15 годами (Thompson et al., 2000). При изучении приматов было обнаружено, что количество аксонов МТ увеличивается до рождения, но впоследствии уменьшается (Lamantia, Rakic, 1990). Вероятно, увеличение МТ в детском возрасте, скорее всего, связано с миелинизацией, а не с увеличением количества аксонов.

Экспериментальные исследования показали, что через МТ передается уже первично обработанная сенсорная информация (Trevarthen, 1968; Verlucchi et al., 1979; Myers, Sperry, 1985). Информация низшего порядка, отражающая сенсорные и физические характеристики стимула (яркость, световой поток, контур, расположение, движение), поступает в оба полушария через ипсилатеральные или подкорковые пути. Для переноса более сложной информации необходимо интактное МТ. Исследователи также указывают, что роль МТ невелика в переносе моторных команд, но оно является более значимым для переноса латерализованной вербальной или зрительно-пространственной информации (Geffen et al., 1994). Роль меж-

полушарного взаимодействия возрастает при повышении трудности выполняемого задания (Merola., Liederman, 1990; Banich., Belger, 1990; Serepo, Kosslyn, 1991). Одна из важных функций МТ — обеспечение возможности межполушарного торможения для дифференциации активности полушарий и более эффективной обработки информации. От качества межполушарного взаимодействия зависит и уровень интеллекта (Thatcher et al., 1987).

Синдром «расщепленного мозга»

Хотя координирующая роль МТ была известна давно, интерес к изучению его функций резко усилился под влиянием исследований пациентов с перерезанным МТ (каллозотомией). Разработанная американскими нейрохирургами с лечебной целью (для предотвращения генерализации эпилептических припадков), операция перерезки МТ открыла большие возможности для изучения изолированного функционирования каждого из полушарий в условиях нарушения межполушарного взаимодействия. Это позволило, с одной стороны, верифицировать и дополнить сложившиеся представления о функциях правого и левого полушарий мозга; с другой - оценить функциональное значение комиссуральной системы мозга. Больные с каллозотомией стали самой первой клинической моделью в этих исследованиях. Впоследствии стали изучаться и больные с комиссуротомией, у которых, кроме МТ, перерезали переднюю, гиппокампулярную комиссуры, межбугровое сращение или другие комиссуры, связывающие два полушария. Результаты психологических экспериментов и наблюдений показали, что разделение полушарий приводит к возникновению двух видов мозга «в одном черепе»: двух восприятий, двух независимых сфер сознания, двух видов мышления, двух систем понимания языка и т. д. При этом полушария могут «прекрасно уведомлять друг друга» или «обучать друг друга» (Газзанига, 1999).

Данные этих исследований послужили основанием для выделения специфического синдрома «расщепленного мозга» (Газзанига, 1999, Vogen, 1985). К его основным симптомам относятся: аномия (неспособность дать словесный отчет о сигналах, воспринятых правым полушарием); нарушение реципрокных асимметричных движений; дископия-дисграфия (неспособность писать левой рукой, а рисовать - правой); левостороннее игнорирование; «зеркальные» ошибки в письме и рисунке.

После операции по «рассечению мозга» у больных не наблюдается от-

четливых изменений темперамента, личности, общего интеллекта. Кроме того, описанный синдром является нестойким – со временем, в течение нескольких недель, выраженность симптомов существенно уменьшается, а иногда они вообще исчезают (Хомская, 2002).

Отечественные нейропсихологи исследовали больных с частичным рассечением МТ в результате удаления артериовенозных аневризм (Москвичюте и др., 1982; Симерницкая, 1989). Было установлено, что МТ представляет собой сложное образование, различные отделы которого (передние, средние, задние) функционально неравнозначны и вносят специфический вклад в обеспечение межполушарного взаимодействия. Его нарушения при парциальной перерезке МТ имели ряд особенностей. Была констатирована модальная специфичность симптомов в зависимости от локализации повреждения МТ (при поражениях задних отделов нарушался межполушарный перенос зрительной информации, а при поражении средних отделов – кожно-кинестетической). Однако, локальные повреждения комиссур приводили не только к подобным модально-специфичным дефектам, но и вызывали нарушения взаимодействия различных афферентных систем. Например, поражение задних отделов МТ нарушало взаимодействие не только зрительных, но также тактильных и слуховых афферентных систем. Симптомы нарушения межполушарного взаимодействия при частичном повреждении волокон МТ обнаруживали довольно быстрое обратное развитие. Скорость регресса различных нарушений была неодинаковой: функции правого полушария восстанавливались медленнее. Наконец, поражения передних отделов МТ приводили к возникновению мнестических расстройств (дисмнезий), качественно отличающихся от всех описанных в литературе типов нарушений памяти.

Исследования «расщепленного мозга» послужили толчком к изучению функций церебральной комиссуральной системы. Они показали, что мозг работает как парный орган; для нормального функционирования ему необходима система, координирующая взаимодействие двух полушарий.

Врожденные аномалии мозолистого тела и высшие психические функции

Существуют и врожденные аномалии МТ – его полная и частичная агенезия, аплазия и гипоплазия. Они могут возникать вследствие нарушения дифференциации нервной трубки в процессе эмбрионального онтогенеза мозолистого тела, на 2-5 месяце внутриутробного развития. Агенезия

МТ (АМТ) - полное отсутствие основной комиссуральной спайки головного мозга. При этом третий желудочек остается открытым, полностью отсутствуют столбы свода мозга, прозрачные перегородки и артерия МТ (Vergani et al., 1994). Компьютерная и магнитно-резонансная томография выявляют после 18-ой недели широкое стояние боковых желудочков, смещение третьего желудочка кпереди, расширение затылочных рогов боковых желудочков (более 11 мм), отсутствие изображения волокон МТ при фронтальном и сагиттальном сканировании (Vergani et al., 1994; Gille et al., 1994; Kessler et al., 1991). При аплазии столбы свода и прозрачные перегородки обычно сохранены. Гипоплазия - отсутствие только задней спайки и укорочение МТ. Помимо перечисленных выше пороков развития комиссуральной системы мозга, может наблюдаться также утолщение или истончение МТ. Такие клинические модели дают уникальную возможность для исследования межполушарных отношений и роли комиссуральной системы.

Пороки развития МТ могут быть вызваны не только нарушениями эмбриогенеза, но и другими патологическими состояниями мозга (гидроцефалией, кровоизлиянием и др.), а также непосредственными повреждениями МТ. Так как МТ развивается спереди назад, то чаще встречаются пороки его задней части (Corballis, Finlay, 2000). ЯМР-исследования МТ в норме и патологии выявили врожденные аномалии у 2% из 450 больных, обращавшихся по различным поводам (Geers et al., 1999). При ЯМР- томографии, проведенной у 445 детей до 17 лет, была обнаружена гипоплазия МТ у 7 человек, полная агенезия у 5 человек, частичная агенезия — у 2 человек (Lamantia, Rakic, 1990). Таким образом, аномалии МТ выявлены в 3,15% случаев, а гипоплазия МТ встречается так же часто, как частичная и полная агенезии, вместе взятые. По данным других авторов, частота АМТ колеблется от 0,004% до 2,64% в разных популяционных выборках (Banich, Belger, 1990).

Аномальность мозолистого тела или дефицит в его функционировании может играть существенную роль в возникновении отклонений развития, неврологических и психических расстройств - аутизма, шизофрении, синдрома дефицита внимания и гиперактивности, дислексии и др. (Egaas et al., 1995; David, 1993; Орлова и соавт., 2000; Hynd et al., 1991; Njiokiktjien et al., 1994; Hynd et al., 1995; Markee et al., 1996). Анатомо-физиологические исследования детей с ранней гидроцефалией показывают, что расширение желудочков в этих случаях влечет атрофию мозговой ткани, особенно в области МТ (Chiarello, 1980). Связь аномалий МТ с

шизофренией в последнее время широко обсуждается в литературе (Banich, Brown, 2000). При раннем начале шизофрении отмечается истончение МТ, причем истончаются, в основном, передняя и средняя его части. Утолщение МТ, наоборот, характерно для позднего начала заболевания и сочетается с хорошим прогнозом (Corballis, Finlay, 2000). Прямой связи АМТ с психозами нет, но, возможно, МТ регулирует активность обоих полушарий, а недостаточность регуляции является одним из пусковых механизмов психотических расстройств (Banich, Belger, 1990). Развитие компенсаторных связей при АМТ иногда идет неправильно, что также может сказываться на формировании симптомов психоза. Уменьшение рострума и ростральной части корпуса МТ описано при синдромах дефицита внимания и гиперактивности у детей (Banich et al., 2000). В большинстве (71%) случаев гипоплазии МТ выявлена умственная отсталость (Lamantia, Rakic, 1990).

У большинства пациентов АМТ диагностируется в первые 2 года жизни как тяжелый неврологический и поведенческий синдром. У детей с АМТ в возрасте до года нередко встречается снижение прироста массы тела, отставание в моторном развитии (они позднее начинают держать головку, сидеть, ходить), судороги. Клиническое наблюдение новорожденного ребенка с АМТ позволило выявить такие неврологические нарушения, как мышечная гипотония, малая модуляция крика, угнетение спинальных сегментарных автоматизмов, отсутствие формирования цепного симметричного рефлекса, нарушения сенсорных реакций (зрительной фиксации и слежения, слухового сосредоточения), низкую коммуникабельность (Медведев и соавт., 2001). У старших детей отмечают в ряде случаев нарушения терморегуляции (гипотермию) и отклонения в психическом развитии (дефицит координации, зрительной и слуховой памяти). Если АМТ впервые диагностируется в юношеском или зрелом возрасте, неврологические симптомы и нарушения психических функций могут быть менее выраженными или вообще отсутствовать. Заметим, что исследования психических нарушений при АМТ имеют некоторые ограничения. Во-первых, часто это описания отдельных случаев. Во-вторых, результаты детей с АМТ не всегда сопоставляются с результатами контрольных пациентов с другими неврологическими нарушениями. Однако те исследования, которые включали контрольную группу, не обнаруживали у ее испытуемых дефицит, характерный для больных с АМТ (Ettlinger et al., 1974; Chiarello, 1980). Осложняющим фактором во многих исследованиях является и то, что АМТ часто сопровождается различными

неврологическими нарушениями, которые влияют на характер психического функционирования. Существует более 50-ти расстройств, ассоциированных с АМТ (Jeret et al., 1987). АМТ является необходимой составляющей таких синдромов, как синдром Айкарди, синдром Андерманн, акрокаллозальный синдром, синдром Шапиро и Менкес (Paul et al., 2003).

Остановимся подробнее на анализе особенностей психического функционирования при АМТ. Широко распространено мнение, что взрослые с АМТ не демонстрируют грубых нарушений *межполушарного переноса сенсомоторной информации*, которые характерны для пациентов с комиссуротомией. Например, при измерении времени моторной реакции на тахистоскопически предъявляемые стимулы у юноши 16 лет с АМТ разницы между перекрестной и прямой реакцией выявлено не было (Kinsbourne, Fisher, 1971). О значительных компенсаторных возможностях мозга свидетельствуют эксперименты, в которых лицам с АМТ предлагались тесты на бимануальное сравнение, восприятие глубины и пространственную локализацию (Ettlinger et al., 1974).

Но результаты исследования детей оказываются иными. Например, у детей 4-х и 8-ми лет с полной АМТ была обнаружена неспособность называть объекты, ощупываемые субдоминантной рукой (Field et al., 1978; Koeda, Takeshita, 1993). В других исследованиях 8-летний ребенок с нормальным интеллектом демонстрировал дефицит межполушарного переноса тактильной информации при использовании доминантной руки (Meerwaldt, 1983).

Для выявления нарушений взаимодействия полушарий при АМТ необходимы особым образом организованные эксперименты. Именно в таких условиях пациенты с АМТ демонстрируют дефицит межполушарного взаимодействия. У них отмечают затруднения и дезавтоматизацию при выполнении бимануальных движений, дефицит в межмануальной передаче пространственной информации (например, при тактильном прохождении лабиринта, а также в тактильно-конструктивных задачах типа складывания доски Сегена). Однако, общепризнанным является тот факт, что дефицит межполушарной передачи информации проявляется у испытуемых с АМТ только при усложнении тактильно-пространственной задачи (Sauenvien, Lassonde, 1994; Fisher et al., 1992; Lassonde, Jeeves, 1994).

Систематический подход к тестированию испытуемых позволил проанализировать интеграцию полушарных и межполушарных функций. Дети с АМТ не отличались от нормальных детей и детей с другими неврологическими расстройствами по успешности выполнения мономануальных соматосенсорных тестов, требовавших вербального ответа на тактильные

стимулы, однако им требовалось значительно больше времени для ответа при использовании субдоминантной руки. Напротив, в тесте на идентификацию фигур, требующем анализа перцептивных качеств предметов, дети с АМТ затрачивали значительно больше времени при использовании доминантной руки, чем испытуемые с неврологическими нарушениями (Friefeld et al., 2000).

Более длительное время выполнения некоторых психологических тестов у испытуемых с АМТ было отмечено и в других исследованиях. Считается, что эта особенность является следствием действия компенсаторных механизмов, т.е. функционирования альтернативных путей межполушарного переноса.

При бимануальном восприятии текстуры и распознавании высоких пространственных частот дети с АМТ, в отличие от контрольных испытуемых, испытывали большие трудности.

Несмотря на данные о дефиците переноса тактильной информации у пациентов без передней части мозолистого тела, точность выполнения подобных заданий детьми с полной АМТ незначительно отличается от результатов детей с частичным отсутствием мозолистого тела. Детям с полной АМТ требовалось больше времени для ответа во всех бимануальных тестах на тактильное узнавание. Результаты данного исследования говорят о том, что оценка текстуры может быть единственным навыком, который у пациентов с АМТ недоступен компенсации. Это говорит об определенной ограниченности компенсаторных возможностей при отсутствии мозолистого тела. Лонгитюдные исследования пациентов с АМТ позволяют заключить, что изменения в межполушарном переносе соматосенсорной информации продолжаются в молодости (Friefeld et al., 2000).

Для передачи зрительной информации при АМТ наиболее подходящим кандидатом является передняя комиссура. Известно, что она играет важную роль в межполушарной передаче зрительной информации при распознавании фигур у обезьян (Sullivan, Hamilton, 1973; Black, Myers, 1964). Передняя комиссура играет значительную роль в обеспечении функции зрения и у человека. При АМТ она может быть гораздо меньше по размеру или вообще отсутствовать, а может и увеличиваться (Rauch, Jinkins, 1994). Роль передней комиссуры была продемонстрирована в следующем эксперименте. Было проведено сравнение результатов обследования мальчика с АМТ и без передней комиссуры с результатами обследования мальчика без МТ, но с передней комиссурой. Оно показало, что у первого ребенка был затруднен перенос зрительной информации в левое

полушарие, а тактильной — в правое, чего не наблюдалось во втором случае (Fisher et al., 1992). Эти данные свидетельствуют о возможности компенсации некоторых функций за счет передней комиссуры.

Эта комиссура может служить для межполушарной передачи достаточно сложной зрительной информации, обрабатываемой на корковом уровне (например, о форме букв и цифр). Было обнаружено, что межполушарная передача зрительной информации была нормальной у индивидов с АМТ с сохраненной передней комиссурой, но нарушалась, если при АМТ передняя комиссура отсутствовала (Fisher et al., 1992). Пациенты с АМТ могли точно идентифицировать слова и абстрактные фигуры, предъявляемые в одно из двух полуполей зрения, но показывали явное преимущество левого полуполя при локализации стимулов внутри пространственной структуры (Martin, 1985). По-видимому, у индивидов с АМТ только информация о форме фигуры передается через переднюю комиссуру, а информация о положении - нет.

Способность интегрировать зрительную информацию была исследована на 3-х испытуемых с АМТ (Corballis, Finlay, 2000). Этот случай интересен тем, что является семейным случаем АМТ. Испытуемыми были 39-летняя мать и две ее дочери, 11-ти и 12-ти лет. Им предлагалось называть и сравнивать цвета, цифры от 0 до 9 и буквы, предъявляемые попеременно в левое/правое зрительные полуполя или билатерально, а также называть слова из 6-ти букв (например, BARROW, SEALED, COTTON), половины которых предъявлялись также попеременно в левое/правое зрительное полуполе или билатерально. Выявилось, что все испытуемые способны называть цвета, буквы и цифры, предъявляемые в оба зрительных полуполя, а также способны определить, похожи или отличаются буквы и цифры, предъявляемые билатерально. Но у них наблюдались большие трудности при сравнении предъявляемых билатерально цветов. При этом сравнение было значительно успешнее в случаях, когда цветовые стимулы находились ближе к средней линии (на расстоянии 3,44 см), чем при их большем удалении от центра (на расстоянии 5,15 см). Возможно, при АМТ информация о цвете не передается в противоположное полушарие вообще или передается в искаженном виде.

При распознавании разделенных по центру 6-ти буквенных слов, испытуемые были склонны воспринимать их целиком. Эти данные отличаются от результатов выполнения аналогичного задания пациентами с комиссуротомией, которые имеют тенденцию называть такие слова как пару самостоятельных слов (Gazzaniga et al., 1984). Можно предположить, что пациенты с АМТ зрительно воспринимают окружающий мир, как

континуум, перцептивную последовательность.

Дети с АМТ могут осуществлять межполушарное сравнение одиночных букв, но обнаруживают значительный дефицит при сравнении пространственных паттернов, состоящих из 5-ти точек и предъявляемых поочередно в правое и левое зрительные полуполя. Эти данные свидетельствуют о том, что при отсутствии МТ лишь ограниченное количество простых зрительных образов может быть передано в другое полушарие. Эта передача осуществляется, по-видимому, через переднюю комиссуру, и значительно ограничена (Brown et al., 1999).

Существуют и данные о том, что МТ участвует в обеспечении Струп-эффекта (Brown et al., 2001). Этот эффект был впервые описан Дж.Р. Струпом в 1935 г. (Stroop, 1935). Он отражает зависимость между скоростью называния цвета и семантическим содержанием слова. Латентное время называния краски, которой отпечатано слово, увеличивается пропорционально семантической связи этого слова с цветовой областью. Максимальная задержка наблюдается, если слово обозначает цвет, отличный от цвета краски. Для выявления этого эффекта испытуемым предъявлялись конгруэнтные, неконгруэнтные и нейтральные пары стимулов унилатерально (цвет и слово, обозначающее цвет предъявлялись в одно и то же зрительное полуполе) и билатерально (цвет и слово, обозначающее цвет, предъявлялись в разные зрительные полуполя) (Brown et al., 2001). И унилатеральный, и билатеральный Струп-эффект наблюдался как у испытуемых с АМТ, так и в контрольной группе здоровых испытуемых, но статистически значимых различий между группами выявлено не было (Brown et al., 2001). При исследовании мальчика 14 лет с невербальным интеллектом ниже нормы и нормальным вербальным интеллектом, наблюдался нормальный Струп-эффект при унилатеральном предъявлении, но при билатеральном предъявлении данный эффект ухудшался (Brown et al., 2001). Вероятно, для обеспечения этого феномена МТ не является необходимым, и можно обойтись другими внекаллозальными путями, например, передней комиссурой.

При исследовании способности лиц с АМТ к локализации звука в пространстве было выявлено ее снижение по сравнению с нормой, особенно заметное в тех случаях, когда звук подавался по средней линии. Кроме того, вербальные ответы в этих экспериментах были менее точными, чем мануальные (Poigier et al., 1993). Другие исследователи изучали мануальную реакцию на световые вспышки в условиях перекрестных и прямых ответов (Aglioti et al., 1993). При этом они регистрировали электромиограмму с дистальных, проксимальных и аксиальных мышц. Эти исследо-

вания еще раз подтвердили, что различия в перекрестной и прямой реакциях у лиц с АМТ больше, чем в норме. Было также обнаружено, что МТ вносит свой вклад в выполнение быстрых контралатеральных дистальных и унилатеральных проксимальных ответов. Другие реакции, видимо, координируются через нижележащие пути.

МТ участвует в *бимануальной координации движений*. Такая координация требует быстрого обмена информацией между полушариями головного мозга. МТ может участвовать в передаче моторных команд и эфферентной информации из одного полушария в другое, в реализации сенсорной обратной связи (Geffen et al., 1994).

При перерезке передней части МТ нарушалось выполнение заданий, требующих согласованных движений обеих рук для рисования линий, варьирующих по степени наклона. В норме испытуемые были способны рисовать плавные линии в пробах, требующих как одинаковых, так и различных скоростей движений рук; при отсутствии визуальной обратной связи выполнение изменялось незначительно. А испытуемые с частичной комиссуротомией испытывали значительные затруднения при рисовании линий в пробах, требующих асимметричных движений рук, и их выполнение значительно ухудшалось, когда визуальная обратная связь была недоступна. Эти данные говорят о том, что передняя часть МТ играет принципиальную роль в межполушарной регуляции моторных реакций, в приобретении новых бимануальных навыков и в успешном использовании этих навыков в отсутствии визуального контроля (Geffen et al., 1994).

Приобретение таких моторных навыков у детей связано с миелинизацией МТ (Silver, Jeeves, 1994). Испытуемые 10 и 20 лет выполняли аналогичные задания без затруднений, в то время как 6-летние дети демонстрировали результаты, сходные с результатами взрослых, перенесших комиссуротомию. Маленькие дети работали медленнее и делали больше ошибок, чем старшие дети, в основном в тех случаях, когда были необходимы различные скорости рук при рисовании наклонных линий. Дефицит бимануальной координации, возможно, был связан с неэффективной передачей моторной информации между полушариями при неполной миелинизации МТ (Silver, Jeeves, 1994).

Нарушения выполнения бимануальных проб также были констатированы у детей с расстройствами чтения (Gladstone et al., 1989). Дети с дислексией выполняли задания так же, как пациенты с комиссуротомией и более младшие дети без дислексии. В заданиях, требующих асимметричных движений рук, они при отсутствии визуального контроля возвращались к симметричным бимануальным движениям. По сравнению с кон-

трольной группой, испытуемые с дислексией демонстрировали большие трудности в пробах, требующих быстрых движений левой руки. У них выявлялось ухудшение мануальной координации, когда руки должны были выполнять реципрокные движения. У взрослых с дислексией обнаружались похожие нарушения (Moore et al., 1995).

У лиц с врожденной или приобретенной аномалией МТ изменяется временная организация выполнения различных бимануальных программ (Serrien et al., 2001). Пациентам с АМТ и с комиссуротомией предлагалось выполнить следующие задания: 1) открывание выдвигающего ящика, при котором одна рука выдвигает ящик, в то время как другая берет из него маленький предмет; 2) ритмические вращательные движения рук, которые выполняются параллельно или в противоположных направлениях. Пациенты с АМТ в основном оптимально выполняли первое задание, но демонстрировали сильную тенденцию к десинхронизации вращательных движений, особенно совершаемых в противоположных направлениях. Однако, такие проблемы испытывали лишь некоторые пациенты. По-видимому, при АМТ для регулирования временной синхронизации в бимануальных движениях могут быть использованы компенсаторные механизмы (Serrien et al., 2001). При изолированном поражении МТ может наблюдаться апраксия в левых конечностях (Watson, Heilman, 1983; Lausberg et al., 2003).

Ухудшение качества межполушарной интеграции комплексной информации может влиять на некоторые аспекты развития *интеллекта и сложной когнитивной деятельности*. Вместе с тем сохраненные межполушарные связи часто обеспечивают реорганизацию функций, необходимую в случае унилатерального мозгового повреждения. Различные исследователи указывают на большую вариабельность умственных способностей детей с АМТ, хотя большинство из них имеет нормальный уровень интеллекта. У некоторых детей с изолированной АМТ (частичной или полной) нормальный уровень интеллекта в дошкольном возрасте мог иметь тенденцию понижаться в школьном возрасте, а также появлялись вялость и неустойчивость внимания (Moutard et al., 2003). Статистически значимых различий между когнитивным развитием детей с полной и частичной АМТ выявлено не было. Иногда у испытуемых с АМТ выявлялись нарушения самостоятельного программирования при решении задач, значительные трудности при сравнении геометрических форм и цветов, особенно после успешного выполнения заданий, для решения которых была необходима опора на количество или цифры (Moutard et al., 2003).

Таким образом, различные работы свидетельствуют о том, что когни-

тивные трудности при АМТ не являются универсальными; дефицит возникает скорее при выполнении новых и сложных когнитивных задач.

Исследования *речевых функций* у детей с АМТ (при нормальном интеллекте) выявляют у них специфическое ухудшение фонологических процессов, например, неспособность формулировать и узнавать рифмованный стих (Brown, Paul, 2000). Иногда обнаруживается специфический дефицит в понимании синтаксической и металингвистической организации речи (Sanders, 1989). Есть данные о случаях задержек речевого развития у детей с АМТ, а также о появляющихся с возрастом трудностях аргументации (Moutard et al., 2003). Таким образом, хотя нормальный интеллект детей с АМТ может обеспечивать адекватное понимание лексической организации текста, они в некоторых случаях обнаруживают своеобразный языковой дефицит. Он отмечается, если дети с АМТ встречаются с комплексом новых слов, нуждающихся в фонологическом объяснении; с заданиями, характеризующимися сложным синтаксисом или при необходимости понимания переносного смысла пословиц и метафор.

При АМТ изменяется и восприятие просодических компонентов речи (Paul et al., 2003). Эти изменения демонстрируют следующие эксперименты. В первом задании испытуемым предъявлялись аудиозаписи 16-ти семантически нейтральных простых предложений, сделанные женским голосом с одной из 4-х эмоционально-насыщенных интонаций (счастье, грусть, злость, удивление). Испытуемые должны были соотносить предложения с одной из четырех картинок, на которых были нарисованы эмоционально-экспрессивные лица. Второе задание содержало 20 обычных предложений и 20 выражений метафорического содержания, которые были одинаковы по длине и грамматической структуре. Испытуемый должен был выбрать одну из 4-х картинок, наиболее соответствующую данному выражению. Третье задание включало в себя толкование пословиц, причем сначала испытуемый должен был написать свою версию ответа, а потом ему предлагалось выбрать один из четырех ответов, предложенных экспериментатором. Оказалось, что испытуемые с АМТ хуже, чем контрольная группа, идентифицировали эмоционально-просодические компоненты речи. У них наблюдалось явное снижение точности идентификации метафоричных выражений, хотя нейтральные предложения пациенты с АМТ узнавали так же хорошо, как и контрольная группа. При интерпретации пословиц испытуемые с АМТ были менее точны в структурном и синтаксическом оформлении высказываний, но при выборе одного ответа из 4-х предложенных они были так же успешны, как и здоровые испытуемые. Вероятно, испытуемые с АМТ испытывают значительные труд-

ности именно в тех аспектах речевых процессов, которые наиболее важны для социальной коммуникации (Paul et al., 2003). Есть также данные о том, что пациентам с АМТ с нормальной экспрессивной речью были свойственны такие особенности, как ведение бессмысленных или не касающихся темы разговоров (Temple et al., 1990).

Для лиц с АМТ характерен и некоторый *эмоциональный* дефицит. При исследовании детей с частичной АМТ, полной АМТ и синдромом Айкарди обнаружился недостаток эмоциональной коммуникации, который был общим для всех трех групп (O'Brien, 1994). Хотя типичные для детей с аутизмом симптомы (социальное равнодушие, дисфоричное настроение и раздражительность) в целом не характерны для испытуемых с полной и частичной АМТ, однако родители детей с АМТ часто сообщают о том, что обычно трудно узнать, что их дети чувствуют в этот момент или эмоционально переживают (O'Brien, 1994). Некоторые авторы считают, что это может быть связано с алекситимией, общими характеристиками которой являются недостаток эмоциональной экспрессии, бедность фантазии, повышенная зависимость чувств от внешних событий. Связь алекситимии и межполушарного дефицита была показана и при исследовании двенадцати пациентов с комиссуротомией (TenHouten et al., 1986). Исследователи предположили, что недостаток взаимосвязи между правым полушарием, отвечающим за аффективный опыт, и левым, контролирующим вербализацию, выражается в неспособности выражать эмоции. Уменьшение вербальной экспрессии эмоций у лиц с АМТ обнаруживается при нормальном уровне интеллекта (Buchanan et al., 1980). Сходные результаты у пациентов с комиссуротомией и лиц с АМТ позволяют предположить, что мозолистое тело играет важную роль в мозговом обеспечении способности переживать и описывать свои эмоции.

У детей с АМТ могут наблюдаться и некоторые *психосоциальные* трудности. Некоторые авторы отмечают, что родители говорят о бедной социальной интуиции таких детей, о дефиците межличностных отношений в семье (Moutard et al., 2003). Они сообщают, что их дети не понимают шуток, не всегда способны выразить свое мнение в новых социальных ситуациях.

Исследования показывают, что именно дефицит ряда аспектов социальной перцепции является наиболее явным последствием отсутствия МТ. Особый интерес вызывает тот факт, что АМТ влечет за собой нарушение восприятия юмора и, следовательно, дефицит в коммуникативной сфере. Считается, что восприятие юмора и шуток предполагает выявление несоответствия между началом истории и юмористической концов-

кой и ее переработку с помощью альтернативных значений и вероятностей. Для понимания несоответствия и перехода к следующему этапу интерпретации, индивид использует социальные схемы и сценарии, а также опирается на прошлый опыт. В этом процессе важную роль играет правое полушарие (Bihrlé et al., 1986; Brownell et al., 1983; Shammi, Stuss, 1999, 2003). Правополушарные больные демонстрировали дефицит в понимании комиксов и вербального юмора, сниженную способность давать разумные объяснения юмористическим эпизодам в комиксах, часто ошибались при выборе наиболее смешных эпизодов. Они осознавали, что предложенный стимульный материал обладал признаками шутки, но не могли проинтерпретировать ее суть.

Аналогичные трудности в понимании юмора были выявлены у больных с АМТ (Brown et al., 2005). В одном из исследований для выявления уровня восприятия юмора у таких больных был использован тест Brownell и Bihrlé (Bihrlé et al., 1986). Юмористический тест состоял из невербальных и вербальных субтестов. Каждый невербальный субтест включал три последовательные комические картинки без подписей, к которым предлагалось два варианта концовок. Испытуемые должны были выбрать более смешной. Вербальный субтест состоял из шуточного предложения, к которому предлагалось пять вариантов окончаний - перед испытуемым также стояла задача выбрать наиболее подходящий вариант.

В исследовании приняли участие две группы испытуемых: 16 испытуемых с АМТ в возрасте от 14 до 55 лет и 31 здоровый испытуемый того же возраста и уровня умственного развития. Результаты вербальных субтестов выявили дефицит в понимании юмора у лиц с АМТ. Однако при выполнении субтестов на восприятие и понимание невербальных аспектов юмора сложностей у этих испытуемых обнаружено не было. Характерным также было то, что испытуемые с АМТ придерживались первоначального решения и не изменяли его, даже когда допускали ошибки, в отличие от контрольной группы, демонстрирующей достаточную пластичность своих решений. Возможно, дефицит в понимании юмора при АМТ связан с нарушением выявления и конструирования подтекста на интерпретативном уровне, а также установления соответствия между частями предложения или текста. Эта гипотеза подтверждается и тем, что испытуемые не пытались использовать различные варианты, предложенные в субтестах, а руководствовались первым попавшимся.

Нарушение коммуникативной функции при АМТ также проявляется в исследовании структуры рассказов ТАТ (Paul et al., 2004). Оценивалось три параметра, по которым испытуемые строили свой рассказ: логика

рассказа, его социальная значимость и содержание. Шесть испытуемых с полной или частичной АМТ продемонстрировали низкие показатели по всем трем параметрам. Эти результаты показывают, что индивиды с полной АМТ испытывают трудности в понимании рассказов, сцен социального характера и в составлении устных рассказов на социальные темы (Paul et al., 2004). Таким образом, роль МТ в процессах, касающихся социального опыта, представляется очень важной.

Обобщая приведенные выше данные, можно сказать, что нарушения межполушарного взаимодействия, возникшие на ранних стадиях развития, не ведут к формированию классического «синдрома расщепления» из-за пластичности мозга и определенных компенсаторных возможностей. Однако во многих случаях происходит атипичное формирование функциональной специализации полушарий и диспропорциональное развитие полушарных функций, что негативно сказывается на когнитивных возможностях детей.

Нейропсихологическое исследование пациентов с различными вариантами патологии комиссуральной системы мозга

Так как основной принцип мозговой организации и реализации высших психических функций – совместное функционирование полушарий, то основной интерес в современной отечественной нейропсихологии связан не столько с изучением асимметрии, сколько с изучением парной работы мозга. АМТ – уникальная модель для оценки межполушарного взаимодействия при отсутствии одной из главных составляющих комиссуральной системы. Пока описан только один нейропсихологический синдром нарушения межполушарного взаимодействия, связанный с повреждением МТ. Будут ли нейропсихологические синдромы при АМТ или других вариантах дефицитарности межполушарного взаимодействия отличаться от синдрома «расщепленного мозга»? Какова их возможная возрастная динамика? Ответы на некоторые из этих вопросов были получены при проведении нейропсихологических исследований (Величко, Ковязина, 1998; Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).

Нами было обследовано 29 больных с различной патологией МТ в возрасте от 5 до 38 лет. 14 человек (дети) были в возрасте от 5 до 13 лет. Среди них у 11 была констатирована АМТ, у 3 - гипоплазия МТ. 15 человек (взрослые) были в возрасте от 18 до 38 лет. Среди них у 4 больных была полная АМТ, у 2 - частичная АМТ, у 1- аплазия, у 1- киста МТ, у 7-

артериовенозная мальформация МТ. У двух больных с АМТ из взрослой группы отмечались эпилептические приступы. Все обследованные больные были праворукими. Во всех случаях проводилась строгая верификация патологии МТ с помощью МРТ и ангиографии.

В неврологическом статусе обследованных не отмечалось отчетливых знаков очагового поражения ЦНС, однако выявлялась негрубая неврологическая симптоматика: мышечная гипотония, признаки гидроцефального синдрома в стадии субкомпенсации, отсутствие или снижение конвергенции.

При комплексном клинико-нейропсихологическом обследовании у всех больных обнаруживались нарушения высших психических функций (ВПФ) разной степени выраженности.

Во-первых, отмечались нарушения зрительно-пространственных функций: структурно-топологические ошибки при копировании и воспроизведении по памяти сложных геометрических фигур типа фигуры Рея-Тейлора; левостороннее игнорирование или тенденция к нему; дисметрические ошибки (± 5 мин., ± 1 час) при определении времени по «слепым» часам; фрагментарные ошибки при узнавании недорисованных предметов; трудности рисования объемных изображений (куба, домика). Подавляющее большинство выявленных ошибок или затруднений были аналогичны симптомам, наблюдаемым в клинике локальных поражений мозга при заинтересованности правого полушария. Интересно отметить, что не было выявлено никакой разницы при копировании и рисовании правой и левой руками.

На втором месте по частоте встречаемости стояли негрубые, но отчетливые нарушения памяти по модально-неспецифическому типу. Они возникали преимущественно из-за повышенной тормозимости следов в условиях интерференции. В слухоречевой модальности встречались ошибки удержания порядка элементов стимульного ряда, а в зрительной модальности у некоторых испытуемых отмечалась реверсия исходного стимульного ряда (его «зеркальное» воспроизведение) или реверсии отдельных стимулов.

В сфере праксиса у большинства испытуемых была констатирована сохранность выполнения реципрокной координации. Лишь несколько больных (в основном, детского возраста) демонстрировали отставание левой руки или ее игнорирование при выполнении этой пробы. При выполнении пробы на перенос позы пальцев по кинестетическому образцу (т.е. без зрительного контроля) у всех испытуемых был снижен темп деятельности; у некоторых испытуемых из детской группы данная проба вы-

зывала отчетливые билатеральные затруднения. Интересно, что все дети и взрослые с АМТ жаловались на трудности обучения катанию на велосипеде, неуверенность в беге, частые падения.

В пробах на тактильный гнозис (типа доски Сегена) испытуемый должен был без зрительного контроля ощупать фигурку одной рукой, а соответствующую ей ячейку найти другой рукой. В этом задании у некоторых испытуемых отмечались негрубые трудности называния (аналог аномии) ощупываемых фигурок и отыскивания ячеек левой рукой.

Речь у всех больных с АМТ была сохранна, однако практически все они рассказывали о том, что научились говорить достаточно поздно. При чтении (особенно в детской группе) отмечалось интонационное игнорирование точек, неправильные ударения в словах. В письме часто встречались пропуски букв, особенно гласных. У одной взрослой больной с кистой МТ наблюдался своеобразный феномен насильственного «зеркального» письма ведущей рукой: независимо от желания больной, рука при письме начинала двигаться в противоположную сторону.

Интеллект (составление рассказов по сюжетным картинкам, решение арифметических задач, пересказ текстов) у 27 испытуемых был полностью сохранен. Только у двух детей 9 и 10 лет, не демонстрировавших ранее никаких нарушений интеллекта, отмечались выраженные трудности при осмыслении и пересказе рассказов. При этом пересказ либо состоял из отдельных, не связанных по смыслу фрагментов, либо представлял собой исходную сюжетную канву, наполненную множественными конфабуляторными включениями. Интересно, что у одного из этих мальчиков одновременно с появлением подобных интеллектуальных нарушений возникли симптомы правостороннего пространственного игнорирования в рисуночных пробах.

Таким образом, у обследованных пациентов, особенно с АМТ, не выявлялось всего комплекса симптомов, составляющих классический синдром «расщепленного мозга» или синдром частичной перерезки МТ. Вместе с тем ряд черт демонстрировал определенное сходство с этими клиническими моделями. Это, прежде всего, проявления унилатерального игнорирования, симптомы, сходные с аномией, трудности переноса поз руки и выполнения тактильных проб без зрительного контроля. Следует подчеркнуть, что эти симптомы были выражены негрубо и носили характер единичных проявлений.

Можно говорить о своеобразной возрастной динамике описанного синдрома. С увеличением возраста изменяется степень выраженности симптомов, они становятся все более стертыми и проявляются только в

сенсibilизированных условиях. Это может быть связано с процессами постепенной компенсации изначально дефицитарного межполушарного взаимодействия. У некоторых детей подобные компенсаторные перестройки могут протекать не так успешно, как у большинства сверстников с аналогичной патологией. Например, в возрасте 9-10 лет возможно возникновение декомпенсации и появление особых затруднений в сфере вербального интеллекта, сходных с симптомами дисфункции фронтальных систем. Необходимо помнить, что возраст 9-10 лет является одним из «значимых этапов микроструктурных изменений ансамблевой организации лобной области» (Корсакова, Микадзе, Балашова, 2001).

Многие из составляющих выявленного синдрома носят правополушарный характер. Этот факт может свидетельствовать о значительной функциональной роли правого полушария в обеспечении межполушарного взаимодействия. Можно предположить, что именно правое полушарие запускает и контролирует функционирование комиссуральной системы мозга в онтогенезе. С другой стороны, необходимо учитывать и разницу в функциональных связях комиссур с полушариями мозга (Буклина, 2004).

Роль межполушарного взаимодействия в развитии двигательной сферы в детском возрасте

Нейропсихологический подход дает исследователям возможность изучать не только варианты синдромов, обусловленных отклонениями в развитии комиссуральной системы мозга или возникшей во взрослом возрасте патологией. Этот подход позволяет также обратиться к детальному рассмотрению роли межполушарного взаимодействия в реализации отдельных психических процессов. Особенно интересно в этой связи рассмотрение двигательной сферы, поскольку именно сенсомоторный уровень психических процессов является базисным для складывания в нормальном и аномальном онтогенезе когнитивного функционирования и поведения (Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).

Мозговая организация и онтогенез двигательной сферы

В отечественной нейропсихологии детского возраста выделяют три основных уровня организации межполушарного взаимодействия, последовательно возникающих в онтогенезе (Семенович, 2001). **Первый** уро-

вень включает межполушарные связи ствола мозга и базальных ядер. На этом уровне «закладывается базис для обеспечения нейрофизиологических, нейрогуморальных, соматовегетативных и нейрохимических асимметрий, лежащих в основе соматического, аффективного и когнитивного статуса ребенка» (Семенович, 2001, с. 97). **Второй** уровень - это уровень межгиппокампальных комиссур. Их комплекс осуществляет межполушарную полисенсорную, межмодальную и эмоционально-мотивационную интеграцию, инициирует и стабилизирует взаимоотношения между гемисферами. Наконец, **третий** уровень (уровень транскаллозальных связей) обеспечивает межполушарную организацию в сфере произвольной регуляции и когнитивных стилей личности.

Дефицитарность любого из трех уровней отражается на двигательной сфере ребенка.

Исследования отечественных психологов показывают, что от внутриутробного периода до 3 лет ведущая роль в психическом развитии ребенка принадлежит сенсорным (тактильным, вкусовым, обонятельным, слуховым, зрительным) системам (Лебединский, 2003; Корсакова, Микадзе, Балашова, 2001; Семенович, 2001; Психология развития, 2001). В этот период закладывается взаимосвязь сенсорной и моторной сфер, то есть организуются горизонтальные (реципрокные взаимодействия конечностей, конвергенция глаз) и вертикальные (опто-оральные, опто-мануальные) сенсомоторные связи. По словам А.В. Семенович, к 2-3 годам у ребенка формируются предпосылки будущего психофизиологического «стиля» психической деятельности с базой для формирования полушарных «локусов контроля» (Семенович, 2001; Семенович, Ланина, 2004).

В первые три года жизни специализация корковых полей мозга невелика. В этот же возрастной период подкорковые структуры, являясь достаточно зрелыми уже к моменту рождения ребенка, обеспечивают фоновые уровни (тонус, энергетику, пластичность) любого психического процесса.

От 3 до 7-8 лет психическое развитие ребенка характеризуется наиболее интенсивной дифференциацией корковых проекционных отделов. В 3-4 года начинается дифференциация корковых отделов двигательного анализатора. Моторный репертуар ребенка расширяется и усложняется. Обогащается «схема тела», тонкая моторика, артикуляции, предметные действия. Появляется связь движений с речевыми действиями. Именно на этом этапе онтогенеза вводятся в действие механизмы межполушарного переноса, стабилизируются все основные моторные и сенсорные асимметрии операционального уровня, формируются полушарные «локусы

контроля». В это время у большинства детей устанавливается доминантность левого полушария в отношении двигательных функций.

На следующем этапе, который длится до 15-18 лет, продолжается дифференцировка мозговой коры, но уже в ассоциативных областях. Наиболее интенсивные перестройки происходят в левом полушарии (у праворуких). Достигает своей морфофункциональной зрелости мозолистое тело, главной ролью которого становится контроль за нижележащими комиссурными системами, а также обеспечение межфронтального взаимодействия и закрепление функционального приоритета лобных отделов левого или правого полушария в различных видах психической деятельности.

Нейропсихологическое исследование особенностей межполушарного взаимодействия у здоровых детей, при задержке психического развития и при синдроме Дауна

Нейропсихологическое исследование некоторых особенностей межполушарных отношений в двигательной сфере у детей с различными формами отклонений в психическом развитии представляет несомненный интерес. Оно может показать ряд новых аспектов проблемы формирования межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия в онтогенезе.

В качестве «клинических моделей» для данного исследования были выбраны дети с задержкой психического развития (ЗПР) и дети, больные синдромом Дауна. Такой выбор был обусловлен рядом причин.

Прежде всего, эти группы детей представляют разные варианты психического дизонтогенеза. Болезнь Дауна – один из наиболее ярких примеров генетической патологии, которая детерминирует симптомы стойкого недоразвития психической сферы (Лебединский, 2003). В современной психологии аномального развития существуют представления о том, что это недоразвитие носит тотальный характер и сказывается преимущественно на формировании высших уровней всех психических функций, в частности, праксиса. У детей с синдромом Дауна отмечается недостаточная точность движений, неспособность их предварительно планировать и контролировать, дефицит пространственных представлений и пространственно-моторных координаций (Davis, Kelso, 1982; Henderson et al., 1981). При синдроме Дауна снижены пороги тактильной чувствительности, что может приводить к изменениям в работе кинестетической со-

ставляющей движений (Brandt, 1996; Stratford, 1980). Однако особенности межполушарных отношений при этом заболевании остаются практически неизученными. Пока не уточнен и вопрос о том, какие аспекты этих отношений страдают при болезни Дауна.

Задержанное психическое развитие – другой вариант дизонтогенеза. Этиологически он является более вариативным, чем болезнь Дауна, может быть обусловлен и биологическими, и средовыми (социальными) причинами. Такое отставание в развитии носит относительно парциальный характер и является обратимым при применении адекватных психолого-педагогических коррекционных воздействий (Лебединская, 1980; Лебединский, 2003; Марковская, 1993). Несмотря на то, что ЗПР посвящено огромное количество исследований, нюансы развития межполушарных связей в двигательной сфере таких детей пока не привлекали внимания психологов. Между тем известно, что при данном виде дизонтогенеза очень часто имеет место дисфункция подкорковых образований мозга, а именно они играют принципиальную роль в становлении межполушарных отношений на этапе раннего онтогенеза.

В нашем исследовании приняли участие 100 детей 4-6 лет, посещавших различные дошкольные учреждения г. Москвы. Среди них было 50 здоровых детей и 50 детей с ЗПР. Все дети проходили комплексное медицинское (в том числе психоневрологическое) обследование. В группе здоровых детей было 48% мальчиков и 52% девочек, в группе ЗПР – 64% мальчиков и 36% девочек. Также было обследовано 8 больных с синдромом Дауна в возрасте 9-11 лет (средний возраст 10 лет). В этом возрасте ребенок с синдромом Дауна обычно только начинает учиться в школе, и ее влияние пока еще не очень значительно. Кроме того, именно с этого возраста для обследования детей с синдромом Дауна можно адекватно применять батарею нейропсихологических методик. Дети с синдромом Дауна воспитывались в семье и посещали занятия в Центре социальной адаптации и реабилитации. Среди них было два ребенка с т.н. мозаичной формой синдрома Дауна и шестеро детей с трисомией-21 (классическая форма). Все дети с синдромом Дауна посещали школу с 7-8 лет, большинство из них - вспомогательную. Среди них преобладали мальчики (их в обследованной выборке было 75%).

Для исследования межполушарных отношений в сфере произвольных движений использовались экспериментальные методики, разработанные А.Р. Лурия (2000). Методический комплекс включал исследование *кинестетического* праксиса (мономануального воспроизведения поз руки по зрительному и кинестетическому образцу, переноса поз с одной руки на

другую без зрительного контроля), *кинетического (динамического)* праксиса (выполнения реципрокной координации, пробы «кулак-ребро-ладонь» и др.), *пространственного* праксиса (т.е. воспроизведения пространственно организованных поз рук различной сложности по зрительному образцу), а также *письма* и *рисунка*. Именно эти пробы позволяют наиболее рельефно оценить межполушарное взаимодействие в двигательной сфере (особенно это относится к бимануальным пробам), увидеть влияние сформированности межполушарных связей на успешность выполнения пространственных двигательных задач, оценить степень зрелости и гибкости межполушарных отношений в моторной сфере.

При интерпретации результатов исследования определялся процент детей, успешно выполнивших предложенные пробы, анализировались качественные особенности допускаемых ошибок, сравнивались особенности межполушарных отношений в норме, при ЗПР и при синдроме Дауна, оценивались возрастные различия.

Здоровые дети и дети с ЗПР отвечали на вопросы «Сенсibilизированного опросника для определения руки», разработанного кафедрой психиатрии ВоМИ, НИИ гигиены детей и подростков (Хомская и соавт., 1995). Их ответы показывают, что в обеих группах леворукость и амбидекстрия встречаются относительно редко, а преобладают праворукие дети, причем количество детей с выраженной праворукостью является максимальным среди 6-летних (они составляют 61% здоровых детей и 55% детей с ЗПР). Семейное левшество встречается меньше, чем у трети обследованных детей.

У детей с синдромом Дауна чаще, чем у здоровых детей и детей с ЗПР, встречается семейное левшество (у 63% обследованных). Ответы на вопросы о мануальных предпочтениях при выполнении разных предметных действий показывают, что у 38% детей с синдромом Дауна имеют место проявления леворукости или амбидекстрии, причем среди таких детей преобладают мальчики.

В таблице 7.1 представлены результаты выполнения проб *кинестетического* праксиса (праксиса позы) правой (ПР) и левой (ЛР) рукой .

Таблица 7.1. **Выполнение проб праксиса позы здоровыми детьми, детьми с ЗПР и детьми с синдромом Дауна (*- процент испытуемых, успешно выполнивших пробы; 100% - все дети данного возраста в соответствующей группе) (Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).**

Группы испытуемых	Возраст (полных лет)	Праксис позы по зрительному образцу		Праксис позы по кинестетическому образцу		Перенос поз	
		ПР	ЛР	ПР	ЛР	С ПР на ЛР	С ЛР на ПР
Здоровые дети (n=50)	4	72*	90	72	67	67	60
	5	92	92	62.5	62	82	94
	6	97	93	80	90	89	89
Дети с ЗПР (n=50)	4	91	81	71	52	67	40
	5	87.5	92	75	67	76.5	76.5
	6	90	90	97	93	78	83
Дети с синдромом Дауна (n=8)	9-11	12.5	25	-	-	12.5	12.5

Если сопоставить в целом здоровых детей и детей с ЗПР, то оказывается, что дети обеих групп довольно успешно справляются с выполнением проб праксиса позы *по зрительному образцу*. Что касается латеральных различий, то здоровые дети 4-х лет и дети 5-ти лет с ЗПР несколько лучше выполняют эти пробы левой рукой. В других возрастных группах пробы либо выполняются одинаково успешно правой и левой рукой, либо доминирует правая рука (таблица 7.1), что свидетельствует о стабилизации ведущей руки к этому возрасту. Дети с синдромом Дауна выполняют данные пробы значительно хуже, чем здоровые дети и дети с ЗПР, хотя по возрасту они самые старшие из наших испытуемых. Они часто путают пальцы, осуществляют развернутый поиск нужной позы, который крайне редко приводит к успеху. У них отмечается много синкинезий, когда при выполнении пробы одной рукой непроизвольно подключается другая ру-

ка или открывается рот, начинает двигаться язык и т.п. Кроме того, у этих детей можно говорить о наличии отчетливых трудностей зрительно-моторных координаций. В группе детей с синдромом Дауна отмечается несколько лучшее выполнение проб праксиса позы по зрительному образцу ведущей (левой у большинства детей в исследованной выборке) рукой.

Пробы на праксис позы *по кинестетическому образцу*, как уже было отмечено ранее (Балашова, Казакова, 2004), являются для здоровых детей и детей с ЗПР более сложными. Однако и в этом виде праксиса у здоровых детей различия в успешности выполнения проб правой и левой рукой относительно невелики, а вот в группе ЗПР преимущество правой руки делается с увеличением возраста более заметным (таблица 7.1). Таким образом, у здоровых детей к 6-ти годам в праксисе позы левая рука «обгоняет» правую, что, вероятно, говорит об установившейся роли правого полушария в контроле за кинестетическими ощущениями. Немного забегаая вперед, заметим, что это предположение подтверждается и тем, что в возрасте 6 лет у них практически исчезает разница при переносе поз. В группе ЗПР такого преимущества не наблюдается, хотя видно, что положительная возрастная динамика, отмечающаяся при выполнении проб кинестетического праксиса левой рукой, более отчетлива, чем при выполнении правой рукой.

У здоровых детей и у детей с ЗПР разных возрастов также выявляются некоторые различия в успешности *переноса поз* с одной руки на другую по кинестетическому образцу. Так, перенос поз с левой руки на правую удается детям с ЗПР 4-летнего возраста хуже, чем перенос с правой руки на левую (таблица 7.1). Наоборот, в 6-летнем возрасте большее число детей с ЗПР справляется с переносом поз с правой руки на левую. Здоровые дети 4-х лет в целом успешнее переносят позы с правой руки на левую, дети 5-ти лет - с левой руки на правую (таблица 7.1). Таким образом, тенденция возрастных изменений в переносе поз в группе здоровых детей и в группе ЗПР одинакова. Можно лишь отметить, что в группе ЗПР эта тенденция является менее плавной.

Детям с синдромом Дауна пробы на праксис позы *по кинестетическому образцу* и *перенос поз* с одной руки на другую без контроля зрения доступны только в единичных случаях. Это может быть обусловлено дефицитом тактильной и проприоцептивной чувствительности. Известно, что дети с умственной отсталостью имеют более высокие пороги чувствительности, чем обычные дети; затруднения в тактильной сфере при синдроме Дауна могут быть связаны с недостатком целостности воспри-

ятия и межмодальных взаимодействий, с нарушениями мышечного тонуса (Ковязина, Шапиро, 1999). У детей с синдромом Дауна ниже контрастная чувствительность, чем у здоровых детей; ее уровень у 7-летнего ребенка с болезнью Дауна соответствует уровню развития этой функции у годовалых здоровых младенцев (Martinez-Selva et al., 1995).

В таблице 7.2 представлены результаты выполнения проб *динамического праксиса*.

Таблица 7.2. **Выполнение проб динамического праксиса здоровыми детьми, детьми с ЗПР и детьми с синдромом Дауна (*- процент испытуемых, успешно выполнивших пробы; 100% - все дети данного возраста в соответствующей группе) (Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).**

Группы испытуемых	Возраст (полных лет)	«Кулак-ребро-ладонь»		Реципрокная координация
		ПР	ЛР	
Здоровые дети (n=50)	4	40*	13	47
	5	71	65	65
	6	72	72	100
Дети с ЗПР (n=50)	4	27	13	47
	5	59	59	59
	6	67	61	67
Дети с синдромом Дауна (n=8)	9-11	12.5	12.5	25

Некоторые пробы *динамического праксиса* (например, пробу «кулак-ребро-ладонь») здоровые дети и дети с ЗПР успешнее выполняют правой рукой, причем ее преимущество наиболее заметно в младшей возрастной подгруппе. По-видимому, эти данные позволяют говорить о том, что проявления ведущей роли левого полушария в динамической составляющей праксиса начинают отмечаться довольно рано. С возрастом эта роль стабилизируется и устанавливается преимущественный контроль левого полушария за динамическими характеристиками движений. Проба на реципрокную координацию, непосредственно оценивающая межполушарное

взаимодействие на уровне передних отделов мозга и мозолистого тела, выполняется одинаково успешно здоровыми детьми и детьми с ЗПР младшей возрастной подгруппы. Вероятно, в этом возрасте межполушарное взаимодействие, обеспечиваемое подкорковыми структурами мозга, функционирует приблизительно одинаково у здоровых детей и у детей с ЗПР. По мере увеличения хронологического возраста (а значит, по мере созревания коры и мозговых комиссур) отставание детей с ЗПР от здоровых сверстников делается все более заметным (таблица 7.2), что согласуется с имеющимися литературными данными (Лебединский, 2003). Наиболее характерными ошибками в обеих группах являются трудности включения в задание, неравномерный темп деятельности, неодновременное выполнение или сбой в одной из рук (причем чаще в правой). Среди детей с синдромом Дауна с реципрокной координацией справляется всего 25%, причем даже в этих случаях проба выполняется медленно, нестабильно (т.е. ребенок не может придерживаться правильного выполнения в течение сколько-нибудь длительного времени), с включением внешнего речевого опосредования. Еще более серьезные затруднения наблюдаются у детей с синдромом Дауна в пробе «кулак-ребро-ладонь». В некоторых случаях они способны усвоить программу, однако ее выполнение, как правило, грубо нарушается вследствие инертности, персевераций, потерь элементов, ошибок при воспроизведении их порядка и т.п.

В таблице 7.3 представлены некоторые данные о сформированности у исследованных групп детей *письма и рисунка*.

Таблица 7.3. **Выполнение письма и рисунка здоровыми детьми, детьми с ЗПР и детьми с синдромом Дауна (*- процент испытуемых, выполнивших задания; 100% - все дети данного возраста в соответствующей группе) (Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).**

Группы испытуемых	Возраст (полных лет)	Дети, умеющие писать простые слова печатными буквами и не допускающие ошибок в письме		Дети, умеющие рисовать неведущей рукой
		ведущей рукой	неведущей рукой	
Здоровые дети (n=50)	4	60*	-	60
	5	65	6	76
	6	89	22	50
Дети с ЗПР (n=50)	4	7	-	53
	5	35	-	71
	6	83	17	67
Дети с синдромом Дауна (n=8)	9-11	25	-	-

Среди здоровых детей больше умеющих писать ведущей и даже неведущей рукой, чем среди детей с ЗПР (особенно разница заметна в младшей возрастной подгруппе). Во всех возрастных подгруппах среди различных типов ошибок преобладают графомоторные трудности (нечеткость линий, их разрывы), нарушения метрики, лишние штрихи и буквы. С увеличением возраста число таких ошибок уменьшается. Максимальная частота «зеркальных» ошибок при письме отмечается в 5-летнем возрасте. При письме неведущей рукой таких ошибок, естественно, допускается больше, причем в группе ЗПР отсутствует их положительная возрастная динамика. Данный факт говорит о медленном темпе формирования и нестабильности уже сформировавшихся паттернов функциональной асимметрии мозга. Одним из следствий этого может являться слабость контроля правого полушария за направлением вектора сканирования при зрительном восприятии пространства, и левого полушария - за ведущей рукой. Результаты исследования письма ведущей рукой у детей с синдро-

мом Дауна показывают, что они в возрасте 9-11 лет демонстрируют приблизительно такие же результаты, как дети с ЗПР 4-5 лет (таблица 7.3). Ошибки у них в целом аналогичны тем, что встречаются у других детей, однако следует отметить более значительную частоту макрографий. По литературным данным также известно о том, что для детей с синдромом Дауна характерны первичные зрительно-пространственные трудности в письме и рисунке: координатные ошибки (повороты букв, рисунков), метрические ошибки (искажения размеров букв и фигур и их частей), структурно-топологические нарушения (Ковязина, Шапиро, 1999).

Все здоровые дети и дети с ЗПР охотно соглашаются рисовать ведущей рукой, хотя и допускают при этом разнообразные ошибки (например, проекционные ошибки встречаются практически у всех детей, у многих наблюдаются графомоторные трудности, микро- и макрографии). Структурно-топологические и координатные ошибки встречаются преимущественно у детей с ЗПР и с синдромом Дауна. Рисовать неведущей рукой соглашаются лишь некоторые из числа здоровых детей и детей с ЗПР, хотя рисовать неведущей рукой умеет большее количество детей, чем писать. Все обследованные нами дети с синдромом Дауна не умели писать и рисовать неведущей рукой (таблица 7.3), что свидетельствует об отсутствии гибкости функциональной специализации полушарий при этом виде психического дизонтогенеза.

В таблице 7.4 представлены данные о сформированности некоторых координатных пространственных представлений и о выполнении проб *пространственного* праксиса.

Таблица 7.4. Данные о сформированности некоторых координатных пространственных представлений и о выполнении проб пространственного праксиса здоровыми детьми, детьми с ЗПР и детьми с синдромом Дауна (*- процент испытуемых, успешно выполнивших пробы; 100% - все дети данного возраста в соответствующей группе) (Ковязина, Балашова, Казакова, 2005).

Группы испытуемых	Возраст (полных лет)	Дети, правильно указывающие правую и левую руку		Пространственный праксис (пробы Хэда)
		у себя	у психолога	
Здоровые дети (n=50)	4	80*	40	-
	5	71	59	23
	6	100	94	61
Дети с ЗПР (n=50)	4	40	33	-
	5	71	59	17
	6	94	78	39
Дети с синдромом Дауна (n=8)	9-11	-	-	-

У здоровых детей отмечается положительная возрастная динамика представлений о координатах пространства и в сфере пространственного праксиса. С увеличением возраста у них, например, уменьшается частота «зеркальных» ошибок при выполнении заданий на пространственный праксис (проб Хэда). При ЗПР также отмечается положительная возрастная динамика в этом виде праксиса, однако дети с ЗПР, как правило, существенно отстают от своих здоровых сверстников. С увеличением возраста у них при выполнении проб пространственного праксиса не так быстро уменьшается количество «зеркальных» ошибок, отмечаются симптомы, в целом нетипичные для здоровых детей - например, случаи упрощения позы-образца. У некоторых детей с ЗПР наблюдается и своеобразные, практически не встречающиеся в норме нарушения координатных пространственных представлений: они могут правильно показать правую и левую руку у психолога и ошибаются, показывая правую и левую руку у себя. Подобная диссоциация может свидетельствовать как о

нестойкости базисных, опирающихся на «схему тела», представлений о системе координат, так и о возможных отклонениях от «нормативной» последовательности формирования пространственных представлений при ЗПР.

Детям с синдромом Дауна доступно выполнение лишь отдельных, наиболее простых проб пространственного праксиса. Эти дети допускают много «зеркальных» и соматотопических ошибок, им практически недоступны «перекрестные» позы и т.п.

В целом, полученные данные свидетельствуют о том, что в формировании парной работы полушарий мозга в двигательной сфере у здоровых детей и у детей с различными видами дизонтогенеза существует ряд отличий.

В норме становление межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия носит, безусловно, гетерохронный характер. Поэтому у исследованных нами дошкольников мы сталкиваемся с достаточно полно сформированным **первым** уровнем межполушарных связей, в то время как **второй** и **третий** уровни еще находятся у них в процессе формирования. Это приводит к тому, что здоровым детям 4-х - 6-ти лет еще не в полной мере удаются сложные бимануальные движения, автоматизированное выполнение моторных программ, осуществление пространственно организованных двигательных актов, опирающихся на «схему тела» и речевой уровень репрезентации пространственных отношений. У некоторых из них еще не окончательно стабилизировались различные моторные и сенсорные асимметрии. Вместе с тем, сравнение между собой результатов здоровых детей 4-х, 5-ти и 6-ти лет показывает, что функциональная организация межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия находится в этом возрастном диапазоне в состоянии постоянного поступательного развития.

У детей с ЗПР отличия от нормы носят, прежде всего, количественный характер. Формирование различных видов праксиса, стабилизация полушарной специализации в движениях, складывание сложной, иерархически организованной функциональной системы межполушарных отношений проходит у детей с ЗПР те же этапы, что и в норме, но только в более медленном и неравномерном темпе. Для большинства из них не характерны выраженные нарушения мышечного тонуса, глазодвигательных реакций, тактильной чувствительности, кинестетических (проприоцептивных) компонентов праксиса, сенсомоторной сферы. Это указывает на относительную сохранность функционирования стволовых и подкорковых образований, обеспечивающих «фоновые» компоненты произволь-

ных движений и одновременно являющихся функциональным субстратом базисных составляющих межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия. Отмечающееся в группе ЗПР отставание в темпе формирования полушарных звеньев праксиса и, следовательно, межполушарного взаимодействия на уровне мозолистого тела может быть связано с тем, что максимум нагрузки по обеспечению парной работы полушарий мозга падает на подкорковые образования, а они не всегда могут справиться с такой ролью. Свидетельством этого являются столь часто наблюдающиеся у детей с ЗПР трудности вхождения в задания, симптомы общей и парциальной истощаемости, проявления инертности, иногда достигающие степени персевераций. Нельзя исключить, что подобная «вторичная» дефицитарность подкорковых образований и обеспечиваемых ими уровней межполушарного взаимодействия приводит у детей с ЗПР к относительно высокой частоте и устойчивости «зеркальных» ошибок в пространственном праксисе. Кроме того, характер нарушений выполнения различных проб праксиса говорит о том, что симптомы «задержки» возникают или особенно отчетливо проявляются тогда, когда необходимо включение функциональной активности **левого** полушария мозга. Именно поэтому отличия от нормы становятся заметными в тех заданиях, где значима роль динамической (кинетической) организации движений и их произвольной речевой регуляции (по сравнению с пробами, выполнение которых опирается преимущественно на интеро- и экстероцептивную полисенсорную информацию).

При синдроме Дауна мы сталкиваемся не столько с задержкой функциогенеза латеральных (полушарных) факторов, сколько с их недоразвитием в силу искаженного формирования мозговых структур под влиянием генетической патологии. Как следствие, грубо нарушается формирование комиссурального уровня межполушарного взаимодействия. Но необходимо подчеркнуть, что при синдроме Дауна сбои межполушарного взаимодействия отмечаются на всех уровнях парной работы полушарий. Об этом свидетельствуют наблюдающиеся у всех без исключения детей с синдромом Дауна многочисленные и многообразные синкинезии, нарушения мышечного тонуса, недостаточность конвергенции и другие глазо-двигательные нарушения (например, косоглазие), первичные нарушения кинестетического праксиса (как мануального, так и орального), очень плохая графическая деятельность (в частности, тенденции к макрографиям в рисунке и письме), дизартритная речь. У этих детей отмечается накопление левосторонних сенсорных и моторных знаков, грубые дефекты выполнения реципрокной координации и других проб динамического

праксиса. Все это указывает на значительную дефицитарность стволовых, подкорковых образований и транскортикальных связей, т.е. на несформированность вертикальной и горизонтальной организации мозга.

Еще один аспект полученных результатов, который важно не оставить без внимания, касается особенностей становления межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия у детей с леворукостью. Хорошо известно, что наличие фактора левшества в большинстве случаев предполагает атипичное, с точки зрения мозговой организации, протекание психического онтогенеза (Семенович, 2002). Обычно у левшей наблюдаются искажения, своеобразные задержки и диспропорции формирования разных психических функций: речи (устной и письменной), чтения, счета, конструктивных процессов, пространственных представлений, эмоциональной сферы и т.п. Они являются «группой риска» в плане возникновения логоневрозов (заикания) и патохарактерологических особенностей личности (Семенович, 1991, 2002; Манелис, 1991; и др.).

Однако полученные данные указывают на значительную мозаичность, вариативность в темпе и качестве формирования различных аспектов межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия в двигательной сфере у амбидекстров и леворуких детей в норме и при ЗПР. Например, нельзя сказать, что амбидекстры и леворукие дети с ЗПР во всех двигательных пробах демонстрируют более низкие результаты, чем их здоровые сверстники. Они хуже выполняют пробы праксиса позы по зрительному образцу, перенос поз, пробу «кулак-ребро-ладонь»; у них чаще встречаются «зеркальные» ошибки в письме. Вместе с тем они более успешно, чем здоровые дети, справляются с пробами праксиса позы по кинестетическому образцу, с реципрокной координацией, с пробами Хэда. У них лучше, чем у здоровых амбидекстров и леворуких детей, сформированы координатные представления о латерализации собственного телесного пространства, однако по степени сформированности представлений о латерализации внешнего пространства они отстают от здоровых сверстников. Можно предположить, что при ЗПР медленнее, чем в норме, складывается четкая специализация полушарий мозга в обеспечении различных видов психической деятельности, в частности, праксиса. Вероятно, здесь играет роль и относительная функциональная разобщенность мозговых полушарий при левшестве (Семенович, 1991). На это, например, указывает тот факт, что среди амбидекстров и леворуких детей с ЗПР больше детей умеют рисовать неведущей рукой. Следует отметить и то, что правое полушарие мозга, формирующееся и функционирующее в двигательной сфере у леворуких детей как доминантное, далеко не всегда

может справиться с успешным осуществлением этой роли. Анализ наших данных показывает, что амбидекстры и леворукие дети в большинстве случаев хуже выполняют многие двигательные пробы именно левой рукой, причем эта тенденция отчетливее выражена у детей с ЗПР. Аналогичная закономерность отмечается и у леворуких детей с синдромом Дауна.

Изучение проблемы межполушарного взаимодействия при нормальном развитии и при различных вариантах дизонтогенеза, безусловно, является очень значимой для многих научных дисциплин, исследующих ранний онтогенез. Она представляет несомненный интерес и для сегодняшней нейропсихологии детского возраста. Без понимания закономерностей интегративной работы мозга, в обеспечении которой межполушарные связи играют принципиальную роль, представления о мозговой организации психики будут оставаться фрагментарными и неточными.

Анализ отечественных и зарубежных публикаций последних десятилетий, посвященных данной проблематике, прежде всего, демонстрирует гетерохронность как в созревании различных комиссуральных систем мозга, так и в формировании обеспечиваемых ими аспектов межполушарного взаимодействия. Исследования особенностей межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия (на модели произвольных движений) у здоровых детей также показывают существование определенных индивидуальных различий в характере и скорости складывания сложных и многоуровневых отношений между мозговыми гемисферами. Следующий факт, реально подтвержденный многообразными клиническими наблюдениями и психологическими исследованиями – это обязательное присутствие симптомов отклонений в формировании межполушарного взаимодействия при различных типах дизонтогенеза. Такие отклонения могут выражаться преимущественно в замедлении складывания функциональной специализации и межполушарного взаимодействия, в недоразвитии или искажении иерархической структуры разных паттернов межполушарных отношений. Наконец, крайне важным является и констатация того, что отклонения в складывании межполушарного взаимодействия при рассмотренных вариантах мозговой патологии и дизонтогенеза не всегда приводят к остановке психического развития или к явлениям необратимого регресса. Даже в случаях полной АМТ исследователи отмечают наличие многообразных функциональных компенсаторных перестроек, позволяющим решать различные когнитивные и поведенческие задачи. Однако накопление клинических и психологических данных приводит к возникновению новых вопросов. Каков вклад каждого из полу-

шарий мозга в «запуск» и «развертывание программы» онтогенеза межполушарных отношений? Можно ли говорить в этой связи о приоритетной роли правой гемисферы? Каковы отличия между компенсаторными и дефицитарными симптомами при патологии МТ? Ответы на эти непростые вопросы могут быть получены в дальнейших исследованиях.

Глава 8

НЕЙРОАКТИВНЫЕ СТЕРОИДЫ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ЛАТЕРАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА

Моренков Э.Д., Петрова Л.П.

Введение

Процессы формирования половой дивергенции структурной и функциональной асимметрии мозга в ходе онто- и филогенетического развития позвоночных до настоящего времени не привлекали должного внимания нейробиологов. Полученные доказательства ее генетической обусловленности у представителей отдельных таксонов весьма фрагментарны, а предварительные оценки относительного вклада гормональных и средовых факторов в направленность и степень ее проявления у рыб, амфибий, рептилий и птиц не дают оснований для обобщающих выводов.

Установленная сравнительно недавно на грызунах зависимость сексуального диморфизма некоторых переднемозговых, стволовых и спинальных структур от половых стероидных гормонов в чувствительные периоды не получила убедительных подтверждений на других млекопитающих, в том числе на людях. С другой стороны, пока только у приматов, в первую очередь, у человека выявлены определяемые их пренатальным уровнем половые особенности асимметрии ряда корковых областей, пальцев и кистей рук, конечностей в целом и других морфометрических показателей.

Не менее важными представляются обнаруженные нами факты не одновременности раскрытия правых и левых глаз и слуховых проходов, асинхронности включения систем зрительного и слухового восприятия у самцов и самок незрелорождающихся животных, а также половой дивергенции поздней и моторной асимметрии. Впервые установлено, что уровни половых стероидов в чувствительный перинатальный период оказывают существенное модулирующее влияние на эти проявления функциональной асимметрии. Заслуживает внимания и заключение об отсут-

ствии принципиальных различий в степени выраженности изученных поведенческих признаков латеральности у различных животных и человека и у представителей обоих полов, не согласующееся с широко распространенными мнениями о большей асимметрии маскулинного и, прежде всего, человеческого мозга.

Сравнительный подход обеспечивает возможность определения относительной роли генетических, гормональных и средовых факторов в формировании наиболее рано возникших в процессе эволюции и имеющих существенное значение для общей приспособленности сенсорных и поведенческих асимметрий. Использование разнообразных модельных объектов необходимо для понимания взаимосвязи и механизмов развития возрастных изменений, нейроэндокринных нарушений и мозговой патологии у людей.

Следует отметить, что традиционные представления о действии нейроактивных стероидов в качестве модуляторов геномной транскрипции в последние годы сменяются новыми взглядами, учитывающими негеномный, мембранный механизм их влияния на ЦНС. Они основываются на данных о том, что половые гормоны, легко проникающие в нервные и глиальные клетки и связывающиеся с цитоплазматическими и ядерными рецепторами, оказывают не только предопределяющие развитие признаков полового диморфизма мозга программирующие (permanent organizational) воздействия в чувствительные периоды, но и непосредственно регулируют возбудимость нейронов, быстро связываясь с мембранными и цитозольными рецепторами и, таким образом, обеспечивая преходящие, тормозные или активирующие (permissive activational) эффекты.

При интерпретации поведенческих, цитологических и нейрофизиологических эффектов этих биологически активных соединений необходимо учитывать способность к синтезу нейростероидов в нервной ткани, обнаруженную сравнительно недавно. Следует иметь в виду, что последствия прямого или опосредованного стрессом изменения уровней половых и нейростероидов в раннем возрасте отражаются не только на гормональном статусе, поведении и физических показателях взрослого организма, но и на особенностях пролиферации, миграции, апоптоза, синаптогенеза и дифференцировки нейронов ряда структур мозга. В эти процессы вовлекаются как андрогены и эстрогены, так и их предшественники и метаболиты, прогестины, кортикостероиды и белковые рецепторы.

Однако конкретные механизмы их действия остаются недостаточно изученными, что определяет актуальность комплексного эксперимен-

тального подхода к выяснению взаимоотношений между поведенческими, морфофункциональными, электрофизиологическими и метаболическими проявлениями дивергентной по половому признаку, стероид-зависимой латерализации мозга.

Анализ литературы по данной проблеме приводит к заключению о необходимости пересмотра априорно принимаемой многими исследователями гормональной теории соматической и мозговой дифференциации, по которой формирование маскулинного поведения и фенотипа зависит от уровня гонадных андрогенов в чувствительные периоды, тогда как фемининный фенотип развивается при их отсутствии, или при нечувствительности к ним рецепторов (по принципу дефолта). С этой точки зрения, несколько парадоксальными представляются альтернативное мнение о необходимости эстрогенов для полноценной феминизации мозга и утверждение о ключевой роли в маскулинизации сексуально диморфичных ядер эстрадиола, образующегося в нейронах этих ядер из тестостерона при его ароматизации. Опытная проверка этих гипотез затрудняется из-за возрастных ограничений, различных эффектов эндогенных и экзогенных стероидов и необходимости, в связи с этим, существенной модификации стандартных приемов поведенческого тестирования, экспериментальных вмешательств и морфологического анализа.

До настоящего времени, несмотря на определенные доказательства универсальности явления асимметрии в ряду позвоночных, преобладают представления, согласно которым выраженность и направленность латерализованных форм поведения определяются индивидуальными, популяционными или линейными особенностями и могут меняться, в зависимости от возраста, пола, условий тестирования, диссиметрии окружающего пространства или сенсорных систем. Разнообразие используемых лабораторных моделей и ситуаций альтернативного выбора, пространственной ориентации в лабиринтах различных конструкций, обучения реакции активного избегания, мануальных операций, использования одной из конечностей для взятия корма и многих других затрудняет сопоставление результатов исследований на животных в данном направлении. В равной мере это касается применяемых при работе с людьми методик, включая дихотическое прослушивание, вероятностное программирование, праксис, решение когнитивных задач, тахистоскопическое предъявление и инвариантное опознание зрительных образов.

Изучение влияния стероидов на асимметрию у различных представителей млекопитающих и других позвоночных животных способствует выяснению общих принципов латерализации, поскольку на человеке

экспериментальные манипуляции с ранним изменением уровня гормонов невозможны. Исключения составляют клинические случаи нарушения гормональной регуляции, но сведения по асимметрии на этом материале крайне ограничены и противоречивы. Кроме того, данные клиники не всегда могут быть обобщены на нормальную популяцию. Наконец, в большинстве исследований на людях вопросы сексуального диморфизма асимметрии мозга рассматриваются в связи с различиями в способностях к решению ментальных, пространственных и вербальных задач у представителей каждого пола, в то время как остается не изученной базовая специфика стероид-зависимой функциональной латерализации мозга при ориентировочных, избегательных и панических реакциях, парных, групповых, агрессивных и субмиссивных взаимодействиях, проявлениях внимания, восприятия и невербальной коммуникации.

В настоящей работе рассматриваются литературные и собственные данные относительно видовых, возрастных и половых особенностей морфологической и функциональной асимметрии в норме, при действии стрессирующих факторов и после введения нейроактивных стероидов. В заключение делается попытка, на основе сравнительного материала, наметить перспективные направления дальнейших исследований латерализации мозга.

Для выяснения влияния генетических, гормональных и средовых факторов на развитие тревожности, страха, депрессий и формирование асимметрии представлялось целесообразным использование представителей различных таксонов, в том числе аудиосенситивных грызунов и других модельных объектов. Применение оригинальной и доступной методики поведенческого тестирования экспериментальных животных, в частности, аудиогенно-чувствительных, предварительно химически сенситизированных, гормонально импринтированных или сенсорно праймированных крыс разного пола и возраста в круглой арене открытого поля или в лабиринтах различных конструкций в сочетании с видео, фото и ЭЭГ-регистрацией, с последующим морфоконтролем способствовало решению поставленных в данном исследовании задач. Такой подход обеспечил возможность сопоставления моторных, сенсорных, морфологических и нейрохимических коррелятов стероид-зависимой асимметрии у человека и животных.

Формы проявления и роль пространственно-моторных асимметрий в поведении

Врожденное предпочтение одного из направлений при перемещениях в различных ситуациях ранее было показано у представителей разных таксономических групп позвоночных, включая рыб (Vallortigara et al., 2005; Bisazza et al., 2005), амфибий (Robins et al., 2002; Lippolis et al., 2002), рептилий (Hews et al., 2005), птиц (Casey, Lickliter, 2001; Skiba et al., 2002; Andrew, Brennen, 1983), грызунов (Castellano et al., 1987; Denenberg, 1977; Glick, Shapiro, 1985), дельфинов (Ridgeway, 1986; Yaman et al., 2003) и человека (Melekian, 1981; Bracha et al., 1987; Bradshaw, Bradshaw, 1988).

При индивидуальном тестировании лабораторных животных нередко регистрируются отклонения в траектории движения в ту или другую сторону в открытом поле, камерах Морриса, Порсолта, крестообразном, У-и Т-образном лабиринтах. Результаты отдельных экспериментов при этом, зачастую, не совпадают из-за индивидуальной вариабельности реакций и разного вклада сенсорных, моторных, аффективных и когнитивных составляющих в их осуществление.

Предпочтение левой стороны отмечалось у мышей некоторых линий (Collins, 1975; Korczyn, Eshel, 1979), а также крыс (Sherman et al., 1980), тогда как правосторонние перемещения преобладали у крыс Вистар (Santin et al., 1996; Glick, Ross, 1981; Schwarting, Borta, 2004), Спрэгг-Доули (Glick, Castellano, 1990; Castellano et al., 1987; Andrade et al., 2001), хомячков (Uziel, 1996) и селектированных по весу мозга мышей (Маркина и др., 2001, 2003). Асимметрия положения головы, хвоста или использования конечностей, глаз и ушей также свойственна отдельным представителям грызунов и других видов млекопитающих, включая обезьян (Laska, Tutsch, 2000).

Трудности анализа мозговых механизмов и внешних проявлений билатеральных асимметрий связаны с их многообразием. Они могут характеризоваться непостоянством, сменой дирекциональности (флуктуацией) в зависимости от функционального назначения, или быть наследственно закрепленными индивидуально или во всей популяции и различаться по признаку пола. Варьирующая, непостоянная и индивидуально закрепленная у отдельных особей, но не во всей популяции или виде асимметрия обеспечивает повышение суммарного объема обрабатываемой информации и общей приспособляемости. Действительно, исследования на рыбах (Sovrano et al., 2005; Miklosi, Andrew, 1999), птицах

(Gunturkun et al., 1999, 2000; Vallortigara et al., 2004) и обезьянах (Freeman et al., 2004; Hopkins et al., 2005; Cantalupo et al., 2001, 2003) показали, что благодаря этому улучшаются способности к пространственной ориентации, детектированию пищевых и опасных объектов, коммуникации, сохранению информации в памяти и адаптации к среде обитания. Например, шимпанзе, пользовавшиеся ведущей рукой для ловли термитов, достигали большего успеха, чем те обезьяны, которые пытались это сделать поочередно правой и левой рукой (McGrew, Marchent, 1999). Эта форма асимметрии имеет широкое распространение в животном мире и, теоретически, может иметь близкое к случайному биномиальное распределение. Крысы и мыши в тесте Коллинза на использование передних конечностей для доставания корма из горизонтальной трубки были распределены, согласно начальным результатам, примерно в равной пропорции, на относительно стабильных правшей, левшей и амбидекстров (Collins, 1985). Позднее среди мышей различных линий также было найдено одинаковое число правшей и левшей (Betancur et al., 1991). Выявленные в дальнейшем существенные отклонения от этого правила представляют интерес в связи с половыми отличиями, условиями развития, генетически обусловленной судорожной предрасположенностью и другими нарушениями деятельности мозга, с сопутствующими им особенностями когнитивных процессов.

Видовая или популяционная асимметрия может способствовать поддержанию социальной стабильности в группах, обеспечивая большую предсказуемость пищедобывательных, защитно-оборонительных, агрессивных и ранговых отношений. Например, потенциальные жертвы нападения хищников – рыбы, птицы и другие животные с расположенными по бокам головы глазами, большей частью при поведенческом тестировании активнее реагируют на опасность слева, а на пищевые объекты или встречающиеся на пути препятствия – справа. У животных с относительно большой бинокулярной зоной, таких, как амфибии, она необходима для быстрого детектирования соответствующих стимулов в боковых полях зрения для запуска реакции нападения или избегания. В популяциях хищников могут вырабатываться адаптации к предсказуемой направленности бегства потенциальной добычи, но тогда повысится и вероятность их встречи с противодействием.

Асимметрии при сближении друг с другом для передачи сигналов и социальных взаимодействий у дельфинов (*Tursiops aduncus*), включают телесные контакты с партнерами левым плавником при визуальном контроле с использованием преимущественно левого глаза (Sakai et al.,

2006). Функциональное значение профилей латеральной организации мозга у людей достаточно известно, поэтому ниже будет обращено внимание только на примеры их эволюционной преемственности и некоторые половые особенности.

Дивергентная по полу асимметрии, по нашему мнению, больше отвечает потребностям ориентировочно-исследовательского, пищедобывательного, агонистического, копуляторного, родительского поведения и, в целом, сохранения жизнеспособности не менее половины популяции при неблагоприятных ситуациях. Слишком высокой эффективности эволюционно стабильной стратегии хищников или потенциальных агрессоров этот фактор не сможет способствовать, если среди преследуемых ими будет некоторое число особей одного пола и большинство представителей другого пола, реагирующих противоположным образом. Данные ряда авторов, не учитывавших эти половые особенности, согласно развиваемой концепции, следует относить преимущественно к самцовым группам, обычно используемым в экспериментах и отличающимся сенсорной и моторной избирательностью. В таком случае, можно полагать, что поведение приближения и схватывания добычи у большего числа самцов контролируется правым глазом и ухом, а избегание новых, неожиданных и потенциально опасных объектов инициируется, скорее всего, с экстерорецепторов левой стороны. Соответственно, правое полушарие у них специализируется на общей оценке и хранении в памяти топографии и континуальных признаков окружающего пространства. Этого достаточно для рекогносцировки и успешного осуществления срочных видоспецифических реакций, например, бегства при возникновении страха. Текущая информация и память о конкретных объектах находятся под контролем левого полушария, которое необходимо для копинга, или принятия оптимальных решений о способах выхода из возникающих ситуаций.

Особые фемининные поведенческие стратегии, в отличие от типичных маскулинных, могут основываться на преимущественном использовании другого полушария для решения однотипных задач или, возможно, на определяемом иным соотношением нейроактивных стероидов в процессе развития принципе морфофункциональной инверсии, как это имеет место при «*situs inversus*». В качестве примера этого последнего явления могут служить рыбы определенных линий (*fsi*, *frequent situs inversus*), у которых измененному положению внутренних органов и мозга относительно сагиттальной плоскости соответствует смена латерализованных поведенческих реакций (Barth et al., 2005). У человека могут

складываться другие ситуации, поскольку в случаях *viscerum inversus*, когда сердце и печень располагаются справа, сохраняется доминантность левого полушария в контроле ведущей правой руки, речи и ряда когнитивных процессов.

Соматические и позно-моторные показатели функциональной асимметрии мозга

Половой диморфизм морфологической функциональной асимметрии мозга, который намечается у грызунов уже в перинатальном периоде, зависит от влияния материнских и секретлируемых собственными гонадами и нейронами стероидов. Диффузия стероидов от соседних зародышей в период внутриматочного развития также может иметь некоторое значение. Действительно, по данным Кларка и сотр. (1990) уровни андрогенов, определенные радиоиммунным методом в крови, были выше перед рождением у извлеченных из плаценты детенышей песчанок, которые развивались между двумя самцами, по сравнению с теми, которые располагались между двумя самками. В дальнейшем, у первых соматические и поведенческие показатели также были более маскулинными. Если у матерей в период беременности был повышен уровень эстрадиола и снижен уровень тестостерона, то у их дочерей открытие вагинального отверстия происходило раньше (Clark et al., 1991, 1993). Clark et al. (1994), Clark, Galef (1990) на том же объекте обнаружили тенденцию к преобладанию развития самцов в правом роге матки и самок в левом роге. Эти различия зависели от яичников, оперативное удаление которых слева приводило к вынашиванию самками в матке большего числа самцов, чем после удаления правого яичника. У самок с измененным расположением яичников в левом роге матки было больше самцов, чем в правом роге. Различия в общем числе зародышей в каждом из рогов при этом отсутствовали. Таким образом, на монгольских песчанках отчасти подтвердилось предположение о функциональном подразделении сторон женской репродуктивной системы, выдвинутое еще Гиппократом, полагавшим, что справа вынашиваются мальчики, а слева – девочки.

У крыс одностороннее удаление рога матки и яичника справа и беременность в левом маточном роге сопровождалась тенденцией к декстрализации латерального поведенческого профиля, с побежками преимущественно в правую сторону. Наоборот, синистральная поведенческая латерализация была свойственна самкам крыс с беременностью в правом

маточном роге. Этому соответствовало увеличение НА ДА правом гипоталамусе и стриатуме (Орлов, Черноситов и др., 2003).

Условия развития являются существенным фактором в процесс формирования полушарной доминантности. Показательно в этом отношении смещение в сторону левшества под влиянием хронического стрессирования в раннем возрасте предпочтения в использовании конечности для доставания корма у крыс (Tang, Verstynen, 2002). В контрольных группах самцов крыс обычно преобладают правши, составляющие в отдельных популяциях около 70% от всей численности (Pence et al., 2002; Guven et al., 2003).

Половая асимметрия, наряду с популяционной, выявлена у многих видов позвоночных. Так, среди кошек было найдено больше правшей, причем коты оказывались чаще левшами (Tan, 1992). Возможно, такая разница определяется уровнем тестостерона, поскольку после его введения самкам-правшам они становились амбидекстрами, что свидетельствует о его тормозном влиянии на левое полушарие. У самцов тестостерон не менял предпочтения лап (Tan et al., 1991). Псы также пользовались чаще левой передней лапой для сбрасывания с носа прилепленной к нему бумажки, тогда как суки предпочитали делать это правой лапой (Wells, 2003; Quaranta et al., 2004).

Имеются сведения, что обезьяны проявляют определенную степень предпочтения одной руки для манипуляций с пищевыми объектами. Самки макак-резусов (*Macaca mulatta*), которые предпочитали брать пищевые объекты правой рукой, чаще левшей демонстрировали позы подчинения и являлись объектами агрессии со стороны других особей, что указывает на их низкоранговое положение в сообществе. Среди самцов преобладали противоположные соотношения (Westergaard et al., 2004). Восприятие видоспецифических звуковых сигналов и их хранение в памяти обеспечивается у приматов левым полушарием.

На монгольских песчанках показано, что в перинатальный период тестостерон оказывает организующее и, возможно, активирующее влияние на использование передних лап. При видоспецифической позе опоры на три конечности, самцы поднимают чаще вверх левую, а самки правую переднюю лапу. Взрослые, гонадэктомированные в раннем возрасте самцы принимают, как правило, свойственную в норме самкам позу, а гонадэктомированные самки используют свои конечности при стойках сходным образом с самцами. Гонадэктомия взрослых песчанок устраняла сексуальный диморфизм в использовании передних конечностей. В норме различия в использовании конечностей зависят, по мне-

нию этих авторов, от расположения эмбрионов внутри матки и от влияния тестостерона в период развития асимметрии. Введение тестостерона самцам песчанок в 4-дневном возрасте приводило к значительно меньшей частоте опоры на правую переднюю лапу при стойках на трех конечностях. Самки после инъекции тестостерона в первую неделю чаще использовали свою правую лапу для опоры.

Как правило, преимущественному использованию конечности с определенной стороны соответствует повышенная дофаминергическая активность в контралатеральном стриатуме. У самцов крыс количество ДА D2-рецепторов больше, как правило, в стриатуме левого полушария (Schneider et al., 1982), причем оно обратно пропорционально числу GABA A рецепторов (Herrera-Marschitz, Ungerschedt, 1987). Это может служить указанием на антагонистические отношения между ДА- и ГАМК-ергическими системами мозга.

Хомячки также проявляют латерализацию моторного поведения (Uziel et al., 1996, 1998). В первую неделю постнатальной жизни у хомячков наблюдалась тенденция к поворотам вправо. Такие повороты преобладали над левосторонним вращением в соотношении 3:1 до 10-дневного возраста, после чего асимметрия снижалась. Только часть животных – менее половины от исходного числа сохранила ее до полового созревания около 60 дня. Тем не менее, среди хомячков вправо поворачивалось в течение 5 минут после помещения в цилиндрическую арену почти вдвое больше животных, чем влево. Существенных различий по полу у хомячков при этом не было выявлено, тогда как у полевок в открытом поле самцы чаще вращались по часовой стрелке, чем самки. (Marczinski et al., 1998). Вероятно, это отражает асимметрию стриатальной ДА-системы, которая обеспечивает вращение в противоположную сторону по отношению к полушарию с более высокой концентрацией ДА.

Факторы, оказывающие долговременное влияние на направление вызываемого амфетамином вращения, действуют в течение ограниченного перинатального периода, что соответствует более высокому содержанию ДА в среднем мозге двухдневных крысят справа, чем слева. Степень поведенческой моторной латерализации в Т-образном лабиринте с преобладанием правосторонних поворотов была выше у новорожденных крысят, снижалась с 30 по 45 день жизни, после чего оставалась неизменной до начала полового созревания в 2-месячном возрасте (Afonso et al., 1991, 1993). Rodriguez et al. (1993) при изучении спонтанного позного предпочтения наблюдали левосторонние отклонения хвоста, при пра-

востороннем движении головы у новорожденных крысят, причем у самцов эта реакция была более латерализована, чем у самок. Авторы предположили, что пренатальный уровень гонадных стероидов может влиять на выраженность, но не на направление поворотов.

По другим наблюдениям (Rosen et al., 1980), преимущественное отклонение хвоста у крысят влево до недельного возраста коррелирует с преобладанием левостороннего вращения у взрослых крыс. После пренатального стресса у детенышей- самцов исчезает асимметрия, устанавливаемая по предпочтительному направлению отклонения хвоста в первые три дня после рождения, что может свидетельствовать об их демаскулинизации (Zimmerberg, Reuter, 1989).

Суточные ритмы спонтанной и амфетамин-индуцированной ротации, с максимумами в периоды повышенной двигательной активности в ночные часы, соответствуют периодичности высвобождения ДА в стриатуме. Содержание ДА в мозге самок меняется и по фазам овариального цикла, с максимумом в диэструсе, когда двигательная активность несколько снижается (Бабичев и др., 1976).

У интактных самок доминирует контралатеральное вращение по отношению к стороне с большей плотностью ДА-терминалей в стриатуме, тогда как самцы нередко демонстрируют стремление поворачиваться в ипсилатеральном направлении (Shapiro et al., 1986).

Самки крыс, тестируемые в проэструсе и эструсе при тусклом освещении, проявляют меньшую тревожность при тестировании в приподнятом крестообразном лабиринте. По-видимому, эстрадиол усиливает возбудимость и одновременно снижает тревожность в ситуациях, которые воспринимаются, как относительно безопасные. При ярком освещении, громких звуках и действии других стрессирующих факторов повышенное возбуждение приводит к развитию страха (Mora et al., 1996; Morgan et al., 2004).

После повреждения ДА системы унилатеральным введением 6-гидроксидофамина (6-ODA) в черную субстанцию (SN) самки крыс в стадии эструса совершают больше амфетамин-индуцированных ротаций, чем в диэструсе или после овариэктомии. У гонадэктомированных крыс воздействие эстрогенов усиливало такие повороты (Becker, Beer, 1986), что может быть связано с их потенцирующим влиянием на высвобождение ДА в NS и с активацией постсинаптических ДА рецепторов. Наряду с этим, предварительное введение тестостерона, эстрадиола или ДНЭА оказывает нейропротекторный эффект, снижая вызываемое инъекцией в NS нейротоксинов (6-ODA, 3-нитропропионовой кислоты,

метил-4-фенилтетрагидропиридина (МРТР) повреждение ДА-ергических нейронов (Tomas-Camardiel et al., 2002). Воздействие высоких доз андрогенов приводит также к усилению ДА и 5-НТ-метаболизма в мозге самцов крыс (Thiblin et al., 1999). Таким образом, односторонний дефицит активности ДА-системы является причиной асимметрии движения и позы у животных, но симптомы могут варьировать от унilaterальной гипокинезии до непрерывного вращения, в зависимости от влияния стероидов.

По мнению Микляевой (Miklyeva et al., 1995), определенную роль в последствиях введения 6-ОДА может играть нарушение способности к поддержанию позы, локомоции и манипуляции с использованием контралатеральных конечностей, частично компенсируемое усиленным участием в движении ипсилатеральной стороны, как это имеет место в тесте Коллинза.

В случаях односторонней деструкции NS и медиальной части SN 6-ОДА (8-12 мкг в 5-10 мкл физраствора с 0,05% аскорбата) наблюдаются ипсиверсивные вращения, если интактная контралатеральная сторона активируется способствующим высвобождению ДА из нейронов психостимулятором амфетамином. Данная модель химической деструкции SN, воспроизводящая симптомы гемипаркинсонизма, имеет значение для разработки новых терапевтических приемов лечения нейродегенеративных заболеваний. Сначала после одностороннего повреждения SN или хвостатого ядра 6-ОДА возникают контраверсивные вращения, более интенсивные в случае деструкции со стороны, противоположной по отношению к исходному направлению ротаций. Через 2-3 дня, с развитием гиперчувствительности оставшихся ДА-рецепторов, начинают преобладать спонтанные и амфетамин-индуцированные ипсиверсивные вращения. Наоборот, повреждение латеральной части SN приводит к контраверсивному вращению. Выяснение складывающихся при этом отношений усложняется тем, что противоположные локомоторные асимметрии развиваются после избирательной деструкции латерального и медиального отделов компактной и ретикулярной частей SN (Franklin, Wolfe, 1987). Прямой агонист ДА-рецепторов апоморфин приводит к контраверсивным по отношению к стороне повреждения с помощью 6-ОДА ротациям в продолжении нескольких недель.

Потенцируемые амфетамином ротации усиливались скополамином и подавлялись пилокарпином, что свидетельствует об определенной роли холинергической системы в их генезе (Glick, Cox, 1978; Jerussi, Glick, 1976). Подтверждением этому является и развитие ипсилатеральных ро-

таций у крыс с электролитическим повреждением SN после системного введения атропина и ареколина (Iwamoto et al., 1976).

По нашим данным, крысы, удерживаемые на шнурке за основание хвоста с приподнятой под углом около 45 градусов задней частью тела (body swing test) совершали хаотичные движения на передних конечностях. При тестировании через неделю после унилатеральных повреждений DA системы введением 6-ODA у них достоверно преобладали ипсилатеральные ротации. Отсюда можно заключить, что проявления NS латерализации возможны и без применения психостимуляторов, о чем свидетельствуют также результаты других авторов (Baluchnejadmojarad, Roghani, 2002, 2004; Borlongan et al., 1995).

После односторонней химической деструкции DA системы с помощью 6-ODA у самцов крыс аудиогенно-индуцированное бегство характеризовалось снижением предпочтения ипсилатеральных поворотов (Garcia-Cairasco, Trivino-Santos, 1989; Garcia-Cairasco, Sabbatini, 1983). В целом, интенсивность и направленность побегов аудиогенно чувствительных крыс при включении звонка усиливались после электролитической коагуляции ретикулярной части SN (Yamamoto et al., 1982). Можно думать, что это связано с гиперчувствительностью сохранившихся после повреждения эфферентов компактной части SN или с тормозной ролью ретикулярной части SN в механизмах аудиогенного припадка.

Унилатеральное интранигральное введение каиновой кислоты приводило к начальному контралатеральному вращению, которое предотвращалось предварительной инъекцией 6-ODA, что указывает на начальную активацию NS пути после повреждения. Последующее хроническое контралатеральное вращение, вероятно, не зависит от SN DA системы и может быть связано с разрушением ретикулярной части черной субстанции, отличающейся по своим связям, медиации и функциональному значению. Воздействие амфетамина и апоморфина изменяло это контралатеральное вращение на ипсилатеральное, тогда как неспецифический антагонист DA галоперидол потенцировал контралатеральное вращение (Olianas et al., 1978).

После билатеральных повреждений ML DA системы страдала химически индуцированная двигательная активность, отсутствовали позная асимметрия и вращения (Rusock, Marsden, 1978). Определение концентрации DA в тегментуме, стриатуме и прилежащем ядре, относящихся к ML образованиям и участвующих в интеграции механизмов регуляции двигательной активности и внутреннего вознаграждения, не выявило различий между правой и левой сторонами, тогда как в гиппокампе она

была выше с ипсилатеральной к направлению вращения стороны (Palarea et al., 1987). При выработанном навыке вращения крыс в условно-рефлекторной ситуации с пищевым подкреплением отмечалось усиление высвобождения ДА в контралатеральном к направлению перемещения стриатуме (Iwamoto et al., 1978).

Значение эфферентов базальных ядер к сенсомоторной коре и ее роль в контроле латерализованных форм движений подтверждается сменой направления спонтанного вращения на противоположное после декорткации со стороны введения 6-ODA (Crossman et al., 1977). Гемидекортицированные крысы вращались ипсилатерально после введения амфетамина, что коррелировало с увеличением высвобождения в стриатуме с той же стороны метаболита серотонина (5-гидрокситриптамина, 5-НТ) гидроксииндолуксусной кислоты (5-IAA). Это показывает, что острая поведенческая асимметрия после унилатеральной декорткации связана с изменениями как в ДА, так и в 5-НТ системах (Castaneda et al., 1992). Отмечено также, что унилатеральное разрушение коры слева вело у самцов крыс к преобладанию перемещений в лабиринте влево, тогда как правостороннее удаление не вызывало такого эффекта (LaHosta et al., 1988). Вместе с тем, электрокоагуляция или аспирация сенсомоторной коры самцов крыс справа вела к снижению частоты остановок, замираний с соответствующим повышением числа пересеченных квадратов в тесте открытого поля, тогда как левосторонние разрушения не приводили к такому эффекту (Robinson, 1985; Robinson, Justice, 1986). С этим сопоставимы данные о том, что при относительно повышенном уровне метаболизма ДА справа они проявляют большую активность и меньшую тревожность в открытом поле, а также осуществляют тигмотаксис и осязательное сканирование объектов преимущественно правой стороной тела (Thiel, Schwarting, 2001; Schwarting et al., 1987, 2005).

В электрифицированном Т-образном лабиринте было обнаружено 5-кратное превышение левосторонних поворотов у самцов крыс над правосторонними (Castellano et al., 1987). Это согласуется с данными о том, что после стресса, вызываемого неизбежными ударами тока в челночной камере, у одних самцов крыс усиливалось исходное левостороннее предпочтение, тогда как у других наблюдалась смена первоначального правостороннего направления ротаций на левостороннее. У самок в аналогичных случаях происходили противоположные изменения, что может рассматриваться как следствие влияния стресса на дивергентную по полу асимметрию ДА системы (Carlson et al., 1987).

Степень дирекциональности, как и уровни включенных в ее регуляцию медиаторов и гормонов, меняется с возрастом. Тем не менее, вряд ли можно без дополнительной проверки согласиться с утверждением (Обухова и др., 1997; Соловьева, Обухова, 2001), что у крыс и мышей предпочтение правого плеча в Т-образном лабиринте проявляется только в определенный период жизни, а именно, в 1-1,5 года. Этому противоречат как собственные, так и приведенные выше результаты других авторов.

Основные задачи, объекты, методы поведенческих исследований на грызунах и их обоснование

Полученные до настоящего времени с использованием различных методических приемов экспериментальные доказательства врожденной и экспериментально вызванной пространственно-моторной асимметрии у крыс недостаточно убедительны из-за наличия ряда дополнительных факторов, осложняющих интерпретацию. Направление асимметрии могло изменяться в ходе опытов и не совпадать у одного и того же животного при применении разных поведенческих тестов. Поэтому представлялось перспективным и актуальным сопоставление показателей генетически и гормонально-обусловленной асимметрии пространственно-моторного поведения при настораживании, тревоге, страхе и панических состояниях. В задачу настоящего исследования входило выяснение динамики формирования и возможных изменений моторных асимметрий у взрослых крыс и крысят разного пола при пре- и постнатальном воздействии мужских и женских стероидных гормонов, влияющих на формирование полового диморфизма мозга в чувствительный период, начинающийся с поздней стадии беременности и заканчивающийся в раннем возрасте. При этом необходимо учитывать, что структурные и функциональные проявления сексуальной дифференцировки мозга определяются соотношениями между распределением и концентрацией стероидов и их рецепторов.

Исходя из этого, производили инъекции тестостерона или эстрадиола части детенышей каждого выводка в первую или вторую недели жизни через день с тем, чтобы при последующем периодическом тестировании крысят до двухмесячного возраста определить динамику индуцированных аудиогенным стрессом моторных асимметрий в норме и после гормональных воздействий.

Проведенные исследования позволили обнаружить относительное постоянство и воспроизводимость при аудиогенном стрессировании индивидуальных и групповых моторных асимметрий при начальном рефлекторном вздрагивании, последующем испуге и паническом страхе, приводящем к безудержному бегу, который завершается зачастую падением с клоническими и затем тоническими судорогами, ригидностью и каталепсией.

При постановке конкретных задач и выборе методических приемов для их решения авторы исходили из предположения, что принятие определенных поз, изменение относительного положения частей тела и повороты при настораживании, тревожности и ориентировочных реакциях можно рассматривать в качестве показателей структурно-функциональной и нейрохимической асимметрии, преимущественно в дофаминергической (ДА) нигростриатной (NS) системе. Она получает афференты от кохлеарных, колликулярных и вестибулярных ядер и отдает эфференты через тегментальные, педункулопонтинные и каудальные ретикулярные ядра на мотонейроны продолговатого и спинного мозга.

Для выяснения принципов ее нейронной организации на начальном этапе широко использовалась достаточно искусственная и потому утратившая в последние годы свое значение поведенческая модель вызванного микроинъекциями нейротоксинов в NS или спонтанного одностороннего вращения (circling, turning, spinning, body rotation). Частично перекрывающаяся с ней вторая, мезокортиколимбическая ДА система (ML) в большей степени включена в специализированные двигательные проявления эмоционального реагирования на внешнюю стимуляцию, типа аудиогенного вздрагивания (startle reaction, SR), безудержного бега (wild running, WR), судорожных припадков (convulsive seizures), нападения-избегания (attack-avoidance), или приближения-удаления (approach-withdrawal).

Возможность систематического исследования этих поведенческих показателей при комплексной оценке нейрофизиологических и вегетативных параметров открывает использование модифицированной процедуры тестирования животных после унилатеральных внутримозговых или системных инъекций агонистов, блокаторов ДА и других рецепторов, а также некоторых гормональных и судорожных препаратов.

Предварительные результаты проведенных экспериментов показали, что в развивающемся фемининном мозге обе ДА системы обладают высокой чувствительностью к эстрогенам, которые оказывают, в основном,

стимулирующие влияние на лимбические и экстрапирамидные структуры. На нейроны миндалины, гиппокампа, прилежащего ядра, перегородки и переднего гипоталамуса они действуют как через DA-ергические проекции, так и непосредственно. По-видимому, они не только усиливают позно-моторные и эмоциональные реакции, но и снижают проявления депрессии и улучшают когнитивные способности в поздние возрастные периоды. Эти эффекты эстрадиола на развивающийся мозг могут быть обусловлены тем, что он вызывает рост дендритных шипиков и синаптических связей и способствует развитию левого полушария у самок.

В отличие от этого, андрогены несколько усиливают тормозные процессы в DA системе мозга и проявления асимметрии. Влияние высоких перинатальных уровней тестостерона приводит к редукции аксонных терминалей и уменьшению толщины коры левого полушария у обычных лабораторных объектов-крыс. С этим могут быть связаны, по нашим данным, ускоренное начало функционирования правых глаз и ушей и опережение включения в функциональную активность правого полушария при развитии судорог, а также большая толщина коры правого полушария у самцов.

Экстремальные состояния, в том числе стресс, тревога, испуг, страх, паника сопровождаются асимметричной активацией нейронов голубоватого места, прилежащего ядра, концевой пластинки, перегородки, амигдалы, гиппокампа, базомедиальной коры и гипоталамо-гипофизарно-адренкортикальной системы.

В процессы формирования асимметрии при маскулинизации или феминизации мозга с участием тестостерона, эстрадиола, их предшественников и метаболитов, наряду с DA, вовлекаются и другие возбуждающие и тормозные нейромедиаторные системы, прежде всего, глутаматергическая, GABA, 5-НТ и НА. Андрогены, эстрогены и прогестины, благодаря способности взаимодействовать с GABAA, NMDA, D3 и другими мембранными, цитоплазматическими и ядерными рецепторами, существенно влияют на функциональную активность нервных центров, включенных в регуляторные механизмы поведения.

В экспериментальных условиях в качестве первичного показателя страха используется акустическая старт-реакция вздрагивания в ответ на щелчки или короткие тональные послышки. Более длительное восприятие реальной опасности может приводить к замиранию, затаиванию, тонической иммобильности или к паническому бегству и даже к судорожным припадкам. Последние развиваются при включении звонка у 5-20 %

обычных и 90-100% селектированных в ряду поколений на предрасположенность к аудиогенной эпилепсии линий крыс (Крушинского-Молодкиной, КМ, Вистар (WAR), genetically epilepsy-prone rats, GEPR), мышей (DBA2/J) и песчанок (*Meriones unguiculatus*, MU). Практически у всех остальных лабораторных животных они также могут быть вызваны после введения психостимуляторов, анксиогенных или эпилептогенных препаратов в субсудорожных дозах. Облегчение судорожной готовности у 1- месячных крысят отмечается после однократного праймирования звуком звонка (10 мин, 115 дБ) в 2-недельном возрасте. В состоянии судорожной готовности отражается повышенная возбудимость мозговых структур и ослабление тормозных механизмов, как на синаптическом, так и на системном уровнях. На этом фоне стрессовые раздражители способны провоцировать генерализованные панические и эпилептиформные пароксизмы.

В реализации обусловленных страхом защитных реакций принимают участие стволовые структуры, прежде всего, ретикулярное ядро моста, получающее модулирующие влияния от центрального ядра миндалины, в которое приходят афференты от латерального и медиального амигдаллярных ядер.

Потенциальная, неконкретная опасность или ее предчувствие ведет к возникновению тревожности или развитию депрессии при активации амигдалы и ее продолжения-ядра ложа концевой полоски, от которого идут связи к переднему гипоталамусу и тегментуму.

Функциональную асимметрию мозга удастся обнаружить на различных моделях ориентировочных реакций, тревоги, страха и аудиогенных судорог.

При этом для тестирования ориентировочно-исследовательского поведения и тревожности у грызунов используется обычный набор устройств, включающий открытое поле, норковую камеру, приподнятый крестообразный лабиринт, камеру Порсолта, черно-белую камеру и другие. Дополнительно, применение компьютеризованного видеоустройства расширяет возможности регистрации параметров поведения и позволяет отказаться от достаточно громоздкой и ограничивающей движения стандартной конструкции (Startle) с пьезоэлементами для измерения интенсивности испуга и от ротометров для записи вращений.

На аудиогенно-чувствительных грызунах с целью выяснения функциональной роли межполушарных отношений в проявлениях тревоги и страха сравнивались реакции на стрессирующие звуковые воздействия в норме, после аудиогенного киндлинга, унилатеральной корковой рас-

пространяющейся депрессии (РД), моноаурального снижения слуховой чувствительности, локального повреждения отдельных участков мозга путем электрокоагуляции или микроинъекции нейротоксинов. Изменения гормонального статуса достигались гонадэктомией, введением синтетических аналогов половых гормонов (прогестерона, эстрадиола, тестостерона), их предшественников и метаболитов (аллопрегнанолона, дигидротестостерона, дегидроэпиандростерона) и антагонистов (кломифена, тамоксифена, флутамида и др.). В качестве психостимуляторов использовали кофеин, апоморфин, амфетамин, силденафил. Для повышения возбудимости применяли также введение в субконвульсивных дозах эпилептогенов-пентилентетразола, кордиамина, стрихнина, бикикуллина, 4-аминопиридина.

В качестве основных объектов исследования были использованы отобранные предварительно, путем трехкратного еженедельного тестирования по признаку аудиогенной чувствительности, крысы-самцы и самки из разводимых в виварии Биологического факультета МГУ субпопуляций линии КМ (n=216), Wag/Rij(W/R, n=39) и Wistar(W, n=276). Для изучения процессов морфофизиологического и поведенческого созревания использовались, кроме того, мыши (DBA/2J), монгольские песчанки (*Meriones unguiculatus*, MU) и некоторые представители других видов млекопитающих, птиц и холоднокровных животных.

Матерей с выводком и взрослых грызунов содержали по отдельности, в групповых клетках из пластика, при свободном доступе к воде и корму, в соответствии в общепринятыми правилами. Поочередное поведенческое тестирование их в стандартных пластиковых установках открытого поля, приподнятого крестообразного лабиринта, Порсолта и Морриса проводили во второй половине дня (с 17 до 21 часа). Животных помещали для предварительного измерения параметров активности в течение 3 мин поочередно в центральную часть пластиковой арены круглого открытого поля диаметром 1,5, 2 или 3 м, с высотой стенок 90 см. Помимо визуального контроля двигательных актов, периодически осуществляли фоторегистрацию, с использованием цифровой камеры Canon digital IXUS 750, аудио- и видеозапись с помощью подвешенных над центром установки микрофона и видеокамеры, соединенных с видеомagneфоном и компьютерным устройством VideoMot2, Germany. Измеряли латентность, длительность, скорость, направление, длительность, число эпизодов перемещений, кривизну траектории Острый акустический стресс и аудиогенный киндлинг достигались включением закрепленного рядом с видео и фотокамерами школьного электри-

ческого звонка, генерирующего звуковые сигналы в широком диапазоне частот, с максимумом в области 12-15 кГц, интенсивностью до 115 дБ, длительностью от 1 до 90 сек, с любыми интервалами, однократно или сериями, в соответствии в устанавливаемой на автоматическом таймерном устройстве программой. Стимуляцию начинали при нахождении животного в центральном круге и прерывали, когда развивались начальные (1 и 2) стадии припадка. Большинство животных подвергалось повторному озвучиванию еженедельно или ежедневно при аудиогенном киндлинге. По завершении предварительной серии опытов на интактных животных их ушные отверстия закрывали тампонами с глицерином для моноаурального ограничения звуковосприятия. Другая группа крыс была подвергнута операции трепанации черепа под слабым нембуталовым наркозом, после чего трепанационное отверстие закрывали. На следующий день их вновь подвергали тестированию после наложения на поверхность твердой мозговой оболочки кусочков фильтровальной бумаги, смоченной 25% раствором КСІ для вызова РД. Введение препаратов с помощью микрошприцев или электродов для электрокоагуляции мозговых структур осуществляли по стереотаксическим координатам атласа мозга крыс (Paxinos, Watson, 1986). Для обработки полученных результатов пользовались компьютерными программами Statistica, Conan, VideoMot. Вычисляли среднее значение, ошибку средней, достоверность различий определялась по t-критерию Стьюдента. Направление и степень асимметрии оценивали по коэффициенту (k), полученному делением разности право- и левосторонних ротаций на их сумму, с положительными или отрицательными значениями при выборе направления, соответственно, вправо или влево.

Результаты собственных исследований функциональной асимметрии мозга грызунов и их обсуждение

При начале проведения процедуры тестирования в открытом поле отмечались характерные для аудиогенно-чувствительных грызунов, в особенности крыс линии КМ, большие латентности выхода из центра и малое число перемещений, грумингов, стоек, обнюхиваний, остановок при повышенном количестве болюсов и уринаций.

По мере повторения ежедневных звуковых воздействий эти дефекты поведения, свидетельствующие о повышенной тревожности и депрессивности, усиливались до полной неподвижности в течение двух минут

нахождения в центре арены, без выраженных половых отличий. В целом, показатели пересечений радиальных и концентрических линий во второй половине серии из 20 тестирований были наибольшими у W (18,6), меньшими у W/R (14,2) и минимальными у КМ (9,1). Количество вертикальных стоек, соответственно, составляло 5,3, 3,4 и 2,8, число грумингов 5,6, 2,7 и 3,1.

При этом не было выявлено достоверных межполовых различий по этим показателям, хотя у самок проявлялась тенденция к более быстрым и выраженным изменениям поведения. Никаких признаков предпочтения направления движений или ориентации животных в данном тесте не было обнаружено.

Реакция испуга при кратковременном воздействии сильного звука проявлялась в форме быстрого вздрагивания с последующим настораживанием и при переходе тревоги в страх неожиданно начиналось безудержное бегство, зачастую с ускорением и высокими прыжками. Начальный вектор индуцированного острым стрессом бега сохранял постоянство у большинства животных в ходе серии испытаний и воспроизводился в каждой возрастной и половой группе (Рис. 8.1)

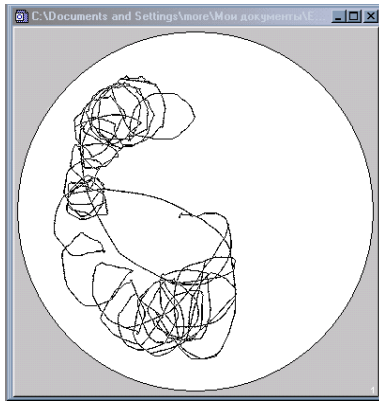


Рис. 8.1. Траектория движения самца крысы после включения звонка из центра круглого открытого поля вправо с малым диаметром бега.

При продолжительности стимуляции от 1 до 15 сек быстрый бег по кругу или по спирали (1 стадия припадка) у КМ с латентность 1,4-5,1 сек, сменялся галопом с последующим падением на живот через 9,8±2,3 сек (2 стадия) и затем на бок с появлением клонических ритмических сокращений мускулатуры (3 стадия), переходящих в гипертонус разгибателей шеи, спины и задних конечностей (4 стадия). При правостороннем беге общее число падений на правый бок во всех группах превыша-

ло левосторонние опрокидывания ($\kappa=+0,31$). Кроме того, в завершающей фазе тонико-клонических судорог отмечалось подергивание левого уха, отведение головы и хвоста вправо, более выраженные сокращения левых конечностей. Наиболее четкими эти реакции были при беге по часовой стрелке у самцов, тогда как бег в противоположную сторону, более характерный для самок, примерно вдвое чаще завершался падениями на левый бок ($\kappa=-0,31$) и затем подергиванием правого уха, вибрисс и правых конечностей с отклонением головы и хвоста влево. У самцов всех групп в среднем при 10-кратном тестировании направления ротации распределялись таким образом, что коэффициент асимметрии находился в пределах от 0,96 для МУ до 0,73 для КМ и 0,67 для W/R. Аудиогенная чувствительность крыс линии W и беспородных белых крыс проявлялась непостоянно с большой латентностью и, как правило, в виде двухволнового приступа бега, который только в 10-15% случаев переходил в клонические судороги через 25-50 сек после включения звонка. Тяжесть припадка в среднем составляла 3,8 у КМ, 1,2 у W/R и 0,9 у W (Рис.8.2-4).



Рис. 8.2. Поворот головы самца влево при включении ориентировочной реакции на включение звонка.



Рис.8.3. Начало правостороннего бега крысы при аудиогенном припадке.

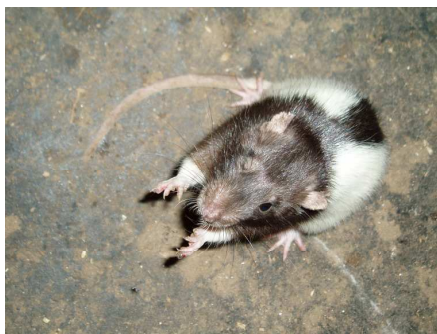


Рис.8.4. Асимметрия положения крысы в позе «кенгуру».

Звуковая стимуляция животных, которые реагировали без тонической фазы, вызывала длительное возбуждение с усилением двигательных реакций не только на звонок, но также на щелчки, тоны, зрительные, тактильные и вибрационные сигналы. На такие стимулы они могли за 10-20 мин совершать до сотни коротких пробежек в предпочтительном направлении без адаптации, но судороги при этом не развивались (Рис. 8.4-8).

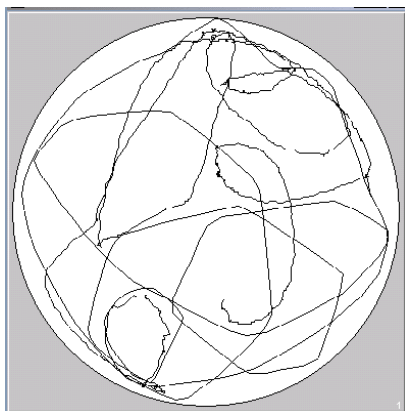


Рис. 8.5. Правостороннее направление бега крысы КМ в открытом поле при аудиогенном стрессе. Параметры средней скорости (spd), кривизны траектории (tor), направления вращения (cvl – влево, cvr – вправо) видны в таблице данных снизу.

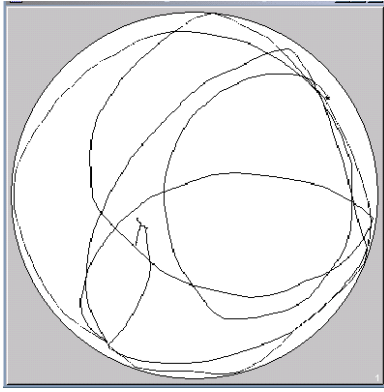


Рис. 8.6. Правостороннее направление бега самца крысы с малым углом вращения, вызванное звуковой стимуляцией.

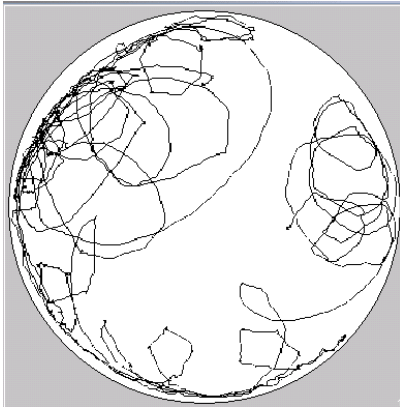


Рис. 8.7. Трек движения крысы со сменой направления.

При этом острые стрессовые, аффективные состояния и активное защитное поведение в большинстве случаев сопровождались проявлениями быстрой активации симпато-адреналовой и, позднее, кортизоловой систем. При беге и судорогах наблюдались кардиоваскулярные реакции (повышение кровяного давления на 15-25мм рт.ст., увеличение частоты сердечных сокращений на 20-60 уд./с), слезотечение, дефекация, уринация, саливация, пилоэрекция, экзофтальм, расширение зрачков. У молодых (2-3 месячных), наиболее возбудимых животных сразу после судорог отмечались кровянистые выделения из глаз и ноздрей, как правило, с контралатеральной к направлению бега стороны. У самок могли быть такие же выделения из вагины, а у самцов тонические гиперкинезы сопровождались эрекцией и эякуляцией.

С возрастом чувствительность к звуковому воздействию у КМ усиливалась с 18-21 дня жизни, когда проявлялась только первая стадия реакции (бег) до периода полового созревания, когда достигалась 4 стадия (тонические судороги). У W/R она обнаруживалась позднее (с месячного возраста), примерно у половины животных (46%). Среди W и беспородных белых крыс ее проявляли 10-25% особей. Мыши линии DBA/2J давали судорожные реакции, в основном, в возрасте от 20 до 50 дней. Реакции песчанок в такой форме обычно вызывались повторными звуковыми воздействиями с короткими интервалами.

После аудиогенного киндлинга КМ, с характерным увеличением латентностей и появлением миоклонусов, отмечалась высокая воспроизводимость результатов с одинаковым предпочтением той же стороны в 92% проб. Соотношение право и левосторонних побегов в группах самцов составляло от 3:1 до 9:1. После унилатеральной аппликации KCl на теменно-затылочно-височные области правого полушария почти все побегки осуществлялись в левую сторону. РД тех же областей левого полушария приводила к достоверному преобладанию поворотов в противоположную сторону.

Повторная стимуляция приводила к усилению настороженности и тревожности при помещении животного в центр открытого поля, с отклонением головы на 10-25 градусов у самцов влево и у самок вправо, при резком ограничении ориентировочно-исследовательской активности. Для аудиогенного киндлинга с ежедневной стимуляцией характерно увеличение латентностей до 6-15 сек и появление миоклонических гиперкинезов на 35-75 секундах после включения звонка. При этом отмечалось повышение воспроизводимости результатов по направлению и числу право- и левосторонних ротаций, которое для самок КМ распределялось в соотношении от 1:2 до 1:6 в разных группах.

Крысята КМ разного пола распределялись по предпочтительным направлениям движения таким же образом, при существенном (в 2-3 раза) возрастании индекса латерализации до 2-мес. возраста.

Инъекции тестостеронпропионата (Sigma) в дозе 1 мг на кг внутримышечно не приводили к изменению интенсивности и направленности реакций на звук, при незначительном уменьшении латентных периодов. Достоверное усиление возбудимости с усилением судорожных реакций было отмечено только при серийных воздействиях звуком с интервалами от 30 мин до 12 час. Воздействие тестостерона в пренатальный и постнатальный периоды (до 2-недельного возраста, через день) приводило к тому, что самцы и самки при еженедельном тестировании, начиная с

20-25 дня жизни до 2-месячного возраста достоверно ($P < 0,01$) избирали правостороннее направление локомоции (рис. 8.2. А, Б). После инъекций тестостерона крысам в первую или вторую недели было отмечено переходящее изменение преимущественного направления движения самок на правостороннее в период с 2 до 3-5 недель. После воздействия эстрадиолбензоата в неонатальный период у большей части крысят были отмечены стойкие противоположные изменения направления бега.

После унилатеральной аппликации 1М КС1 на предварительно обнаженную поверхность левого полушария взрослых крыс КМ побегки осуществлялись, как правило, в правую сторону (рис. 8.1 Ж, З). РД правой коры приводила к достоверному преобладанию поворотов влево в 96,8% случаев. После окклюзии наружного слухового прохода слева направление бега у самцов КМ в целом менялось на противоположное, а закрывание правого уха только усиливало исходный вектор направленности. Таким образом, одностороннее ограничение звуковосприятия приводило к вращению в ипсилатеральную сторону.

При озвучивании тональными посылками отмечено существенное снижение интенсивности и возрастание латентности всех фаз реакции с наибольшей выраженностью эффектов в частотном диапазоне 9-12 кГц. У крыс КМ на тон 10 кГц бег начинался через 11,4-16,8 сек, тогда как при включении тона 15 кГц в большинстве случаев отмечалось лишь вздрагивание, отряхивание, жевание, груминг. При 20 кГц и более локомоторные проявления обычно отсутствовали, а на звук с частотой 5-8 кГц и ниже, как правило, возникали движения ориентировочного типа. Таким образом, в данной работе не подтвердились предположения некоторых авторов о преобладании судорожных проявлений при предъявлении ультразвуковых сигналов.

После внутримозговых инъекций 6-ОДА в область черной субстанции и медиального пучка переднего мозга или непосредственно в стриатум в дозе 8 мкг в первые 2-3 дня животные проявляли стремление к спонтанному ипсилатеральному вращению, но в дальнейшем начинали преобладать повороты в контралатеральную сторону.

Эксперименты с регистрацией ЭЭГ симметричных областей правой и левой коры у крыс линий КМ и ВР во всех рассмотренных случаях позволили обнаружить достоверные межполушарные различия по частотно-временным и амплитудным параметрам фоновой и судорожной активности. При анализе ЭЭГ у КМ отмечалась нестабильность ритмов, в которых отсутствовали спонтанные эпилептиформные разряды, но в большей мере, чем у В, были представлены медленноволновые ритмы.

При включении звонка ВП и депрессия фоновой активности у самцов КМ были более выражены в правом полушарии, в котором раньше появлялись и высокоамплитудные острые пики с началом реакции бегства. Затем от коры обоих полушарий отводились множественные позитивно-негативные разряды, синхронизированные с клонико-тоническими судорогами. Тоническая стадия припадка приводила к сглаживанию волн ЭЭГ, которые начинали постепенно восстанавливаться через 1-2 мин.

После ежедневно провоцируемых припадков в коре увеличивалась представленность, продолжительность и амплитуда серий спайков, синхронных с миоклоническими сокращениями сначала шейных, ушных, носовых мышц, затем мускулатуры туловища, передних и задних конечностей и, наконец, хвоста. На стадии каталепсии постепенно появлялись низкоамплитудные регулярные колебания с частотой 6-9 и затем 9-12 гц. В интериктальные периоды отмечено регулярное появление низкоамплитудных медленных волн с частотой 6-9 гц и одиночных пароксизмальных разрядов. В течение каждого периода регистрировалась асинхронность возникновения и неодинаковая выраженность колебаний ЭЭГ при одновременном отведении от обоих полушарий.

Для ЭЭГ крыс W/R характерно стабильное проявление пик-волновой активности с частотой 7-9 гц в виде серий из 5-20 разрядов, по 10-15 эпизодов ежедневно. Степень выраженности таких абсансных разрядов оказывается различной в правом и левом полушариях у разнополых особей и подвержена колебаниям в связи с возрастом, периодом суток и эстральным циклом у самок. После введения синтетического аналога пинеального гормона мелатонина (50 мг/кг и/п) абсансные судорожные разряды и аудиогенные конвульсии не возникали в течение 1,5-3 часов.

В целом, приведенные результаты свидетельствуют о выраженной функциональной межполушарной асимметрии мозга у подверженных аудиогенному стрессу и эпилептиформным припадкам самцов исследуемых грызунов. Она обуславливает преимущественно левостороннее отклонение головы при развитии тревожности и правостороннее направление бега в открытом поле при усилении страха. После этого следует фаза ригидности и конвульсий с падением, в большинстве случаев, сначала на живот и затем на правый бок. Поскольку эти данные характерны для представителей различных видов и линий, следует полагать, что данный признак является, по крайней мере, специфическим для грызунов. По-видимому, вследствие перекреста основных сенсорных и моторных путей воспринимаемые левым ухом сигналы в большей степени адресуются в правое полушарие, доминирование которого обеспечивает

поворот животного направо, в результате усиления активности конечностей с левой стороны. Левосторонние ротации, как показали наши результаты, обусловлены активацией левого полушария и, соответственно, правых конечностей. Выявленное преобладание правосторонних побегов, как и более частый выбор правой стороны в Т-образном лабиринте (Рис. 8.8), открытом поле (Рис. 8.5-8) и ротометре, коррелирует с большей толщиной и массой коры правого полушария, что может способствовать интеграции сенсомоторных и мотивационных сигналов. Исходя из этого, можно объяснить существенное различие между нашими результатами и полученными при выработке двигательных навыков в характере и степени проявлений латеральной специализации мозга.

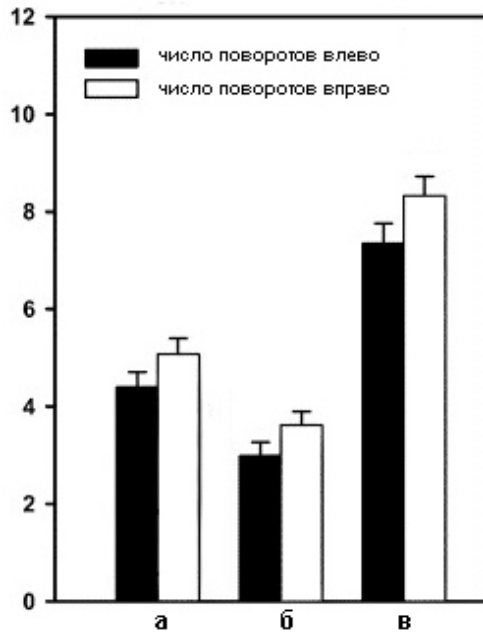


Рис. 8.8. Среднее число поворотов влево и вправо у самцов КМ (n=10) в закрытых (а) и открытых (б) рукавах приподнятого крестообразного лабиринта и суммарное значение (в) при 10-минутном тестировании.

Выраженная асимметрия направления побегов при стрессирующей стимуляции у самцов проявлялась со времени прозревания. У самок в первый месяц жизни выявлено превышение направления бега влево. У взрослых животных также обнаружено достоверное различие между

самцами и самками по количеству левых и правых поворотов. При этом отдельные особи при последовательных пробах сохраняли направление предпочтения. В конце серий регулярное предпочтение направления проявлялось практически у всех особей в каждой группе.

Результаты тестирования монгольских песчанок также указывают на преобладание у самцов правосторонних (96%) и у самок левосторонних (78%) поворотов. У самцов и самок мышей ДВА2 соответствующие показатели направленности (74 и 63%) также достоверно различались ($P < 0,05$).

Выявленные межполовые различия в степени вовлечения правого и левого полушария в контроль реакции на стрессирующее воздействие может быть связан с неодинаковым уровнем медиаторного обмена. В целом, результаты проведенного исследования свидетельствуют о генетически обусловленном доминировании правополушарной активности у самцов и левополушарной активности у самок крыс, мышей и песчанок в процессе формирования реакции на стрессирующие воздействия.

Структурные и функциональные различия при сексуальной дифференцировке мозга, по-видимому, определяются соотношением концентраций стероидов и их мембранных и внутриклеточных рецепторов.

Критическим для становления межполушарных асимметрий может быть поступление через плаценту андрогенов и эстрогенов в пренатальную фазу развития. В условиях эксперимента введение тестостерона и эстрадиола крысятам в первые дни после рождения также оказывало существенное влияние на асимметрию мозга. Результаты собственных исследований асимметрии выбора направления безудержного бега у аудиогенно-чувствительных крыс, мышей и песчанок позволили заключить, что правое полушарие у самцов доминирует в контроле вращения вправо. Можно предполагать, что преимущественно правосторонние перемещения самцов в подобных случаях связаны с влиянием острых стрессовых ситуаций, ведущих к возрастанию функциональной активности лимбических образований с соответствующей стороны.

У новорожденных и взрослых самок крыс также отмечалось преобладание спонтанных и индуцированных введением амфетамина правосторонних ротаций, однако, по-видимому, это имело место при отсутствии сильных, пространственно локализованных стрессирующих факторов, при общем тревожном состоянии подопытных животных.

Таким образом, асимметрия функциональной специализации полушарий проявляется у самцов в правостороннем доминировании при негативных эмоциональных и панических реакциях, тогда как тревож-

ность, ориентировочно-исследовательское поведение и эмоционально-положительные формы поведения могут контролироваться из противоположного полушария. В общем, у самок обнаруживаются зеркально-симметричные, по отношению к наблюдаемым у самцов, межполушарные отношения при изученных формах поведения.

Половой диморфизм асимметрии и асинхронности раскрытия глаз и наружных слуховых проходов у незрелорождающихся млекопитающих

Асинхронность и асимметрию раскрытия глаз и слуховых проходов можно проследить у самцов и самок ряда представителей незрелорождающихся домашних и лабораторных животных, как было показано нами ранее на примере некоторых грызунов (Моренков, 2004; Моренков, Петрова, 2003). Эти явления могут иметь определенное прогностическое значение в плане определения половых, видовых и популяционных или индивидуальных различий в темпах созревания функциональных систем и латерализации мозга, в сенсорном и моторном предпочтении, а также однополушарном запечатлении впервые воспринимаемых стимулов.

По современным представлениям, в ходе эволюции, по крайней мере, у домлекопитающих позвоночных, сформировался механизм преимущественной передачи сигналов с левого глаза для их обработки в правом полушарии при страхе и избегании опасных объектов или хищников, в то время как правый глаз (и левое полушарие) более необходимы для визуального контроля реакций слежения, приближения, нападения, пищедобывательного и агрессивного поведения (Vallortigara et al., 2005; Halpern et al., 2005). Соответственно, левое ухо используется, в основном, для восприятия акустических сигналов от источников потенциальной опасности, тогда как информация с правого уха приобретает, обычно, большее семантическое, коммуникативное значение.

Однако, указанные проблемы не привлекли еще должного внимания исследователей и не стали предметом специального изучения на незрелорождающихся млекопитающих. Единичные сообщения по этим вопросам не получили теоретического обоснования и объяснения. Так, согласно этологическим наблюдениям (Bateson, 2004), котята открывают глаза раньше, если находятся постоянно в темноте, выращиваются в обогащенной среде или выкармливаются молодыми кошками. Имеются

также более ранние сообщения (Smart et al., 1986, 1990), о том, что искусственно вскармливаемые и подвергающиеся различным воздействиям крысята открывают сначала левый глаз и происходит это раньше, чем при обычных условиях.

Известно, что экспрессия NMDA глутаматных (Ramoа et al., 1997) и ГАВАА (Heinen et al., 2004) рецепторов и, соответственно, возбуждающих и тормозных синапсов в зрительных центрах мозга зависит от раннего зрительного опыта, который может инициироваться световой стимуляцией до естественного прозревания (Akerman et al., 2002).

Имеющиеся к настоящему времени сведения об ускорении или задержке открывания глаз и ушей у экспериментальных животных под влиянием нейротоксинов и других биологически активных соединений, пре- или постнатального стрессирования и условий выращивания не поддаются прямой интерпретации, ввиду больших вариаций в интенсивности и сроках применяемых воздействий.

Вопрос о влиянии на рассматриваемые процессы половых гормонов, нейропептидов и нейростероидов в целом до сих пор остается открытым, хотя между половой принадлежностью и порядком открывания правых и левых глаз и ушей, по-видимому, существует определенная корреляция. Впервые обратившие внимание на порядок прозревания канадские исследователи (Clark et al., 1993) отметили, что у самцов монгольских песчанок в большинстве случаев сначала открывается левый глаз, тогда как у самок – правый. Предполагалось, что эта последовательность зависит от пренатального уровня тестостерона в окружающей амниотической жидкости, поскольку нахождение зародыша в матке между двумя самцами или самками могло приводить к ее изменению. Вместе с тем, они не смогли подтвердить это на других объектах.

Таким образом, еще предстоит выяснить, каким образом материнские и собственные, вырабатываемые в достаточно больших количествах в перинатальный период в гонадах, надпочечниках и непосредственно в мозге стероиды модулируют процессы развития, дифференциации и латерализации зрительной и других функциональных систем.

В качестве одного из возможных подходов к решению этих задач было проведено изучение влияния воздействия андрогенов и эстрогенов в перинатальном периоде на последовательность раскрывания глазных век у самцов и самок крыс.

Всего в опытах использовано 360 крысят линии Вистар из 60 выводков, полученных от матерей с 2-й или 3-й беременностью. Каждая семья, насчитывавшая от 4 до 8 детенышей, с равной пропорцией самцов и

самок, содержалась в отдельной пластиковой клетке на подстилке из опилок, при стандартных условиях температуры, освещенности и влажности, без ограничений в корме и питье для матерей. Первоначально половую принадлежность определяли по аногенитальному расстоянию и уточняли ее при появлении сосков у самок. С 10 до 16 дня после рождения, примерно через 3 часа, каждого индивидуально маркированного цветными метками крысенка поочередно вынимали для определения времени начала и динамики прозревания, с фото – и видеорегистрацией при помощи цифровых камер и установки VideoMot 2 для последующей компьютерной обработки полученных данных по программе Statgraphics. Для определения направленности и степени асимметрии рассчитывали индекс $K=R-L/R+L$, положительные величины которого указывают на преимущественное начало прозревания с правого, а отрицательные-с левого глаза.

Проведенный параллельно анализ асинхронного раскрывания наружных слуховых проходов у крысят, происходящего в те же сроки – на 12-14 днях жизни, дал идентичные результаты (Рис. 8.9-10). Близкие цифры получены и при наблюдениях за ходом прозревания других животных -мышей (11-13 дни), хомячков (15-17 дни), монгольских песчанок (14-16 дни), а также обычных домашних животных-кошек (с 8 по 13 дни) и собак (9-14 день).



Рис. 8.9. 13-дневный самец крысы с открытым правым глазом.



Рис. 8.10. 13-дневная самка крысы с открытым левым глазом.

Некоторые наглядные примеры асимметрии при последовательном включении в функциональную деятельность правого и левого глаз у самцов и самок крысят, котят и щенков демонстрируются на рис. 8.9-10. Во всех этих случаях только один глаз был открыт в течение не менее 5 (до 24) часов, что может быть достаточно для однополушарного визуального импринтинга. У самок этот процесс начинался, в большинстве случаев, на несколько часов раньше и быстрее завершался, чем у самцов. Кроме того, самки чаще (в 71,3% случаев, $k=-0,56$) открывали сначала левый глаз, а затем, спустя некоторое время, правый, а у самцов – наоборот, в 75,4% случаев ($k=+0,50$) начиналось прозревание с правого глаза. При этом крысята проявляли позно-моторное предпочтение с вращением в ипсилатеральном по отношению к открытому глазу направлении.

После введения тестостерон-пропионата или сустанона 250 в первый день после рождения (1 мг/кг п/к) происходила задержка начала прозревания, в среднем на $5,2 \pm 1,6$ час, при существенном возрастании числа самцов и самок, у которых первым раскрывался, хотя бы частично, правый глаз (85,6% и 63,6%, соответственно). Маскулинизирующее влияние больших концентраций экзогенных андрогенов в период прозревания крысят проявлялось не только в постнатальном, но и в пренатальном периоде, после введения сустанона их матерям на 18 день беременности. Таким образом, синтетические аналоги андрогенов вызывают усиление исходной асимметрии у самцов и ее инверсию у самок.

Исходя из положения о том, что маскулинизирующие эффекты тестостерона на сексуальный диморфизм мозга грызунов проявляются после его ароматизации и связывания образующегося эстрадиола с соответствующими рецепторами, мы проверили влияние неонатального введения эстрадиола (0,5 мг/кг) на последовательность прозревания крысят

(n=74). Полученные результаты свидетельствуют о том, что экзогенные синтетические эстрогены оказывают не маскулинизирующее, а достаточно выраженное феминизирующее влияние, приводя к более раннему открыванию левого глаза у самцов и самок ($k=-33,2$ и $-34,5$, соответственно).

В отдельной серии опытов на 46 крысятах было проверено воздействие стрессирования крысят 60-минутным отъемом от матери в 1-12 дни жизни. При этом оказалось, что стресс приводит к уменьшению полового диморфизма и нарушению сроков созревания, с демаскулинизацией у самцов и с определенной степенью дефеминизации у самок (соответственно, $k=+33,3$ и $-27,7$). Эти изменения, вероятно, также обусловлены нарушением продукции стероидов, поскольку неонатальное и пренатальное стрессирование ведет к снижению их уровня.

Результаты, полученные на мышях (линий NMRI и DBA2), монгольских песчанках, кошках и собаках полностью подтвердили данные по асимметрии раскрытия век у крысят. Правый глаз раньше приоткрывался у 69,8% самцов и у 23,5% самок мышей. У песчанок процентное соотношение составило, соответственно, 85,0% и 21,8%, что противоречит выводу из ранее опубликованной работы (Clark et al., 1993). Для выяснения причин этих расхождений, которые могут быть связаны с различающимися сезонными условиями или с влиянием стрессирующих факторов, необходима постановка дополнительных экспериментов. Задачами последующих исследований явится также уточнение роли эстрогенов в формировании функциональной асимметрии сенсорных систем, поскольку наши данные не вполне согласуются с положением гормональной теории соматической и мозговой дифференциации о том, что половые различия определяются исключительно уровнем выработки андрогенов. Полученные в настоящей работе на различных представителях незрелорождающихся млекопитающих данные подтверждают идею о существенном значении гонадных стероидов в формировании полового диморфизма асимметрии и асинхронности созревания.

Метаболизм и механизмы действия андрогенов и эстрогенов

Высокое содержание стероидов в мозге объясняется тем, что они могут не только поступать с кровотоком из гонад, плаценты и надпочечников и связываться с соответствующими рецепторами в нейронах, но и, в значительных количествах, синтезироваться непосредственно в клетках

ЦНС и периферической нервной системы в форме нейростероидов из холестерина и других предшественников. Их биосинтез начинается с образования прегненолона, который может превращаться под воздействием гидроксистероиддегидрогеназы (HSD) в прогестерон или гидроксилироваться ароматазой P450 до 17-гидроксиpregненолона. Последний превращается в дегидроэпиандростерон (DHEA), конвертируемый в андрогены-андростендиол и, наконец, тестостерон, который под влиянием ароматазы P450 превращается в эстрадиол или под влиянием редуктазы-в дигидротестостерон. Падение уровня эндогенного эстрадиола в коре и гиппокампе самок, а также в гипоталамусе и преоптической области самцов крыс происходило при введении ингибиторов ароматазы в мозг (Gasior et al., 1999; Pomata et al., 2000; Robel et al., 1995). Более высокая активность ароматазы присуща преоптической области самцов, а редуктазной-самок крыс. В целом, между активностью редуктазы и ароматазы существуют антагонистические отношения, причем присутствие эстрогенов ингибирует редуктазную, а дигидротестостерона-ароматазную активность по принципу отрицательной обратной связи.

Нарушение синтеза андрогенов вследствие недостатка HSD и редуктазной активности, как и нечувствительность стероидных рецепторов, ведет к мужскому гермафродитизму и феминизации индивидуумов с обычным генотипом. Следовательно, конверсия тестостерона в активные метаболиты дигидротестостерон и эстрадиол в мозге имеет существенное значение для его влияния на развитие, нейроэндокринные и поведенческие эффекты.

Ароматаза является одним из определяющих посредников ранней детерминации пола в мозге, оказывая влияние на пролиферацию, миграцию и апоптоз развивающихся нейронов. Половые особенности могут зависеть как от активности ароматазы, так и от структуры экспрессирующих ее нервных и глиальных клеток, а также и от уровня альфа-фетопротеина, протектирующего женский мозг от маскулинизирующего влияния ароматизированного тестостерона. В свою очередь, ферментная активность, определяющая, в основном, развитие сексуального диморфизма мозга, оказывается под контролем таких факторов, как уровни гонадных гормонов.

Под воздействием редуктазы прогестерон, как и дезоксикортикостерон и тестостерон, быстро метаболизируется до 5альфа-редуцированных дигидропроизводных, которые могут превращаться, при участии HSD, в нейроактивные производные-DHEA, прегнанолаон, аллопрегнанолаон, подверженные сульфатированию стероидсульфатазой (Рис. 8.11).

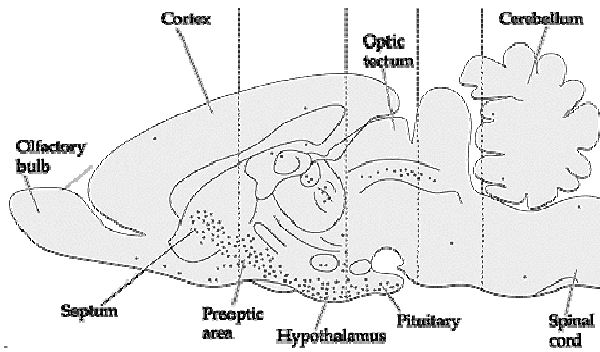


Рис. 8.11. Схема расположения эстроген-содержащих нейронов в мозге самки крысы.

DHEA стимулирует нейрогенез и рост аксонов, а его сульфатированная форма DHEAS способствует разрастанию дендритов и сохранению нейронов в критические периоды развития. Уровень DHEA постепенно нарастает после рождения и значительно снижается с возрастом, при сохранении достаточно высоких концентраций тестостерона в мужском организме. Введение DHEA предотвращает возникающую при действии высоких концентраций кортикостерона гибель нейронов (Karishma, Herbert, 2002). Он способен непосредственно потенцировать NMDA глутаматные рецепторы корковых нейронов, вызывая увеличение внутриклеточного кальция. DHEAS не оказывает такого влияния и механизм его действия на рост дендритов может быть обусловлен связыванием с цитоплазматическими и ядерными белками-рецепторами.

Негеномные эффекты прогестерона, DHEA, дигидротестостерона, дигидропрогестерона, прегнанолон и аллопрегнанолон обусловлены активным взаимодействием их с ГАМКА-бензодиазепиновыми рецепторами, прежде всего, в сексуально диморфичных ядрах. При этом метаболиты стероидных гормонов могут выступать в роли неконкурентных аллостерических активаторов (аллопрегнанолон, тетрагидродезоксикортикостерон), или ингибиторов (прегненолонсульфат, DHEAS) стероидного сайта в бензодиазепиновых участках ГАМКА рецепторов. Прогестерон, прегнанолон, тетрагидропрогестерон и другие Заредуцированные нейроактивные стероиды усиливают действие ГАМК, опосредованное ГАМКА рецепторами, что и определяет их антиконвульсантные, анксиолитические, антидепрессантные, сомногенные и

стресс-лимитирующие свойства (Edwards et al., 2001; Mohammad et al., 1998; Frye et al., 2000; Reddy et al., 2005; Gasior et al., 1999).

Нейроактивные стероиды-производные прогестерона действуют на ГАМК-А рецепторы и при системном введении оказывают на мышей анксиолитическое действие, без снижения активности в тесте приподнятого крестообразного лабиринта (Rodgers, Johnson, 1998). При активации рецепторов прогестерона, в наибольших концентрациях представленных в лимбических и корковых структурах (McEwen, 1998), усиливается функция ГАМКергической системы. Нейростероиды участвуют также в регуляции пластичности ГАМКергических синапсов в гипоталамусе (Brussard, 1999).

Стероиды оказывают модулирующие влияния и на другие нейромедиаторные системы, включая DA, 5-НТ, NE и системы пептидных регуляторов-CRH, АКТГ, BDNF, вазопрессиновую, окситоциновую и другие (Alves et al., 1998).

Нейропептиды, как и нейростероиды, играют существенную роль в интеграции эндокринных, вегетативных, эмоциональных и поведенческих реакций организма на стресс. Они также оказывают модулирующие влияния на нейромедиаторные системы, но продолжительность их действия значительно короче. Таким образом, нейроактивные гормоны регулируют функции нервных клеток, не только непосредственно модулируя их возбудимость через связывание с ГАМКА рецепторами хлорных каналов нейрональных мембран, но и прямо или опосредованно влияют на катехоламинергическую, холинергическую и глутаматергическую системы, связываясь с внутриклеточными цитоплазматическими и ядерными рецепторами и воздействуя на генную экспрессию рецепторов нейромедиаторов и нейропептидов.

Морфологические показатели половой дивергенции и асимметрии мозга

Асимметрия свойственна не только различным полушарным образованиям, в том числе корковым, гиппокампальным, перегородке, стриатуму, концевой полоске и уздечковым ядрам, но также проявляется на гипоталамическом, стволовом и спинальном уровнях. Нейроактивные стероиды оказывают существенное влияние на ее развитие. Сексуальный диморфизм мозговых структур начинает формироваться в эмбрио-

нальном периоде с появлением рецепторов половых стероидов и повышением концентрации андрогенов.

Половая дивергенция сексуально диморфичной области гипоталамуса (SDA), включающей преоптическое (SDN-POA), супрахиазмальное, перивентрикулярное (AVPV) и вентромедиальное переднегипоталамические ядра, а также спинального бульбокавернозного ядра (SNB) определяется перинатальными эффектами тестостерона. На ядра перегородки (SPN) он действует также и в зрелом возрасте, а миндалина (PMCO) начинает реагировать на него при половом созревании. У грызунов тестостерон может активировать непосредственно экспрессируемые в перинатальном периоде собственные рецепторы (в SNB), действовать после ароматизации исключительно на эстрогеновые рецепторы (в SDN-POA, AVPV), или обеспечивать активацию тех и других (в SPN, PMCO) (Рис. 8.12).

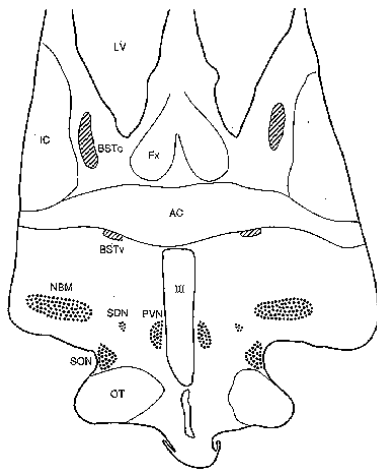


Рис. 8.12. Схема фронтального среза через ядро ложа концевой полоски (BST), сексуально-диморфичные ядра (SDN), паравентрикулярное ядро (PVN) мозга самца крысы.

Необходимость ароматизации для включения механизма маскулинизации тестостероном соответствующих структур ЦНС человека не находит экспериментальных подтверждений. Остается неясным, различаются ли механизмы соматической и мозговой андрогенизации или они идентичны.

Тем не менее, половые отличия в морфологии больших полушарий мозга достаточно выражены как у людей, так и у экспериментальных

животных. Они проявляются, в частности, в большей толщине задних участков коры и слоя гранулярных клеток гиппокампа у самцов крыс справа, тогда как у самок намечается обратная тенденция. После ранней гонадэктомии эти пропорции меняются, что подтверждает роль половых стероидов в формировании межполушарных отношений.

Сексуально диморфичная область гипоталамуса, представленная у самцов грызунов плотной клеточной группой SDAPc и слабо развитая у самок, развивается в онтогенезе под влиянием тестостерона. У взрослых самцов ее размер в 3-8 раз больше, а число андрогенных рецепторов примерно в 5 раз выше, чем у самок (Рис. 8.13). Гонадэктомия самцов сразу после рождения не влияла на развитие этой группы клеток, но в период полового созревания вызывала нарушение маскулинизации поведения. Неонатальная андрогенизация самок путем введения тестостерона стимулировала развитие SDAPc (Gorsky et al., 1978, 1984; Roselli et al., 2000).

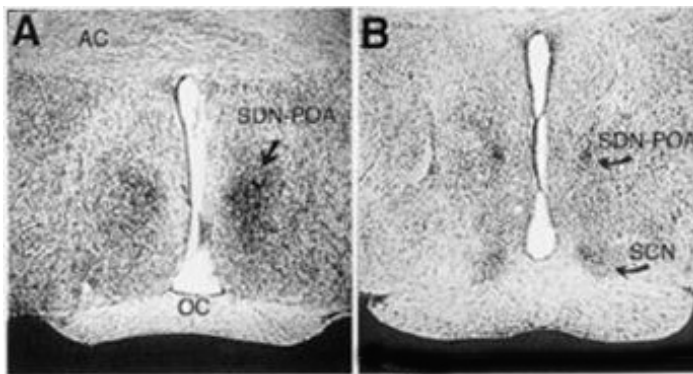


Рис. 8.13. Фотографии срезов переднего гипоталамуса самца (А) и самки (Б) крыс с выраженной асимметрией сексуально-диморфичных ядер.

Степень этих морфологических изменений у грызунов зависит от концентрации тестостерона, конвертируемого в нейронах и глии при участии фермента ароматазы в эстрадиол. Они проявляются преимущественно в местах, которые обеспечивают регуляцию репродуктивного поведения, прежде всего, в преоптической области и переднем гипоталамусе, где располагаются эстроген-чувствительные нейроны. Уровни тестостерона и эстрадиола в перинатальный период резко возрастают, причем пик концентрации тестостерона относительно несколько выше и наступает раньше, что свидетельствует о необходимости его ароматиза-

ции до эстрадиола в нейронах секс-диморфичных ядер для маскулинизации развивающегося мозга самцов. У самок в этот период достигается наибольшая концентрация альфа-фетопротеина, который протектирует нейроны от маскулинизирующего влияния тестостерона. Сенситивный период у них растягивается до половозрелого возраста, то есть в несколько раз длительнее, чем у самцов. В гипоталамусе пик эстрадиола достигается через час после рождения, но отсутствует у гонадэктомированных в первые минуты жизни крысят (Rhoda et al., 1983).

В постнатальном периоде, особенно с 2 до 24 часа, уровень эстрадиола снижается, так что первоначальные половые отличия в его концентрации в коре, гиппокампе, преоптической области и стволовых структурах нивелируются, но сохраняются в гипоталамусе. Перед рождением и в первые два часа жизни содержание эстрадиола в крови и таких отделах мозга, как фронтальная кора, передний гипоталамус и преоптическая область выше у самцов, чем у самок. В гиппокампе самок его концентрация оказывается даже более высокой, чем в других отделах мозга. Введение новорожденным самкам эстрадиола ведет к повышению его содержания в мозге до уровня, свойственного в норме самцам. Тестостерон в этом случае также вызывает повышение содержания эстрадиола, но ограниченное, в основном, преоптической областью, отличающейся особенно высокой активностью ароматазы, обеспечивающей превращение тестостерона в эстрадиол (Amateau et al., 2004). О необходимости этого процесса для маскулинизации мозга говорит тот факт, что введение новорожденным самкам диэтилстильбэстрола (DES), который не связывается альфа-фетопротеином, вело к достоверному увеличению SDN-POA взрослых крыс (Gorsky et al., 1984). Об этом свидетельствуют и результаты пространственного обучения взрослых крыс в водном лабиринте. В норме показатели самцов в этом тесте лучше, чем у самок. После неонатального введения ингибиторов ароматазы эти показатели у них становились такими же, как у самок. Имплантация эстрадиола в кору неонатально кастрированных самцов вела к повышению их обучаемости в тесте Морриса (Williams, Meck, 1991). Неонатальное системное воздействие на самок андрогенов также вело к улучшению их обучаемости (Joseph et al., 1978).

Рецепторы андрогенов и эстрогенов также включены в стероид-зависимую регуляцию пластичности мозга. Так, связывание эстрадиола его рецепторами в коре самцов крыс выше справа, а у самок слева уже с момента рождения (Diamond, 1991). Воздействие эстрадиола в раннем возрасте стимулирует развитие дендритных шипиков, синапсов и тел

нейронов в гиппокампе, что ведет, в частности, к улучшению пространственного обучения и снижению тревожности (Bowman et al., 2002; Gassior et al., 1999; Wooley et al., 1996; McEwen et al., 1998, 2000). Маскулинизация социального поведения зависит от влияния андрогенов в неонатальный период, о чем свидетельствует возрастание частоты проявлений агрессии у самок крыс, которым в 1-дневном возрасте были сделаны инъекции тестостерона в миндалину или внутримышечно (Meaney, McEwen, 1986).

Пренатальный стресс ведет к демаскулинизации мозга у самцов, тогда как у самок он редуцирует фемининные и усиливает маскулинные проявления (Hines et al., 2002; Резников и др., 2005), предотвращая постнатальный максимум половых и, вероятно, нейростероидов. Повторное стрессирование беременных самок крыс, например, путем иммобилизации, обуславливало снижение уровня эстрогенов и андрогенов у их потомства с нивелированием половых различий в продукции стероидов и нарушением дифференциации поведения по признаку пола (Рыжавский и др., 2004; Сапронов, Федотова, 2002; Шаляпина и др., 2001; Fleming et al., 1986; Jorge et al., 2005; Reddy et al., 2005).

Самцы крыс, подвергавшиеся стрессу с 14 по 21 дни эмбрионального развития, были неспособны к обычным формам копуляторного поведения после полового созревания. После введения в те же сроки беременным крысам гидрокортизона, как и после стрессирования, у крысят в 10-дневном возрасте снижались или исчезали половые различия в активности ароматазы и редуктазы в преоптической области и нивелировалась разница в объеме ядер нейронов (Резников и др., 2006).

Критическим в сенситивный период сексуальной дивергенции является, по-видимому, 18 день (Ward, Weisz, 1980). В первую очередь, в это время при повышенной концентрации тестостерона индуцируется маскулинный фенотип, а при его дефиците развитие происходит по фемининному типу.

При введении крысам на 19-й день беременности синтетического производного тестостерона – сустанона у женского потомства отмечалось увеличение массы мозга и толщины коры, уменьшение плотности расположения нейронов в пятом слое коры, увеличение размеров тел нейронов и их ядер уже в первый день после рождения (Рыжавский и др., 2002, 2004). Авторами это рассматривалось как свидетельство большей продвинутой в норме развития мозга самцов по сравнению с самками, хотя такая трактовка представляется спорной.

Формирование межполушарных связей также зависит от тестостерона. Введение его самкам крыс после рождения вело к увеличению толщины мозолистого тела до величин, характерных для нормальных взрослых самцов. В то же время, кастрация самцов в первый день жизни не вызывала существенной редукции мозолистого тела, что свидетельствует о преимущественно пренатальном влиянии на него тестостерона. В свою очередь, ранняя овариэктомия вела к увеличению размеров мозолистого тела у взрослых самок, свидетельствуя о феминизирующем влиянии гормонов яичников на мозолистое тело.

Введение самкам нестероидного блокатора андрогенов флутамида в продолжении 5 последних дней беременности с последующей кастрацией крысят для предотвращения восстановления уровня продукции собственных андрогенов позволило сделать вывод о соответствии пренатальных эффектов кастрации и химической блокады андрогенов (Fitch et al., 1991). Введение другого блокатора андрогенных рецепторов-ципротерона, в сочетании с постнатальной кастрацией приводило впоследствии к тому, что поведение избегания у взрослых самцов соответствовало таковому самок (Scouten et al., 1975).

Основной прогестин, являющийся предшественником андрогенов и эстрогенов, прогестерон быстро проникает в нейроны и снижает их возбудимость, действуя на мембрану и ядро, благодаря способности конкурентно связываться с ГАВАА бензодиазепиновыми рецепторами. Уровни прогестерона мало меняются в перинатальный период и существенно ниже у крысят, чем у взрослых животных (Weisz, Ward, 1980). В плазме крови самцов и самок уровни прогестерона близки, тогда как несколько отделов мозга характеризуются половым диморфизмом по содержанию рецепторов прогестерона. Увеличенные количества этих рецепторов, с преобладанием в левой половине гипоталамуса, было связано с усилением сексуальной восприимчивости самок крыс (McCormick, Singh, 1996). Введение прогестерона беременным самкам оказывало маскулинизирующий эффект на их потомство (Ehrhardt, Money, 1967). На взрослых самцов он действовал как анксиолитик, увеличивая активность в открытом поле (Vitran et al., 1995). Однако, в крестообразном лабиринте он вызывал снижение числа заходов в открытые рукава и увеличивал груминг, без изменения спонтанной двигательной активности (Galeeva et al., 2001), что не позволяет делать окончательных выводов о его влиянии на тревогу и страх.

Предшественник прогестерона прегненолон, который также способен синтезироваться в мозге, участвует в формировании нейротубулярного

аппарата, связываясь с нейроспецифичным ассоциированным с цитоскелетом протеином MAP2. Таким образом, он включается в регуляцию пластичности нейронов (Plassart-Schiess, Baulieu, 2001). Этим может объясняться длительность последствий его раннего введения, проявлявшихся в снижении тревожности даже у взрослых крыс (Jorge et al., 2005). Кроме того, под его воздействием улучшалась обучаемость крыс в лабиринте (Ladurelle et al., 2000).

Вызов агрессии по отношению к интродерам при попарных ссаживаниях сопровождается снижением уровня нейроактивного метаболита прогестерона-аллопрегнанолона в мозге самцов и самок крыс (Pinna et al., 2004). Введение аллопрегнанолона в пренатальный период приводило к уменьшению размеров SDN у самцов крыс (McCarthy et al., 2002).

У взрослых животных оба они обуславливают анксиолитические эффекты, снижение реакции на факторы стресса и CRH.

Тестостерон в перинатальный период избирательно влияет на формирование асимметрии гипоталамических структур, по крайней мере, у самцов. Об этом свидетельствуют данные стереологических цитоархитектонических исследований, выполненных на монгольских песчанках (Cammins, Yahr, 1984; Ulibarry, Yahr, 1988; Holman, Rice, 1996; Holman, Hutchinson, 1993). Они показали, что у самок односторонняя перерезка латеральнее медиальной преоптической зоны слева вызывала большие дефекты полового поведения, чем повреждения справа. Частота подачи привлекающих вокализаций активными самцами при ухаживании прямо коррелировала с объемом левого SDAp. После кастрации взрослые самцы редко издавали такие сигналы, но после введения им тестостерона вокальное поведение возобновлялось. У гонадэктомированных взрослых самок даже после введения тестостерона не проявлялась асимметрия ядер SDAp, тогда как у самцов, а также у неонатально андрогенизированных самок эта группа клеток была асимметрична. Взаимосвязь между объемом левого SDAp и частотой издаваемых сексуальных позывов оказалась специфичной, поскольку не было обнаружено существенной корреляции между невокальным предкопуляторным и копуляторным поведением и объемом правого и левого SDAp. Отсутствовала также взаимосвязь между объемом второй сексуально-диморфичной области – супрахиазмального ядра (SCN) и вокализационным поведением (Holman, Hutchinson, 1991, 1993).

Имплантация тестостерона в первый день жизни самкам песчанок с одновременной гонадэктомией вызывала увеличение частоты ультразвуковых сигналов, издаваемых во взрослом состоянии, до уровня, свой-

ственного самцам. Этому соответствует увеличение SDA слева. У взрослых монгольских песчанок объем SDApc, число нейронов, объем ядер и нейропиля были значительно больше у подвергавшихся воздействию тестостерона самок по сравнению с контрольными, причем слева было больше мелких интернейронов, чем справа. Объем SDApc слева в этом случае также увеличивался. У самцов песчанок, по сравнению с самками, как показали планиметрические измерения, размеры SDApc, особенно в той части, которая содержит холинергические нейроны, были значительно больше. После гонадэктомии она уменьшалась, однако сохраняла прежний объем, если дополнительно вводили тестостерон. У самок подобные изменения были менее выражены. Введение новорожденным самкам монгольских песчанок тестостеронпропионата подавляло секрецию гонадотропина и вызывало увеличение размеров и количества нейронов этой группы до уровня самцов, что проявлялось при микроскопическом исследовании уже через две недели. Имплантация эстрадиола в SDApc справа вела к маскулинизации их поведения, а слева лишь дефеминизировала сексуальное поведение самок крыс, наряду с утратой эстральных циклов. В первом случае они осуществляли садки на других самок, а во втором демонстрировали снижение лордоза. На взрослых самок такое воздействие не влияло (Nordeen, Yahr, 1992; Yahr, Greene, 1992; Yahr, 1988, 1999; Cammins, Yahr, 1984; Ulibarry, Yahr, 1988).

Рецептивность самок крыс повышалась после электростимуляции или инъекции эстрадиола в вентромедиальное ядро, которое включено в регуляцию полового поведения и имеет большие размеры в фемининном мозге. Повреждение его вело к нарушению сексуальных реакций, с отсутствием лордоза (Pfauf et al., 1990). Голубоватое место (locus coeruleus, LC), являющееся центром генерации реакции пробуждения и страха, также больше по общему объему и числу клеток у самок, хотя у самцов больше протяженность его передней части, из которой NE волокна направляются в передний мозг (Babstock et al., 1997).

Ядро, нейроны которого обладают высокой плотностью стероидных рецепторов и аффинностью к тестостерону - поясничное спинальное (nucleus bulbocavernosus spinalis, SNB) значительно крупнее у мужских особей, поскольку содержит мотонейроны, контролирующие сокращение кавернозных мышц пениса. У грызунов его сексуальный диморфизм формируется в перинатальном периоде, когда тестостерон у самцов предотвращает гибель нейронов этого ядра в первую неделю жизни. В то же время, массовая дегенерация нейронов SNB происходит в спинном моз-

ге у самок. В результате, у половозрелых самцов сохраняется около 80%, а у самок только 20% от исходного числа клеток SNB. Ранняя кастрация приводит к редукции этих показателей, а введение тестостерона самкам после рождения способствует их сохранению (Nordeen et al., 1985). Кастрация взрослых самцов, хотя и не влияла на число мотонейронов и мышечных волокон, но вызывала их сжатие, приводя к утрате спинальных рефлекторных реакций пениса. Введение тестостерона предотвращало этот эффект, что подтверждает необходимость поддержания его уровня для осуществления копуляций (Breedlow, 1981).

Объем сексуально диморфичного постеромедиального кортикального ядра миндалевидного комплекса (PMCO) примерно в полтора раза больше у самцов, чем у самок крыс и мышей. Величина, плотность расположения нейронов и общая площадь, занимаемая ими в медиальной амигдале, зависят от уровня андрогенов в раннем возрасте, о чем свидетельствует ее маскулинизация после неонатальной андрогенизации самок крыс введением тестостерона (Ахмадеев, Калимуллина, 2005).

Воздействие на самок тестостерона в течение месяца также приводило к увеличению PMCO до уровня, свойственного самцам. Кастрация взрослых самцов крыс, наоборот, вызывала уменьшение объема PMCO и величины тел нейронов до характерных для самок размеров в течение трех дней после операции. Соответственно, снижались реакции самцов на запах рецептивных самок (Cooke et al., 2003; Maurice et al., 2003). Объясняется это может тем, что данная область получает обонятельные входы и инициирует сексуальные реакции самцов на феромоны рецептивных самок.

У гонадэктомированных в первый день жизни самцов крыс впоследствии также отмечалось значительное уменьшение размеров PMCO и числа нейронов в нем. Инъекции эстрадиолбензоата неонатально кастрированным самцам, а также интактным самкам в том же возрасте повышали эти величины и маскулинизировали PMCO, что подтверждает гипотезу о необходимости ароматизации тестостерона до эстрадиола в неонатальный период для маскулинизации этой лимбической структуры (Vinader-Caerols et al., 2004).

Асимметрия в системе контроля эндокринных функций, с преимущественно правосторонним участием лимбических структур, показана в серии работ венгерских исследователей (Banczerowski, Gerendai, 2004; Gerendai, Halasz, 2001). У самцов повреждение островковой коры и миндалины справа, но не слева, приводило к снижению стероидогенеза в семенниках и, соответственно, уровня тестостерона в крови. Пересече-

ние пучков волокон над миндалиной в сагиттальной плоскости справа увеличивало, а слева снижало секрецию тестостерона, в то время как повреждение самой миндалины с любой стороны снижало уровень тестостерона в сыворотке. Эстрадиол, введенный в левую амигдалу, сильнее влиял на размеры ее медиальной части, чувствительной к кастрации и введению гормонов.

Биосинтез эстрогена имеет существенное значение для сексуальной дифференцировки катехоламиновой системы в фронтомедиальной лимбической коре (Stewart, Rajabio, 1994). Гипоталамический кортикотропин релизинг-фактор (CRH) ингибирует секрецию гонадотропин-релизинг-гормона (GN-RH), половых стероидов, TRH и фактора роста. При стрессовых состояниях он обеспечивает манифестацию вегетативных компонентов страха, тревоги, аверсии и агрессии. Его введение снижает исследовательское, пищевое, социальное и репродуктивное поведение, потенцирует пассивно-оборонительные реакции, замирание, тревожность и депрессию. Внутрижелудочковые или гипоталамические инъекции CRH-антагонистов полностью устраняют эти проявления (Plotsky et al., 1996; Moreau et al., 1997).

Глюкокортикоиды оказывают тормозное влияние на процесс обратного захвата моноаминов и, тем самым, ослабляют 5-НТ и NE трансмиссию в мозге. Конечный гормон гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы – глюкокортикоид гидрокортизон тормозит образование CRH, NE, бета-эндорфина и стимулирует ML ДА-систему. В перинатальный период он существенно влияет на поведенческие, морфологические и нейроэндокринные показатели развития сексуального диморфизма и латерализации мозга. Ежедневное введение гидрокортизона в последнюю неделю беременности приводило к изменению оборота НА ДА в медиобазальном гипоталамусе потомства в 10-дневном возрасте, как и под влиянием пренатального стресса. Снижение сексуального диморфизма проявлялось в уменьшении объема ядер нейронов у самцов. Активность редуктазы в медиобазальном гипоталамусе увеличивалась после пренатального стресса и снижалась после введения гидрокортизона у самцов крыс (Резников и др., 2005). Материнский стресс приводит к снижению реакции кортикостерона на острое стрессирование взрослого мужского потомства. Это свидетельствует о необходимости совместного действия половых стероидов и катехоламинов при сексуальной дифференцировке мозга. Изменение уровня катехоламинов, вызванное пре- и постнатальным стрессом или неонатальным введением

стероидов, приводит к долговременным изменениям репродуктивного поведения и нейроэндокринного контроля овуляции.

Минералокортикоиды, наряду с глюкокортикоидами участвуют в реакции на стресс обеспечивая усиление тревожности и страха. Введение антагониста минералокортикоидов спиронолактона оказывало анксиолитический эффект (Korte, 2001).

Согласно представлениям некоторых авторов, такие нейропептиды, как вазопрессин и окситоцин, также способны оказывать латерализованное влияние на развивающийся мозг. Так, по данным Г.Ю. Бакалкина, интраамниотическое введение вазопрессина в период беременности крыс вызывало стойкую асимметрию хвоста у их потомства (Bakalkin, 1989; Kabib et al., 1995). На возможность сдвига популяционных профилей межполушарных отношений в сторону левополушарного доминирования при действии вазопрессина и окситоцина указывали Вартанян и Клементьев (1991), которые вызывали позднюю правостороннюю асимметрию у кошек внутрижелудочковыми инъекциями этих пептидов.

С целью проверки этих данных нами были проведены специальные серии опытов с микроинъекцией окситоцина в мозговые желудочки крыс КМ (10 мкг/5мкл физ. р-ра) после предварительного тестирования аудиогенной реакции. Оказалось, что направление бега при этом не менялось, хотя в продолжении 15-30 мин после введения данного пептидного гормона двигательная реакция усиливалась. Такие же результаты были получены при использовании питуитрина-гормона задней доли гипофиза, содержащего окситоцин и вазопрессин. Животные в открытом поле проявляли повышенную активность, у них чаще регистрировались ориентировочно-исследовательские реакции. Это позволяет сделать заключение, что и в упомянутых выше экспериментах пептид лишь провоцировал проявления ранее существовавших асимметрий.

Секреция другого пептидного нейрогормона, аргинин-вазотоцина, более интенсивная у самцов, контролируется тестостероном и происходит в период формирования сексуального диморфизма мозга. У взрослых животных он включается в периодические проявления полового, родительского поведения, регуляцию лактации, сократимости клеток. Эстрадиол и прогестерон через негеномные эффекты тормозят его рецепцию в преоптической области.

В сексуальную дифференцировку мозга, наряду с гонадными и надпочечниковыми стероидами, включены также гормоны щитовидной и паращитовидной желез. Помимо регуляции клеточного метаболизма, они контролируют созревание и функции нервной системы, поэтому их

дисбаланс в процессе развития ведет к морфологическим, нейрохимическим и поведенческим нарушениям (McEwen, 1987). Так, падение уровня тироксина при тиреотоксикозах ведет к снижению когнитивных функций, осуществляющихся при участии холинергических нейронов. TRH является пептидным регулятором освобождения тироксина при активации симпатического отдела вегетативной нервной системы. У человека повышенная концентрация TRH обнаружена в гипоталамических вентромедиальном, дорзо-медиальном и паравентрикулярном ядрах с левой стороны (Vorson-Chazov et al., 1986). Ассиметричное влияние внутрижелудочковых инъекций TRH у крыс проявляется в интенсификации тормозных процессов в левом полушарии и активации правого полушария по показателям ЭЭГ (Lobasyuk et al., 2005). Контроль функции щитовидной железы, в противоположность гонадам, вероятно, обеспечивается при левостороннем доминировании, на что указывает больший объем и активность долей тимуса с левой стороны. Общим правилом, по-видимому, является большая связь правого полушария с диэнцефальными гипоталамическими образованиями, ответственными за вегетативные, гуморальные, эндокринные регуляции и левого полушария-с активирующими центрами стволовой ретикулярной формации.

Существенная роль гормонального статуса в перинатальном периоде в формировании возбуждающих и тормозных медиаторных систем при сексуальной дифференцировке мозга подтверждается возрастанием в гипоталамусе самок уровня мРНК глутаматдекарбоксилазы (GAD mRNA), лимитирующей скорость превращения глутамата в ГАМК после введения тестостерона крысам до 15-дневного возраста. Удаление тестисов у самцов сразу после рождения приводило к снижению экспрессии GAD mRNA примерно вдвое, до уровня, свойственного самкам, в стероид-концентрирующих зонах гипоталамуса и гиппокампа (дорзомедиальном и дуговом ядрах, поле CA3). Одновременно у оперированных самцов повышалась степень сродства NMDA глутаматных рецепторов в этих зонах (Davis et al., 1996, 1997).

Таким образом, маскулинизация соответствующих лимбических структур стимулируется андрогенами, влияющими на синтез ГАМК, которая в перинатальный период, подобно глутамату, обладает возбуждающим действием.

Тестостерон оказывает сексуально диморфичный эффект также на экспрессию других форм мРНК и синтез соответствующих белков в нейронах гипоталамуса, различающихся по локализации и концентрации стероидных рецепторов (Spratt et al., 2001). Плотность таких рецеп-

торов особенно велика в нейронах базолатерального ядра миндалины, модулирующих эмоциональные и моторные проявления страха при вовлечении связей с медиальным ядром, а также стриатумом, неокортексом и мостом. В новой коре уровень эстрогеновых рецепторов повышен у самок крыс справа, а у самцов-слева (Sandhu et al., 1986). Кроме того, у самок крыс в базомедиальной зоне гипоталамуса справа выше, чем слева содержание гонадотропин-релизинг гормона (Gerendai et al., 1979).

Эти данные коррелируют с обнаруженной разницей в плотности ДА Д2 рецепторов в стриатуме, которая у самцов крыс слева была достоверно выше, чем справа, а у самок – наоборот (Drew et al., 1986; Rosen et al., 1984). У самцов крыс в фронтальной коре правого полушария выше уровень серотонина, тогда как у самок уровень его метаболита-5-гидроксииндолуксусной кислоты (5-НИАА) с правой стороны ниже, чем с левой (Молодцова, 2000). Эстрадиол и прогестерон, связываясь с рецепторами в ядре шва, от которого прослеживаются восходящие связи с нигростриатной и лимбической системами (Alves, 1998), модулируют активность серотонинергических структур мозга и оказывают существенное влияние на социальное поведение. Это подтверждается, в частности, данными о корреляции между сниженной концентрацией 5-НИАА и низкоранговым положением самок-правшей в сообществе макак-резусов (*Macaca mulatta*). Среди самцов преобладали противоположные соотношения (Westergaard et al., 2004).

У субординантных самцов крыс, наряду со сниженным уровнем тестостерона и повышенной концентрацией кортикостерона, отмечено увеличение отношения 5-НИАА/5-НТР и аффинности 5-НТ 1А рецепторов (Blanchard et al., 1993).

Таким образом, нейроактивные половые гормоны и нейростероиды, являющиеся преимущественно аллостерическими модуляторами ГАМК-А-рецепторного комплекса, действуют одновременно и на другие медиаторные системы. С этим связаны могут быть связаны длительные изменения возбудимости и поведения после введения их антагонистов, особенно в раннем возрасте. Так, воздействие антиандрогена флутамида 1-3 дневным крысятам вело к снижению судорожной готовности и к усилению фемининного поведения, в том числе у самцов, в период полового созревания. Такой же эффект проявлялся после введения 5альфаредуктазного ингибитора финастерида. Антиэстрогены кломифен и тамоксифен вызывали усиление маскулинного поведения и оказывали анксиолитическое и седативное влияние.

Данным, полученным в опытах с однократным системным введением половых гормонов, не противоречат результаты инъекции эстрадиола предрасположенным к генерации спайк-волновых разрядов взрослым самцам линии W/R, у которых тяжесть судорог при этом существенно не изменялась. Активность такого типа полностью формируется только в половозрелом возрасте и у самок колеблется по интенсивности в связи с эстральным циклом. Генерация таких разрядов вызвана нарушением ГАМК- и холинергических связей в ретикуло-кортикальной системе. Прогестерон увеличивал частоту спайк-волновых разрядов у крыс этой линии (Budziszewska et al., 1999; Kajita et al., 1999). Введение антиэстрогена тамоксифена или антиандрогена ципротерона самцам мышей вызывало повышение электросудорожного порога (Borowisz et al., 2002). Нейростероид 5альфа-прегнен-3бета-20он и DHEAS-положительные модуляторы ГАМКА - рецепторов подавляли развитие сенситизации и киндлинга, обусловленное введением кокаина (Leskiewicz et al., 2001).

Вариабельность эпилептиформных судорожных разрядов в коре мозга у крыс линий КМ и W/R связана не только с уровнем стероидов, но также с включением системы вторичных посредников и фосфорилирования нейрональных протеинов и содержанием нейрогормона мелатонина, подавляющего деятельность половых желез и обладающего антиконвульсантными свойствами (Yechikhov, Morenkov et al., 2001; Kldiashvili, Morenkov et al., 2001). Было показано, что судорожная предрасположенность и ультраструктурная пластичность гиппокампальных нейронов у крыс линии КМ зависит от активности протеинкиназ и, вероятно, фосфатаз (Безгина и др., 2002).

Морфологические и поведенческие асимметрии у рыб, амфибий и рептилий

Только благодаря исследованиям последних двух десятилетий стали выясняться некоторые особенности асимметрии и функциональной латерализации мозга, избирательного использования конечностей для дирекциональной моторики и глаз для обнаружения и обследования сородичей, хищников, добычи, территории, противников не только у млекопитающих, но и «низших» позвоночных. Тем самым, создаются предпосылки для сравнительного анализа морфологической асимметрии мозга и поведенческой латерализации у холоднокровных.

Большая часть этих работ выполнена на рыбах, у которых четко прослеживается корреляция между нейроанатомической, моторной и висцеральной асимметрией. У популяций рыб определенных мутантных линий (fsi) смещенному вправо или влево местонахождению сердца и пищеварительных органов соответствует инвертированные функциональные взаимоотношения и пространственное положение обеих половин мозга, а также генетически запрограммированное отклонение диэнцефальных эпителиальных образований мозга (Harris et al., 1996; Sovrano et al., 1999; Concha et al., 2000). У цихлидовых рыб обнаруживается также асимметрия в строении ядер ствола, включенных в вестибулярные и ориентационные реакции (Anken et al., 2002).

Нейроанатомическая асимметрия у рыб, амфибий и рептилий с обычным генотипом обнаруживается, прежде всего, по смещению эпифиза и парапинеального органа, как правило, влево, а также по увеличенным размерам левого габенулярного ядра. Определенную степень функциональной латерализации можно видеть в системах контроля вокализации лягушек, стридуляции рыб-зубаток, сексуальных взаимодействий тритонов, агрессивного поведения ящериц, сворачивания змей.

По данным Проциной и Савельева (1990) у головастиков больше объем серого вещества в мозге справа, но эта асимметрия исчезает перед метаморфозом и отсутствует у взрослых лягушек.

У амфибий наблюдаются асимметрии в строении плечевого пояса (эпикоракоидов), использовании конечностей для сбрасывания посторонних частиц с носа, переворачивании из положения на спине, порядке появления дыхательных отверстий и передних конечностей при метаморфозе головастиков. При этом обнаруживается соответствие в последовательности прорастания и последующего предпочтения одной из конечностей. Так, у обыкновенной жабы (*Bufo bufo*) правый эпикоракоид больше, правая передняя лапка раньше возникает при метаморфозе и ею же взрослое животное преимущественно удаляет с носа чужеродные объекты (Malashichev, 2002). Опрокинутые на спину жабы чаще пользуются для контакта с почвой и принятия нормальной позы правой задней лапой (Robins et al., 1998). При предъявлении пугающих зрительных объектов отдельно на правую или левую половины зрительного поля они прыгают вперед, что свидетельствует против латерализации у них этой реакции или системы зрительного различения. Представители других видов – южноамериканские тростниковые (*B. marinus*) и европейские зеленые (*B. viridis*) жабы лучше идентифицируют хищника или его модель при появлении их слева и прыгают для спасения вправо, тогда как при

демонстрации модели змеи с правой стороны они прыгают прямо. Правое зрительное поле преимущественно используется у них для запуска реакции выбрасывания языка в сторону движущейся добычи, а левое - в направлении других жаб, но не насекомых, что может иметь просто сигнальное значение (Lippolis et al., 1999, 2002; Vallortigara et al., 1998, 2001). У самцов и самок ящериц (*Anolis*), и других рептилий, как и у рыб, реакции на опасность, социальные и агрессивные взаимодействия облегчаются при наблюдении за противником того же вида левым глазом (News et al., 2005; Deckel, 1995).

В качестве удобной модели для изучения асимметрии простых нейронных сетей, включающих всего два синаптических переключения, может служить рефлекторная дуга судорожного рывка с изгибанием тела у рыб (с-startle), запускаемого двумя расположенными на границе продолговатого мозга гигантскими маутнеровскими нейронами. Каждый из них инициирует коротколатентную реакцию сокращения мышц хвостового плавника с контралатеральной стороны, обеспечивая, тем самым, поворот и избегание опасности. Перекрещенные аксоны этих клеток представляют собой аналог ретикуло-спинального тракта. В большинстве случаев левый аксон у золотых рыбок располагается в перекресте дорзальнее правого. Такие же взаимоотношения складываются и при входе обоих зрительных нервов в хиазму. Вероятно, они начинают формироваться на ранних стадиях развития, поскольку личинкам в икринках также свойственна предпочтительная ориентация (Roth, 1979; Moulton, Waggon, 1967). Мошков с сотр. (Михайлова и др., 2003) показали, что примерно в 1,5 раза больше мальков золотых рыбок вращается вокруг своей оси вправо, чем влево, что соответствует разнице в размерах, ультраструктурной организации и функциональной активности правого и левого маутнеровских нейронов. Имеются и другие указания на соответствие интенсивности реакции величине этих клеток (Harris et al., 1996; Davis et al., 1976). На них оказывают тормозные нисходящие влияния вышележащие структуры мозга, что объясняет усиление реакции после удаления переднего мозга.

Тестирование поведенческой латерализации рыб осуществляется как в обычных аквариумах разных размеров, так и в круглых или Т-образных водоемах, с предъявлением различных ключевых раздражителей, препятствий, других особей, моделей хищников или собственного отражения в зеркале.

Для запуска конвульсивного изгибания рыб достаточно выключить свет, подать разряд электрического тока, вибрацию или звуковой сигнал.

Для вызова быстрых избегательных рефлексов у золотых рыбок с с-образным изгибом нами используются синусоидальные тональные посылки от соединенного с звукогенератором акустического динамика, на котором располагали сосуд с рыбкой. Применяемые сигналы имеют оптимальную частоту (400 гц), длительность (40 мсек), и интенсивность (15 db). Автоматическая регистрация движений осуществлялась с помощью CCD камеры Conan и видеокамеры устройства VideoMot2, установленных на высоте 1м. Рыбок, длиной 3-4см помещали поодиночке в заполненный водой слоем 3см круглый кристаллизатор диаметром 30см за 10 мин до регистрации для адаптации. Каждую рыбу тестировали 10-кратно с интервалами 2мин.

Проведенный предварительный анализ видеозаписей показал, что латентный период безусловнорефлекторной с-реакции составлял 21-34 мсек, что соответствует времени возникновения запускаемого маунтнеровскими клетками избегательного поведения.

Различия в скорости реакций приобретают существенное значение для эффективной организации избегательного, агрессивного, пищевого, миграционного и ориентировочно-исследовательского поведения. У золотых рыбок и данио резкие правосторонние изгибания при С-старте и быстрых плавательных движениях запускались сокращением преимущественно белых мышечных волокон, которых больше с правой стороны тела. При сокращении преобладающих с левой стороны красных мышц рыбы совершали более медленные, но продолжительные, направленные влево движения (Heuts, 1991). Таким образом, поведенческой асимметрии соответствует анатомическая специализация сенсорной, нервной и мышечной систем. После начального изгибания под углом 35-50 градусов в течение 20-27 мсек следовал более медленный разворот на 160-180 градусов с проплыванием в продолжении до 150 мсек. При этом самцы большей частью плыли в левую сторону, тогда как самки, в основном, уплывали вправо.

На предъявление различных световых сигналов от импульсных ламп рыбы реагировали только медленной реакцией, с латентностью 110-140мсек, без начального конвульсивного изгибания. Нам не удалось выявить преимущественного направления в этом тесте, возможно, вследствие того, что в этом тесте сигнал не имел существенного биологического значения. При проведении дальнейших экспериментов с целью более точного определения дирекциональности приближения и избегания у рыб необходимо учитывать данные о специализации левого глаза и получающего от него зрительные входы правого полушария на рекогнос-

цировании сородичей и наблюдении за собственным отражением в зеркале, ранее полученные на рыбах нескольких видов (Bisazza et al., 1996, 1998, 2000, 2003, 2005; Sovrano et al., 2001, 2004; Facchin et al., 1999). Было показано, что для избегания других особей своего вида они поворачивают в правую сторону, тогда как при обходе препятствий для воссоединения с представителями другого пола или своей группы они пользуются восприятием с правого глаза и совершают разворот влево.

При агонистических взаимодействиях и обнаружении хищника избегание опасности стайными рыбами осуществляется эффективнее, если слева находятся сородичи или хотя бы зеркало. Это может служить подтверждением того, что опасные и незнакомые объекты легче обнаруживаются при их расположении справа, в то время как идентификация сородичей и рассмотрение знакомых или безразличных объектов облегчается при их нахождении слева. Поэтому они предпочитают занимать в косяке такую позицию, чтобы партнеры были слева. Однако, когда партнеры оказываются прямо спереди, они поворачивают влево, то есть начинают пользоваться для наблюдения своим правым глазом.

Отличающиеся повышенной агрессивностью самцы бойцовых аквариумных рыб и пецилии (*Girardinus falcatus*) при нападении используют правый глаз, что не характерно для других животных. В круглом бассейне самцы гамбузий (*Gambusia holbrooki*) демонстрируют индивидуальные ротационные предпочтения, но если на их пути встречается непрозрачная ширмочка, они поворачивают вправо. Самки предпочитают сворачивать вправо при появлении особей того же пола. Под открытым небом они пользуются солнце-компасной ориентацией и плавают во второй половине дня против часовой стрелки. Самцы пецилий и гамбузий при избегании хищников и при огибании вертикальной палочки, за которой находится привлекающая их группа самок, поворачивают влево, тогда как гирардинусы плывут при обходе этого препятствия в противоположном направлении. При предъявлении модели хищника гирардинусы чаще глядят на нее левым глазом, но безразличные, не опасные объекты осматривают преимущественно правым глазом. Самцы приближаются к самкам правым боком, а к противнику при нападении – левым. Представители обоих полов плывут преимущественно против часовой стрелки в новом круглом аквариуме, а после помещения в Т-образный лабиринт сворачивают в его правое плечо. Вместе с тем, значительному числу этих рыб свойственны противоположные направления движения во всех использованных ситуациях. При селекции потом-

ков от скрещивания таких особей получены линии с сохраняющейся в ряду поколений дивергентной сенсорной и двигательной асимметрией.

Присутствие особей с противоположной функциональной латерализацией мозга в природных популяциях, естественно, снижает предсказуемость их реакций для хищников.

Таким образом, популяционная асимметрия более свойственна стайным видам, а одиночные рыбы могут обладать индивидуальной или флуктуирующей асимметрией. Половые асимметрии у рыб, по всей видимости, отсутствуют. У тетрапод выявляется специализация правой половины мозга на зрительном восприятии и опознании социально значимых и новых, незнакомых стимулов для организации аверсивного, избегательного поведения. Левое полушарие лучше обеспечивает реакции приближения, в том числе к пищевым объектам.

Формирование половых особенностей мозга холоднокровных, как и всего организма, зависит не только от экспрессии генов, но и от гормональных и средовых влияний, особенно в личиночном периоде. В икринках рыб и амфибий и яйцах рептилий происходит метаболизация половых стероидов, которые они получили от материнского организма. Их уровни особенно быстро падают после выхода личинки из икринки, но вновь значительно возрастают к концу метаморфоза, в результате продукции их собственными гонадами и, отчасти, мозгом. Ювенильные самки отличаются повышенными концентрациями эстрогенов и mRNA эстрогенных рецепторов, которые еще больше увеличивались после воздействия экзогенного эстрадиола, что свидетельствует о его стимулирующем влиянии на генную экспрессию этих рецепторов. Антиандроген ципротерон вызывал феминизацию, а антиэстроген тамоксифен нейтрализовал эти влияния (Vogt et al., 2002).

После выдерживания икринок или мальков тилапий (*Oreochromis mossambicus*) в воде с метилтестостероном в чувствительный период происходила маскулинизация значительной части особей, при существенном повышении активности ароматазы в мозге. Воздействие 17β-эстрадиола приводило к резкому возрастанию числа самок. Активность ароматазы мозга при этом значительно падала. Воздействие серотонинового нейротоксина РСРА вело также к подавлению ароматазной активности, что позволило высказать предположение о влиянии эстрадиола на сексуальную дифференцировку мозга через 5-HT систему (Tsai et al., 2000). Среди африканских тростниковых лягушек (*Hyperolius argus*), подвергнутых на личиночной стадии воздействию тестостерона, полностью отсутствовали самки. Эстрадиол не менял половые признаки са-

мок, но приводил к неполной инверсии пола самцов, поскольку 50 % особей после метаморфоза имели гермафродитные гонады (Hayes, Mendez, 1999).

Развитие асимметрии мозга у птиц

Центральная нервная система птиц является удобным модельным объектом для изучения асимметрии мозга и влияния на нее стероидов. Полный перекрест зрительных нервов и отсутствие мозолистого тела у них обеспечивают унилатеральное восприятие и усвоение зрительного опыта преимущественно в контралатеральном полушарии за счет прямых ретино-таламо-гиперстриатальных входов. У нескольких видов птиц, дополнительно, в левый гиперстриатум поступает часть зрительных сигналов из среднего мозга с ипсилатеральной стороны, что способствует лучшей интеграции информации от обеих сетчаток.

Для некоторых видов птиц, как и для многих морских млекопитающих, характерны состояния унилатерального сна с закрыванием одного глаза и периодической генерацией медленноволновой биоэлектрической активности с противоположной по отношению к закрытому глазу стороны. Кроме того, при сне у многих птиц голова вместе с клювом засовывается под одно крыло и, нередко, поднимается одна нога, причем соотношение этих показателей с правой и левой сторон у самцов и самок неодинаково, о чем свидетельствуют наши предварительные данные.

Диссимметрия зрительных и моторных путей начинается в процессе эмбрионального развития в яйце в условиях неодинакового доступа внешних сигналов с обеих сторон, вследствие отклонения головы вправо перед вылуплением. При этом левая половина головы оказывается закрытой желточным мешком и крылом. При проклеве скорлупы птенцы осуществляют ритмические движения головой против часовой стрелки. Такое предпочтение сохраняется у них и некоторое время после выхода из яйца.

Эпигенетические, средовые факторы могут оказывать существенное модулирующее влияние на формирование мозговых, соматических и моторных асимметрий. В период, предшествующий вылуплению и непосредственно после него этими влияниями определяется, в значительной мере, дальнейшая полушарная специализация контроля пищевого, копуляторного, вокализационного, ориентационного, агрессивного и защитно-оборонительного поведения.

Проходящий сквозь скорлупу свет попадает исключительно на правый глаз, вызывая избирательную активацию и ускоренное созревание восходящей таламофугальной системы слева. В первые два дня после вылупления инкубированные на свету цыплята чаще спят с открытым правым глазом, тогда как у не подвергавшихся освещению в яйце цыплят частичные пробуждения преобладают при открывании левого глаза (Marcetti, Vallortigara, 2001; Bobbo et al., 2002).

Цыплята, инкубированные в темноте, в первые часы после выхода из яйца предпочитают фиксировать объекты клевания в правой бинокулярной части зрительного поля. Световая стимуляция перед вылуплением усиливает это предпочтение. Дистантные, потенциально опасные объекты рассматриваются преимущественно левым глазом. Через его связи с правым полушарием обеспечивается наблюдение за большим пространством, в котором отслеживается неожиданное появление новых стимулов, относимых к определенному классу. Правый глаз (и левое полушарие) фиксируется на идентифицированных целях при визуальном контроле двигательной реакции. Медиальная вставочная область вентрального гиперстриатума слева ответственна за процесс импринтирования зрительных объектов в первые часы после вылупления (Stewart et al., 1998).

Приближение к корму, добыче или жертве происходит при их восприятии и опознании преимущественно левым полушарием, что требует поворота к ним правой стороной головы, тогда как для социального рекогносцирования, аверсивного поведения, страха и избегания противников необходимо большее участие правой стороны мозга и возникает необходимость в отклонении головы вправо для получения большей информации с левого глаза. Это отмечалось не только у видов с глазами, расположенными по бокам головы и, следовательно, с маленькими бинокулярными полями зрения, таких, как куры (Andrew, 1986; Rogers, 1997, 2002), голуби (Gunturkun, 1997), перепела (Valenti et al., 2003), зуйки (Ventolini et al., 2005), но и у видов с большим бинокулярным перекрытием – врановых, ястребиных и попугаев (Clayton, Crebs, 1994; Andrew et al., 2000, 2001; Vallortigara, Rogers, 2005).

У хищных птиц, таких, как соколы, ястребы, латерализация проявляется при нападении в повороте тела в полете против часовой стрелки, то есть влево, что способствует использованию правой лапы для схватывания добычи и последующих манипуляций (Csermely, 2004).

Дистантная зрительная пространственная ориентация птиц обеспечивается преимущественно системой правого глаза и левого полушария (Gunturkun et al., 1999; Skiba et al., 2000; Wiltschko et al., 2002).

По нашим данным, почтовые голуби при удалении от голубятни на расстояние более 10км, откуда они не могли выбрать направление по знакомым ландшафтными ориентирам, после запуска чаще поворачивали сначала к солнцу и после кружения брали правильное направление к дому. При одном закрытом скотчем глазе они отклонялись от цели в контралатеральную сторону. Если они могли использовать только один правый глаз, то длительность полета и начальное отклонение траектории от направления к голубятне были меньшими, чем при использовании левого глаза, то есть правого полушария (Prior et al., 2003, 2004). Аналогичные результаты дало тестирование ночных мигрантов-зарянок в круглых камерах в периоды сезонных перелетов (Wiltschko et al., 2002).

В связи с сезонностью размножения, птицы характеризуются повышенной пластичностью нервной системы, которая проявляется в элиминации в период линьки и образовании в начале репродуктивного периода большого числа новых нейронов, включенных в регуляцию полового, гнездового, территориального, вокального и пищевого поведения в гиперстриатальном, неостриатальном и архистриатальном отделах конечного мозга.

Пролиферация клеток в этих структурах в весенний период обусловлена повышением концентрации нейротрофического фактора (BDNF), запускаемым стероидами (Nottebohm, 2001; Rasica et al., 1999).

Высокий уровень метаболизма тестостерона в мозге свойственен птицам с первых дней инкубации яиц, в которые он попадает от матери. Сразу после вылупления активность 5 бета-редуктазы в мозге значительно выше, чем у взрослых птиц, в том числе в гипоталамусе и полушарных ядрах, контролирующих пение. Эти ядра значительно крупнее у взрослых самцов, чем у самок (Рис. 8.14). Вероятно, такая динамика ферментной активности способствует протектированию нейронов этих ядер в период сексуального дифференцирования и у взрослых самок от маскулинизации несмотря на высокое содержание андрогенов в мозге (Balthazart et al., 1986).

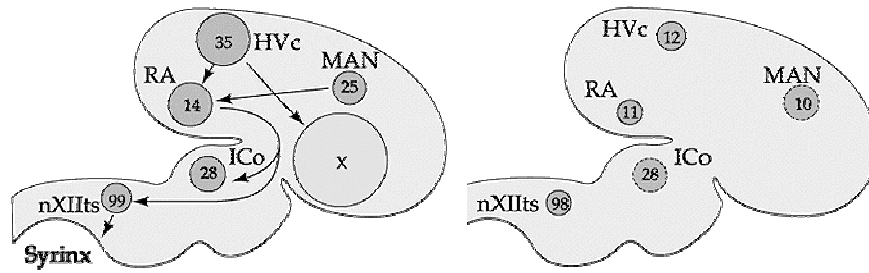


Рис.8.14. Схемы срезов мозга самца (слева) и самки (справа) зебровых амадин с включенными в пение ядрами. Размеры кружков соответствуют величине ядер, а цифры в них соответствуют относительному числу тестостерон-чувствительных нейронов.

Таким образом, уровни стероидов оказывают существенное влияние на формирование морфологической и поведенческой латеральности. В процессе развития степень асимметрии может зависеть от количества стероидов, поступивших в желток из материнского организма и синтезированных в гонадах, надпочечниках и мозге самого эмбриона. Соотношения между ними зависят от состояния нервной системы как зародыша, так и матери. Стрессы, инъекции кортикостерона, эстрадиола или тестостерона в яйца нарушали развитие нормальной и индуцированной освещением асимметрии (Rogers, 2005; Schwarz, Rogers, 1992).

После локальной односторонней имплантации тестостерона в теленцефалон молодых самок зебровых амадин и белошапочных овсянок вскоре происходило увеличение контролирующих вокализацию центров в каудальном вентральном гиперстриатуме (Hvc) и архистриатуме (Ra) и они начинали воспроизводить свойственный взрослым самцам этих видов песенный репертуар. Сторона инъекции не имела при этом особого значения, поскольку экзогенный тестостерон, как и эндогенный, может диффундировать в интактное полушарие. Подкожное введение свежесвылупившимся птенцам эстрадиола приводило к постепенному разрастанию Ra и Hvc до размеров, свойственных взрослым самцам. При последующем воздействии экзогенного тестостерона на взрослых самок амадин они осуществляют пение. В то же время, системного воздействия одного тестостерона было недостаточно для того, чтобы вызвать увеличение вокальных ядер и пение самок амадин и овсянок (Arnold, 1975; Nottebohm, 1980; Gurney, 1981). Однако у самок канареек происходило при этом некоторое увеличение размеров Ra и Hvc, достаточное, чтобы они начинали пение. Следует отметить, что канарейкам свойст-

венна сезонность репродукции, тогда как у амадин репродуктивная способность сохраняется круглый год.

Вероятно, в нейронах генетических самцов из тестостерона образуются собственные эстрогены, предотвращающие раннюю апоптозную гибель значительной части развивающихся нейронов и индуцирующие разрастание Hvc и Ra у взрослых птиц. Это подтверждается повышенным высвобождением эстрогена из срезов мозга самцов амадин в период развития центров пения. Изменение уровня продуцируемых гонадами эстрогенов у молодых самцов в результате кастрации не предотвращает развитие по маскулинному типу, что также свидетельствует в пользу гипотезы о роли эндогенного эстрогена в маскулинизации мозга. После кастрации взрослых самцов их песенный репертуар несколько редуцируется, но полностью не исчезает (Konishi, Akutagawa, 1987). Воздействие на только что вылупившихся самок. Мозаичные, или билатерально гинандроморфные (но не истинно гермафродитные) особи амадин с генетически маскулинной одной стороной тела и фемининной другой, только в первой имеют развитую систему управления пением. При этом в генетически самцовом левом полушарии больше размеры области X и HVC (Agate et al., 2003).

Стероид-зависимые половые особенности формирования латерализации мозга у человека

Согласно существовавшим до последнего времени представлениям, формирование межполовых различий в поведении, функциональной латерализации и морфологической асимметрии мозга происходит постепенно в постнатальном периоде, до полного своего проявления в половозрелом возрасте. Например, разница в размерах SDN-POA у мальчиков и девочек намечалась в 4 года, становилась более определенной после 6-10 –летнего возраста и четко коррелировала с числом нейронов только у взрослых мужчин и женщин (Swaab et al., 1988). Позднее эти данные неоднократно подвергались сомнению (Allen, Gorsky, 1998, 2001; LeVay, 2000), но ввиду недостаточности материала по детскому возрасту, по прежнему оставалось неясным, определяется ли половой диморфизм мозга факторами наследственности, пренатального уровня стероидов, или социального окружения. При всей взаимозависимости вклад каждого из них в половую дивергенцию и функциональную латерализацию мозга существенно меняется в процессе развития.

При всей противоречивости данных о степени сенсорной и моторной асимметрии у детей, в последние годы накапливается все больше подтверждений ее наличия даже у новорожденных. Критический период, в течение которого стероиды влияют на развитие нейронных структур мозга по мужскому или женскому типу, варьирует, по данным разных авторов, в пределах со второго триместра беременности по 3-месячный возраст (Dorner, 1988; Hassler, 1992; Money, 1988). Некоторая задержка созревания нейронных систем в коре больших полушарий мозга под влиянием тестостерона обеспечивает позднее их повышенную пластичность. Вероятно, поэтому удаление височной доли у детенышей обезьян-самцов в дальнейшем не вызывало таких же значительных, как у самок, нарушений обучения зрительному различению (Bachevalier et al., 1991).

Уровень андрогенов, очень высокий у новорожденных, снижается до минимума к годовалому возрасту, после чего постепенно возрастает с 3 до 5 лет и затем мало меняется, вплоть до пубертатного возраста. Преходящее влияние в перинатальный период материнских и собственных андрогенов имеет основное значение в формировании необратимых отличий маскулинного мозга от фемининного. Признаками мужского пола являются большие размеры и выраженность асимметрии базолатерального ядра миндалины, ядра ложа концевой полоски, медиального преоптического ядра и переднегипоталамических третьего и четвертого интерстициальных ядер полового диморфизма (INAH-3,4), которые крупнее справа. Для женского типа характерно большее развитие SCN и вентромедиального ядра в переднем гипоталамусе.

Пренатальное воздействие андрогенов оказывает маскулинизирующий и/или дефеминизирующий эффект на последующее поведение женских особей, тогда как прогестерон оказывает на них противоположное влияние. Повышенное содержание тестостерона в период внутриутробного развития коррелирует с большей латерализацией речи, аффектов и рукописи в возрасте 10 лет. У мальчиков в подобных случаях была сильнее выражена правополушарная специализация при определении эмоций, а у девочек усиливались левополушарное представительство речи и правой руки (Grimshaw et al., 1995). Пренатальное влияние высоких уровней тестостерона, по-видимому, способствует замедлению роста левого полушария и, как следствие, относительно большему развитию правого полушария. С этим могут быть связаны повышенная частота левшества, вербальных расстройств и доминирование правополушарных когнитивных функций у мужчин (Annett, 1985; Hines, 2002). Различия в

вербальных и пространственных способностях систематически связаны со скоростью процессов созревания левого и правого полушарий.

Пренатальный уровень эстрогенов оказывает модулирующее влияние на половой диморфизм мозга и поведения человека. Женская половая идентичность связана в норме с наличием яичников, но проявляется и при их отсутствии в случаях гонадного дисгенеза в процессе развития.

Основными клиническими моделями для понимания факторов, влияющих на формирование половых различий, служат пациенты с врожденной гиперплазией надпочечников, невозможностью трансформации тестостерона в альфа-дигидротестостерон, андрогенной нечувствительностью, синдромами Клайнфельтера, Шерешевского-Тернера и другими хромосомными и геномными аномалиями.

Подвергавшиеся пренатально воздействию нестероидного синтетического эстрогена диэтилстильбэстрола (DES) женщины проявляли тенденцию к повышенной латерализации в когнитивных тестах, пробах со зрительным поиском и дихотическим прослушиванием, в ряде случаев с маскулинностью, агрессивностью, гомосексуальностью и левшеством, тогда как у мужчин отмечалась незначительная феминизация поведения, без изменения сексуального и мануального предпочтения. Эти эффекты были необратимы и не корректировались медикаментозной терапией, что также свидетельствует о существенном, хотя и слабом вкладе эстрогенов в формирование гендерных различий (Geshwind, Galaburda, 1985; Ehrhardt, 1985; McCormick et al., 1990; Reinisch et al., 1991).

При конгенитальной адренокортикальной гиперплазии (САН) избыточное образование надпочечниками андрогенов вследствие гиперстимуляции их АКГГ в период гестации и постнатально приводит к вирилизации девочек и дефеминизация их игрового, социального поведения, так что они мало интересуются куклами и обычными женскими занятиями, а после пубертата демонстрируют повышенные пространственные способности, предпочтительное использование левой руки и гомосексуальные наклонности (Money, 1987; Mathews et al., 2004). Связь между сексуальной ориентацией и уровнем стероидов подтверждается предрасположенностью к лесбиянству женщин с повышенным уровнем андрогенов при полицистите яичников и дефиците фермента 21-гидроксилазы в коре надпочечников.

В противоположность этому, в случае избирательной нечувствительности мозга к андрогенам, при мужском фенотипе проявляются свойства женщины формы поведения, в том числе сексуального. При синдроме полной андрогенной нечувствительности неспособность раз-

визуализируемого генетически мужского организма реагировать на тестостерон обуславливает проявление женского фенотипа, сниженные способности к пространственному обучению и повышенные вербальные способности. Фемининное поведение андроген-нечувствительных индивидуумов указывает на то, что ароматизированные метаболиты андрогенов-эстрогены у людей, в отличие от грызунов, не играют существенной роли в маскулинизации мозга. Возможно, у человека первостепенное значение в процессе развития приобретает активация не эстрогенных, а андрогенных рецепторов.

Показателями ранней поведенческой асимметрии у человека являются более частые отклонения головы вправо и движения правой руки, начиная с последних недель беременности. Новорожденные дети родителей-правшей чаще проявляют тенденцию к использованию правой руки для тактильного контакта и схватывания, а также к отклонению головы из среднего положения в течение больших промежутков времени вправо (Michel et al., 1981; McCartney, 1999; Ecklund-Flores, Turkewitz, 1996). Спонтанные повороты головы, движения ногами в ответ на тактильные раздражения дорзальной поверхности ступней, шагательные и шейно-тонические рефлексы преобладают справа у новорожденных, если у них отсутствуют левши в семьях. В дальнейшем, как правило, у них отмечается праворукость (Cioni, Pellegrini, 1982) и наклон головы вправо (Putnam et al., 1996). Правосторонняя моторная ориентация способствует раннему развитию сенсорных зрительных, слуховых, вестибулярных и тактильных предпочтений.

У младенцев также наблюдается латеральное различие в двигательных и сенсорных функциях. У плодов и новорожденных детей повороты головы осуществляются преимущественно в правую сторону, но это предпочтение нередко изменяется, например, после кесарева сечения, затылочного и тазового предлежания (положения в маточных ходах). Большинство нормальных родов происходит при левом переднезатылочном предлежании. В первые дни после родов матери чаще при кормлении держат младенцев на левой руке, обеспечивая тем самым усиленную активацию слуховых, осязательных и зрительных сенсорных входов с правой стороны, которые проецируются, соответственно, в левое полушарие.

У преждевременно рожденных детей на 35-37 неделях из среднего положения голова отклоняется одинаково часто вправо и влево, в отличие от родившихся в положенное время (на 39 неделе беременности) детей, чаще поворачивающих голову вправо (Gardner et al., 1977). Право-

стороннее предпочтение поворотов головы новорожденными отмечается и при повторном воспроизведении звуков женского голоса (Ecklund-Flores, Turkewitz, 1996).

У недоношенных детей, по сравнению с родившимися в нормальные сроки, также снижены латеральные различия в реакциях на стимуляцию области губ и чаще наблюдаются повороты к источнику соматосенсорных стимулов, чем от него, особенно при расположении его слева (Lewkovicz, 1997).

При поочередном предъявлении обонятельных раздражителей в правую и левую ноздри новорожденных, повороты головы на приятные запахи активнее осуществлялись к источнику запаха слева, причем эти реакции проявлялись быстрее, чем отворачивание от неприятного запаха (Olko et al., 2001).

После рождения при звуках голоса отмечается преимущественная ЭЭГ-активация в левом полушарии, а при воспроизведении музыки – в правом полушарии. При восприятии слов вызванные потенциалы у детей, как и у взрослых, имеют большую амплитуду в левом полушарии, а при предъявлении бытовых звуков – в правом.

Асимметрия в движениях конечностей при осуществлении ранних хватательных, пальмарных, коленных, шагательных, пяточных рефлексов снижается у младенцев после двухнедельного возраста, в основном, вследствие уменьшения правосторонней активности (Thelen et al., 1983; DeVries, 1996, 2001; Segalowitz, Chapman, 1980). Тем не менее, определенное позно-моторное предпочтение сохраняется и нередко проявляется у взрослых людей. При фотографировании и позировании во время рисования портретов они чаще поворачиваются немного вправо, демонстрируя более выразительную левую часть лица. Эмоционально экспрессивным лицам, особенно женщинам, это свойственно в большей мере (Nichols, 2002). При чтении по губам опознание облегчается при наблюдении за правой половиной лица, поскольку правые части губ раскрываются при речи сильнее. В этой связи вполне правдоподобным представляется наблюдение (Gunturkun, 1991, 2003) о том, что примерно вдвое больше пар мужчин и женщин при поцелуях поворачивали головы вправо, чем влево.

Сведения о сексуальных различиях в предпочтении направления вращения у взрослых людей отрывочны и противоречивы. У большинства женщин показано преобладание правосторонних поворотов, причем в лютеиновой фазе их интенсивность снижалась по сравнению с менструальной фазой (Mead, Hampson, 1997). Это может рассматриваться как

подтверждение того, что овариальные гормоны модулируют латерализованные формы локомоции. В целом, степень функциональной асимметрии у женщин подвержена колебаниям, уменьшаясь при повышении концентрации эстрогена и прогестерона в фолликулярный период и увеличиваясь, соответственно падению уровня стероидов, в постовуляторный период (Рис. 8.15).

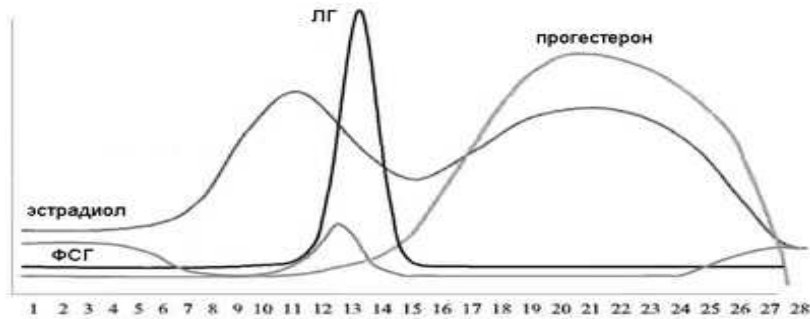


Рис. 8.15. Изменение относительных уровней женских стероидных гормонов в течение цикла овуляции в менструальную (1-5 день), фолликулярную (6-12 день), овуляторную (13-15 день), лютеальную (16-23 день) и пременопаузальную (24-28 дни) фазы.

У леворуких женщин менструальный цикл короче и правильнее, чем у праворуких, соответственно отличиям в длительности пульсовых интервалов секреции половых гормонов. Более раннее наступление менархе и менопаузы у леворуких женщин может служить указанием на роль правого полушария в контроле репродуктивных функций (Николова и др., 2003; Nicolova et al., 1996).

Изменение уровней половых стероидов в кровотоке и нейростероидов в мозге на протяжении репродуктивных циклов влияет на активность медиаторных систем. Поэтому когнитивные способности и эмоциональная реактивность женщин на протяжении всего фертильного периода зависят от уровня половых гормонов. Они изменяются не только в соответствии с фолликулярными фазами, но и во время беременности. Падение их уровня в послеродовой и менопаузальной периоды нередко ведет к развитию депрессивных состояний.

Женский менструальный цикл характеризуется высоким уровнем эстрадиола и возрастанием прогестерона в проэструсе и низким уровнем эстрадиола и прогестерона в диэструсе. Высокий уровень эстрогенов сочетается с относительным ухудшением пространственных способностей

и улучшением двигательных мануальных и артикуляционных навыков (Halari et al., 2005). Возрастание концентрации половых стероидов в предменструальный период индуцирует сексуальную и социальную активность, иногда переходящую в агрессивность. У детей и подростков с агрессивными, антисоциальными наклонностями и при психически отклоняющемся поведении обнаруживается повышенный уровень DHEAS и андростендиона (но не тестостерона) в крови (van Goozen, 1998).

Сезонные изменения продолжительности светового дня, вызывающие снижение продукции пинеального гормона мелатонина, при соответствующем повышении уровня гонадных гормонов весной являются определяющими факторами улучшения когнитивных способностей, в частности, к решению пространственных задач в этот период. У рожденных в декабре-январе мальчиков повышена вероятность леворукости, шизофрении и ментальных расстройств (Geschwind, Galaburda, 1987; Vodian, 1987).

У неврологических пациентов-мужчин с синдромами болезней Паркинсона и Гантингтона преобладают тремор, брадикинезия и ригидность правых конечностей (Wang et al., 2004). При шизофрении, маниакальных и депрессивных состояниях относительно чаще регистрируются повороты влево (Brach, 1987). В мозге шизофреников, особенно в вентральном стриатуме и прилежащем ядре, обнаруживается повышенное содержание ДА, плотности Д3 рецепторов ДА, при сниженной активности MAO-основного фермента, обеспечивающего окисление катехоламинов.

Снижение уровня половых стероидов и их рецепторов в менопаузный период рассматривается как фактор риска деменции Альцгеймеровского типа, Туретт-синдрома и других нейродегенеративных нарушений. Заместительная гормональная терапия эстрогенами и ДНЭА в пожилом возрасте способна задержать или предотвратить развитие этих явлений. Она снижает депрессивность, тревожность, пременструальные дисфории, улучшает когнитивные и мнестические способности. Использование нейроактивных стероидов способствует нормализации эстральных циклов, либидо и лечению ряда психонейроэндокринных нарушений.

Относительный уровень андрогенов и эстрогенов в пренатальный период оказывает организующее влияние на соматические параметры, в первую очередь, размеры конечностей. В частности, отношение длины указательного и безымянного пальцев (2Д:4Д) на правой и левой руках устанавливается с 14 недели эмбрионального развития и сохраняется до зрелого возраста. В целом, для мужчин характерна большая длина безы-

мянного пальца, особенно левого, а для женщин повышенное или близкое к единице отношение 2Д:4Д. Эти показатели соответствуют пренатальным различиям в уровнях андрогенов. Величина отношения 2Д:4Д негативно коррелирует с содержанием тестостерона в амниотической жидкости (Luchtmaуа et al., 2003). У гомосексуальных мужчин и женщин 2Д:4Д меньше, чем у гетеросексуалов (Rahman, 2005). У геев сексуально диморфичные ядра переднего гипоталамуса (INAH-3) имеют промежуточные размеры, а SCN и передняя комиссура больше, чем у гетеросексуальных мужчин (LeVay, 1992). На основании различия этих параметров можно заключить, что геи в процессе развития могли находиться под меньшим воздействием андрогенов по сравнению с гетеросексуалами, а лесбиянки – наоборот, подвергались влиянию повышенных количеств тестостерона. (Martin, Nguyen, 2004). В целом, несмотря на противоречивость данных, можно полагать, что отклонение от нормы уровней воздействия тестостерона до рождения увеличивает вероятность гомосексуализма в дальнейшем. Женское сексуальное поведение в наибольшей степени связано с вентромедиальным ядром гипоталамуса.

Другое сексуально диморфичное ядро-BNST больше у мужчин, особенно гиперсексуальных и нередко гомосексуальных, то есть может проявлять признаки гипермаскулинизации (Zhou et al., 1999).

Височная доля также имеет отношение к половому поведению, поскольку дисфункции в этой области например, связанные с эпилептическими припадками височного происхождения, ведут к снижению сексуального влечения. Взаимосвязь эпизодических судорожных приступов с женским менструальным циклом проявляется в их учащении при повышении уровня эстрадиола в периоды овуляции (catamenial epilepsy).

Половые различия чаще всего отражаются на степени доминирования правого или левого полушарий при осуществлении различных функций. Так, у женщин двигательные навыки и выполнение мануальных заданий находятся в большей зависимости от левополушарной активности, чем у мужчин. Унилатеральные повреждения полушарий мозга у них меньше сказываются на речевых и пространственных способностях. У мужчин повреждение левого полушария сильнее влияет на вербальные способности. Хотя женский мозг немного меньше мужского, в речевых зонах височной доли и фронтальной коры выше плотность нейронов у женщин. У них также относительно крупнее медиальная лимбическая зона, включая гиппокамп. У мужчин несколько больше объем теменной и фронтомедиальной коры, амигдалы и гипоталамуса, по отношению к размерам всего мозга. Нижняя теменная доля у мужчин

больше справа, а у женщин слева. Очевидно, что эти различия связаны с влияниями стероидов в период развития, поскольку перечисленные структуры обладают рецепторами половых гормонов.

Правая нижняя теменная зона включена в процессы памяти, оперирование пространственными отношениями, собственными ощущениями и аффектами, тогда как левая участвует в интеграции ментальных представлений о времени, поступательном движении и вращении объектов. Соответственно, при переработке зрительно-пространственной информации взгляд направляется влево, при решении же задач, связанных с вербальным мышлением – вправо (Kinsborne, 1972). В целом, правое полушарие обеспечивает регуляцию биологических механизмов экстренного приспособления к экстремальным воздействиям внешних факторов. Левое полушарие в большей степени отвечает за социальную адаптацию. Реакции на неприятные переживания и стрессовые воздействия у мужчин в большей степени проявляются в правой миндалине, а у женщин – в левой.

Женщины, а также гомосексуальные мужчины при ориентации используют локальные, стационарные признаки на местности, тогда как мужчины в большей мере проявляют способность к навигации в пространстве координат. Фемининному типу соответствует синистральный способ обработки информации с детальным анализом формы, величины, специфики дополнительных деталей объектов с их категоризацией в абстрактном символическом, знаковом или вербальном виде. После повреждения лобных отделов коры левого полушария у женщин афазия развивается чаще, чем у мужчин. При повреждении же задних отделов функции программирования и организации речевых движений страдают сильнее у мужчин. При поражении правого полушария страдают топологические пространственные представления, а при левостороннем повреждении нарушаются проективные представления и восприятие системы координат (Kimura, 1992).

Маскулиный, декстральный вариант предполагает преимущественно образное восприятие, основанное на глобальных, целостных, холистических принципах. Оно обеспечивает общую активацию внимания и быструю оценку лицевой и позной экспрессии агрессии, тревоги или страха. Латеральные различия проявляются при сопоставлении чувства направления, вербальных и математических способностей, общего интеллекта и решения задач на мысленное вращение (Rachman et al., 2005). Таким образом, латерализация способствует более эффективному использованию когнитивных способностей в различных ситуациях.

Имеются данные, что медиальная префронтальная кора правого полушария специализируется на нейроэндокринной и вегетативной регуляции эмоций, доминирует в генезе депрессивных состояний и стресс-реакций. Эти функции могут осуществляться при включении гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси и прямых экстрагипоталамических нейронных путей. Правое полушарие контролирует гипоталамо-гипофизарную и симпато-адреналовую системы (Witting, 1997).

В гипоталамусе имеет место интеграция нервных и эндокринных влияний, трансляция нейронной активности в гормональную и контроль над большинством физиологических функций в организме. Показано, что правая сторона гипоталамуса у человека доминирует при стимуляции индуцируемой CRH секреции АКТГ, а также вазопрессина и окситоцина (Vallogeras et al., 1996; Witting, Schweiger, 1992).

Активация при посредстве CRH симпатических влияний ведет к повышению уровня адреналина и норадреналина в крови с усилением энергетического обмена и эмоциональных проявлений. Симпатическая нервная система сильнее развита на левой стороне тела, тогда как парасимпатические влияния, направленные на снижение энергетических трат организма, сильнее проявляются с правой стороны.

У людей, как и у животных, повороты чаще происходят в противоположную сторону по отношению к полушарию с большей активностью ДА системы, что проявляется в повышенном содержании ДА и его метаболитов и их рецепторов в стриатуме, черной субстанции и фронтальной коре (Glick, Ross, 1981; Myslobodsky, 1983; Richter et al., 1998; Harris et al., 2001). Преобладанием ДА-системы в правом полушарии может объясняться продолжительное спонтанное предпочтительное вращение в направлении против часовой стрелки у праворуких людей, в особенности, женщин, при ходьбе в течение всего дня. Леговогие с открытыми глазами в обычной обстановке поворачивают чаще вправо и при отсутствии ориентиров на местности кривая движения у них приближается к кругу с направлением по ходу часовой стрелки. Зрительный контроль, по-видимому, усиливает левостороннее вращение за счет большего вклада ДА-системы правого полушария, поскольку при ходьбе с закрытыми глазами наблюдается тенденция к отклонению вправо. Прием L-DOPA снижает эти правосторонние тенденции, направленность которых определяет экстраперсональный зрительно-пространственный контроль (Mohr et al., 2003, 2004). Таким образом, ДА-система играет существенную роль в правополушарной экстраперсональной зрительной пространственной ориентации (Previc, 1998). Этим может быть объяснено лево-

стороннее ориентационное предпочтение и отклонение руки влево при выполнении задания отметить середину линии (Bowers, Heilman, 1981; Jewell, Kurt, 2000).

Заключение

Целью данной работы являлось сопоставление результатов, полученных в последние годы на человеке и животных, влияния стероидов и модификации их уровней в неонатальном периоде и во взрослом состоянии на половой диморфизм морфофункциональной латерализации мозга. Показано, что нейроактивные стероиды, которые способны накапливаться, метаболизироваться и даже синтезироваться в мозге, проявляют организующие (программирующие) и модулирующие (активирующие или тормозные) свойства. Проведенный анализ различных методических подходов и полученных с их помощью результатов приводит к заключению о целесообразности применения видеорегистрации в сочетании с комплексом методов определения поведенческих, нейрофизиологических, нейрохимических, нейроанатомических и вегетативных параметров у самцов и самок разного возраста при различных условиях для выяснения механизмов функциональной асимметрии мозга. Перспективным в этом плане представляется использование моделей тревоги, страха, панического бегства, прайминга, потенциации субконвульсивными дозами психостимуляторов или эпилептогенов и генетической предрасположенности к аудиогенной судорожной активности у крыс разных линий. Впервые показан половой диморфизм в динамике открывания глаз и ушей, асимметрии моторики, ориентации, вздрагивания, бега, падений, поворотов головы, ушей и судорожных припадков. Обнаружены тенденции к более раннему созреванию и открыванию наружных слуховых проходов у детенышей - самок, по сравнению с самцами. У самцов раньше открываются веки и слуховые проходы справа, тогда как у самок в большинстве случаев слева. Таким образом, на ранних этапах постнатального развития формирование латерализации зрительного восприятия определяется признаками пола и зависит от соотношения андрогенов и эстрогенов. Показано также более раннее раскрытие правого глаза у большего числа самцов и левого у большинства самок мышей, песчанок, хомячков и других незрелорождающихся животных. Неонатальное введение тестостерона и эстрадиола вызывает относительное увеличение числа крысят с более ранним открыванием правого

и левого глаза, соответственно. Полученные результаты свидетельствуют о половом диморфизме в процессе прозревания и включения слуха, а также об асимметрии при начале функциональной деятельности зрительной и слуховой систем.

Выявлено также преобладание правостороннего направления вращения и бега в условиях аудиогенного стресса как следствие правополушарной активации у самцов крыс, начиная с раннего возраста и до старения. У самок чаще проявлялось движение против часовой стрелки в данных условиях. Анализ полученных видеозаписей показал статистически достоверную, сохраняющуюся в течение всего периода наблюдения инверсию предпочтения той или иной стороны после введения тестостерона, а также дигидротестостерона, аллопрегнанолонa и других нейроактивных метаболитов андрогенов новорожденным самкам. Противоположные изменения отмечены у гонадэктомированных самцов после неонатального воздействия синтетических эстрогенов и прогестинов. Соответствующие воздействия на взрослых крыс приводили к незначительным или кратковременным эффектам. В специальных сериях экспериментов получены результаты, свидетельствующие о том, что высокие дозы синтетических антистероидов, блокаторов рецепторов, глюкокортикоидов и стрессирование приводят к редукции латерализующих эффектов андрогенов и эстрогенов и подавлению активности. Механизмы этих модулирующих влияний нейроактивных стероидов и их агонистов, а также антагонистов могут определяться воздействием на генную экспрессию и негеномными эффектами взаимодействия с Cl⁻, Ca⁺⁺ и другими ионными каналами, при участии ГАМКА рецепторов или вторичных посредников в ретикулярных, стриатальных и лимбических нейронах. Использование данного подхода на других объектах и экспериментальных моделях позволит расширить современные представления о нейроэндокринной регуляции половых и возрастных особенностей сенсорных и двигательных асимметрий в процессе развития.

Глава 9

**ОСОБЕННОСТИ ЦИТОАРХИТЕКТОНИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ
КОРКОВЫХ И ПОДКОРКОВЫХ ОБРАЗОВАНИЙ МОЗГА У
МУЖЧИН И ЖЕНЩИН.**

Боголепова И.Н., Малофеева Л.И., Амунц В.В., Оржиховская Н.С.

В нейроморфологической литературе, начиная с 80-х годов прошлого века, опубликовано достаточно много данных о половых различиях структур мозга у мужчин и женщин, в том числе и в аспекте его асимметрии (Амунц, 2004; Боголепова, Малофеева, 2005; Оржиховская, 2002; Amunts, Schlang et al., 1997, Bear et al., 1986; Brocklandt, 1996; Geschwind, Levitsky, 1968; Hoffman, Swaab, 1985; Kochunov, 2003; Swaab, Hoffman, 1990; Witelson, 1985; Witelson, 1989; Witelson et al., 1995).

S.F. Witelson (1985, 1989) установила большую величину мозолистого тела у леворуких и амбидекстров в сравнении с праворукими и большой splenium мозолистого тела у праворуких женщин по сравнению с мужчинами. Различия корковых структур в левом и правом полушариях мозга описаны при применении анатомического метода и магнитно-резонансной томографии (МРТ) *in vivo* в височной области, а именно в *planum temporale* (Geschwind, Levitsky, 1968), а также в лобной и затылочной областях мужчин и женщин (Bear, 1986) с более выраженной латерализацией у мужчин. К. Amunts и соавторы (1997), используя метод МРТ *in vivo*, обнаружили, что у праворуких музыкантов и особенно у пианистов интрасульральная длина дорсальной дольки прецентральной извилины (представительство руки) была выражена и слева и справа, даже иногда больше справа в отличие от контрольной группы: у немусыкантов она всегда выражена больше слева.

Данные о большей плотности нейронов в ассоциативной задней височной коре у женщин по сравнению с мужчинами были представлены S.F. Witelson и др. (1995) по всей коре и послойно. Большой интерес представляет также работа Р. Kochunov и др. (2003) о выявленных при помощи МРТ морфологических различиях фронтальной, теменной и височной областей коры в различных этнических группах, говорящих на

родном языке или языке страны, куда они эмигрировали. Отмечены их особенности и асимметрия у мужчин и женщин. В статье К. Zilles и др. (2001) описаны структурные различия и асимметрия, выявленные также при применении МРТ, в нижне-теменной дольке и задне-височной области мозга у европейцев и японцев, как мужчин, так и женщин. О половом диморфизме и структурных различиях полей лобной области у мужчин и женщин имеются данные Н.С. Оржеховской (2002), которая обнаружила, что показатели нейроно-глиальных отношений, главным образом, число сателлитных глиоцитов, окружающих нейроны, больше у женщин в поле 47 (осуществляющем регуляцию эмоциональных процессов), а у мужчин – в поле 8 и, особенно в хвостатом ядре (т.е. в моторных структурах).

И.Н. Боголепова и Л.И. Малофеева (2005) выявили, что между мужчинами и женщинами наблюдаются признаки цитоархитектонических отличий как в лимбической, так и в нижнетеменной областях коры мозга. Однако они по-разному и в разной степени выражены в этих структурах.

Значительные изменения в мозге мужчин и женщин были установлены при изучении лобной области (Kimura, 1980, 1983). Авторы показали, что после поражения передних корковых областей левого полушария преимущественно затрагивающих зону Брока, у мужчин и женщин наблюдались сходные афазические расстройства. Однако, при более каудальном поражении, в основном связанных с зоной Вернике, выявлены существенные половые различия: у мужчин случаи афазии встречались значительно чаще, чем у женщин. На основе этих наблюдений сделан вывод о различии внутриполушарной организации речевых функций у мужчин и женщин. У женщин продуктивные речевые функции соотносятся с передними областями левого полушария, тогда, как мужчин в речевых процессах участвуют как передние, так и задние отделы левого полушария, причем роль последних весьма существенна. В последствии этот вывод был подтвержден в клинических исследованиях (Ojemann et al., 1989).

Данные морфологических исследований также выявили структурные различия между речевыми зонами левого полушария и соответствующими структурами правого полушария (Habib et al., 1995). Установлено, что *planum temporale* у мужчин слева значительно больше, чем справа. У женщин латеральные различия не были достоверными. Было также показано, что у женщин количество нейронов на единицу объема в *planum temporale* на 11% больше, чем у мужчин. Однако эти различия в плотности нейронов касались только слоев II и IV (Witelson et al., 1995). Кроме того, было обнаружено, что у мужчин объем серого вещества в речевых зонах больше, чем у женщин (Schlaepfer et al., 1995; Gur et al., 1999). На-

ши исследования, проведенные совместно с доктором Н. Улингом (Ulings et al., 1999) показали, что индивидуальные отличия внутри групп мужчин и женщин, перекрывают половые как по величине площади полей 44 и 45, так и по количеству нейронов в них. Однако следует отметить, что в правой полушарии отличия между мужчинами и женщинами значительно резче выражены, чем в левых. В большинстве случаев у женщин в правой полушарии отмечается большая величина объема коры филогенетически более молодого поля 45, объема коры всей зоны Брока, количества нейронов в них.

Результаты большинства морфологических исследований свидетельствуют о том, что асимметрия морфологических признаков в левом и правом полушариях мозга больше выражена у мужчин, чем у женщин (Witelson, Kigar, 1988; Witelson et al., 1995). Этот факт ряд исследователей используют как одно из подтверждений большей эквипотенциальности полушарий мозга у женщин по сравнению с мужчинами. Однако в литературе существует и другая точка зрения (Вольф, 2000), согласно которой половые различия в представлении речевых функций по оси «лоб-затылок» могут определять особенности межполушарного взаимодействия, степень и характер вовлечения каждого из полушарий и их отделов в осуществлении конкретных речевых функций. Так, лучшее запоминание словесной информации и высокая скорость сканирования кратковременной памяти у женщин связывают с продуктивным использованием функциональных возможностей правого полушария. В то время как у мужчин превалирует стратегия запоминания, наиболее соответствующая запечатлению предъявляемой информации. Для этого необходимо использование преимущественно левополушарных способов обработки информации, требующих более высокого уровня активации мозга.

Следует отметить, что в литературе слабо освещен вопрос макроскопических различий в строении мозга у мужчин и женщин. Как показали наши исследования (Боголепова, Малофеева, 2003), левое и правое полушарие отличаются по типу строения борозд, окружающих речедвигательную зону. В левом полушарии доминирует замкнутый тип этих борозд, в правом - прерывистый. Отличается ли речедвигательная зона по процентному соотношению выделенных типов у мужчин и женщин? Этот вопрос остается открытым. Изучение его имеет большое значение, т.к. типы строения борозд непосредственно связаны с типом цитоархитектонического строения речедвигательной зоны коры.

Задачей настоящего исследования было изучение макроскопического строения речедвигательного центра мозга и цитоархитектонического

строения некоторых корковых и подкорковых структур мозга у мужчин и женщин.

Материал и методы

Было изучено макроскопическое строение речедвигательной зоны у мужчин (95 случаев) и женщин (13 случаев). Исследование проводилось на архивном материале лаборатории анатомии и архитектоники мозга ГУ НИИ мозга РАМН – фото латеральных поверхностей мозга в масштабе 1:1. На прозрачную пленку тщательно копировалась топография всех борозд, расположенных на поверхности речедвигательной зоны и ограничивающих речедвигательную зону, определялся их тип строения (I – замкнутый при котором все борозды, ограничивающие поля 44 и 45, соединяются между собой или очень близко подходят друг к другу; II - прерывистый, борозды располагаются друг от друга на большом расстоянии; III – смешанный). В обеих группах был вычислен процент каждого типа встречающегося в левом и правом полушарии мозга.

Цитоархитектонически в левом и правом полушариях мозга мужчин и женщин были исследованы корковые поля 39 и 40 нижнетеменной области, связанные с гнозисом и праксисом.

Также были исследованы некоторые корковые поля лобной области, а именно – двигательное поле 8; поля 12 и 47, осуществляющие эмоционально–волевые реакции; поле 10, принимающее участие в выполнении некоторых интеллектуальных функций, и головка хвостатого ядра, её дорзальный и вентральный сегменты, связанные с разными лобными отделами и вместе с ними регулирующие сходные и сложные процессы (восприятие, внимание, память, моторику, эмоции).

Было изучено также цитоархитектоническое строение ядра Мейнерта мозга мужчин и женщин. Известно, что базальное ядро Мейнерта обеспечивает большую часть холинергической иннервации новой коры и играет важную роль в процессе обучения и памяти (Brocklandt, 1996).

Исследование проводилось на сериях фронтальных срезов левого и правого полушарий мозга мужчин и женщин в возрасте 20-60 лет, толщиной 20 мкм и окрашенных крезил-виолетом по методике Ниссля. Все изученные мозги принадлежали праворуким людям, которые не страдали психическими и неврологическими заболеваниями.

Все мозги были взяты из коллекции Института мозга РАМН.

Период от смерти до взятия мозга на исследование был не более 1 суток, что считается приемлемым для гистологических исследований.

Количественные характеристики корковых и подкорковых структур мозга мужчин и женщин анализировались и рассчитывались с учетом требований метода, применяющегося для количественных исследований постмортальных гистологических срезов (Автандилов, 1990). Исследовался каждый 40-й срез серии.

На приборе «Видеоплан» измерялась площадь профильного поля нейронов слоев III³ и V в полях 39 и 40. В каждом случае измерялось по 100 нейронов. Определялся процент нейронов сверхмалого, малого, среднего, крупного и сверхкрупного размера по классификации, составленной Л.И. Малюфеевой и Н.С. Оржеховской.

Статистическая обработка полученных результатов проводилась в программе Statistica 5.5. Достоверность отличий между двумя выборочными средними оценивалась с использованием параметрического t-критерия Стьюдента ($p_i \leq 0,05$).

На препаратах мозга детально изучалась цито – глиоархитектоника названных образований с акцентом на глио – нейрональные соотношения, как на одном из показателей функциональной и метаболической активности нейронов (Hyden, 1964; Александровская, 1968; Ройтбак, 1993 и др.).

В правых и левых полушариях мозга мужчин и женщин в слоях III и V исследуемых корковых полей, в дорзальном и вентральном сегментах головки хвостатого ядра, в ядре Мейнерта под микроскопом МБИ-3, МБИ-6 и под микроскопом «Ахиоскоп» в 30 полях зрения для каждого из них, в 0,001мм³ вещества мозга (с учётом поправки по Абберкромби) подсчитывали плотность расположения всех нейронов, сателлитной глии, нейронов окружённой этой глией, а также процент последних от общей численности нейронов. Определяли и коэффициент асимметрии. При измерении плотности клеток в единице объема вещества мозга рассматривались только клетки с наличием ядра и ядрышка. Оценка нейронов с сателлитными глиоцитами проводилась на основании положения о том, что сателлитными считаются глиоциты, находящиеся на расстоянии от тела нейрона, не превышающем диаметр ядра нейрона.

Результаты исследования

В процессе исследования было проведено детальное изучение макроскопического строения зоны Брока в левом и правом полушарии мозга

мужчин и женщин. Были выявлены три типа строения борозд зоны Брока, свойственные как мозгу мужчин, так и женщин (рис. 9.1).

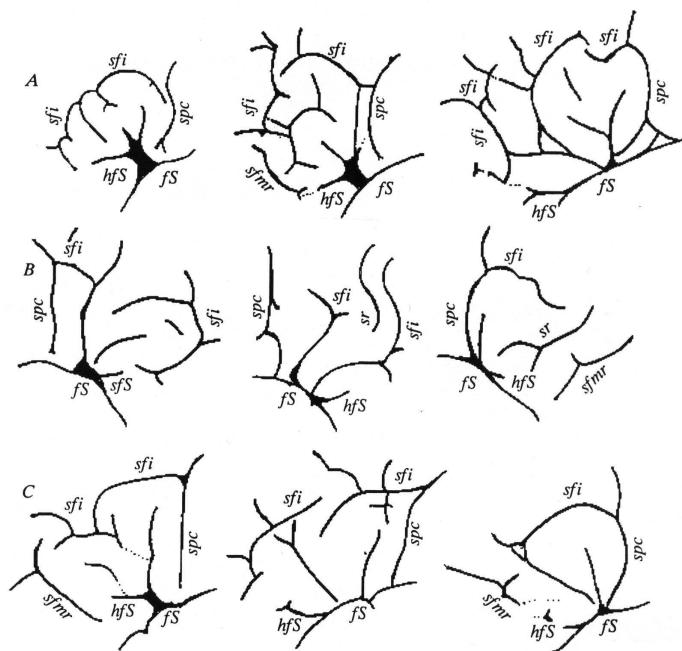


Рис. 9.1. Типы строения борозд, ограничивающих речедвигательную зону коры мозга человека: А – замкнутый тип, В – прерывистый тип, С – промежуточный тип.

Установлено, что в левом полушарии мозга в обеих группах доминирует замкнутый тип строения борозд, ограничивающих речедвигательную зону (мужчины – 64%, женщины – 77%). В правом полушарии мозга у мужчин он встречается также в очень большом проценте случаев (47%), в то время как у женщин процент его незначительный (23%).

Наибольший процент у женщин в правом полушарии мозга составляет смешанный тип (46%) и прерывистый (31%). У мужчин они составляют 14% и 39% соответственно. Учитывая тот факт, что замкнутый тип борозд характеризуется закрытым типом цитоархитектонического строения полей 44 и 45 с достаточно четкими границами, проходящими в глубине борозд, можно сделать вывод о том, что в правом полушарии мозга у женщин по сравнению с мужчинами имеется большая площадь лимит-

рофных зон, где наблюдается постепенный переход речедвигательных полей в другие корковые структуры мозга. Анализ цитоархитектонических исследований подтверждает этот вывод.

Проведен анализ наличия *sulcus diagonalis* на поверхности *gyrus opercularis*. В исследованных нами случаях было выявлено, что диагональная борозда разделяет поле 44 на 2 подполя – переднее и заднее, которые отличаются друг от друга по ширине отдельных слоев и степени дифференцированности слоя III на подслои. Таким образом, наличие диагональной ветви может в какой-то степени свидетельствовать о сложности цитоархитектонической дифференцировки поля 44. Было установлено, что в левом полушарии мозга у мужчин и женщин она встречается приблизительно в равном числе случаев (15,7 и 16,7%), в то время как в правом полушарии мозга диагональная борозда чаще встречается у женщин (16,6 и 25%).

Нами было также подсчитано количество борозд и ветвей, расположенных в пределах речедвигательной зоны коры мозга у мужчин и женщин. Выявлено, что речедвигательная зона коры в левом полушарии мозга мужчин имеет большую степень сулькации по сравнению с женщинами. В мозге мужчин больший процент приходится на количество борозд равным 4,5 (47,4%, 28,9%), у женщин – 3 и 4 (58,3%, 25%). В правом полушарии, наоборот, речедвигательная зона коры имеет большее количество борозд у женщин. У мужчин больший процент приходится на количество борозд равным 3 и 4 (34,2%, 36,9%), у женщин - на количество 5 и 6 (25%, 41,6%). Отличия между мужчинами и женщинами более четко выражены в правом полушарии мозга, что было нами выявлено и при исследовании объема полей 44 и 45 и количества нейронов в них.

За последние 20 лет в литературе накоплен большой фактический материал, которых позволяет отойти от представления о жестком доминировании левого полушария в речевых функциях, допуская парциальность полушарного доминирования и участия правого полушария не только в просодических, но также семантических и лингвистических характеристиках речевого материала. В то же время в литературе все больше появляется данных, свидетельствующих о том, что полушарная организация речевых процессов у мужчин и женщин имеет принципиальное отличие, что подтверждается нашими данными.

Исследование цитоархитектоники полей 39 и 40 ниже-теменной области коры мозга показало, что индивидуальные различия большинства изученных количественных характеристик у мужчин и женщин перекрывает межгрупповые различия.

Наряду с этим можно отметить некоторые признаки полового диморфизма в строении полей нижнетеменной области коры. В большинстве случаев в левом полушарии мозга в поле 39 у женщин по сравнению с мужчинами лучше выражена радиарная исчерченность коры (рис. 9.2).

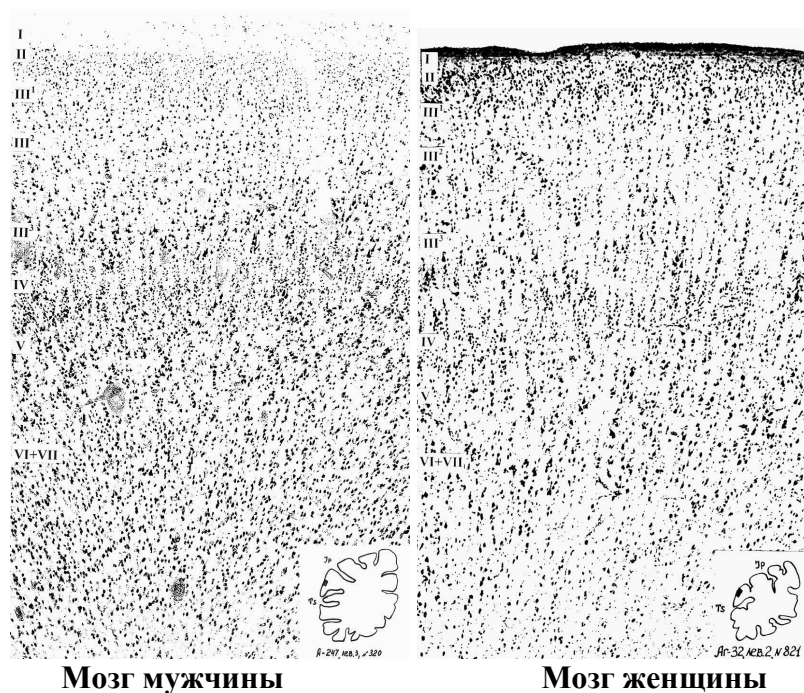


Рис. 9.2. Цитоархитектоника поля 39 ниже-теменной области мозга у мужчин и женщин.

В группе женщин по сравнению с группой мужчин в левом, доминантном по речи полушарии мозга отмечается большая величина среднего значения площади профильного поля нейронов в слое III^3 поля 39. Так, у мужчин она равна у разных индивидуумов $204,3-214,0 \text{ мкм}^2$, у женщин – $205,7-293,4 \text{ мкм}^2$ (рис. 9.3).

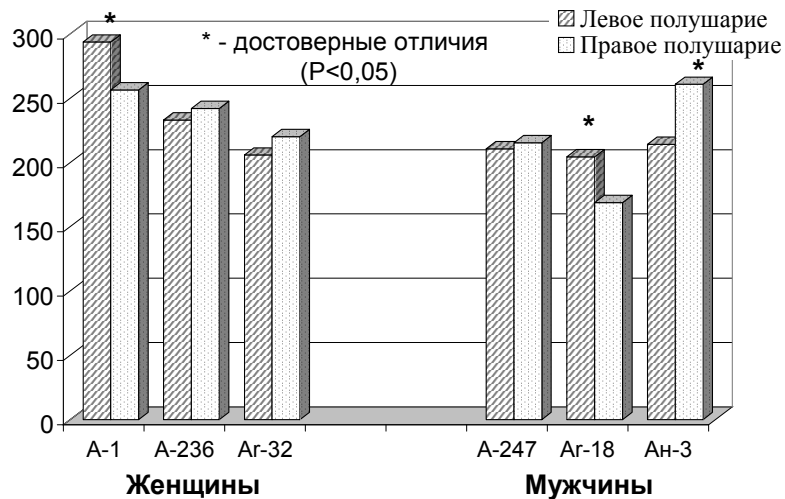


Рис.9.3. Среднее значение площади профильного поля нейронов слоя III³ поля 39 нижнетеменной области коры мозга у мужчин и женщин (мкм²).

В группе женщин по сравнению с мужчинами в правом полушарии мозга в слое III³ поля 39 отмечается большая максимальная величина нейронов. У мужчин она составляет 412,7-587,6 мкм², у женщин – 422,4-849,0 мкм².

У женщин по сравнению с мужчинами отмечается большая вариабельность среднего значения профильного поля нейронов слоя III³ поля 39 как в левом, так и в правом полушарии мозга. Коэффициент вариабельности профильного поля нейронов в левом полушарии мозга мужчин равен 28,9%-49,0%, у женщин – 50,7%-58,6%. В правом полушарии он варьирует у мужчин от 27,9% до 46%, у женщин от 40,7% до 55,3% (рис. 9.4).

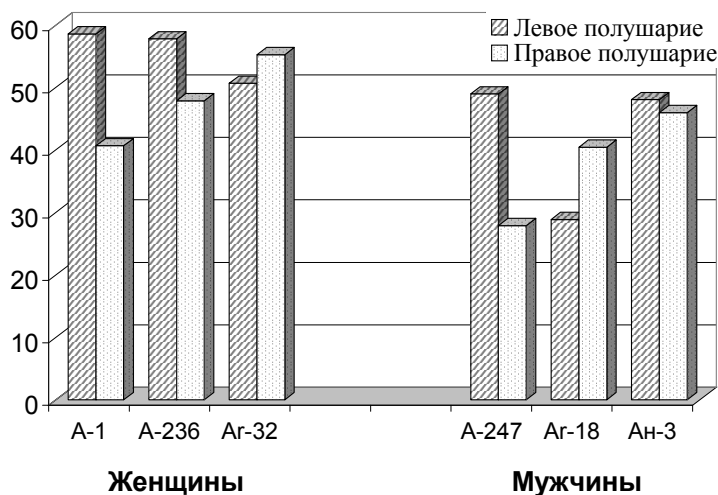


Рис. 9.4. Коэффициент вариабельности площади профильного поля нейронов слоя III³ поля 39 нижнетеменной области коры мозга у мужчин и женщин (в %).

У мужчин по сравнению с женщинами выявлена большая вариабельность и большая максимальная величина коэффициента асимметрии профильного поля нейронов в слое III³ поля 39. У мужчин он равен 2,3%-19,8%, у женщин – 3,8-13,5% .

Следует отметить, что как у мужчин, так и у женщин не наблюдается постоянной доминантности одного из полушарий по исследованным цитоархитектоническим признакам.

Изучение процентного соотношения нейронов по величине профильного поля в слоях III³ и V поля 39 и 40 не выявило существенных отличий между мужчинами и женщинами (рис. 9.5, 9.6).

Анализ нейро-глиальных соотношений у мужчин и женщин показал, что между группой мужчин и группой женщин наблюдается перекрытие средних значений следующих изученных количественных характеристик: плотности нейронов, плотности глиоцитов, процента нейронов, окруженных сателлитными глиоцитами, процента сателлитных глиоцитов, глио-нейронального индекса.

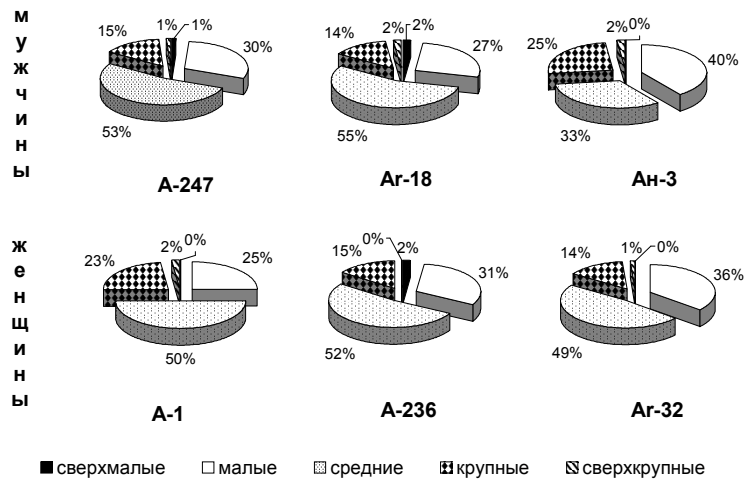


Рис. 9.5. Процентный состав нейронов по величине площади профильного поля в слое III³ поля 39 в нижнетеменной области коры мозга у мужчин и женщин (левое полушарие).

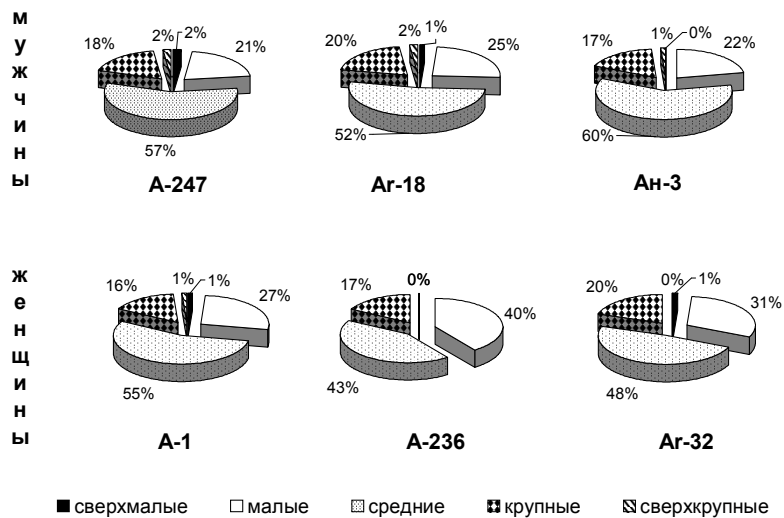


Рис. 9.6. Процентный состав нейронов по величине площади профильного поля в слое III³ поля 39 в нижнетеменной области коры мозга у мужчин и женщин (правое полушарие).

Литературные данные свидетельствуют о том, что нижнетеменная область коры мозга человека принимает участие в анализе и синтезе ряда сложных двигательных, осязательных, слуховых и зрительных функций, которые обеспечиваются как левым, так и правым полушариями мозга. При нарушении полей 39 и 40 в левом полушарии мозга наблюдается нарушение целенаправленных действий, письма, чтения, счета. При поражении этих структур в правом полушарии нарушается пространственно-временная ориентация, играющая в жизни человека важнейшую роль, нарушается узнавание лиц и образов.

По мнению авторов (Сепп, 1955; Шевченко, 1959) структуры нижнетеменной области улавливают те изменения во взаимоотношении внешних предметов и органов собственного тела в координатах пространства и времени, которые возникают в результате воздействия человека на внешнюю среду; происходит непрерывный анализ результатов его деятельности, контроль над ней, осуществляющихся в порядке цепных рефлексов, выработанных в процессе индивидуального развития. Возможно, поэтому значительная вариабельность структурных признаков нижнетеменной области обеспечивает индивидуальный стереотип поведения в сложных специфически человеческих функциях, связанных с трудовой деятельностью и речью как у мужчин, так и у женщин.

Некоторое увеличение размера нейронов в ассоциативном слое III³ поля 39 в левом и правом полушариях у женщин, а также меньший коэффициент асимметрии величины профильного поля, возможно, связан с тем, что женщины в отличие от мужчин, наряду с левополушарным, чаще используют правополушарный способ обработки вербальной информации и поиск нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих единство этих процессов (Вольф, 2000).

Детальное исследование корковых полей 10, 12, 47 и хвостатого ядра на качественном уровне показало, что на фоне выраженной индивидуальной вариабельности половые различия в цитоархитектонике корково-подкорковых структур почти не определяются. Лишь в эмоциональном поле 47 у женщин радиальная исчерченность и деление коры на слои и подслои отчётливее, чем у мужчин, но эти признаки не выходят за границы установленных архитектурных стандартов (рис. 9.7).

Количественный анализ позволяет обнаружить отчётливый половой диморфизм в изучаемых образованиях: у женщин фиксируется явное преобладание всех количественных параметров в полях 10, 12 и 47. Так, плотность сателлитной глии в поле 12 у них выше, чем у мужчин в 1,7 раза, в поле 47 – в 1,38 раза, в поле 10 – в 1,4 раза, а индекс процентного

содержания общей численности нейронов окружённой сателлитной глией к общей численности нейронов больше на 9%; 7,5%; 4% соответственно (рис. 9.8).

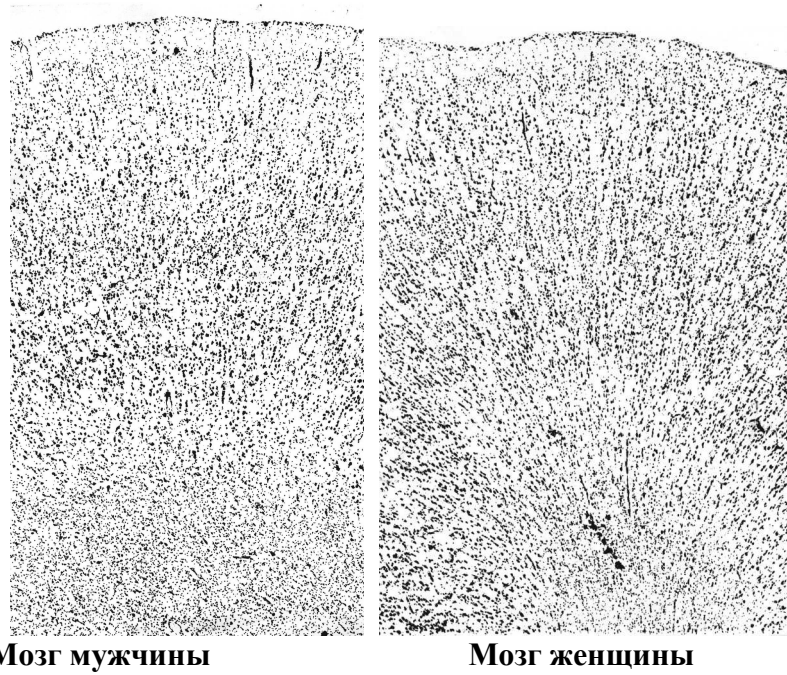


Рис. 9.7. Цитоархитектоника поля 47 лобной области мозга у мужчин и женщин.

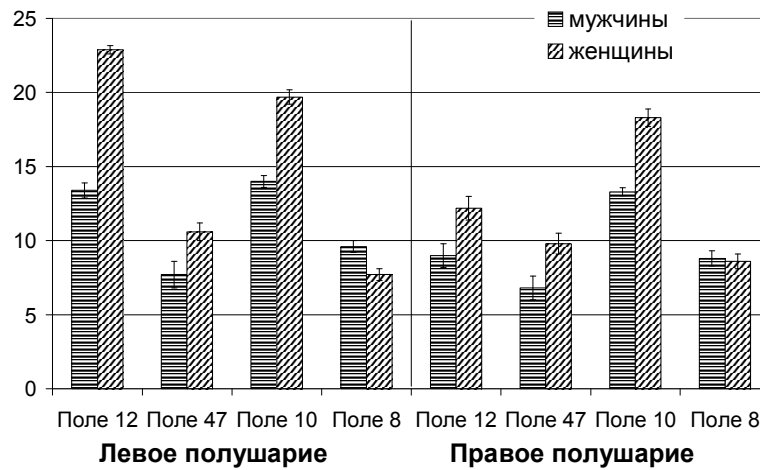


Рис. 9.8. Плотность сателлитной глии в лобных полях 12, 47, 10 и 8 в левых и правых полушариях мозга мужчин и женщин.

Иная картина наблюдается в поле 8, где исследуемые параметры у мужчин больше, чем у женщин: плотность сателлитной глии – в 1,2 раза, а индекс процентного содержания общей численности нейронов окружающей сателлитной глией к общей численности нейронов – на 3,9 %.

Во всех лобных полях, во всех наблюдениях обнаруженные особенности выявляются как в слое III, так и в слое V, однако, в последнем количественные показатели значительно снижены, причём у женщин различия между слоями выражены отчётливее (рис. 9.9).

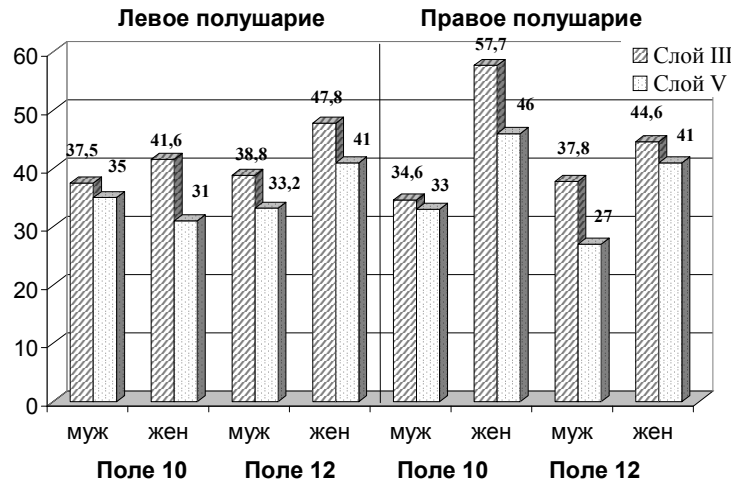


Рис. 9.9. Процентное отношение нейронов, окруженных сателлитной глией, к общему числу пирамидных нейронов в полях лобной области мозга у мужчин и женщин.

Например, в поле 10, справа, индекс процентного содержания общей численности нейронов окружённой сателлитной глией к общей численности нейронов у женщин составляет 57,7% (слой III) и 46% (слой V), у мужчин – 34,6 % и 33% (соответственно).

Сходная картина обнаруживается и в левых полушариях, где разница между слоями у женщин в поле 10 равна 10 %, в поле 12 – 6,8 %, а у мужчин 2,5 % и 5,4 % (соответственно).

Межполовые различия отчётливо выявляются также и в головке хвостатого ядра, в её обоих сегментах, причём изучаемые параметры у женщин выше, чем у мужчин.

Так, плотность сателлитной глии в дорзальной части головки хвостатого ядра у женщин равна $11,8 \pm 1,6$, а у мужчин $7,0 \pm 0,6$; в вентральной части – $8,4 \pm 0,7$ (женщины) и $4,2 \pm 0,45$ (мужчины).

Эта же особенность обнаруживается и по всем остальным показателям в обоих полушариях, но справа она заметнее в вентральной части головки хвостатого ядра, а слева – в дорзальной (рис. 9.10).

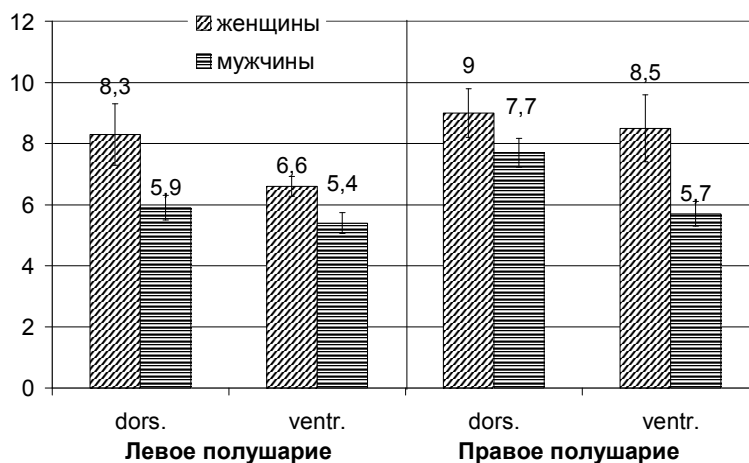


Рис. 9.10. Плотность нейронов, окруженных сателлитной глией в дорзальной и вентральной частях головки хвостатого ядра у мужчин и женщин.

Например, в дорзальном сегменте головки хвостатого ядра у женщин среднее значение величины индекса процентного содержания общей численности нейронов окружённой сателлитной глией к общей численности нейронов равно 50,7 % (слева), 45,4 % (справа); в вентральной части – 38,3 % (слева) и 45,3 % (справа); у мужчин аналогичная картина – 37 % (слева) и 42 % (справа) (рис. 9.11).

Сопоставление противоположных полушарий позволило выявить у мужчин левостороннее преобладание всех количественных показателей в полях 10, 12, 47 и правостороннее в поле 8.

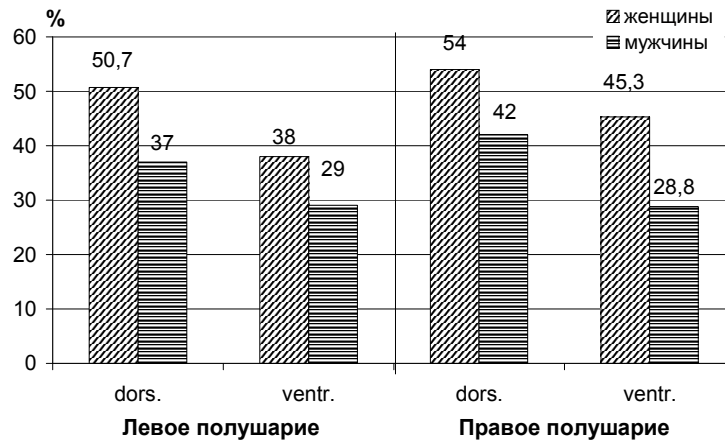


Рис. 9.11. Доля нейронов, окруженных сателлитной глией, от общего числа нейронов (в 0,001 мм³ вещества мозга) в головке хвостатого ядра у мужчин и женщин.

У женщин доминантность полушарий менее постоянна, чем у мужчин: в полях 47 и 12 отмечается превалирование показателей слева, а в полях 10 и 8 – справа. Это характерно как для слоя III, так и для слоя V.

Выраженность межполушарных различий у обоих полов проявляется по-разному, на что указывает и коэффициент асимметрии, который у женщин выше в эмоционально – волевых полях, у мужчин – в интеллектуальных и моторных.

Так, коэффициент асимметрии по показателю плотности нейронов, окруженных сателлитной глией равен в поле 47 – 25 % (жен.) и 17 % (муж.); в поле 12 – 66 % (жен.) и 57 % (муж.); в поле 10 – 28 % (жен.) и 37% (муж.); в поле 8 – 10 % (жен.) и 16 % (муж.).

В головке хвостатого ядра, в дорзальном и вентральном её отделах отмечается устойчивое лидерство правых полушарий по величине нейронов окруженных сателлитной глией, сателлитной глией и индекса процентного содержания общей численности нейронов окруженной сателлитной глией к общей численности нейронов, при этом, у мужчин оно яснее проступает в дорзальном сегменте, а у женщин – в вентральном.

Например, разница между полушариями по показателю нейронов окруженных сателлитной глией в дорзальной части головки хвостатого ядра равна 1,8 (муж.) и 0,7 (жен.), в вентральной – 0,3 (муж.) и 1,9 (жен.); по показателю индекса процентного содержания общей численности нейронов окруженной сателлитной глией к общей численности нейронов – в

дорзальной – 5 % (муж.) и 3,3% (жен.); в вентральной – 0,8 (муж.) и 7,3% (жен.).

Ранее уже отмечалось, что структурной организации хвостатого ядра и лобных полей присуща индивидуальная вариабельность, границы которой колеблются в широких пределах.

У женщины она выражена отчётливее, исследуемые параметры характеризуются большим разбросом, у мужчин она компактнее.

Так, в поле 12 величина плотности нейронов окружённых сателлитной глией у женщин варьирует от 6,5 до 11,2, у мужчин от 7,2 до 9,9; в поле 10 от 10,4 до 20,3 (жен.) и от 7,9 до 11,5 (муж.); индекс процентного содержания общей численности нейронов окружённой сателлитной глией к общей численности нейронов колеблется в пределах от 56 % до 61 % (женщины) и от 32 % до 37 % (мужчины).

В хвостатом ядре этот же индекс у женщин варьирует в дорзальном отделе головки хвостатого ядра от 42 % до 51 %, у мужчин – от 35 % до 40%; плотность сателлитной глии – соответственно от 9 до 11 (женщины) и от 6 до 7,7 (мужчины).

Анализируя показатели исследуемых клеточных элементов внутри фронто - стриатной системы, можно обнаружить сходство между определёнными корково–подкорковыми структурами.

В образованиях имеющих прямые моносинаптические проекции и осуществляющих моторную функцию (поле 8, дорзальная часть головки хвостатого ядра) исследуемые параметры преобладают в правых полушариях, это отмечается как у мужчин, так и у женщин.

В структурах, опосредованно связанных между собой (поле 10, вентральная часть головки хвостатого ядра) и регулирующих «интеллектуальную сферу» (восприятие, внимание, память), правосторонний перевес обнаруживается только у женщин, а у мужчин, напротив, доминирует левое полушарие.

У обоих полов видна отчётливая корреляция в нейро–глиальных соотношениях между корково–подкорковыми структурами одинаковой функциональной направленности.

Исходя из того, что глио–нейрональные соотношения отражают уровень функциональной и метаболической активности нейронов (Певзнер, 1979; Ройтбак, 1993; Nyden, 1964), а количественные изменения в этих соотношениях свидетельствуют о степени этой активности (Александровская и др., 1968; Мац, 1994; Оржеховская, 2005), можно сделать следующее заключение:

Функциональная активность нейронов (показатели плотности сателлитной глии, количества нейронов окружённых сателлитной глией, индекс процентного содержания общей численности нейронов окружённой сателлитной глией к общей численности нейронов) не одинакова в разных образованиях единой фронто–стриатной системы, в их полях и слоях.

Она зависит от пола индивидуума, полушарий мозга и внутрисистемной функциональной направленности корково–подкорковых структур.

У мужчин она выше в двигательных образованиях и в правых полушариях; у женщин – в эмоционально–волевых (в левых), а в интеллектуальных – в правых полушариях.

При исследовании профильного поля нейронов в ядре Мейнерта видно, что в левом полушарии мозга оно варьирует у мужчин от 183,44 до 430,81 мкм², в правом от 314,7 до 467,72 мкм²; у женщин соответственно от 376,4 до 470,58 мкм² и от 323,24 до 478,47 мкм² (рис. 9.12, 9.13).

Статистически достоверных различий между мужчинами и женщинами, а также между полушариями у тех и других, отмечено не было. Можно лишь говорить о некоторых тенденциях: у мужчин величина профильного поля более вариабельна, у 4 мужчин она была больше справа, а в 2 – слева; у женщин все показатели более близки. Не исключено, то тенденция могла бы стать достоверной закономерностью при увеличении числа наблюдений.

Плотность нейронов у мужчин достоверно преобладала по величине в 5 случаях из 7 слева. Слева от 3,8 до 12,2 нейронов в 0,001 мм³ мозгового вещества, справа от 3,2 до 9,2 нейронов, в 3-х случаях асимметрия не выражена.

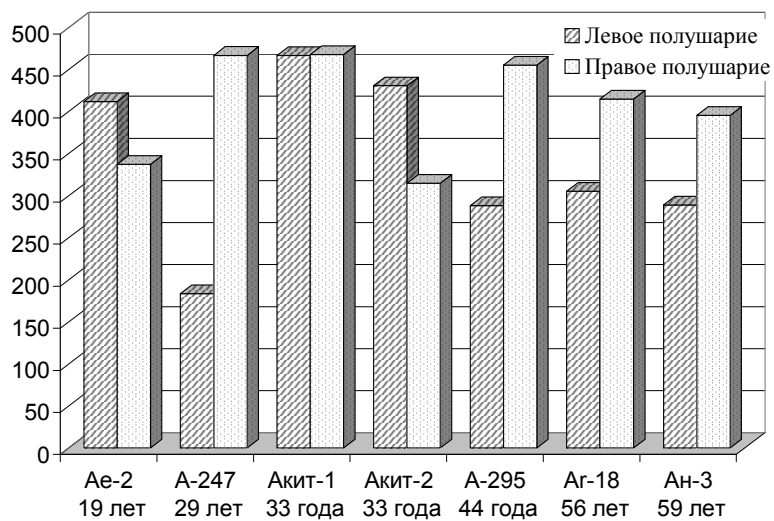


Рис. 9.12. Площадь профильного поля нейронов ядра Мейнерта мозга мужчин (μm²).

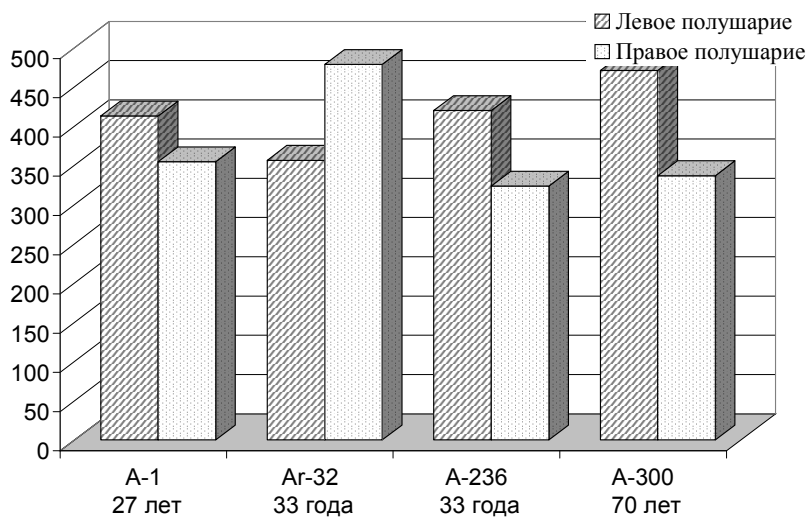


Рис. 9.13. Площадь профильного поля нейронов ядра Мейнерта мозга женщин (μm²).

Плотность общей глии у мужчин слева колебалась от 11,2 до 15,8 глиоцитов; справа – от 7,5 до 19,8; в 3 случаях из 7 асимметрия не выражена. Плотность сателлитной глии у 3 мужчин достоверно преобладала справа (от 4,6 до 7,3), в 3 случаях – слева (4 и 4,4), а в 2 случаях без асимметрии. Процентное отношение сателлитной глии к общей у мужчин в 2 случаях больше справа (35 и 62,6%), в 5-ти других наблюдениях выраженной асимметрии справа нет (от 23,6 до 35,5%). Слева – эта величина равна от 19,3 до 39,8%. (рис. 9.14).

Плотность нейронов, окруженных сателлитной глией в ядрах Мейнерта мозга мужчин в 2 случаях достоверно больше справа (3,55 и 6,4), а в 2 других случаях больше слева (3,4 и 4,7). В 3 случаях – без асимметрии. Процентное соотношение нейронов с сателлитной глией к общему числу нейронов у мужчин в 4 случаях значительно преобладала справа (от 67 до 93%) (слева от 38 до 78%); в одном случае больше слева, чем справа – (слева 93,1; справа – 69%), в 2 остальных случаях асимметрия не определялась (рис. 9.15).

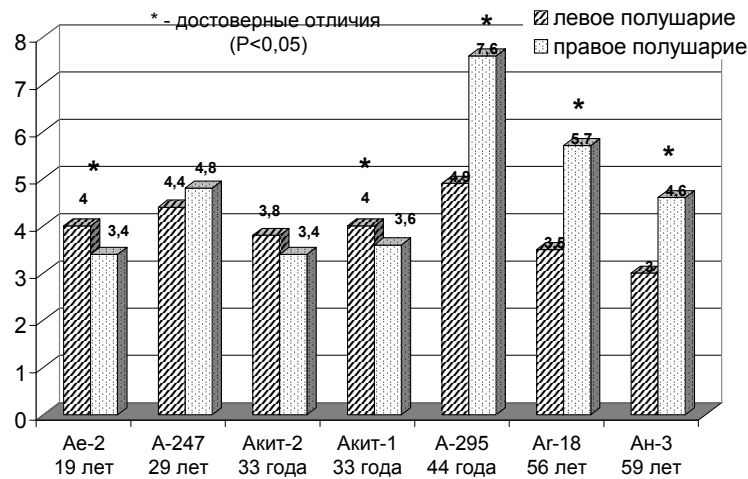


Рис. 9.14. Плотность сателлитной глии в ядре Мейнерта мозга мужчин (в $0,001\text{мм}^3$).

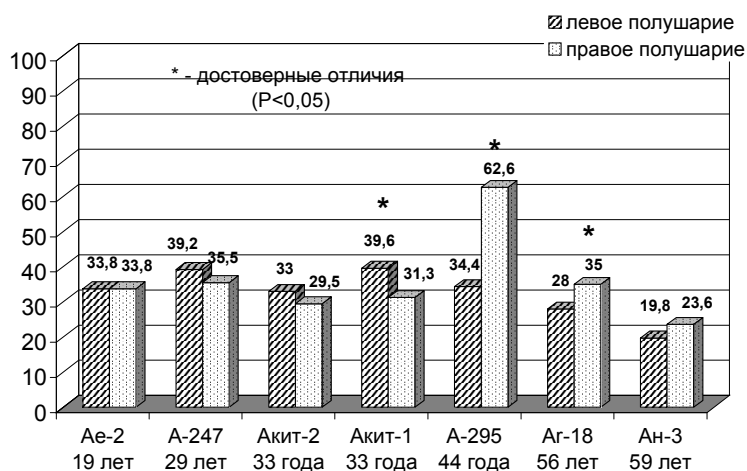


Рис. 9.15. Процентное содержание сателлитной глии к суммарной в ядре Мейнерта мозга мужчин (в %).

По плотности нейронов выявлена тенденция к несколько большей ее величине слева, а плотности глиальных клеток справа.

У женщин плотность нейронов в 2 случаях также как и у мужчин по величине преобладает слева, а ее величина равна слева от $1,23 \pm 0,5$ до $8,73 \pm 1,97$; справа от $1,23 \pm 0,5$ до $6,67 \pm 1,75$ нейронов в $0,001 \text{ мм}^3$ мозгового вещества. В 2 случаях асимметрии нет.

Плотность общей глии у женщины слева равна от $7,63 \pm 1,58$ до $11,20 \pm 1,72$ глиоцитов в единице объема мозгового вещества. Справа – эта величина составляет от $6,0 \pm 1,43$ до $14,10 \pm 2,48$ глиоцитов. Эта величина в 2 случаях преобладает справа, в 1 случае – слева и в 1 случае без асимметрии.

Плотность сателлитных глиоцитов у женщин в 2 случаях из 4 больше слева, в 2 случаях асимметрия не выявлена. Величина сателлитной глии слева равна от $2,87 \pm 1,34$ до $5,80 \pm 1,49$; справа от $1,5 \pm 1,08$ до $5,93 \pm 1,68$ глиоцитов в $0,001 \text{ мм}^3$ (рис. 9.16).

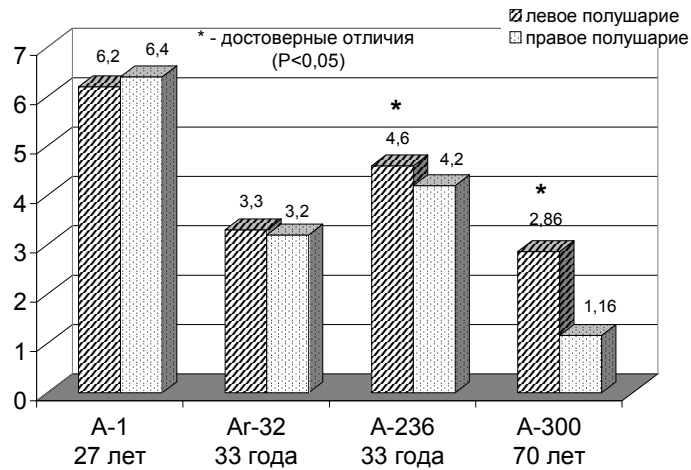


Рис. 9.16. Плотность сателлитной глии в ядре Мейнерта мозга женщин (в $0,001\text{мм}^3$).

Плотность нейронов окруженных сателлитной глией у женщин в одном случае была больше слева, в другом – справа, в остальных 2-х случаях асимметрии не отмечалось. Общая величина по этому показателю слева колебалась от $1,13 \pm 0,65$ до $5,07 \pm 1,43$; справа – от $0,97 \pm 0,74$ до $5,27 \pm 1,62$ нейронов.

Процентное соотношение сателлитной глии к общей слева у женщин было от 37,4 до 51,1%, справа – от 19,3 до 46,3%. Этот показатель в 3 случаях был большим слева (рис. 9.17).

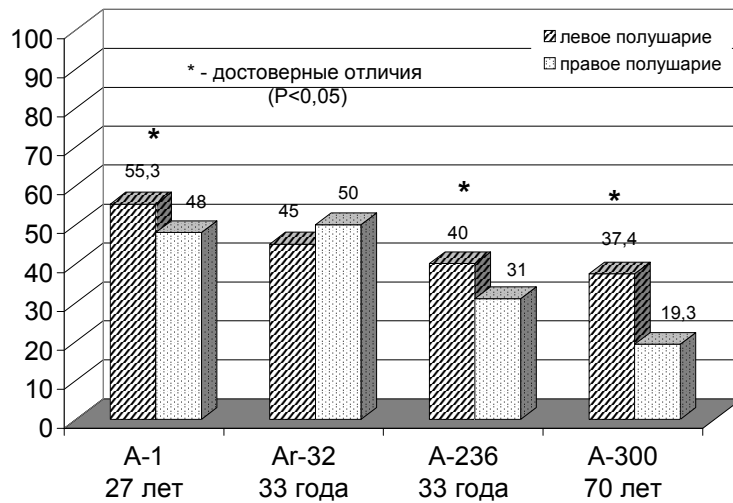


Рис. 9.17. Процентное содержание сателлитной глии к суммарной в ядре Мейнерта мозга женщин (в %).

Процентное соотношение нейронов с сателлитной глией к общему числу нейронов слева колебалось от 53,2 до 89,4%, справа – от 55,1 до 95,2%. В 2 случаях оно больше справа, в 1 – слева, в 1 случае – асимметрии отмечено не было.

Известно, что количество сателлитной глии указывает на степень активности нейронов. Поэтому сопоставление процентного соотношения сателлитной глии и общей глии, а также процентного соотношения нейронов, окруженных сателлитной глией, к общему числу нейронов, у мужчин и женщин слева и справа представляет несомненный интерес. Так, показано, что процентное отношение сателлитной глии к общей - у всех 7 мужчин больше справа (справа – от 29,5 до 62,15%; слева – от 19,8 до 39,6%), а у женщин – слева (слева от 36,9 до 50,7; справа – от 19,3 до 46,3%).

Процентное соотношение нейронов с сателлитной глией к общему числу нейронов у мужчин также больше справа (слева от 36 до 93,1%; справа – от 66,4 до 93,7%), у женщин этот показатель оказался с менее выраженной асимметрией (слева – от 58,0 до 89,4%; справа – от 55,1 до 95,2).

Как следует из приведенных графиков у мужчин по сравнению с женщинами отмечено в 4 случаях из 7 статистически достоверное различие

площади профильного поля нейронов с преобладанием ее величины справа, в 2 случаях – слева, имеет место и большая вариабельность величины профильного поля у мужчин. У женщин в 3 случаях из 4 величина площади профильного поля достоверно преобладала слева. Не исключено, что на эту особенность может влиять величина выборки (большая в группе мужчин). Эта тенденция могла стать еще более достоверной при увеличении числа соответствующих наблюдений.

Однако достоверных различий между мужчинами и женщинами по общей величине площади профильного поля нейронов не было.

Показатель нейро-глиальных отношений у женщин более вариабелен, чем у мужчин. При этом величина процентного соотношения сателлитной глии и общей глии у мужчин была большей справа, у женщин – слева; процентное отношение нейронов, окруженных сателлитной глией к общему числу нейронов у мужчин больше справа, у женщин – слева и справа примерно одинаково.

Полученные данные свидетельствуют прежде всего о большой индивидуальности показателей, характеризующих структуру ядра Мейнерта на гистологическом уровне. Однако отмечена достоверная асимметрия площади профильного поля нейронов: у мужчин в 4 случаях из 7 ее величина преобладала справа и была большая ее вариабельность. У женщин в 3 случаях из 4 величина площади профильного поля достоверно преобладала слева. Достоверных различий по средней величине площади профильного поля нейронов между группой мужчин и группой женщин не было.

По плотности нейронов у мужчин и женщин выявлена тенденция к несколько большей величине слева, а по плотности глиальных клеток – справа. Показатели, относящиеся к сателлитной глии, были индивидуальны, однако следует отметить, что больший процент сателлитных глиоцитов в общей глии у мужчин в 4 случаях из 7 был справа, а у женщин во всех 4 случаях – слева и большую долю окруженных сателлитной глией нейронов в правом полушарии, как у мужчин, так и у женщин. В целом имеется тенденция несколько большей асимметрии структуры базального ядра Мейнерта у мужчин. В настоящем исследовании были выявлены определенные различия структуры корковых формаций, хвостатого ядра, ядра Мейнерта у мужчин и женщин с несколько большей выраженностью асимметрии у мужчин и индивидуальная вариабельность изучавшихся параметров.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что по ряду количественных показателей (площадь профильного поля нейронов,

плотность нейронов, плотность сателлитной глии, процентное отношение нейронов, окруженных сателлитной глией, к общему числу нейронов, нейро-глиальный индекс и т.д.) изученные корковые и подкорковые структуры мозга различаются у мужчин и женщин. В результате настоящего исследования было установлено, что степень межполушарной асимметрии корковых и подкорковых формаций мозга у мужчин и женщин различна. Важным фактом являются выявленные особенности межполушарной асимметрии корковых и подкорковых структур мозга, представляющих функциональную систему, как например, некоторых корковых полей лобной области и хвостатого ядра у мужчин и женщин. Степень выраженности цитоархитектонических и количественных различий в разных корковых и подкорковых структурах мозга у мужчин и женщин выражена в разной степени, что, по-видимому, определяет в определенной мере функциональные различия мышления и поведения мужчин и женщин.

Глава 10

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ИММУННОЙ, КРОВЕТВОРНОЙ И НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМ

Абрамов В.В., Абрамова Т.Я., Повещенко А.Ф., Козлов В.А.

Структурно-функциональная асимметрия является фундаментальным свойством многих живых организмов, в частности, млекопитающих. В то же время, несмотря на довольно длительную историю изучения, указанная асимметрия по-прежнему представляется загадочным феноменом, причины, закономерности формирования, проявления и значение которого остаются во многом неясными. Так, в течение длительного времени основным объектом исследований в рамках феномена служил головной мозг, его полушария. Постепенное накопление данных о структурно-функциональной асимметрии полушарий привело к необходимости ответа, в частности, на вопросы о том, каковы ее причины и существует ли подобная асимметрия других основных гомеостатических, адаптационных систем – эндокринной, иммунной и кроветворной, и если существует, каково ее значение для их функционирования? Кроме того, накопление данных в любой области фундаментальной науки подводит к необходимости их использования на практике. В связи с этим, настоящая работа посвящена анализу следующих вопросов:

1. Возможные причины асимметрии живых организмов.
2. Структурно-функциональная асимметрия нейроэндокринной, кроветворной и иммунной систем, взаимодействие систем на уровне их асимметрии.
3. Прикладные аспекты асимметрии нейроэндокринной, кроветворной и иммунной систем.

Возможные причины асимметрии живых организмов

В настоящее время имеется много данных о латерализации организмов, живущих на Земле. Так, например, в работе Bisazza et al. (1997, 1998); Timmel (1989) сообщается о существовании асимметрии эпителиального муса у некоторых видов рыб и амфибий, расположения глаз и дорсально-вентральной оптической хиазмы у плоских рыб, размера легких и на-

правления свертывания кольцом у пресмыкающихся. По данным Harris et al. (1996) структурно-функциональная асимметрия мозга обнаружена у большинства видов позвоночных.

Морфологическое изучение звездчатых ганглиев у новорожденных кошек в возрасте 10, 20 дней, а также у взрослых животных показало, что существует асимметрия максимального диаметра и среднего размера нейронов правого и левого ганглиев. При этом у взрослых животных была выявлена асимметрия клеточной плотности справа и слева (Маслюков и др., 1999). Исследование мозга кошек в группах разного возраста, от эмбриогенеза до взрослого состояния, показало, что различные структуры мозга справа и слева отличаются по размеру. Выраженность и направленность асимметрии этих структур меняется с возрастом. (Villablanca et al., 2000).

Rosen et al. (1989, 1991, 1996) описали морфологическую асимметрию мозга крыс, выраженность которой меняется в онтогенезе и связана с развитием каллозальных связей – чем больше связей, тем меньше асимметрия.

Westergaard, Suomi (1996) проводили бимануальное тестирование у 45 капуцинов и 55 макак резус. Обезьянам предлагали пластиковые тубики, из которых надо было достать пищу. Оказалось, макаки предпочитают использовать правую лапу, а капуцины, не имея видовой моторной преференцией, более часто, чем макаки, действуют предпочитаемой лапой, причем с возрастом латерализация этого параметра возрастает.

Асимметрия у человека лучше всего охарактеризована по латерализации рук. При этом онтогенетические аспекты указанной асимметрии изучены недостаточно. Так, обследование 72 эмбрионов человека в возрасте 10 недель показало, что у них существует значительное предпочтение движений правой руки по сравнению с левой. Авторы полагают, что поскольку указанная латеральность проявляется на ранней стадии гестации, то, скорее всего, за это ответственны процессы на уровне мышечной или спинальной детерминации. (Hepper, McCartney, Shannon, 1998).

Kornhuber et al. (1989) изучали активность моноаминоксидаз А и В во фронтальном кортексе у детей в постнатальном периоде и показали, что MAO-A – активность быстро снижается в первые 2 года жизни и остается значительной только слева, в то время как MAO-B служит маркером правого полушария мозга.

По данным Aboitiz et al. (1992), изучавшим связь между анатомической асимметрией planum temporale и размерами различных регионов corpus callosum у мужчин и женщин – правшей, различий в размерах ука-

занных районов между сравниваемыми группами практически нет. В то же время, исследователями описаны различия на уровне корреляционных связей между размерами этих районов – у мужчин она есть, а у женщин нет. Эти данные свидетельствуют в пользу концепции об онтогенезе полушарной специализации через изменение каллозальных связей, а также о половых различиях в межполушарной организации.

Каковы возможные причины указанной асимметрии? На наш взгляд, основной причиной структурно-функциональной асимметрии живых организмов, как и любого другого фенотипического признака, являются генотипические особенности, которые, однако, могут подвергаться эпигенетическим модуляциям. В связи с этим, в настоящей работе хотелось бы сосредоточиться на обзоре данных, свидетельствующих о базовой роли генотипа в формировании указанной асимметрии.

В 1979 г. была предпринята, видимо, одна из первых попыток получить методом генной селекции мышей, детерминированных по предпочтению использования передней лапы. Авторы пришли к заключению, что генотипически контролируется степень латерализации, в то время как направленность латерализации не находится под жестким генетическим контролем. На нее влияют также условия окружения в раннем онтогенезе (Бианки и др., 1979).

Betancur et al. (1991; 1991; 1992) исследовали моторную асимметрию мышей линий СЗН/He, СЗН/OuJlco и NZB. Оказалось, что мыши NZB характеризуются более выраженной моторной асимметрией по сравнению с двумя сублиниями СЗН, а мыши СЗН/He латерализованы более сильно, чем сублиния СЗНОuJlco. По мнению авторов, эти различия можно объяснить генетическими факторами.

Ранее развитие селезенки в эмбриогенезе описывали как рудимент мезодермальной мезенхимы в левом мезогастриуме. Однако в настоящее время удалось обнаружить ген *Nkx2-5*, который служит маркером селезеночных тканей-предшественников. При этом пре-селезеночные ткани локализованы сначала в симметричных доменах с двух сторон эмбриона, однако в процессе эмбриогенеза только «левая» ткань формирует зрелую селезенку, что является результатом преимущественного развития соответствующих селезеночных прекурсоров. По мнению исследователей обнаруженный ген может функционировать как часть латерализующего каскада (Patterson et al., 2000). Принципиально сходного мнения придерживаются также Miller, White (1998), которые пишут о том, что асимметричная пролиферация клеток эмбрионов связана с генетическим каскадом.

Gaio et al. (1999) пишут о том, что во время эмбриогенеза сердце, ассоциированные сосуды и внутренние органы развиваются асимметрично. Авторы полагают, что секретируемые ростовые факторы семейства TGF β играют решающую роль в развитии лево-правой асимметрии. Мутанты по скрытым аллелям генов этого семейства погибают на первой неделе жизни от кардио-уродств, таких как неправильное развитие крупных артерий и атриально-вентрикулярные дефекты. Кроме того, у мутантов обнаруживаются дефекты асимметрии – правый изомеризм легких, правое положение желудка, гипоплазия селезенки. Эти данные также подтверждают роль генов в сигнальном каскаде, который приводит к лево-правой асимметрии.

В то же время, согласно Chen et al. (2000) два гомолога мышинового гена *lefty-1* – *LEFTY A* and *LEFTY B* были проанализированы у пациентов с лево-правыми аномалиями, но мутации этих генов не обнаружили. Исследователи полагают, что, возможно, за аномалии отвечают другие гены.

Показано, что аллельные мышинные мутации *inversus vescerum* (*iv*) and *legless* (*lgl*) приводят к лево-правой полной или частичной инверсии у половины живорожденных гомозигот. Это подтверждает, что экспрессия нормальных генов (*iv*) приводит к правильной лево-правой детерминации, а в их отсутствии процесс становится случайным. На молекулярном уровне экспрессия лево-правых асимметричных паттернов в норме и при мутациях подтверждает, что *iv*-функции являются ранними в иерархии лево-правой спецификации. Клонирование тяжелой цепи аксонемального динеина (белок микротрубочек) показало, что он мутантный и у *lgl* и у *iv*. Следовательно, возможно, он участвует в детерминации лево-правой асимметрии и является частью ранних молекулярных механизмов этого процесса (Supp (1997); Polani (1996)). При этом показано, что ген *iv* находится в дистальном конце 12 хромосомы мыши. (Brueckner et al., 1991).

Установлено, что эмбрионы zebrafish имеют три домена средней пластинки, где экспрессируются лево-правые гены асимметрии, которые участвуют в расположении внутренних органов. Это центральные (*nodal*) – *lefty1* and *pitx2*, которые экспрессируются в левом диэнцефалоне, *lefty2* and *pitx2*, которые экспрессируются в левой половине сердца, а также *nodal* and *pitx2*, которые экспрессируются в левом gut primordium. Изменение экспрессии этих генов приводит к дефектам в мозге, сердце и кишечнике. Показано, что центральные домены, ассоциированные с прехордальной пластинкой, регулируют асимметрию мозга, но не влияют на развитие асимметрии сердца и кишечника. Второй домен средней пла-

стинки ассоциирован с передним нотохордом и важен для экспрессии генов асимметрии с левой стороны (Bisgrove, 2000).

У человека дефекты латерализации ассоциированы с инверсией органов брюшной полости, сложными кардио-дефектами и дефектами развивающейся селезенки. Описаны случаи семейного накопления и наследования, которые связаны, соответственно, с аутосомным рецессивным геном и доминантным наследованием. Так, исследователями обнаружена семья с X-связанным наследованием этих дефектов (Mathias, Lacro, Jones, 1987). Обнаружены две пары «отец-сын» с изолированной несиндромной аспленией. Они описаны как пример аутосомной доминантной мутации гена, вовлеченного в развитие и латерализацию селезенки (Lindor et al., 1995). Кроме того, описаны также синдромы с аспленией, сопровождающиеся нарушениями развития сердечной мышцы, легочных вен и абдоминальной гетеротаксией (Phoon et al., 1994; Devriendt et al., 1994).

Таким образом, имеющиеся данные позволяют обоснованно говорить о том, что генетические механизмы составляют базу формирования структурно-функциональной асимметрии живых организмов и, следовательно, эпигенетические механизмы способны лишь в разной степени модулировать этот процесс.

Структурно-функциональная асимметрия нейроэндокринной, кроветворной и иммунной систем

Поскольку в настоящее время в литературе достаточно полно отражены результаты исследований структурно-функциональной асимметрии полушарий головного мозга (Добрынин и др., 1989; Функциональная..., 2004; Behavioural..., 2005; de la Fuente-Fernandez et al., 2000; Goldshmidt, et al., 1984; Hausmann, et al., 2000; Klement'ev, et al., 1997; Lent et al., 1993; McCardle et al., 1990; Pueyo et al., 2000; Relte et al., 1999) акцентируем внимание на асимметрии нейроэндокринной системы.

В настоящее время описана латерализация гипоталамуса, лимбической и других структур мозга, вовлеченных в контроль деятельности эндокринных органов (Sullivan et al., 1999). Так, установлено, что парные эндокринные органы (надпочечники, щитовидная железа, половые железы) отличаются особенностями иннервации, строения и функционирования. Показано, что структуры правой стороны мозга преобладают в контроле за функциями гонад. (Gerendai, Halasz, 1997; Gerendai et al., 2001).

По данным Xu Z.C et al. (1999) унилатеральное разрушение в дорзальном гипоталамусе оказывает значительное стимулирующее влияние на синтез серотонина в большинстве структур ипсилатерального мозга - гиппокампе, таламусе, париетальной и сенсорной коре. Установлено, что после церебральной ишемии у крыс большинство нейронов в дорзальном стриатуме отмирает на 1 день (через 30 мин. после ишемии). При этом количество выживших нейронов в правом стриатуме значительно выше после повреждения правой *substantia nigra*, чем количество выживших нейронов в левом стриатуме после повреждения левой *substantia nigra*. Более того, концентрация дофамина в неостриатуме на интактной стороне достигает во время ишемии 50-60 микроМ, тогда как на поврежденной – 15-30 микроМ. Исследователями не было обнаружено различий в концентрации дофамина у животных с поврежденной левой и правой *substantia nigra*. Высказывается мнение о том, что асимметрия выживаемости нейронов стриатума после ишемии у крыс объясняется соответствующей асимметрией экспрессии рецепторов к дофамину.

Banczerowski et al. (2001) в своей работе пишут о том, что разрушение у экспериментальных животных инсулярной коры с правой, но не левой стороны приводит к значительному снижению базальной секреции тестостерона и концентрации гормона в крови, что, по их мнению, свидетельствует об асимметричном влиянии указанной области коры на эндокринные репродуктивные процессы у самцов. По данным Neveu, et al. (1997) уровень кортикостерона в плазме крови у мышей достоверно выше у «левой», чем у «амбидекстров», что может свидетельствовать о зависимости функциональной активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси от латерализации полушарий головного мозга.

Интересные, на наш взгляд, данные приведены в работе Штылик и др. (1995), где показано, что унилатеральное интраназальное введение окситоцина приводит к асимметричному изменению некоторых функциональных параметров надпочечников, семенников, легких и сердца. Авторы делают вывод о том, что характер указанных изменений зависит от «стороны» введения гормона и «стороны» парного органа.

В наших исследованиях использовалась модель культивирования контралатеральных надпочечников интактных и подвергнутых стрессу мышей-самцов (СВАхС57ВL/6)F1. При этом были выбраны мыши 2-3 месячного возраста массой 20-22 грамма. Мышей, в этом и последующих случаях, содержали по 10 особей в специальных клетках, и они получали одинаковое сбалансированное питание и питье *ad libitum*. В опыте использовался иммобилизационный стресс. При этом животных обездвиги-

живали с помощью специальных сетчатых цилиндров диаметром около 5 сантиметров. Через 20 минут после начала ограничения подвижности мышцей забивали посредством дислокации шейных позвонков. В качестве контрольных были взяты интактные мыши, которых забивали одновременно с опытными. При забое у животных брали кровь (для последующего получения плазмы), отдельно извлекали контралатеральные надпочечники и доли тимуса, очищали их от жира, а затем надпочечники взвешивали и инкубировали в растворе Кребса-Рингера (pH 7,4) с добавлением глюкозы (11 мМ) при насыщении карбогеном (95% O₂, 5% CO₂). Инкубацию проводили при 37 °С в течение 1,5 часов в объеме 1 мл. для каждой железы. По окончании инкубации среду замораживали и хранили при -18 °С до определения в ней кортикостерона. Концентрацию кортикостерона в инкубатах надпочечников и плазме крови устанавливали методом конкурентного белкового связывания. На основании содержания гормона в инкубатах надпочечников рассчитывали удельную продукцию кортикостерона, выраженную в микрограммах на 100 мг массы железы в час. Содержание гормона в плазме крови выражали в микрограмм-процентах. Для статистического анализа полученных результатов использовали парный критерий Вилкоксона, а также корреляционный анализ Спирмена.

Установлено, что масса контралатеральных надпочечников у интактных животных достоверно не различается, хотя имеется выраженная тенденция к тому, что масса левых надпочечников больше, чем правых (рис. 10.1).

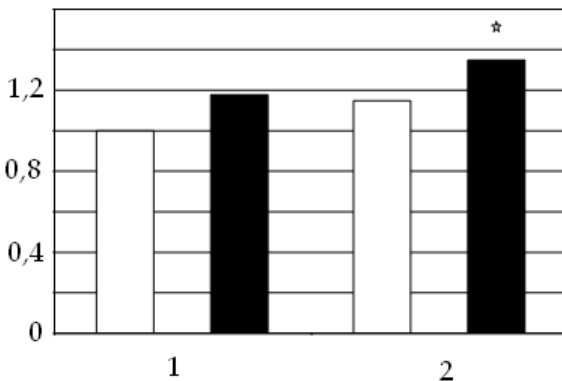


Рис. 10.1. Масса контралатеральных (левых - □ правых - ■) надпочечников (мг.) у интактных (1) и стрессированных (2) мышей (СВАхС57BL/6)F1
 * - P < 0,05

В то же время показано, что правые надпочечники продуцируют в культуральную среду достоверно больше кортикостерона, чем левые (рис. 10.2).

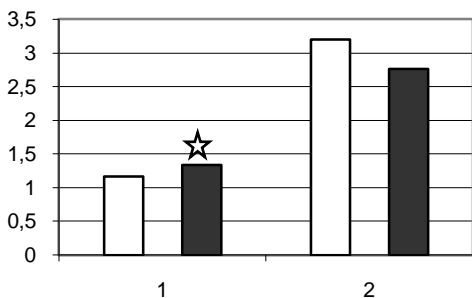


Рис. 10.2. Продукция кортикостерона контралатеральными (левым - и правым -) надпочечниками intactных (1) и стрессированных (2) мышей (СВАхС57BL/6)F1
 ☆- $P < 0,05$

Определен уровень кортикостерона в плазме крови intactных животных. Установлено, что масса контралатеральных надпочечников у стрессированных мышей различна, а именно: у левых надпочечников она достоверно больше, чем у правых. В то же время нами не обнаружено достоверных различий в способности контралатеральных надпочечников стрессированных мышей продуцировать кортикостерон. Следует отметить, что у указанных животных надпочечники продуцируют достоверно больше кортикостерона, чем у intactных мышей. Определен уровень кортикостерона в плазме крови стрессированных животных, причем характерно резкое возрастание последнего параметра по сравнению с intactными особями (рис. 10.3).

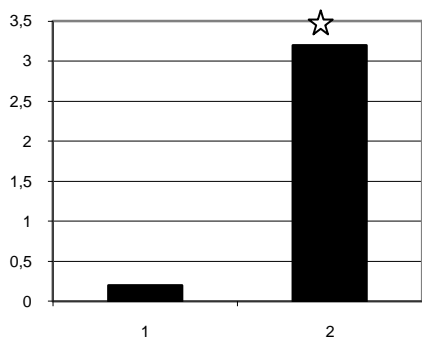


Рис. 10.3. Концентрация кортикостерона (мкг%) в плазме крови intactных (1) и стрессированных (2) мышей (CBAx57BL/6)F1

☆ - $P < 0,05$

Иными словами, на примере исследования надпочечников обнаружена функциональная асимметрия эндокринной системы, выражающаяся в различной способности контралатеральных надпочечников intactных мышей (CBAx57BL/6)F1 продуцировать кортикостерон. В пользу существования указанной асимметрии свидетельствуют и данные о достоверных различиях массы контралатеральных надпочечников у стрессированных животных (Абрамов, Абрамова, 1996).

Таким образом, комплекс литературных и собственных данных свидетельствует о существовании структурно-функциональной асимметрии нейроэндокринной системы. Указанная асимметрия проявляется в закономерных особенностях участия контралатеральных областей головного мозга в регуляции функций эндокринных желез, иннервации парных желез внутренней секреции, а также строения и функционирования оппозитных долей эндокринных органов.

Влияние иммунизации на функциональную асимметрию полушарий головного мозга

Данные об асимметрии полушарий головного мозга (биохимической, электрофизиологической, функциональной – моторной и сенсорной, структурной, психологической) априори свидетельствовали о существовании их молекулярно-генетической асимметрии. Однако, в доступной

литературе нами не было обнаружено результатов соответствующих исследований, что послужило причиной проведения собственных исследований этой проблемы (Абрамов и др., 1995; Гребенщиков, 1997).

На первом этапе работы было установлена асимметричная экспрессия мРНК ИЛ-1 β в головном мозге интактных мышей (СВАхС57BL/6)F1 с преобладанием ее в правом полушарии (рис. 10.4). При этом выявлено, что уровень указанной экспрессии, как в левом, так и в правом полушариях головного мозга был ниже, чем уровень мРНК ИЛ-1 β в селезенке этих животных.

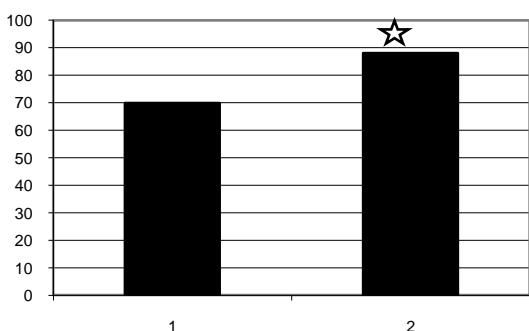


Рис. 10.4. Содержание мРНК в левом (1) и правом (2) полушариях головного мозга интактных мышей-самцов (СВАхС57BL/6)F1
P < 0,05

На втором этапе исследований мы определяли динамику экспрессии мРНК ИЛ-1 β в контралатеральных полушариях головного мозга и селезенке при периферическом (внутривенном) введении Т-независимых антигенов – липополисахарида *E. Coli* (ЛПС) в дозе 10 мкг./мышь, и Т-зависимых антигенов – эритроцитов барана (ЭБ) в дозе 5×10^6 /мышь. При этом в качестве негативного контроля использовался эквивалентный объем физиологического раствора. Содержание мРНК ИЛ-1 β в исследуемых органах определялось через 2, 6, 24 и 48 часов после воздействия методом количественной дот-гибридизации.

Установлено, что изменения экспрессии мРНК ИЛ-1 β в полушариях головного мозга мышей при введении ЛПС выражаются в снижении уровня указанной мРНК в левом полушарии, совпадающем по времени с максимальным содержанием ее в селезенке. Кроме того, обнаружено не-

которое повышение содержания мРНК ИЛ-1 β в левом и правом полушариях при нормализации уровня мРНК в селезенке (рис. 10.5).

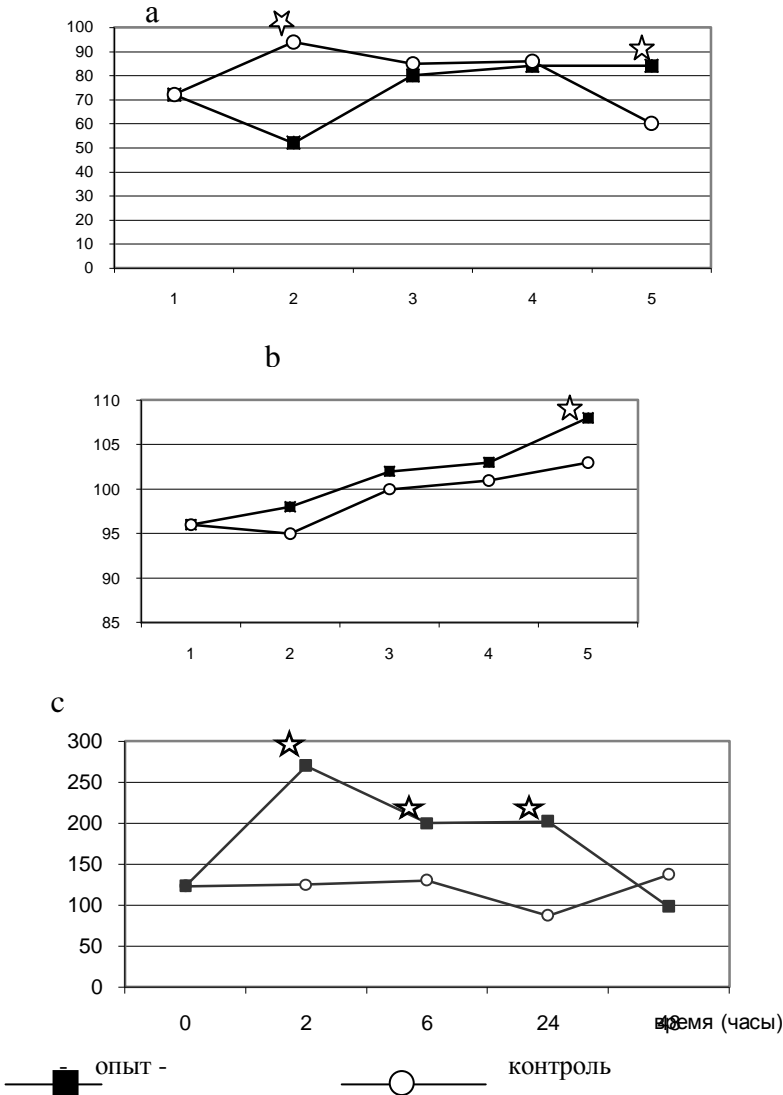
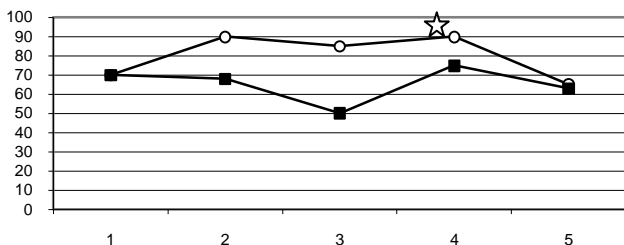


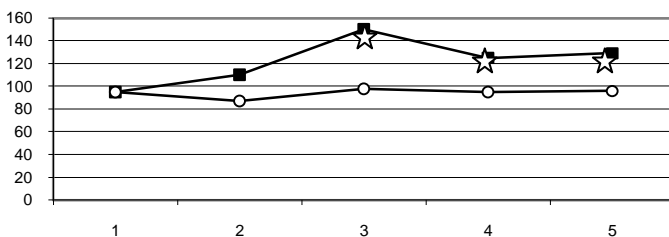
Рис. 10.5. Динамика экспрессии мРНК ИЛ-1 β в левом (а), правом (б) полушариях головного мозга и селезенке (в) мышей-самцов (СВАхС57В1/6)F1 при внутривенном введении ЛПС в дозе 10 мкг./мышь (ось абсцисс – время после введения (часы), ось ординат – уровень экспрессии мРНК)

С другой стороны, при введении ЭБ наблюдается снижение уровня мРНК в левом полушарии на пике повышения ее содержания в селезенке (рис. 10.6).

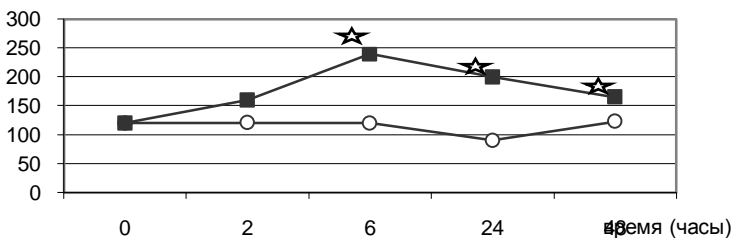
а



б



с



■ — опыт ○ — контроль

Рис. 10.6. Динамика экспрессии мРНК ИЛ-1 β в левом (а), правом (б) полушариях головного мозга и селезенке (с) мышей-самцов (СВАхС57В1/6)F1 при внутривенном введении эритроцитов барана в дозе 5×10^6 /мышь (ось абсцисс – время после введения (часы), ось ординат – уровень экспрессии мРНК).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при введении мышам антигенов разных типов (Т-независимых – ЛПС E.Coli и Т-

зависимых – эритроцитов барана) экспрессия мРНК ИЛ-1 β в полушариях головного мозга изменяется неодинаково. Так, внутривенное введение указанных антигенов сопровождается снижением содержания специфической мРНК в левом полушарии во время максимальной экспрессии в органах иммунной системы (селезенке). Иными словами, на ранних этапах формирования иммунного ответа, индуцированного инъекцией указанных антигенов, изменение экспрессии мРНК ИЛ-1 β в левом полушарии не зависит от типа антигена. С другой стороны, повышение содержания специфической мРНК в правом полушарии отмечается преимущественно в ответ на системное введение ЭБ (Т-зависимых антигенов), а не ЛПС (Т-независимых антигенов), что ассоциируется с повышением экспрессии мРНК ИЛ-1 β в селезенке и позволяет предположить возможную зависимость содержания специфической мРНК в правом полушарии от типа вводимых животным антигенов.

Собственные данные дают основания говорить о том, что обнаруженные после системной иммунизации изменения экспрессии мРНК ИЛ-1 β в полушариях головного мозга мышей (СВАхС57ВL/6)F1 могут быть как зависимыми, так и независимыми от типа вводимых антигенов. В то же время, все эти изменения наиболее ярко проявляются на пике экспрессии специфической мРНК в селезенке, что свидетельствует об ассоциированности между ее содержанием в этом лимфоидном органе и полушариях головного мозга.

Следует отметить, что в последующие годы, полученные нами данные, были подтверждены в ряде исследований. Так, в работе Fu Q.L. et al. (2003) у мышей Balb/c выявлено большее содержание ИЛ-1 β и ИЛ-6 в правом полушарии по сравнению с левым полушарием головного мозга.

Таким образом, впервые обнаружено, что в левом полушарии головного мозга интактных мышей (СВАхС57ВL/6)F1 содержится меньшее количество мРНК ИЛ-1 β , чем в правом полушарии, что свидетельствует об асимметричной экспрессии этого гена в полушариях головного мозга у этих животных. Более того, нами выявлено повышение содержания указанной мРНК в правом полушарии после системного введения преимущественно Т-зависимых (ЭБ), а не Т-независимых (ЛПС E.Coli) антигенов, причем отмечено значительное совпадение динамики экспрессии мРНК в правом полушарии головного мозга и селезенке после инъекций ЭБ.

Роль полушарий головного мозга в регуляции иммунных реакций

В настоящее время укрепилось мнение о том, что функциональная асимметрия мозга связана с иммунной реактивностью и имеет половую и генетическую составляющие (Хилько и др., 1990; Barneoud et al., 1990; Delrue et al., 1994; Meador et al., 1999; Neveu, 1992; Neveu et al., 1991; 1996; 1998).

Так, по данным Kim (1999) мыши с доминантной правой лапой характеризуются снижением гуморального и клеточного иммунного ответа. По мнению автора, влияние полушарий на иммунные реакции опосредуется гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой осью и симпатическим отделом вегетативной нервной системы.

Betancur et al. (1991) описали связь между продукцией антител и предпочтением лапы у мышей-самок, но не у самцов, и сделали вывод о том, что зависимость между асимметрией мозга и иммунным ответом – это феномен, определяемый полом животных. Исследователи показали, что разрушение коры левого полушария сопровождается депрессией активности естественных киллеров, а правого – не изменяет ее.

По данным Renoux et al. (1983, 1987) частичное разрушение левого фронтально-париетального кортекса приводит, в частности, к снижению количества Т-клеток в селезенке и уровня митоген-индуцированного ответа Т-лимфоцитов у экспериментальных животных.

Barneoud et al. (1988) пишут о том, что повреждение структур головного мозга в правом полушарии сопровождается угнетением синтеза ДНК в лимфоцитах, стимулированных Кон-А и ФГА, тогда как аналогичные повреждения в левом полушарии приводят к нарушениям синтеза ДНК только в Кон-А стимулированных лимфоцитах. По данным авторов подобные повреждения полушарий не оказывают влияния на ЛПС-стимулированную пролиферацию В-лимфоцитов и уровень антител в крови. В то же время La Hoste et al. (1989) описали значительное снижение митоген-стимулированной пролиферации Т и В-лимфоцитов у крыс после повреждений правого полушария, тогда как аналогичные повреждения левого полушария не приводили к каким-либо изменениям пролиферативной активности иммунокомпетентных клеток. При этом уровень пролактина в плазме крови у крыс был выше после повреждения правого, но не левого полушарий, что, по мнению авторов, свидетельствует об участии этого гормона в опосредовании иммунорегулирующего влияния со стороны правого полушария.

Измерение уровня ИЛ-1 и ИЛ-6 в плазме крови у мышей СЗН и Valb/c показало, что введение животным ЛПС приводит к повышению указанного уровня, причем степень этого повышения зависела от предпочтения лапы только у мышей Valb/c. При этом исследователи обнаружили больший уровень ИЛ-1 у мышей-левшей и амбидекстров по сравнению с правшами, а также больший уровень ИЛ-6 у амбидекстров по сравнению с левшами и правшами. По их мнению, интерлейкины могут быть одним из факторов, ответственных за иммунорегулирующие свойства полушарий головного мозга (Gao, 2000).

Согласно Fride et al. (1990), изучавшим зависимость между предпочтением лапы и иммунологическими параметрами у мышей разных линий, имеются достоверные различия активности естественных киллеров, цитотоксических Т-лимфоцитов, пролиферации лимфоцитов между правшами и левшами, однако указанные различия характеризуются неодинаковым вектором у разных линий животных. По мнению исследователей, связь между предпочтением лапы и иммунологическими параметрами зависит от линии мышей.

Авалиани и др. (2000) описали иммунодефицит Т-клеточного звена иммунной системы у потомков крыс с правосторонним поражением мозга, причем у этого потомства через 30 дней после рождения были выявлены негативная эмоциональность и сниженная исследовательская активность в тесте «открытое поле».

Таким образом, обследование животных показало, что полушария головного мозга обладают разным иммунорегуляторным потенциалом, проявления которого зависят от пола и генотипа животных, и могут опосредоваться через вегетативную нервную систему и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось.

По данным Kang et al. (1991), проводившем обследование женщин, характеризующихся активацией фронтального отдела коры в левом (группа 1) или правом (группа 2) полушариях головного мозга, в группе 2 обнаружено значительное снижение функциональной активности естественных киллеров и, в тоже время, большее содержание IgM в плазме по сравнению с группой 1. При этом количество Т-лимфоцитов в периферической крови и параметры их пролиферации в сравниваемых группах были одинаковыми. По мнению исследователей, обнаруженные межгрупповые различия не были связаны с уровнем кортизола в крови.

Известно, что активация правой фронтальной области может быть связана с формированием негативных эмоций. Davidson et al. (1999) определяли иммунологические показатели у людей до- и после просмотра

негативного или позитивного фильмов. Оказалось, что индивидуумы, характеризующиеся активацией фронтальной области правого полушария, отличались пониженной активностью естественных киллеров, которая еще больше снижалась после просмотра негативного фильма, в то время как индивидуумы с активацией аналогичной области левого полушария характеризовались большей активностью указанных клеток. Роль фронтальных областей коры полушарий головного мозга в регуляции активности естественных киллеров описана также в работе Liang et al. (1997).

Фокин и др. (1995) обнаружили высокую корреляцию межполушарной разницы амплитудно-временных параметров зрительного вызванного потенциала с одной стороны и иммунных показателей, характеризующих клеточное и гуморальное звенья иммунной системы с другой.

По данным Galaburda et al. (1985) пациенты с развивающейся дислексией характеризовались наличием аномалий коры в районе пресильвиевой борозды левого полушария, а также часто страдали атопическими и аутоиммунными заболеваниями.

Tarkowski et al. (1996) установили, что у больных с полиомиелитом, характеризующимся парезом одной из рук, реакция гиперчувствительности замедленного типа (ГЗТ) на туберкулин была достоверно менее выражена на пораженной конечности по сравнению с контралатеральной, здоровой. По мнению исследователей, указанные данные свидетельствуют о возможной посреднической роли, в частности, моторных нервов в регуляции клеточных иммунных реакций со стороны полушарий головного мозга. В то же время авторы показали, что у пациентов с инсультом лобной доли правого полушария реакция ГЗТ на стороне пареза выражена достоверно сильнее, чем на здоровой стороне (Tarkowski et al., 1998).

По данным Lelong et al. (1986) аллергические реакции чаще бывают у левшей по сравнению с правшами и амбидекстрами, причем мальчики больше подвержены этой патологии, чем девочки.

Согласно Smith (1987) среди пациентов с генерализованными формами аллергии, экземой достоверно чаще встречаются левши. В то же время у левшей достоверно реже развивается герпес (Battcock et al., 1990; Ertunc et al., 1997), возникающий в большей степени у женщин на левой стороне тела (Ertunc et al., 1997).

По данным Gruzelier et al. (1996) у ВИЧ-инфицированных мужчин, характеризующихся доминированием функций левого полушария, иммунологические показатели менее отклонены от нормативных значений по сравнению с оппозитной группой.

По нашим данным (Абрамов и др., 2004), мужчины-правши, характеризующиеся достоверно большими «общими способностями», памятью, индексом напряжения (ИН - характеризующим активность ВНС) и, в то же время, относящиеся преимущественно к сангвиническому или флегматическому типам темперамента (группа 1), отличаются от оппозитной группы амбидекстров (группа 2) следующими иммунологическими параметрами. В периферической крови мужчин, относящихся к группе 1, является достоверно меньше CD8⁺ и HLA-DR⁺ CD8⁺ лимфоцитов относительно группы 2. Кроме того, добавление адреналина и ацетилхолина в культуру МНК в 1 группе приводит к подавлению их пролиферативной активности, а в группе 2 – к усилению. И, наконец, дексаметазон, который, как известно, обладает антипролиферативной активностью, проявляет ее достоверно сильнее в культуре иммунокомпетентных клеток мужчин 1 группы. Иными словами, возможно, что понижение содержания CD8⁺ и HLA-DR⁺ CD8⁺ в периферической крови мужчин 1 группы по сравнению с группой 2 связано с преимущественно ингибирующим влиянием нейромедиаторов вегетативной нервной системы и гормонов надпочечников на пролиферативную активность Т-лимфоцитов (табл. 10.1А).

Таблица 10.1А. Иммунологические показатели в группах мужчин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 1).

ПРАВШИ		АМБИДЕКСТРЫ	
Группа 1		Группа 2	
Общие способности	25,3 ± 1,9	Общие способности	18,4 ± 0,9**
Память	90 ± 2,7	Память	75,7 ± 2,7**
Тип ВНД	Сангвиник, флегматик	Тип ВНД	Холерик, меланхолик
АКТИВНОСТЬ ОТДЕЛОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ			
ИН	71,2 ± 16,4	ИН	32,1 ± 2,9**
ИПВ	193,5 ± 44,4	ИПВ	411 ± 60**
LF (симп. нагр.)	52,5 ± 16,5	LF (симп. нагр.)	27,4 ± 4,0*
ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ			
CD8+	19,2 ± 0,6	CD8+	26,4 ± 1,6**
HLA-DR+ CD8+	0,64 ± 0,1	HLA-DR+CD8+	2,26 ± 0,18**
ИРИ	1,94 ± 0,12	ИРИ	1,3 ± 0,11**
ИБ (Кон-А+А)	0,82 ± 0,1	ИБ (Кон-А+А)	1,24 ± 0,1#
ИБ (Кон-А+АХ)	0,77 ± 0,1	ИБ(Кон-А+АХ)	1,16 ± 0,1*
ИБ (Кон-А+ДМ)	0,42 ± 0,09	ИБ(Кон-А+ДМ)	0,57 ± 0,02*

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического влияния; 3) LF (симп. нагр) – low frequency после симпатической нагрузки; 4) ИРИ – иммунорегуляторный индекс (CD4+/CD8+); 4) * - P < 0,05; ** - P < 0,01; # - P=0,06; 5) ИВ – индекс влияния (пролиферативная активность МНК в опыте / пролиферативная активность МНК в контроле); 6) Кон-А – конканавалин-А; А – адреналин; АХ – ацетилхолин; ДМ – дексаметазон.

При статистическом сравнении иммунологических параметров мужчин, относящихся к группам 3 и 4 (табл. 10.1Б), также установлены достоверные различия. Так, в периферической крови мужчин третьей груп-

пы определяется достоверно меньше CD4+ лимфоцитов относительно оппозитной группы. Кроме того, в культуре МНК периферической крови мужчин сравниваемых групп определено, во-первых, стимулирующее влияние дексаметазона на спонтанную пролиферацию клеток и, во-вторых, этот эффект был достоверно сильнее в группе 3.

Таблица 10.1Б. Иммунологические показатели в группах мужчин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 2).

ПРАВШИ		АМБИДЕКСТРЫ	
Группа 3		Группа 4	
Общие способности	23,8 ± 1,4	Общие способности	21,4 ± 1,2
Память	82,2 ± 3,2	Память	83,3 ± 3,7
Тип ВНД	Промежуточный	Тип ВНД	Промежуточный
АКТИВНОСТЬ ОТДЕЛОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ			
ИН	24 ± 1,7	ИН	69,9 ± 3,9**
ИПВ	530,2 ± 5,6	ИПВ	124,5 ± 15**
LF в покое	32,3 ± 2,3	LF в покое	17,8 ± 2,4**
ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ			
CD4+	30,4 ± 2,1	CD4+	36,3 ± 1,8*
ИВ (Сп + ДМ)	2,14 ± 0,45	ИВ (Сп + ДМ)	1,15 ± 0,09*
ИМ	1,46 ± 0,3	ИМ	1,04 ± 0,09#2
Относительная ММ ЦИК	1,43 ± 0,07	Относительная ММ ЦИК	1,78 ± 0,13#2
IgM	1,8 ± 0,16	IgM	1,35 ± 0,15#1

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического влияния; 3) LF в покое – low frequency в покое; 4) ИМ – индекс миграции моноцитов; 5) ММ ЦИК – молекулярная масса циркулирующих иммунных комплексов; 6) ИВ – индекс влияния (пролиферативная активность МНК в опыте / пролиферативная активность МНК в контроле); 7) Сп – спонтанная пролиферация; 8) ДМ – дексаметазон; 9) * - P < 0,05; ** - P < 0,01; #1 - P=0,06; #2 - P=0,09.

Анализ данных, отображенных в таблице 10.1В, также свидетельствует о существовании достоверных различий ряда иммунологических параметров у мужчин правшей, характеризующихся меньшими «общими способностями» и памятью, и, в то же время, большим индексом напряжения по сравнению с оппозитной группой.

Таблица 10.1В. Иммунологические показатели в группах мужчин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 3).

ПРАВИШИ		АМБИДЕКСТРЫ	
Группы 5		Группы 6	
Общие способности	19,3 ± 2,5	Общие способности	25 ± 1,2 ^{#1}
Память	78,8 ± 6,9	Память	87,1 ± 4,7
Тип ВНД	Промежуточный	Тип ВНД	Промежуточный
АКТИВНОСТЬ ОТДЕЛОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ			
ИН	72,1 ± 12,9	ИН	36,1 ± 5,6*
ИПВ	123,1 ± 23,4	ИПВ	316,7 ± 6,4**
ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ			
ИМ	0,93 ± 0,07	ИМ	1,35 ± 0,15**
ИВ (Сп + А)	1,26 ± 0,14	ИВ (Сп + А)	0,67 ± 0,01*
ИВ (Сп + ДМ)	0,54 ± 0,07	ИВ (Сп + ДМ)	0,09 ± 0,02**
ИВ (Кон-А + А)	1,33 ± 0,09	ИВ (Кон-А + А)	0,77 ± 0,01**
ИВ (Кон-А+ДМ)	0,5 ± 0,07	ИВ (Кон-А+ДМ)	0,21 ± 0,03*
ИВ (PWM + АХ)	0,83 ± 0,06	ИВ (PWM + АХ)	1,21 ± 0,04
Относительная ММ ЦИК	2,2 ± 0,3	Относительная ММ ЦИК	1,43 ± 0,2 ^{#2}

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического влияния; 3) ИМ – индекс миграции моноцитов; 4) ИВ – индекс влияния (пролиферативная активность МНК в опыте / пролиферативная активность МНК в контроле); 5) Кон-А – конканавалин-А; 6) PWM – поквид-митоген; 7) А – адреналин; 8) ДМ – дексаметазон; 9) АХ – ацетилхолин; 10) Сп – спонтанная пролиферация МНК; 11) ММ ЦИК – молекулярная масса циркулирующих иммунных комплексов; 12) * - P < 0,05; ** - P < 0,01; ^{#1} - P = 0,06; ^{#2} - P=0,09.

Статистический анализ данных, полученных при обследовании женщин, показал, что: 1) «общие способности» и память в группах правшей и амбидекстров достоверно не различаются; 2) не обнаружено преимущественной «привязки» показателей, характеризующих тип темперамента, в рамках сравниваемых групп; 3) имеются выраженные достоверные различия параметров вегетативной активности в группах правшей и амбидекстров. При этом у тех из обследованных женщин, у которых ИН достоверно выше относительно оппозитной группы амбидекстров (табл. 10.2А) (группы 1 и 2) в периферической крови выявляется достоверно больше CD3+ лимфоцитов. Возможно, что это объясняется стимулирующим влиянием дексаметазона на пролиферацию Т-лимфоцитов, выявленным в культуре Кон-А индуцированных МНК правшей, в то время

как у амбидекстров гормон при аналогичных условиях подавляет указанную пролиферацию.

Таблица 10.2А. Иммунологические показатели в группах женщин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 1).

ПРАВШИИ		АМБИДЕКСТРЫ	
Группа 1		Группа 2	
Общие способности	20,3 ± 1,08	Общие способности	20,4 ± 0,98
Память	84,8 ± 2,3	Память	89,7 ± 1,9
Тип ВНД	Промежуточный	Тип ВНД	Промежуточный
АКТИВНОСТЬ ОТДЕЛОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ			
ИН	98,5 ± 9,5	ИН	32,8 ± 2,2**
ИПВ	119,4 ± 17,2	ИПВ	442 ± 41,4**
VLF в покое	117,2 ± 53	VLF в покое	419,7 ± 153# ¹
ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ			
CD3+	67,6 ± 1,4	CD3+	63,5 ± 1,4*
МНК + Кон-А	15237 ± 1931	МНК + Кон-А	27795 ± 0,98
ИБ (Кон-А+ДМ)	1,27 ± 0,1	ИБ (Кон-А+ДМ)	3,3 ± 0,4*
ПАН	2,25 ± 0,13	ПАН	15,2 ± 1,0*
ЦИК	19,5 ± 1,4	ЦИК	3719**

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического влияния; 3) VLF в покое – very low frequency в покое; 4) ИБ – индекс влияния (пролиферативная активность МНК в опыте / пролиферативная активность МНК в контроле); 5) МНК + Кон-А – Кон-А индуцированная пролиферация мононуклеарных клеток; 6) ДМ – дексаметазон; 7) ПАН – показатель активации нейтрофилов; 8) ЦИК – циркулирующие иммунные комплексы; 9) * - P < 0,05; ** - P < 0,01; #¹ - P=0,06.

В то же время, у тех из обследованных женщин-правшей, у которых ИН достоверно ниже относительно оппозитной группы амбидекстров (табл. 10.2Б) (группы 3 и 4) в периферической крови выявляется достоверно больший абсолютный лимфоцитоз, сочетающийся, однако, с достоверным снижением относительного содержания CD8+ лимфоцитов.

Таблица 10.2Б. Иммунологические показатели в группах женщин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 2).

ПРАВШИ		АМБИДЕКСТРЫ	
Группа 3		Группа 4	
Общие способности	21,6 ± 1,2	Общие способности	20,3 ± 1,4
Память	88,5 ± 2,9	Память	83,1 ± 4,4
Тип ВНД	Промежуточный	Тип ВНД	Промежуточный
АКТИВНОСТЬ ОТДЕЛОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ			
ИН	22,5 ± 2,7	ИН	100,4 ± 10,4**
ИПВ	581,2 ± 2,7	ИПВ	75,6 ± 14,8**
ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ			
ИМ	1,27 ± 0,12	ИМ	0,99 ± 0,07*
Абс.лимфоцитоз	1853 ± 189	Абс.лимфоцитоз	1402 ± 136*
CD8+	21 ± 1,5	CD8+	26,8 ± 2,4*
ИВ (сп + DM)	0,66±0,1	ИВ (сп +DM)	0,31±0,02*
ИВ (Кон-А+DM)	0,67±0,09	ИВ (Кон-А+DM)	0,29±0,04**
ИВ (Кон-А+АХ)	1,15±0,09	ИВ (Кон-А+АХ)	0,79±0,02**

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического напряжения; 3) ИМ – индекс миграции моноцитов; 4) * - P < 0,05; ** - P < 0,001.

Следовательно, психологическое, нейрофизиологическое и иммунологическое обследование здоровых мужчин и женщин показало: 1) суще-

ствуют разные варианты «привязки» психологических и нейрофизиологических параметров к функциональной асимметрии полушарий головного мозга; 2) характер иммунологических различий у здоровых людей зависит от указанных вариантов. Все это дает основания говорить о существовании вариантов иммунного статуса у здоровых мужчин и женщин, которые характеризуются особенностями зависимости психофизиологических процессов от асимметрии полушарий головного мозга.

Нами было проведено определение сенсомоторной асимметрии полушарий головного мозга у женщин, страдающих ревматоидным артритом, бронхиальной астмой и рецидивирующей вирусной инфекцией. Установлены значимые различия частоты встречаемости «правшей», «амбидекстров» с 1 и 2 латерализованными слева признаками при указанных патологических состояниях, что свидетельствует о возможной соответствующей патогенетической роли полушарий (табл. 10.3).

Таблица 10.3. Частота встречаемости «правшей» и «амбидекстров» среди больных ревматоидным артритом (РА), бронхиальной астмой (БА) и рецидивирующей герпетической инфекцией (РГИ).

Здоровые женщины (n=90)		Женщины с РА (n=84)	
«Правши»	64,4%	«Правши»	38,1%
«Амбидекстры» (группа 1)	30%	«Амбидекстры» (группа 1)	36,9%
«Амбидекстры» (группа 2)	5,6%	«Амбидекстры» (группа 2)	25%
Женщины с БА (n=42)		Женщины с РГИ (n=49)	
«Правши»	64,4%	«Правши»	32,7%
«Амбидекстры» (группа 1)	22,2%	«Амбидекстры» (группа 1)	44,9%
«Амбидекстры» (группа 2)	13,3%	«Амбидекстры» (группа 2)	22,4%

Примечания: группа 1 – амбидекстры с 1 латерализованным слева признаком; группа 2 – амбидекстры с 2 латерализованными слева признаками.

Кроме того, нами была обследована строго рандомизированная группа из 12 человек (7 правшей и 5 амбидекстров) со II степенью активности ревматоидного артрита (РА), I-II Rg стадией, I-II степенью недостаточности функции движения, суставной формой и медленно прогрессирующим вариантом течения болезни. Во время первого обследования все больные получали только поддерживающее неспецифическое противовоспалительное лечение и симптоматическую терапию. Для клинической характеристики суставного синдрома использовались стандартные критерии, поддающиеся количественному анализу и статистической обработке. При этом оценка боли, суставной индекс, суставной счет, индекс припухлости, измерение окружности проксимальных межфаланговых суста-

вов кистей и сила сжатия кистей регистрировались у каждого больного справа и слева для определения симметричности поражения суставов.

После первого обследования больным назначалась однотипная терапия неспецифическими противовоспалительными средствами и азатиоприном или метатрексатом (с учетом одинаковой степени активности процесса и степени поражения суставов). Клиническое наблюдение за больными проводилось ежемесячно. Эффект от лечения оценивался по динамике суставного синдрома, СОЭ, иммунологических показателей.

Через 3 месяца наблюдения состояние 57,2% правой оценивалось как улучшение, а 42,8% как умеренное ухудшение. У всех больных с улучшением адекватно понизилось СОЭ. В группе амбидекстров у 40% больных наблюдалось улучшение, а у 60% больных ухудшение. СОЭ снизилось у 2 человек. Динамика суставного синдрома представлена в таблице 10.4.

Таблица 10.4. Динамика суставного синдрома в группах больных ревматоидным артритом (РА) правой и амбидекстров.

Больные	Счет боли		Суставной индекс		Суставной счет		Индекс припухлости		Измерение окружности суставов		Сила сжатия кисти	
	п	л	п	л	п	л	п	л	п	л	п	л
Правши до лечения	29	19	23	18	17	14	21	17	100	94,4*	17	15
После лечения	18	13	16	11	12	9	14	10	96	91,9	18	16
Амбидекстры до лечения	12	10	9	9	8	8	8	9	97	94,6*	15	11
После лечения	16	14	16	14	12	11	16	15	98	95,4	13	6

* - $P < 0,05$; п – справа; л – слева

Из таблицы видно, что до начала лечения в группе правой отмечалась более высокая степень поражения суставов справа, а также регистрировался более выраженный суставной синдром по всем наблюдаемым параметрам по сравнению с амбидекстрами. У амбидекстров наблюдалась меньшая выраженность суставного синдрома в начале обострения с меньшими различиями в поражении суставов справа и слева, хотя такой

объективный показатель поражения суставов как окружность, был достоверно больше справа. Через 3 месяца после начала лечения все наблюдаемые параметры суставного синдрома у амбидекстров в среднем по группе ухудшились, в том числе уменьшилась сила сжатия кисти (особенно левой), возросло правостороннее поражение суставов. Кроме того, в среднем увеличились такие показатели как оценка боли и утренняя скованность. В то же время в группе правой указанные показатели снизились.

Комплекс указанных и других собственных данных позволяет обоснованно говорить о том, что для больных РА правой характерно активное начало обострения и более выраженный эффект на терапию, тогда как для амбидекстров характерно менее яркое начало и более длительное сохранение активного прогрессирующего течения, что является одним из показателей худшего прогноза. Иными словами, нами установлено существование клинико-иммунологической разнородности ревматоидного артрита у больных с различной доминантностью полушарий головного мозга.

Кроме того, нами установлено, что клинические и иммунологические особенности у мужчин и женщин в остром периоде ишемического инсульта сопряжены с тяжестью заболевания и латерализацией очага поражения в полушариях мозга (Ребенко и др., 2003; Ребенко, 2004).

Таким образом, комплекс литературных и собственных данных позволяет обоснованно говорить о существовании иммунорегулирующих особенностей полушарий головного мозга, проявляющихся как у животных и зависящих от их пола и генотипа, так и у людей, что определяет варианты психофизиологического и иммунного статуса у здоровых мужчин и женщин, а также клинико-иммунологические варианты течения аллергии, герпеса, СПИДа, ревматоидного артрита и острого периода ишемического инсульта.

Структурно-функциональная асимметрия кроветворной системы

Данные о существовании структурно-функциональной асимметрии головного мозга и парных эндокринных органов, а также сведения о регулирующем взаимодействии нейроэндокринной и кроветворной систем позволили нам выдвинуть предположение о существовании асимметрии гемопоэза (Абрамов и др., 1990). Проведенные исследования подтверди-

ли обоснованность этого предположения (Абрамов, 1991; Абрамов и др., 1992).

Так, определялась экспрессия H-2 антигенов на поверхности костномозговых клеток, выделенных из левой и правой бедренных костей мышей (СВАхС57BL/6)F1. При этом использовались моноклональные антитела ИКО-1 (ВОНЦ АМН СССР), обладающие перекрестной реактивностью к мономорфным детерминантам HLA-DR человека и H-2 антигенам мышей. Их визуализация проводилась методом количественной цитофлюориметрии с мечеными ФИТЦ Fab₂ –фрагментами антител к иммуноглобулинам мышей на микроскопе-фотометре «MPV-compact-MT» (Е. Лейтц, ФРГ). Программное обеспечение сопряженной ПЭМВ-85 (Хьюлет Паккард, США) позволило рассчитать численность Ia⁺ - костномозговых клеток и построить гистограммы их распределения по интенсивности флюоресценции в заданном режиме, что отражает уровень экспрессии поверхностных Ia-белков в клеточном пуле. В контроле были проведены аналогичные исследования с мечеными ФИТЦ Fab₂ – фрагментами антител к иммуноглобулинам мышей (Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии МЗ РСФСР).

При сравнении костномозговых клеток, выделенных из левой и правой бедренных костей мышей (СВАхС57BL/6)F1, не было установлено достоверных различий в процентном содержании Ia⁺ -клеточных элементов. В то же время, уровень экспрессии поверхностных антигенов гистосовместимости H-2 комплекса II класса был достоверно выше на мембране клеток костного мозга, выделенных из левой бедренной кости (рис. 10.7). Более того, при этом «слева» обнаруживается большое количество клеточных элементов с таким уровнем экспрессии H-2 антигенов, который не выявляется «справа».

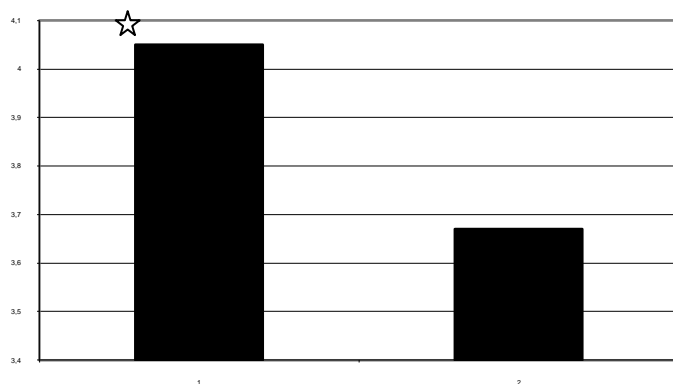


Рис. 10.7. Степень экспрессии Ia-антигенов на поверхности костномозговых клеток, выделенных из левой (1) и правой (2) бедренных костей мышей (CBAx57BL/6)F1

☆ - $P < 0,05$

Следовательно, полученные данные свидетельствуют о фенотипической асимметрии костномозговых клеток мышей (CBAx57BL/6)F1, проявляющейся в большей выраженности экспрессии H-2 антигенов на поверхности клеточных элементов, выделенных из левой бедренной кости по сравнению клетками из правой бедренной кости. Поскольку экспрессия Ia-белков косвенно свидетельствует о функциональной активности клеточных элементов, было высказано предположение о том, что «левые» костномозговые клетки обладают большим гемопозитическим потенциалом, чем «правые». Это предположение было подтверждено в процессе проведения следующих исследований.

Так, нами были проведены эксперименты по оценке формирования экзогенных КОЕс-12 у летально облученных реципиентов - мышей (CBAx57BL/6)F1, которым с целью восстановления кроветворения инъецировались костномозговые клетки и тимоциты от интактных мышей-доноров. При этом клетки костного мозга и тимуса от доноров (Козлов и др., 1982) вводились реципиентам в следующих сочетаниях:

- а) клетки костного мозга из обеих бедренных костей + тимоциты из обеих долей тимуса;
- б) клетки костного мозга из обеих бедренных костей + тимоциты из левой доли тимуса;
- в) клетки костного мозга из обеих бедренных костей + тимоциты из правой доли тимуса;
- г) клетки костного мозга из левой бедренной кости + тимоциты из левой доли тимуса;

д) клетки костного мозга из правой бедренной кости + тимоциты из правой доли тимуса.

Указанные клетки вводились предварительно летально облученным реципиентам, а затем, на 12 суток после их инъекции, в их селезенке производился подсчет количества сформировавшихся колоний (КОЕс-12 – колониеобразующих единиц селезенки) согласно Till J.E. et al. (1961).

Было показано, что существуют достоверные различия количества КОЕс-12 между группами мышей-реципиентов, которым вводили клетки доноров в сочетаниях, указанных в пунктах (г) и (д), а именно, при использовании в качестве донорских клеток из левой бедренной кости и левой доли тимуса у реципиентов образуется достоверно больше КОЕс-12, чем при использовании клеточных элементов из правой бедренной кости и правой доли тимуса (рис. 10.8).

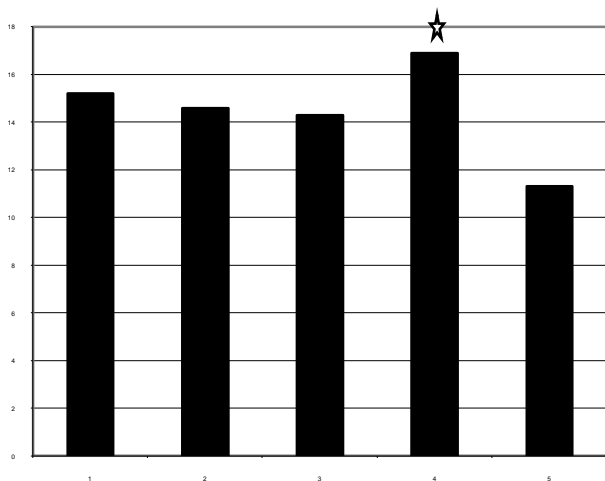


Рис. 10.8. Формирование КОЕс-12 у реципиентов (СВАхС57ВL/6)F1 после введения костномозговых клеток и тимоцитов доноров С57ВL/6 в разных сочетаниях.

1 - клетки костного мозга (ККМ) из обеих бедренных костей (БК) + тимоциты из обеих долей тимуса (ДТ); 2 – ККМ из обеих БК + тимоциты из левой ДТ; 3 – ККМ из обеих бедренных костей + тимоциты из правой ДТ; 4 - ККМ из левой БК + тимоциты из левой ДТ; 5 – ККМ из правой БК + тимоциты из правой ДТ.

Известно, что формирование экзогенных КОЕс-12 происходит из наименее дифференцированных гемопоэтических предшественников и, следовательно, тот факт, что введение мышам-реципиентам клеток доноров, выделенных из левой бедренной кости, сопровождается формирова-

нием большего количества КОЕс-12 (в присутствии тимоцитов из левой доли тимуса) свидетельствует об их большем гемопоэтическом потенциале по сравнению с клетками, выделенными из правой бедренной кости.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об асимметрии фенотипических и функциональных параметров костномозговых клеток, проявляющейся в большей выраженности экспрессии Ia-антигенов на клеточных элементах из левой бедренной кости, а также в большей способности клеток из левой бедренной кости к формированию экзогенных КОЕс-12 у летально облученных реципиентов по сравнению с клетками из правой бедренной кости.

Как говорилось выше, причиной, инициировавшей проведение исследований, направленных на выявление функциональной асимметрии кроветворной системы, послужили данные о структурно-функциональной асимметрии головного мозга и парных эндокринных органов, а также сведения о регулирующем взаимодействии нейроэндокринной и кроветворной систем. В этой связи представлялось логичным на следующем этапе исследований попытаться определить возможную зависимость, например, между функциональной асимметрией полушарий и асимметрией костного мозга.

Были выполнены эксперименты, схема которых отражена на рисунке 10.9. При этом в работе использовались мыши – самцы (СВАхС57ВL/6)F1. Асимметрия полушарий (моторная) тестировалась по предпочтительному использованию лапы при доставании пищи (Bures et al., 1983). Экзогенное колониобразование оценивалось по числу 8-суточных колоний в селезенке летально облученных реципиентов (КОЕс-8) (Till et al., 1961).

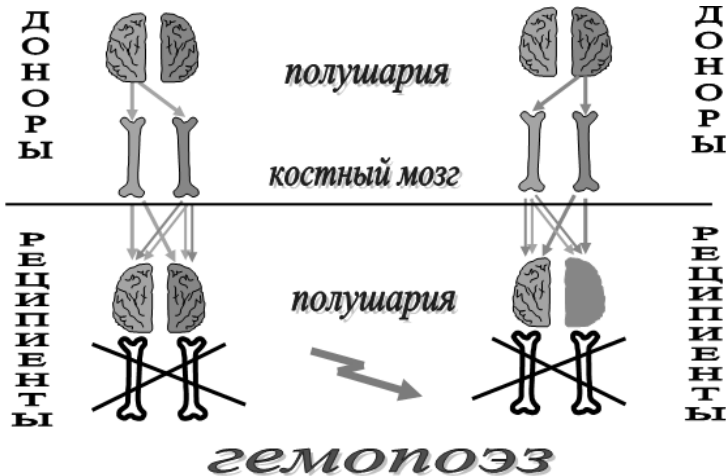


Рис. 10.9.Схема эксперимента по изучению роли функциональной (моторной) асимметрии полушарий головного мозга мышей (СВАхС57BL/6)F1 (доноров и реципиентов) и функциональной асимметрии костного мозга в формировании КОЕс-8.

Для изучения влияния функциональной асимметрии костного мозга на гемопоэз летально облученным животным – реципиентам вводили костномозговые клетки от доноров, полученные из левой или правой бедренной кости.

Было установлено, что достоверные различия в формировании КОЕс-8 наблюдаются только у летально облученных правополушарных реципиентов, которым вводились костномозговые клетки из правой (группа 1) или левой (группа 2) бедренных костей правополушарных доноров. В то же время нами не обнаружено достоверных различий в формировании КОЕс-8 в следующих экспериментах: 1) если указанные костномозговые клетки (группы 1 и 2) были инъецированы правополушарным реципиентам от левополушарных доноров; 2) или такие клетки (группы 1 и 2) вводились левополушарным реципиентам от право- и левополушарных доноров (рис. 10.10).

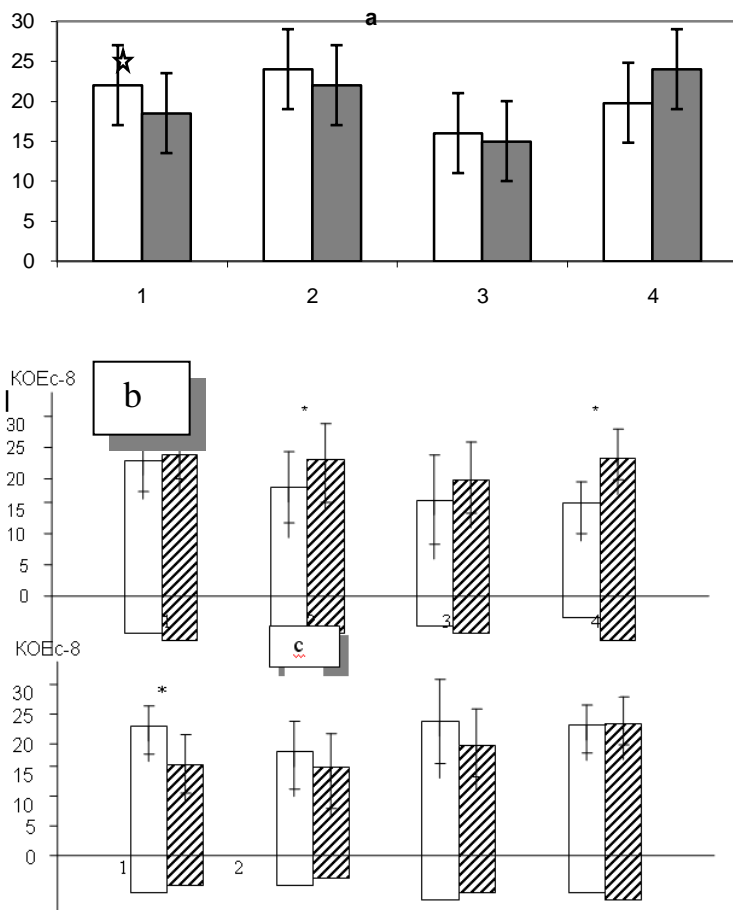


Рис. 10.10. Роль функциональной асимметрии костного мозга и полушарий головного мозга доноров и реципиентов в формировании КОЕс-8 у мышей (СВАхС57BL/6)F1.

- а: 1 – правополушарные реципиенты, правополушарные доноры
 2 – правополушарные реципиенты, левополушарные доноры
 3 – левополушарные реципиенты, правополушарные доноры
 4 – левополушарные реципиенты, левополушарные доноры

□ - «левый» костный мозг

▨ - «правый» костный мозг

- б: 1 - правополушарные реципиенты, «левый» костный мозг
 2 - правополушарные реципиенты, «правый» костный мозг
 3 - левополушарные реципиенты, «левый» костный мозг

4 - левополушарные реципиенты, «правый» костный мозг

- правополушарные доноры

- левополушарные доноры

с: 1 - правополушарные доноры, «левый» костный мозг

2 - правополушарные доноры, «правый» костный мозг

3 - левополушарные доноры, «левый» костный мозг

4 - левополушарные доноры, «правый» костный мозг

- правополушарные реципиенты

- левополушарные реципиенты

КОЕс-8 – количество 8-суточных колоний в селезенке

$M \pm SD$, $n = 20$ в каждой группе. Результаты анализировались с помощью ANOVA.

* - $P < 0.05$.

Исследование роли моторной асимметрии доноров клеток костного мозга в формировании КОЕс-8 у летально облученных реципиентов показало, что введение животным клеток из правой бедренной кости левополушарных доноров приводит к достоверно более интенсивному гемопоэзу в селезенках указанных реципиентов (право- и левополушарных), чем после введения тех же клеток от правополушарных доноров. В том случае, когда реципиенты получали клетки костного мозга из левой бедренной кости, достоверных различий между сравниваемыми группами не наблюдалось.

Кроме того, мы изучали, как моторная асимметрия облученных реципиентов, получавших клетки костного мозга от интактных доноров, влияет на количество формируемых у них КОЕс-8. Оказалось, что только в случае, когда облученным мышам (СВАхС57BL/6)F1 с разной доминантностью полушарий головного мозга вводили клетки костного мозга из левой бедренной кости от правополушарных доноров, различия между группами были достоверны. Так, в селезенках правополушарных реципиентов количество колоний было достоверно больше, чем в селезенках левополушарных животных. В то же время, формирование КОЕс-8 при всех остальных сочетаниях (после введения клеток костного мозга из правой бедренной кости от правополушарных доноров, либо клеток из левой или правой бедренной кости от левополушарных животных) не

различалось достоверно в группах лево- и правополушарных реципиентов.

Анализ полученных результатов показывает, что формирование КО-Ес-8 у реципиентов зависит от моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток, а также от того, из какой бедренной кости доноров – правой или левой получен костный мозг.

Таким образом, наши эксперименты, во-первых, еще раз подтвердили существование функциональной асимметрии костного мозга и, во-вторых, впервые показали, что способность клеток костного мозга доноров (СВАхС57BL/6)F1 к гемопоэзу зависит от моторной асимметрии указанных доноров и реципиентов этих клеток, а также от функциональной асимметрии костного мозга.

Структурно-функциональная асимметрия иммунной системы

Ранее нами было выдвинуто предположение о том, что наряду со структурно-функциональной асимметрией нейроэндокринной системы существует структурно-функциональная асимметрия парных органов иммунной системы (костного мозга, тимуса, лимфатических узлов) (Абрамов и др., 1990). Проведенные затем экспериментальные исследования подтвердили обоснованность этого предположения (Абрамов и др., 1990, 1992, 1996, 2004; Abramov et al., 2001, 2005; Gontova et al., 2004).

Так, было установлено существование функциональной асимметрии парных органов иммунной системы (костного мозга, тимуса, лимфоузлов).

Костный мозг

Известно, что костный мозг является одновременно органом иммунной и кроветворной систем. В связи с этим, приведенные выше данные, например, о том, что уровень экспрессии поверхностных антигенов гистосовместимости Н-2 комплекса II класса был достоверно выше на мембране клеток костного мозга, выделенных из левой бедренной кости (рис. 7) может быть свидетельством функциональной асимметрии как гемопоэтических предшественников, так и иммунокомпетентных клеток, присутствующих в костном мозге. Дополнительным свидетельством в пользу такого заключения явились наши данные о достоверных различиях

пролиферативной активности (Кон-А и PWM-индуцированной) клеток костного мозга и экспрессии мембранных иммуноглобулинов на костно-мозговых клетках, выделенных из левой и правой бедренной кости мышей (СВАхС57BL/6)F1, а именно, обнаружены большой уровень пролиферации «слева» и большая выраженность экспрессии Ig на клетках, выделенных из левой бедренной кости, по сравнению с клеточными элементами из правой бедренной кости (Абрамов и др., 1992).

Тимус

Функциональная асимметрия тимуса проявилась:

1. В описанной выше различной вспомогательной функции тимоцитов из левой и правой долей тимуса, проявляющейся при их совместном введении летальной облученным реципиентам вместе с костно-мозговыми клетками из левой или правой бедренной кости (рис. 8).

2. В различиях пролиферативной активности тимоцитов, выделенных из контралатеральных долей тимуса, причем вектор обнаруженных различий был связан с доминантностью полушарий головного мозга по моторным функциям. Так, у мышей-левшей пролиферативная активность клеток из левой доли тимуса оказалась достоверно выше, чем из правой доли, в то время как у мышей-правшей выявлена обратная зависимость, а именно, уровень пролиферации клеток из правой доли был выше (рис. 11).

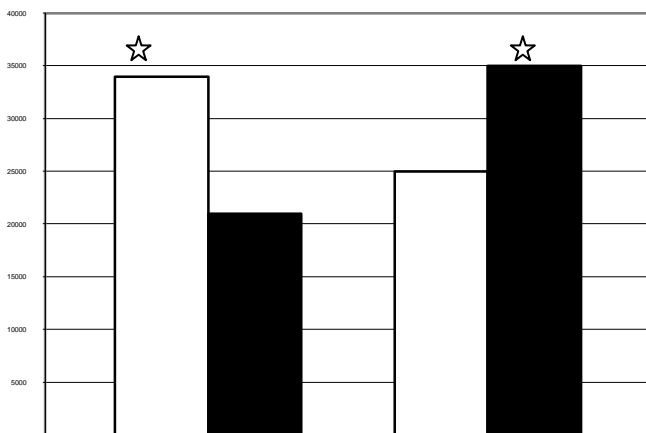


Рис. 11. Уровень Кон-А индуцированной пролиферации тимоцитов из левой и правой долей тимуса мышей (CBAx C57BL/6)F1 правшей и левшей.

□ левая доля тимуса; ■ правая доля тимуса
1 – мыши-левши; 2 – мыши-правши

n = 12

☆ P < 0,05

В обнаруженных нами различиях популяционного состава тимоцитов, выделенных из контралатеральных долей тимуса мышей-правшей и левшей (табл. 10.5) (цитофлуориметрические исследования были выполнены на базе лаборатории клинической иммунопатологии ГУ НИИ клинической иммунологии СО РАМН, руководитель лаборатории, д.м.н. Кожевников В.С.). При этом достоверные различия суммарного содержания CD8⁺ тимоцитов обнаружены между группами 1 и 4, т.е. теми группами, в которых указанное содержание определялось при тестировании тимоцитов из левой доли тимуса мышей-левшей и тимоцитов из правой доли тимуса мышей-правшей. Установлено, однако, что эти различия невелики, и их пока сложно прямо связать как с особенностями пролиферативной активности тимоцитов в исследуемых группах, так и с описанными выше особенностями вспомогательного участия тимоцитов из оппозиционных долей тимуса в формировании экзогенных колоний в селезенке латентно облученных реципиентов.

Табл. 10.5. Содержание Σ CD4+ и Σ CD8+ тимоцитов в контралатеральных долях тимуса мышей (СВАхС57ВL/6)F1 с доминированием моторных функций левого или правого полушария.

Фенотип тимоцитов	Тимоциты Л.Д.Т. мыш-шей-левой	Тимоциты П.Д.Т. мыш-шей-левой	Тимоциты Л.Д.Т. мыш-шей-правой	Тимоциты П.Д.Т. мыш-шей-правой	P
	1	2	3	4	
	M \pm SD	M \pm SD	M \pm SD	M \pm SD	
Σ CD4+(CD4+ CD8+) + CD4+ CD8-)	90,3 \pm 0,8	91,7 \pm 3,9	91,3 \pm 0,5	90,7 \pm 0,2	
Σ CD8+(CD4+ CD8+ + (CD4- CD8+))	84,7 \pm 1,1	86,9 \pm 4,4	86,7 \pm 5,6	88,4 \pm 0,14	0,01 ⁽¹⁻⁴⁾

Л.Д.Т. – левая доля тимуса; П.Д.Т. – правая доля тимуса

Вышеприведенные данные, свидетельствующие о функциональной асимметрии тимуса, послужили основанием для проведения экспериментов по оценке возможной роли тимоцитов из левой и правой долей тимуса в формировании гуморального иммунного ответа (Abramov et al., 2001; Абрамов и др., 2004). Было показано, что если мышам-реципиентам с доминированием левого полушария по моторным функциям и с предварительно удаленным тимусом, ввести клетки из левой доли тимуса сингенных доноров (СВАхС57ВL/6)F1, то у них формируется более выраженный иммунный ответ на эритроциты барана (ЭБ) по сравнению с аналогичной группой реципиентов, которым вводились тимоциты из правой доли тимуса. Кроме того, было установлено, что у левополушарных реципиентов, которым инъецировались тимоциты из левой доли тимуса, формируется гуморальный иммунный ответ большей интенсивности, чем у правополушарных мышей после инъекции аналогичных клеток. И, наконец, нами обнаружены достоверные различия гуморального иммунного ответа на ЭБ у право- и левополушарных реципиентов, которым вводились тимоциты из ипсилатеральных и контралатеральных долей тимуса (рис.10.12).

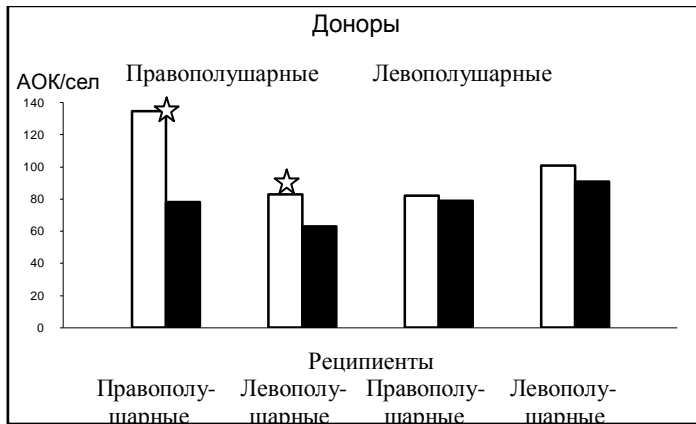


Рис. 10.12. Роль функциональной асимметрии полушарий головного мозга и тимуса в формировании гуморального иммунного ответа у мышей (СВАхС57BL/6)F1.

□ левая доля тимуса ■ правая доля тимуса ☆ - $P < 0,05$

Одним из механизмов, инициирующих формирование функциональной асимметрии долей тимуса, может быть обнаруженное нами неодинаковое влияние кортикостерона на пролиферацию тимоцитов в указанных долях (табл. 10.6). Так, были исследованы две группы мышей (СВАхС57BL/6)F1 – интактных и подвергнутых иммобилизационному стрессу. Затем мышей обеих групп забивали посредством дислокации шейных позвонков и определяли уровень кортикостерона в плазме крови, а также пролиферативную активность тимоцитов из контралатеральных долей тимуса. Было установлено, что показатели спонтанной и Кон-А индуцированной пролиферации клеток правой доли тимуса стрессированных мышей достоверно выше аналогичных показателей интактных животных. Вместе с тем, достоверных различий спонтанной и Кон-А индуцированной пролиферации левой доли тимуса стрессированных мышей, с одной стороны, и аналогичных показателей интактных животных с другой, не определено.

Таблица 10.6. **Пролиферативная активность тимоцитов левой и правой долей тимуса интактных и стрессированных мышей (СВАхС57BL/6)F1 (имп./мин.).**

Доля тимуса	Пролиферация	
	Спонтанная	Кон-А индуцированная
Правая Левая (интактные мыши)	716 ± 174 603 ± 126	46200 ± 4111 47720 ± 4779
Правая Левая (стрессированные мыши)	1309 ± 470 ☆ 793 ± 140	65080 ± 7139 ☆ 65518 ± 9398

☆ - $P < 0,05$ (правые доли интактных и стрессированных мышей)

Отметим еще раз, что мы обнаружили резкое возрастание уровня кортикостерона в плазме крови стрессированных мышей по сравнению с интактными животными (рис. 10.3).

Следовательно, формирование кратковременного иммобилизационного стресса (20 минут) сопровождается достоверным усилением пролиферативной активности тимоцитов лишь правой доли тимуса. Причина такого дифференцированного изменения пролиферации пока неясна. Можно предположить, что в основе указанного феномена лежит большая чувствительность тимоцитов правой доли тимуса к стимулирующему воздействию кортикостерона. Так, нами установлена достоверная положительная корреляция между уровнем гормона в плазме и спонтанной пролиферацией тимоцитов лишь правой доли в процессе формирования стресса.

Иными словами, воздействие кортикостерона может быть одним из факторов формирования функциональной асимметрии долей тимуса у мышей (СВАхС57BL/6)F1.

Лимфоузлы

Нами была определена также асимметрия формирования клеточного иммунного ответа, проявляющаяся в закономерных различиях выраженности реакции ГЗТ в левой и правой лапках мышей (СВАхС57BL/6)F1 «правшей» и «левшей» (рис. 10.13). Поскольку формирование указанной реакции протекает при непосредственном участии регионарных, в частности, паховых лимфоузлов, полученные данные свидетельствуют о существовании их функциональной асимметрии.

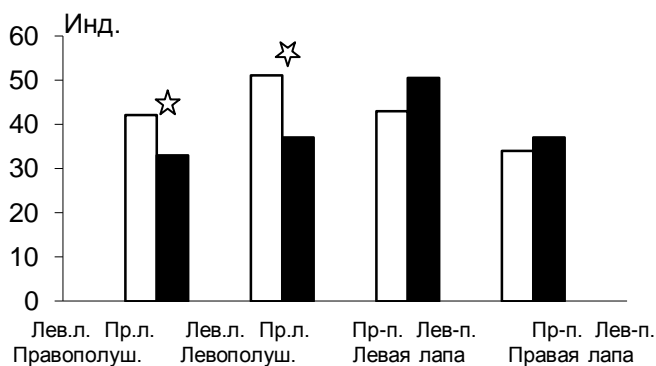


Рис. 10.13. Роль функциональной асимметрии полушарий головного мозга и стороны введения разрешающей дозы ЭБ на развитие реакции ГЗТ у мышей (СВАхС57BL/6)F1. n = 20 ☆ - P < 0,05.

Таким образом, нами была не только установлена функциональная асимметрия парных органов иммунной системы (костного мозга, тимуса и лимфоузлов), но и существование взаимозависимой функциональной асимметрии всего блока нейроэндокринной и иммунной систем, в рамках которой была выявлена закономерная модуляция параметров асимметрии в каждой из частей указанного блока при воздействиях со стороны другой.

Прикладные аспекты асимметрии нейроэндокринной, кроветворной и иммунной систем

В последнее время получили широкое распространение иммунологические методы профилактики заболеваний (вакцинация), а также методы иммунотерапии (цитокинотерапия, вакциноterapia, адоптивная терапия, пересадка костного мозга, лекарственная иммунотерапия и т.д.), базирующиеся на инъекциях клеточных элементов, их фрагментов, белковых и пептидных препаратов, а также лекарственных препаратов растительного и искусственного происхождения. Использование указанных методов позволило значительно повысить эффективность лечения ряда заболеваний, однако проблема эффективности терапии, особенно при хрони-

ческих заболеваниях, еще далека от своего разрешения. Приведенные выше собственные данные о существовании функциональной асимметрии блока нейроэндокринной и иммунной систем позволили нам предположить, что при назначении лечебных манипуляций, в частности инъекций, необходимо учитывать существование функциональной асимметрии нервной и иммунной систем, играющей, как говорилось выше, важную роль в формировании поведения и эффекторных иммунных реакций.

В связи с этим, было проведено исследование, направленное на определение закономерностей формирования гуморального и клеточного иммунного ответа в условиях альтернативной активации контралатеральных периферических лимфоидных органов у экспериментальных животных с разной моторной доминантностью полушарий головного мозга

Гуморальный иммунный ответ

В работе использовали мышей-самцов (СВАхС57BL/6)F1. Моторная асимметрия полушарий головного мозга тестировалась по предпочтительному использованию лапы при доставании пищи (Bures et al., 1983) с некоторыми модификациями. При этом в группу «правшей» отбирали мышей, которые при доставании пищи преимущественно использовали правую лапу, а в группу «левшей» - левую лапу (из 10 попыток доставания пищи допускалось использование одной из лап не менее 7 раз). Животные, у которых в процессе тестирования не удавалось выявить предпочтения в использовании лапы при доставании пищи (амбидекстры) в дальнейших исследованиях не использовались. В качестве антигена использовались эритроциты барана (ЭБ), которые инъецировались (0,05 мл. 100 % взвеси) под апоневроз задних лап (левой или правой).

Было сформировано 4 группы животных:

- 1) мыши «левши», которым эритроциты барана вводились под апоневроз левой задней лапы (левши ЛЛ);
- 2) мыши «левши», которым эритроциты барана инъецировались под апоневроз правой задней лапы (левши ПЛ);
- 3) мыши «правши», которым эритроциты барана вводились под апоневроз левой задней лапы (правши ЛЛ);
- 4) мыши «правши», которым эритроциты барана инъецировались под апоневроз правой задней лапы (правши ПЛ).

На 4 сутки после иммунизации в указанных группах определяли количество антителообразующих клеток (АОК) в селезенке методом Су-

ningham A.J. Одновременно в селезенке этих животных определялось содержание CD4⁺ и CD8⁺ - клеток методом проточной цитофлюориметрии (использовали крысиные антитела против CD4 маркеров мыши, меченные фикоэритрином – L3T4, а также против CD8 α маркеров, меченные FITC – Ly2, «PharMingen»).

Полученные результаты подвергались статистическому анализу при помощи t-критерия Стьюдента для независимых выборок.

Установлено, что на 4 сутки после иммунизации ЭБ между анализируемыми группами животных имеются достоверные различия по количеству антителообразующих клеток (АОК) в селезенке (табл. 10.7). Так, среднее количество АОК/10⁶ спленоцитов в группе «левшей» (группа 2), иммунизированных в правую лапу, более чем в 3 раза превышает аналогичные показатели в группе мышей «правшей», иммунизированных в правую лапу (группа 4). Кроме того, выявлено, что среднее количество АОК/селезенку в группе 2 (у мышей «левшей», иммунизированных в правую лапу) достоверно выше соответствующих показателей в группе 1 (у мышей «левшей», иммунизированных в левую лапу).

Таблица 10.7. Показатели гуморального иммунного ответа у мышей (СВАхС57BL/6)F1 «правшей» и «левшей», иммунизированных эритроцитами барана в оппозитные лапы.

Группы		n	АОК/10 ⁶	АОК/селезенку
			M \pm SD	M \pm SD
1	Левши ЛЛ	6	131 \pm 173	9867 \pm 7912
2	Левши ПЛ	6	443 \pm 308	35137 \pm 20896* ⁽¹⁻²⁾
3	Правши ЛЛ	6	162 \pm 88	16526 \pm 11098
4	Правши ПЛ	9	144 \pm 88 * ⁽²⁻⁴⁾	20721 \pm 20627

Примечания: а) Левши ЛЛ – мыши «левши», иммунизированные эритроцитами в левую лапу; Левши ПЛ – мыши «левши», иммунизированные эритроцитами в правую лапу; Правши ЛЛ – мыши «правши», иммунизированные эритроцитами в левую лапу; Правши ПЛ – мыши «правши», иммунизированные эритроцитами в правую лапу; n – количество мышей в группе; б) Приведены суммарные данные двух серий экспериментов; в) * - P < 0,05 при сравнении указанных групп (1 и 2; 2 и 4).

Определение популяционного состава иммунокомпетентных клеток, проведенное одновременно с тестированием параметров гуморального

иммунного ответа, показало, что в селезенке мышей «левой», иммунизированных в правую лапу (группа 2), выявляется достоверно больше CD4+ и CD8+ - лимфоцитов по сравнению с 1 группой (табл. 10.8). В то же время, нами не выявлено значимых различий между анализируемыми группами животных по параметрам интенсивности экспрессии указанных маркеров на поверхности спленоцитов.

Таблица 10.8. Популяционный состав спленоцитов мышей (CBAxС57BL/6)F1 «правшей» и «левой», иммунизированных эритроцитами барана в оппозитные лапы.

Группы	n	CD4+	CD8+	(CD4+)+ (CD4+CD8 +)	(CD8+)+ (CD4+CD8+)
		M ± SD	M ± SD	M ± SD	M ± SD
1 Левши ЛЛ	4	24,61 ± 1,6	11,68 ± 0,8	25,39 ± 1,7	12,4 ± 1,1
2 Левши ПЛ	4	28,68±1,8*(1- 2)	14,97 ± 1,7*(1- 2)	28,95±1,8*(1 -2)	15,2±1,7*(1-2)
3 Правши ЛЛ	3	27,50 ± 1,2	13,73 ± 1,6	28,00 ± 1,15	14,2 ± 1,1
4 Правши ПЛ	3	25,97 ± 2,1	13,13 ± 1,7	26,30 ± 2,0	13,4 ± 1,6

Примечания: а) Левши ЛЛ – мыши «левши», иммунизированные эритроцитами барана в левую лапу; Левши ПЛ – мыши «левши», иммунизированные эритроцитами в правую лапу; Правши ЛЛ – мыши «правши», иммунизированные эритроцитами барана в левую лапу; Правши ПЛ – мыши «правши», иммунизированные эритроцитами барана в правую лапу; n – количество мышей в группе; б) Популяционный состав – в %; в) *⁽¹⁻²⁾ - P < 0,05 (группы 1 – 2).

Нами не выявлено также достоверных различий пролиферативной активности спленоцитов, выделенных от мышей анализируемых групп, хотя и обнаружена выраженная тенденция к повышению указанной активности в группе 2 относительно группы 4.

Следовательно, наличие исходных различий моторной асимметрии полушарий головного мозга и способ инъекции эритроцитов барана (в левую или правую лапы), на наш взгляд, оказались в равной степени важными для формирования гуморального иммунного ответа у мышей (CBAxС57BL/6)F1. Так, нами обнаружены достоверные различия в количестве АОК при сравнении групп 1 и 2, а также 2 и 4. Заметим, что группы 1 и 2 различаются между собой только способом инъекции антигена,

а группы 2 и 4 - лишь доминированием полушарий в регуляции моторных функций.

Характерно, что группы 1 и 2 значительно различаются и на уровне популяционного состава клеток селезенки, а именно, среднее процентное содержание основных популяций Т-лимфоцитов (CD4+; CD8+; (CD4+) + (CD4+ CD8+); (CD8+) + (CD4+ CD8+)) в группе 2 достоверно больше. В этой связи следует напомнить, что формирование гуморального иммунного ответа на эритроциты барана происходит только при вовлечении в этот процесс Т-лимфоцитов. Это позволяет обоснованно говорить о том, что популяционный состав клеток селезенки, формирующийся у «правшей» и «левшей» после введения антигенов в оппозитные лапы, может детерминировать у них выраженность гуморального иммунного ответа. В этих условиях наиболее высокие средние показатели гуморального иммунного ответа обнаружены нами у мышей «левшей», иммунизированных эритроцитами барана в правую лапу, а именно у тех животных, у которых нами определено наиболее высокое среднее содержание всех тестируемых клеточных популяций.

Вместе с тем, введение антигенов в оппозитные лапы, а именно, под апоневроз левой и правой конечности активирует в первую очередь соответствующие клетки в регионарных к месту инъекции лимфоузлах, функциональная асимметрия которых определена нами ранее (Gontova et al., 2004). В связи с этим можно обоснованно полагать, что инъекции эритроцитов барана в оппозитные лапы мышей сопровождаются появлением особенностей вызванной антигенами активации иммунокомпетентных клеток регионарных контралатеральных лимфоузлов, а именно различий их пролиферативных, дифференцировочных, миграционных и цитокин-продуцирующих свойств. Возможно, что именно это объясняет обнаруженные нами в обследованных группах различия популяционного состава спленоцитов.

Таким образом, проведенные исследования позволили установить, что введение антигенов (эритроцитов барана) в оппозитные (левую или правую) лапы мышей (СВАхС57ВL/6)F1, характеризующихся доминированием моторных функций одного из полушарий головного мозга, сопровождается формированием гуморального иммунного ответа разной степени выраженности как при использовании разных способов введения антигенов, так и при наличии исходных различий параметров моторного доминирования полушарий, что свидетельствует о роли регионарных контралатеральных лимфатических узлов и полушарий головного мозга в указанном формировании. При этом наибольшие средние показатели гу-

морального иммунного ответа выявлены у мышей-левшей, иммунизированных в правую лапу.

Клеточный иммунный ответ

В работе использовали мышей-самцов (СВАхС57ВL/6)F1. Моторная асимметрия тестировалась по предпочтительному использованию лапы при доставании пищи (Bures et al., 1983) с некоторыми модификациями. В качестве антигена использовалась вакцина БЦЖ, которая инъецировалась (5 мкг./мышь в 0,05 мл. среды RPMI-1640) под апоневроз задних лап (левой или правой).

Было сформировано 4 группы животных: 1) мыши «левши», которым вакцина вводилась под апоневроз левой задней лапы (левши ЛЛ); 2) мыши «левши», которым вакцина инъецировалась под апоневроз правой задней лапы (левши ПЛ); 3) мыши «правши», которым вакцина вводилась под апоневроз левой задней лапы (правши ЛЛ); 4) мыши, которым вакцина инъецировалась под апоневроз правой задней лапы (правши ПЛ).

На 4 сутки после иммунизации спленоциты мышей указанных групп забирались для определения популяционного состава (CD4+ и CD8+ клеток методом проточной цитофлюориметрии) и параметров пролиферации (по включению ³H-тимидина *in vitro*).

Полученные результаты подвергались статистическому анализу при помощи t-критерия Стьюдента для независимых выборок.

Установлено, что на 4 сутки после иммунизации вакциной БЦЖ между некоторыми анализируемыми группами животных, а именно группами 1 и 4 имеются достоверные различия параметров спонтанной пролиферации спленоцитов (табл. 10.9). При этом средние показатели пролиферации в группе 1, т.е. у левшей, иммунизированных вакциной БЦЖ в левую лапу, достоверно меньше аналогичных показателей у правшей (группа 4), иммунизированных аналогичной вакциной в правую лапу. Кроме того, выявлена выраженная тенденция к существованию различий средних показателей пролиферативной активности спленоцитов в группах 1 и 3 ($P = 0,053$).

Таблица 10.9. Параметры спонтанной пролиферации спленоцитов мышей (СВАхС57BL/6)F1 «правшей» и «левшей», иммунизированных вакциной БЦЖ в оппозитные лапы.

Группы		n	Спонтанная пролиферация (имп./мин.)
			M ± SD
1	Левши ЛЛ	9	4110 ± 2216 * ⁽¹⁻⁴⁾
2	Левши ПЛ	11	6220 ± 4097
3	Правши ЛЛ	10	6732 ± 3152
4	Правши ПЛ	10	8121 ± 4395

Примечания: а) Левши ЛЛ – мыши «левши», иммунизированные вакциной БЦЖ в левую лапу; Левши ПЛ – мыши «левши», иммунизированные вакциной БЦЖ в правую лапу; Правши ЛЛ – мыши «правши», иммунизированные вакциной БЦЖ в левую лапу; Правши ПЛ – мыши «правши», иммунизированные вакциной БЦЖ в правую лапу. б) Приведены суммарные данные двух серий экспериментов. в) * - $P < 0,05$ при сравнении указанных групп.

Определение популяционного состава, проведенное на 4 сутки после иммунизации, показало, что в селезенке мышей «левшей», иммунизированных в левую лапу (группа 1), выявляется достоверно большая относительная экспрессия CD8+ маркера по сравнению с группой «правшей», иммунизированных в правую лапу (группа 4) (табл. 10.10). Кроме того, обнаружены достоверные различия указанного параметра между группами 1 и 2, а также 3 и 4. В то же время, нами не выявлено значимых различий между анализируемыми группами животных по процентному содержанию CD4+ и CD8+ клеток.

Таблица 10.10. Популяционный состав спленоцитов мышей (СВАхС57BL/6)F1 «правшей» и «левшей», иммунизированных вакциной БЦЖ в оппозитные лапы.

Группы	n	Процентное содержание популяций спленоцитов			Относительная экспрессия CD маркеров на спленоцитах	
		M ± SD			M ± SD	
		CD4+	CD8+	CD4+CD8+	CD4+	CD8+
1 Левши ЛЛ	3	25,5 ± 1,7	11,2 ± 1,0	0,48 ± 0,12	101,1 ± 0,3	69,0 ± 2,1 [•]
2 Левши ПЛ	4	26,4 ± 2,4	11,3 ± 0,5	0,49 ± 0,09	98,6 ± 2,5	61,5 ± 3,0
3 Правши ЛЛ	7	25,4 ± 2,6	11,2 ± 1,0	0,51 ± 0,11	98,9 ± 3,4	66,8 ± 4,3*
4 Правши ПЛ	7	27,8 ± 2,7	11,5 ± 2,3	0,47 ± 0,05	97,2 ± 5,1	62,1 ± 2,9 [•]

Примечания: а) Левши ЛЛ – мыши «левши», иммунизированные вакциной БЦЖ в левую лапу; Левши ПЛ – мыши «левши», иммунизированные вакциной БЦЖ в правую лапу; Правши ЛЛ – мыши «правши», иммунизированные вакциной БЦЖ в левую лапу; Правши ПЛ – мыши «правши», иммунизированные вакциной БЦЖ в правую лапу. б) [•](1-2) – P < 0,05 (группы 1 - 2). в) *⁽³⁻⁴⁾ - P < 0,05 (группы 3 – 4). г) [•](1-4) - P < 0,01 (группы 1 – 4).

Следовательно, во-первых, альтернативная активация периферических лимфоидных органов, вызванная введением вакцины БЦЖ в левую или правую лапы, сопровождается достоверно разной средней пролиферативной активностью спленоцитов в группах правшей, иммунизированных в правую лапу (ППЛ) и левшей, иммунизированных в левую лапу (ЛЛЛ). При этом указанная активность была существенно выше в первой из сравниваемых групп (8121 ± 4395 имп./мин. и 4110 ± 2216 имп./мин. соответственно, P < 0,05). Поскольку названные группы различаются между собой как доминированием определенного полушария (левого у ППЛ и правого у ЛЛЛ), так и способом введения антигенного материала (в правую лапу у правшей и в левую лапу у левшей), можно думать о совместной роли полушарий и контралатеральных периферических лимфоидных органов в появлении указанных различий пролиферативной активности спленоцитов. В пользу этого свидетельствует еще и то, что альтернативная иммунизация (в левую или правую лапы) животных-правшей или животных-левшей не сопровождается различной пролиферацией спленоцитов (группы 1 и 2, а также группы 3 и 4). В то же время, наличие выраженной (хотя и недостоверной, P = 0,053) тенденции к существованию различий пролиферативной активности спленоцитов между группами 1 и 3 (ЛЛЛ и ППЛ) свидетельствует в пользу относительно

большого «участия» доминантного полушария в формировании клеточного иммунного ответа в селезенке при альтернативной активации периферических лимфоидных органов.

Во-вторых, нами обнаружены выраженные различия параметров экспрессии CD8 маркеров на поверхности иммунокомпетентных клеток селезенки. Так, группа 1 (ЛЛЛ) с относительно низкими средними показателями пролиферации спленоцитов, отличается от других обследованных групп, а именно от групп 2 (ЛПЛ) и 4 (ППЛ) еще и относительно высоким содержанием клеток, характеризующихся более высокой относительной экспрессией CD8 маркеров. Кроме того, обнаружены значимые различия относительной экспрессии CD8 маркера на спленоцитах групп 3 и 4 (ПЛЛ и ППЛ соответственно, $66,8 \pm 4,3$ и $62,1 \pm 2,9$, $P < 0,05$).

Данные о популяционном составе спленоцитов мышей обследованных групп свидетельствуют о том, что альтернативная активация периферических лимфоидных органов играет «самостоятельную роль» в генерации обнаруженных различий. Так, указанные различия существуют между группами 1 и 2, а именно левшей, иммунизированных вакциной БЦЖ в разные лапы и, следовательно, доминантность полушарий в данном случае не связана с особенностями содержания популяций иммунокомпетентных клеток в селезенке. В пользу такой точки зрения свидетельствует и факт наличия существенных различий относительной экспрессии CD маркера на спленоцитах между группами 3 и 4, характеризующихся доминированием левого полушария, но иммунизированных в разные лапы.

Однако, обнаружение выраженных различий указанного параметра между группами 1 и 4 (ЛЛЛ и ППЛ) свидетельствует о совместной роли как контралатеральных периферических лимфоидных органов, так и контралатеральных полушарий в генерации особенностей популяционного состава спленоцитов, а именно относительной экспрессии CD8 маркера, у мышей (СВАхС57BL/6)F1 левшей и правшей, иммунизированных вакциной БЦЖ в левую или правую лапы.

Проведенные исследования позволили установить, что введение антигенов (вакцины БЦЖ) в оппозитные (левую или правую) лапы мышей (СВАхС57BL/6)F1, характеризующихся доминированием моторных функций одного из полушарий головного мозга, сопровождается: а) появлением особенностей пролиферативной активности спленоцитов, зависящим как от моторной асимметрии полушарий, так и функциональной асимметрии контралатеральных лимфоидных органов. При этом наибольшие средние показатели пролиферации обнаружены у правшей, им-

мунизированных в правую лапу, а наименьшие – у левшей, иммунизированных в левую лапу; б) формированием разного популяционного состава иммунокомпетентных клеток (CD8+) в селезенке, а именно, меньшая средняя относительная экспрессия CD маркера отмечена в группах 2 и 4 (ЛПЛ и ППЛ), в то время как большая – в группе 1 (ЛЛЛ). Характерно, что именно 1 группа (ЛЛЛ) отличается относительно меньшими средними показателями пролиферации спленоцитов.

Иными словами, функциональная (моторная) асимметрия полушарий головного мозга и функциональная асимметрия контралатеральных периферических лимфоидных органов играют важную роль в формировании клеточного иммунного ответа на БЦЖ у мышей (СВАхС57BL/6)F1.

Заключение

Комплекс собственных и литературных данных позволяет обоснованно говорить о существовании функциональной асимметрии блока нейро-эндокринной, кроветворной и иммунной систем, основных адаптационных, гомеостатических систем организма, взаимодействие которых на уровне указанной асимметрии определяет параметры гемопоза и иммунного ответа (гуморального и клеточного).

Глава 11

ЗРИТЕЛЬНОЕ УЗНАВАНИЕ: СПЕЦИФИКА ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ДОМИНАНТНОГО И СУБДОМИНАНТНОГО ПОЛУШАРИЯ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

В.М. Кроль

Часть 1: «широкая зрительная сфера» мозга человека.

Области коры мозга, входящие в состав широкой зрительной сферы

Зрительное узнавание объектов внешнего мира, т.е. узнавание формы, яркости, контраста, положения объектов в поле зрения, размера и других параметров связано с работой не только первичной зрительной коры, но и многих других областей коры мозга. Изучение роли этих областей ведется давно, причем весьма существенные результаты были получены в связи с изучением *локальных поражений мозга*, вызванных различными травмами, сосудистыми нарушениями и т.д. Анализ последствий таких поражений, ход реабилитации больных при лечении еще в начале XX века привели к появлению термина «широкая зрительная сфера». Под этой сферой подразумевается большая часть полушарий мозга, включая затылочные, височные и теменные области (Кок, 1965, 1975; Хомская, 1987; Спрингер, Дейч, 1983). По данным (De Renzi, 2000) размеры кортикальных площадей, связанных с иерархической обработкой визуальной информации имеют порядок 30% всей кортикальной мантии мозга человека.

При этом затылочная часть коры каждого полушария представляет собой непосредственно зрительные области, получающие информацию от канала «сетчатка глаза - наружное коленчатое тело». Функции височных и теменных областей широкой зрительной сферы в значительной степени связаны с дальнейшей ассоциативной обработкой зрительной информации, с процессами, связанными с формированием зрительных понятий,

классификацией изображений. В частности, именно в височных областях животных обнаружены гностические нейроны, работа которых связана с обнаружением таких сложных единиц восприятия как знакомое лицо или его части (Kobatake., Tanaka, 1994; Mason, Macrae, 2004; Mikami et al., 1994; Pernet et al., 1995; Yamane et al., 1988). Таким образом, можно говорить о том, что в этих областях осуществляются операции, связанные как со зрением, так и с мышлением, т.е. проходят процессы «зрительного мышления».

Нарушение деятельности различных отделов широкой зрительной сферы приводит к различным, часто независимым дефектам зрительного узнавания. Анализ этих дефектов весьма непросто. Действительно, как следует рассматривать зрительную деятельность после локального поражения какого-то отдела одного полушария? Как результат работы оставшихся неповрежденными отделов этого же полушария, как результат искаженной работы поврежденного отдела или как результат работы отделов зрительной сферы здорового полушария. Можно ли считать, что нарушенные функции связаны с работой только поврежденного отдела широкой зрительной сферы и таким путем локализовать эти функции в мозгу?

Тем не менее, несмотря на всю сложность проблем анализа, на сегодняшний день существует представление о различных функциях узнавания, реализуемых отделами зрительной сферы каждого полушария. В классической монографии Е.П. Кок предполагается, и с этим согласно большинство исследователей, что в каждом полушарии существует три основные системы широкой зрительной сферы. Проекционная система, связанная с затылочными областями; система предметного анализа, связанная с работой височно-затылочных областей мозга; и система анализа пространственных отношений, связанная с работой теменно-затылочных областей.

Нарушения предметного анализа при поражениях височно-затылочных областей правого (неречевого) полушария

Рассмотрим симптомы, возникающие у больных при височно-затылочных поражениях правого (неречевого) полушария. Эти поражения вызывают нарушения в узнавании изображений отдельных предметов. Наиболее явно бросается в глаза симптоматика, называемая «*фрагментарность восприятия*». Симптоматика выражается в том, что больной не

может воспринять объект в целом, а видит лишь его отдельные детали. Так, например, одна больная видела дужку часов, но не могла увидеть часы целиком; воспринимала молоток как кубик или квадратик. Другая больная сказала, что видит на рисунке «человека без головы», или что она «не заметила косичек у девочки, думала, мальчик»; еще в одном случае она видела «недорисованный круг» или «что-то недорисованное - бабочка не полностью» (Кок, 1965, 1975).

Другой формой этого симптома, по-видимому, является *игнорирование отсутствия существенных деталей*. Например, больной может не заметить, что на изображении лица отсутствует рот. Фрагментарность восприятия проявляется не только при узнавании предметов, но и букв, цифр. Например, буква И может восприниматься как Н, цифра 5 как буква Б, буква Ж как К и т.д.

Типичным дефектом восприятия является склонность к зрительно неконтролируемому и ошибочному дополнению фрагментарно воспринятых частей до целого - «*фрагментарность с дополнением*», что, как правило, приводит к обширному классу ошибок типа парагнозий. Больной опознает, например, изображение настольной лампы как горн, так как видел только нижнюю часть лампы, имеющую форму раструба. В другом случае больной видит рукава тулупа и принимает их за подлокотники кресла; происходит упускание средней части рисунка, отсутствие наглядного контроля. Аналогичные примеры: больной путает изображение фуражки с тарелкой, скамейку с диваном и т.д.

Третьим типичным симптомом, сопровождающим поражения этого типа, является *избыточно обобщенное узнавание* предметов. В подобных случаях узнавание проходит с опорой на словесные обозначения отдельных фрагментов. В итоге имеет место эффект, названный сверх обобщенной классификацией, когда больная при предъявлении четкого изображения лошади может сказать «это какое-то животное ... ослик ... или лошадь», а при повторных предъявлениях этого изображения предпочитает говорить «это животное» (Лурия, 1973; Кок, 1975).

Опора на словесные обозначения отдельных фрагментов при отсутствии общего наглядного контроля явно проявляется, например, в интерпретации больным сюжетной сцены: «Это дома, в комнате, отец пришел, дети к нему бросились, здесь какое-то животное, наверное, собака». Больной опирается на логику и не поправляет себя, хотя на переднем плане находится игрушечная лошадка, а не собака. При отсутствии способности к наглядному «схватыванию» образа в целом, такие больные легко проводят сложные обобщения, например, классификацию объектов

по принципу «живое-неживое» (Кок, 1965; Хомская, 1987, 2003; Де Рензи, 2000).

Таким образом, симптомы нарушения зрительного восприятия в виде: фрагментарности с логическим дополнением до целого, опоры на словесное обозначение фрагментов, склонности к чрезмерным обобщениям и отсутствия наглядного целостного восприятия - являются основными при локальных поражениях височно-затылочных областей правого, неречевого полушария.

Нарушения предметного анализа при поражениях височно-затылочных областей левого (доминантного по речи) полушария

Ошибки больных с нарушениями этого типа во многом противоположны ошибкам больных с правосторонними поражениями. В ходе предметного узнавания больные с поражением височно-затылочных отделов левого полушария ошибаются в узнавании именно тех признаков предметов, на которые опираются больные с правосторонними поражениями. Рассмотрим несколько подробнее эту на первый взгляд странную симметрию.

Наиболее существенный симптом - *забывание названия зрительно предъявляемых объектов (зрительная предметная амнестическая агнозия)*. При этом больные правильно понимают грамматически сложные обороты, могут пользоваться глаголами, читают, так что ошибки касаются только названий предметов (Лурия, 1973; Кок, 1965, 1975; Хомская, 1987, 2003; Де Рензи, 2000). Например, при предъявлении изображения зонтика больная говорит «это когда идет дождь», причем подсказка не помогает.

Второй важный симптом - избирательное *расстройство обобщенности восприятия формы предметов*. Примером может служить невозможность отнесения к одному классу всех живых существ. Больной говорит, скажем, что кошка не может войти в один класс с мышью, потому что кошка «дома, в комнате», а мышь - «маленькая». В другом случае больная поняла, что можно объединить в одну группу овцу, корову и кошку: «это то, что живое, у людей... а про эту (лису) не знаю, она в лесу». Однако, эта же больная вообще не смогла назвать животных одним словом и сомневалась в существовании такого слова. Характерно, что больные с подобного рода расстройствами часто объединяют кошку в одну группу со столом, стулом, кроватью, говоря, «это все в комнате» (Кок, 1965, 1975).

Таким образом, больные способны к обобщениям, но они обобщают предметы по каким-то не существенным для данной задачи признакам. Возможно, что обобщение проходит по наиболее часто используемым, привычным для больных характеристикам предметов. В памяти человека с каждым предметом связан целый список характеристик (атрибутов), который постоянно пополняется, например, мышка - маленькая, серая, с хвостиком, стол - на четырех ножках и т.д. Можно предположить, что при нарушениях обобщенности восприятия больные становятся неспособными пользоваться подобными списками в полной степени, в частности не могут устанавливать новые связи между узлами участков семантических сетей (Кроль, 2005). Подтверждением этому служит то, что больные сохраняют способность использовать для обобщений конкретные, далекие от сложных абстракций, признаки, например, могут объединить в один класс большую бабочку и большое ведро.

Нарушения пространственного анализа при поражениях теменно-затылочных областей правого полушария

Удивительным фактом является разделение систем пространственного и предметного анализа в пределах каждого полушария мозга. Еще один удивительный факт заключается в том, что система анализа пространственных отношений, так же как и система предметного анализа во многом симметрично распределена между правым и левым полушариями мозга. В теменно-затылочных областях правого (неречевого) полушария сосредоточены механизмы, управляющие анализом конкретных пространственных ситуаций, в аналогичных областях левого полушария - механизмы анализа абстрактных, схематических, опирающихся на словесные обозначения ситуаций.

Каковы же симптомы нарушения системы пространственного анализа при поражениях правого полушария? По аналогии с нарушениями предметного анализа у больных в сильной степени выражена фрагментарность восприятия пространственных сцен. Больные люди не способны воспринять одновременно несколько или даже два объекта, хотя одиночные объекты узнают правильно (*симультанная агнозия*). Например, человек не может одновременно увидеть кончик карандаша и букву (или предмет), на которую указывает этот кончик. Ошибки также часто проявляются в рисовании или срисовывании с образца и причина ошибок, как правило, связана с тем, что человек не видит одновременно несколько деталей. На-

пример, при изображении на рисунке циферблата часов не может нарисовать правильно стрелки и цифры, так как не видит одновременно и центр, и окружность и свой карандаш. Вообще при рисовании детали упускаются, смещаются, часто рисунок вообще не представляет собой целого, а просто набор деталей, а больной даже не замечает этого (Лурия, 1962; Кок, 1975; Спрингер, Дейч, 1983; Warrington, Taylor, 1973).

Близкой к симультанной агнозии представляется симптоматика, связанная с нарушением фиксации и перевода взора при отсутствии истинного пареза, "оптическая атаксия" (Кок, 1965, 1975; Корчажинская, Попова, 1977; Swindale et al., 1988; Gianotty et al., 1986; Ladavas et al., 1990).

Типичным является и другой не менее поразительный эффект - *симптом игнорирования левой стороны зрительного пространства*. В этих случаях больной полностью не замечает все, что находится слева от центра зрения, не замечает настолько, что часто получает травмы, ударяясь о «несуществующие» с его точки зрения предметы. Игнорирование левой стороны зрительного поля проявляется при срисовывании с образца, восприятии сюжетных картин, реальных сцен (Кок, 1965, 1975; Корчажинская, Попова, 1977; Лурия, 1962; Меерсон, Зальцман, 1989; Спрингер, Дейч, 1983). В частности, по данным (Nebes, 1971; Paghera, Marien et al., 2003) при восприятии фигур-химер больные всегда делали заключение на основании правой стороны химеры. Симптом игнорирования проявляется иногда даже при восприятии отдельных букв: больные могут принимать, например, Ж за К (Лурия, 1962). На рис. 11.1 приведены примеры копирования рисунков больными с симптомами игнорирования.

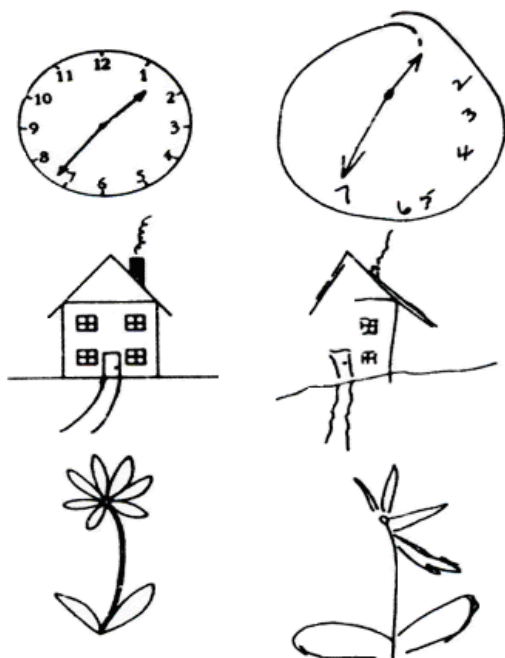


Рис. 11.1. Рисунки больных с синдромом игнорирования левой стороны зрительного пространства (Хомская, 1987).

При попытках узнавания пространственных сцен опора делается на объединение фрагментов логическим путем без наглядной проверки, что и приводит к грубым ошибкам. Опора на слово, на проговаривание ситуации проявляется явно. В качестве примера приведем проговаривание при анализе картинки, на которой изображены два больших мальчика, идущих куда-то с удочками, и малыш, которого они не взяли с собой. Больная говорит: «Вот мальчик, вот удочка, значит, мальчик удит рыбу над пропастью». Отсутствие целостного восприятия и опоры на логическое, не проверяемое дополнение отдельных фрагментов, очевидны. Другой пример показывает невозможность восприятия целостной картины при анализе картинки с человеком, лежащим под машиной. Больная быстро поняла и объяснила словами принцип различения «над - под», однако при рассматривании картинки она говорит: «Вижу только одно, ничего больше нет, машина пустая, никого нет... А! Человек, я его раньше не заметила». Все эти ошибки узнавания аналогичны ошибкам при нарушении системы предметного узнавания правого полушария. То есть ошибки фрагментарности с логическим дополнением, опоры на слово, отсутствия

наглядности свойственны, по-видимому, механизмам работы зрительной сферы правого полушария (Кок, 1965).

Для полноты картины стоит отметить еще некоторые типичные ошибки нарушения системы пространственного анализа при поражениях правого полушария. К ним, в первую очередь, относятся ошибки, связанные с нарушением запоминания и узнавания конкретной пространственной ситуации: знакомой улицы, своего двора, коридора. В этих случаях ситуация кажется человеку незнакомой, он говорит, что объекты расположены «не на том месте», не так как надо. В качестве иллюстрации явлений подобного рода можно привести описания из «Заколдованного места» Н.В. Гоголя («Вечера на хуторе близ Диканьки»).

Нарушения пространственного анализа при поражениях теменно-затылочных областей левого (доминантного по речи) полушария

Эти ошибки аналогичны ошибкам предметного анализа, возникающим в результате поражения левого полушария. При поражениях слева больные сохраняют способность к ориентации в конкретных пространственных ситуациях. Нарушения проявляются в виде ошибок восприятия схем пространственных ситуаций, логики пространственных отношений. В то же время очень важно отметить, что больные правильно ориентируются в конкретной пространственной ситуации.

Наиболее характерные ошибки связаны с трудностями в узнавании схематических изображений, карт. Больные с трудом размещают города на карте, ошибаются в рисовании плана знакомого пути. У них нарушены обобщенные представления о пространственных взаимоотношениях, больные забывают названия предлогов и слов, обозначающих пространственные отношения, таких как над - под, внутри - снаружи, справа - слева, спереди - сзади и т.д. Эту симптоматику часто обозначают как отчуждение смысла слов, обозначающих пространственные отношения. Следует отметить существенную сохранность функций целостного восприятия изображений и пространственных сцен. Отсутствие симптомов симульной агнозии, парагнозий и фрагментарности восприятия предметов. Отсутствие, по данным большинства авторов, игнорирования правой половины зрительного пространства (Кок, 1965, 1975; Лурия, 1962; Меерсон, Зальцман, 1989; Тимофеева, Владимиров, 1986).

Нарушения узнавания лиц и букв

Итак, в пределах каждого полушария существуют независимые системы предметного и пространственного анализа. Схематическое взаимоотношение этих систем приведено на рис. 11.2, но на этой же схеме показаны еще две системы: система узнавания лиц в правом, и система узнавания букв в левом полушарии. На первый взгляд кажется странным существование таких узко специфических систем наряду с системами, так сказать, широкого профиля - предметного и пространственного анализа. Но что есть, то есть.

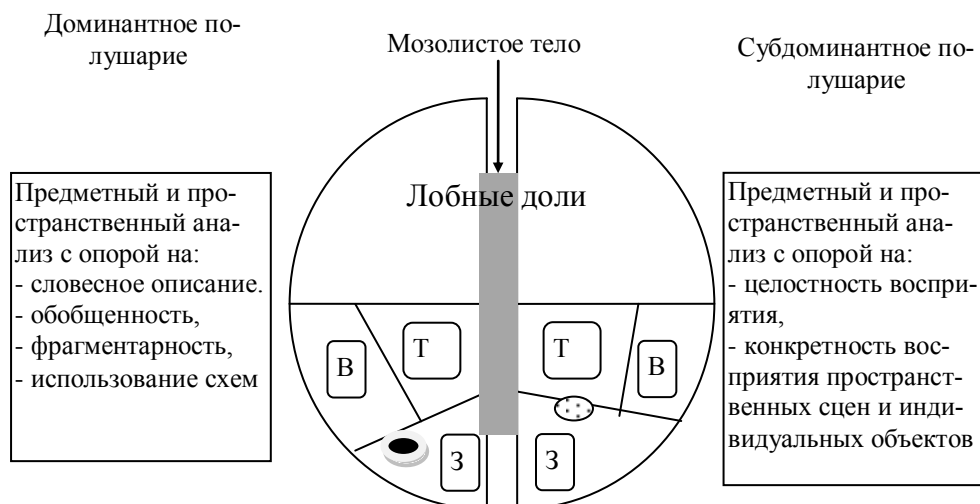


Рис. 11.2. Схема соотношения функциональных блоков широкой зрительной сферы доминантного (по речи) и субдоминантного полушария мозга человека. В - височные, Т - теменные, З - затылочные области коры, связанные с процессами соответственно предметного, пространственного и проекционного анализа зрительных сигналов; эллипсами обозначены области, связанные с узнаванием букв (доминантное полушарие) и лиц (субдоминантное полушарие).

Неузнавание, то есть агнозия на лица довольно редко выступает в качестве самостоятельного синдрома. В связи с этим у разных авторов имеются расхождения в локализации поражений в мозгу; однако, большинство исследователей считает, что поражения затрагивают височно-затылочные области правого полушария. При лицевой агнозии проявляются ошибки очень узкого специфического типа - больные не узнают не просто лица, но лица хорошо знакомых им людей. При этом лицо как та-

ковое узнается, но кому оно принадлежит, больной не может определить (Доброхотова, Брагина, 1977; Кок, 1965, 1975; Корчажинская, Попова, 1977; Warrington, Taylor, 1973; Schiltz et al., 2006). Вот показательный пример. При предъявлении портрета Пушкина больной сказал: «Не из писателей ли? Волосы курчавые, как у Пушкина... не знаю кто». Для понимания существа этого феномена нужно заметить, что больные никогда не путают изображение лица с изображением какого-либо другого предмета; хорошо узнают составные части лица - брови, усы, глаза и т.д. Однако, лицо узнается как лицо вообще, усы - как усы вообще, не принадлежащие никакому конкретному человеку.

В нейропсихологической литературе имеется ряд интересных наблюдений, связывающих нарушение узнавания лиц с нарушением узнавания конкретных предметов. Эти наблюдения показывают, что система узнавания лиц не столь уж обособлена от остальных систем правого полушария. Более того, по-видимому, можно считать, что эта система управляет узнаванием индивидуальных особенностей предметов и представляет собой как бы систему сверхконкретного узнавания.

В пользу такого предположения говорят многие факты. Например, больные с нарушением узнавания лиц хорошо отличают типы зданий, скажем, жилой дом от монастыря, однако не способны узнать изображения индивидуальных, хорошо им знакомых зданий, таких как свой дом или Большой театр в Москве. Люди с агнозией на лица часто, как выясняется при специальном анализе, не узнают и своих собственных индивидуальных вещей: чашки, стола, входа в собственный дом, в свою палату. Есть данные, говорящие, что больной может не узнавать собственного почерка и ставит «птичку», чтобы узнать свою подпись в ряду других (De Renzi, 2000; Laeng, Caviness, 2001; Rossion, 2003; Schiltz, 2006; Verstichel, 2001).

Система, связанная с узнаванием букв, представляет собой как бы другой полюс широкого спектра способов узнавания. Это полюс максимально инвариантного восприятия. При поражениях этой системы нарушается узнавание букв и буквоподобных знаков наряду с сохранением других функций узнавания: больные не способны отнести к одному классу, например, строчную, прописную и печатную букву А.

Чтобы оценить специфичность, узость ошибок такого рода, стоит сказать, что неузнавание цифр не связано с повреждением этой системы. Дефекты узнавания букв проявляются в том, что больные путают близкие по написанию буквы, принимая, например, А за Л, Н за П и т.д. Тем не менее, они справляются с задачей поиска букв по образцу, если образец и

буквы, находящиеся в наборе, имеют одинаковый шрифт (Лурия, 1962; Кок, 1965, 1975; Хомская, 1987).

Ошибки в узнавании букв сочетаются с забыванием их названий и невозможностью чтения. При задании рассортировать буквоподобные значки по форме больные проводят сортировку по цвету, виду шрифта, жирности печати, величине букв, то есть используют при классификации не существенные и конкретные признаки, теряя абстрактное отношение к знакам.

Часть II: автономная работа полушарий мозга

Методы изучения автономной работы полушарий мозга человека

Впервые живой человеческий мозг был буквально расщеплен пополам в 1961г. Эта операция была проведена американскими нейрофизиологами и хирургами у человека, страдавшего тяжелой формой эпилепсии. Идеология операции была разработана Роджером Сперри и Майклом Газзанига: существо дела заключалось в попытке разъединить большие полушария мозга (вплоть до древних структур среднего мозга) с тем, чтобы прервать пути передачи эпилептической активности. Давно известно, что эпилептические припадки связаны с возникновением в коре больших полушарий очагов высокоамплитудной, низкочастотной электрической активности. Эта аномальная активность заменяет собой нормальные низкоамплитудные и более высокочастотные колебания. Понятно, что такая аномальная активность является следствием синхронной работы больших массивов нервных клеток, в частности областей двигательной коры мозга. Клетки теряют на время свои специфические функции и формируют мощные раздражающие залпы, которые и вызывают эпилептические судороги.

Было замечено, что при сильных припадках эпилептический очаг вначале возникает в одном, а затем передается в другое полушарие. Регистрация суммарной электрической активности многих клеток (ЭЭГ) легко проводится и у здоровых и тем более у больных эпилепсией людей. Более того, в экспериментах на животных нейрофизиологи разработали способы получения экспериментальных эпилептических очагов, например, путем наложения на кору мозга специальных веществ, вызывающих синхронизацию электрических колебаний в месте приложения. В таких экспериментальных исследованиях на животных было показано, что при наложе-

нии вещества и формировании очага в одном полушарии, очаг во втором полушарии возникает симметрично, относительно межполушарной щели, месте. Это прямо говорило об участии в больших припадках мощных пучков проводящих волокон (комиссур), которые, как давно известно, соединяют полушария.

Самый мощный пучок волокон носит название *мозолистого тела*. Перерезка мозолистого тела и других комиссур в операциях Сперри и Газзаниги приводят к успеху при лечении некоторых смертельно опасных случаев эпилепсии. В результате первых же операций было замечено, что у больных с разъединенными полушариями мозга не ухудшается интеллект, остается прежний темперамент, не изменяются личностные свойства. По свидетельству М. Газзаниги, типично поведение больного, который после операции саркастически жаловался только на то, что, что у него от боли «раскалывается голова». В результате вначале неврологи и психологи считали, что операции «расщепления» мозга не вызывают практически никаких изменений в поведении, восприятии и мышлении больных (Газзанига, 1974).

Однако ясность картины была кажущейся. Далее мы рассмотрим специфику поведения и личностных особенностей человека с расщепленным мозолистым телом. Сейчас остановимся на особенностях поступления зрительной информации к структурам правого и левого полушария. В результате перерезки волокон мозолистого тела левая часть зрительного поля проецируется только в правое полушарие, а правая часть - только в левое. Поэтому, если изображение поместить слева или справа от центра, то оно попадает соответственно только в правое или только в левое полушарие. Конечно, у здорового человека с неповрежденным мозолистым телом и другими комиссурами (они лежат под мозолистым телом в глубине межполушарной щели) информация многократно передается от одного полушария к другому. Однако перерезка межполушарных путей исключает такие передачи.

Следует сказать, что подобно перекресту зрительных путей в мозгу существует и перекрест двигательных путей: в итоге левое полушарие «владеет» правой рукой, а правое - левой.

Для осуществления экспериментов, выявляющих автономную работу полушарий, используют устройство типа тахистоскопа, позволяющее в течение достаточно короткого времени между двумя скачками глаз передать информацию в мозг. Испытуемых просят смотреть внимательно на точку фиксации в центре зрительного поля и затем справа или слева от нее предъявляют изображение. Вместо точки фиксации часто предъявля-

ют разные значки, цифры или буквы и просят испытуемых следить за ними; это дает исследователям уверенность в неизменности фиксации и, следовательно, в том, что изображение не попадает в оба полушария.

Рассмотрим еще два метода определения функции правого и левого полушарий. Оба эти метода дают временное выключение одного полушария. В одном случае проводится так называемая *проба Вада* - больным для определения речевого полушария в сонную артерию с одной стороны тела вводят наркотизирующее вещество, обычно амитал натрия. Человек находится в полном сознании, наркоз доходит по сонной артерии до одного из полушарий и «усыпляет» его. Контроль отключения полушария проводят с одной стороны, наблюдая за руками больного. Больной во время процедуры лежит на спине, подняв обе руки вверх, кроме того, врач просит его вести обратный счет, например, от ста тройками (100, 97, 94...). Через несколько секунд после введения амитала натрия рука, противоположная стороне инъекции, падает. Затем больной перестает считать на несколько минут, если отключено полушарие, управляющее речью (у 95% праворуких людей это левое полушарие).

Другой способ временного выключения одного из полушарий связан с лечением психики человека. Способ называется односторонняя *электрошоковая терапия*. Больным накладывают на одно полушарие электроды и подают через них точно дозированные импульсы тока. Раздражение вызывает шоковое состояние и при определенных болезнях является единственным способом лечения пораженной психики.

Электрошоковая терапия была впервые применена около 50 лет назад, причем в виде двустороннего воздействия, когда электроды накладываются с двух сторон головы одновременно. Односторонний шок обладает таким же лечебным эффектом, что и двусторонний, но его действие является более мягким и легче переносится больными. Применение односторонней шоковой терапии в клинике началось позже, но ее результаты наряду с лечебным эффектом раскрыли многие функциональные особенности работы полушарий. По словам В.Л. Деглина - одного из ведущих специалистов электрошоковой терапии в нашей стране - «несколько схематизируя, можно сказать, что после одностороннего шока человек чувствует, действует и мыслит только одним активным полушарием» (Деглин и др., 1986).

Факт выключения полушария при воздействии электрошока четко контролируется путем регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) из точек работающего и выключенного полушария. Электрические колебания, записанные после шока, характерны для неактивного состояния мозга

(сна, наркоза) - это медленные, высокоамплитудные колебания, так называемые дельта-волны (1-3 Гц, до 250 мкВ). В нормальном полушарии в это время сохраняется обычная ритмика - быстрые низкоамплитудные колебания.

Специфика зрительного восприятия при автономной работе левого (доминантного по речи) и правого (неречевого) полушария мозга человека

Феномены, сопровождающие автономную работу полушарий у комиссуротомированных больных.

Одним из основных фактов, полученных при исследовании комиссуротомированных больных, является способность каждого полушария этих больных проводить автономное узнавание зрительно представляемых объектов и сцен (Газзанига, 1974, 1978; Спрингер, Дейч, 1983; Hartje et al., 1988; Меерсон, Зальцман, 1989; Levy et al., 1972; Nebes, 1971, 1972, 1973). Поведение этих больных в актах зрительного восприятия отличается от поведения здоровых испытуемых только в специальных условиях тахистоскопического эксперимента, когда изображение подается либо в левое, либо в правое полушарие мозга. Узнавание осмысленных фигур имело высокие показатели при автономной работе каждого полушария. Разница состояла в речевой реакции при стимуляции левого и поведенческой – при стимуляции правого полушария: в этом случае реакция заключалась в выборе соответствующего объекта среди многих (Газзанига, 1974, 1978; Спрингер, Дейч, 1983; Меерсон, Зальцман, 1989; Levy et al., 1972; Nebes, 1971, 1972, 1973).

В качестве примера приведем результаты опыта, в котором человеку с рассеченными межполушарными комиссурами предъявляют справа от точки фиксации (в левое полушарие) изображение чашки. На вопрос, что было показано, испытуемый отвечает: «чашка». Затем испытуемый опять смотрит на точку фиксации и ему опять предъявляется на миг то же изображение, но уже слева от точки фиксации (в правое полушарие). На вопрос, что Вы видели, он отвечает: «ничего». Это понятно, левое полушарие, владеющее речью, не получало никакой информации. Существенно другое. Когда изображение предъявляется слева от точки фиксации и попадает в правое полушарие, больной дает словесный отчет: «ничего не видел», но может левой рукой, (которой управляет правое полушарие), выбрать из нескольких предметов показанный.

Например, одна больная при показе ложки нашла ее на ощупь среди нескольких разных предметов. В случае если в наборе предметов для ощупывания нет предмета, показанного правому полушарию, оно способно выбрать левой рукой тот объект, который более всего похож на предъявленный. Например, когда правому полушарию зрительно

предъявляли сигарету, то левая рука брала из набора, содержащего 10 предметов, пепельницу, то есть предмет, явно ассоциируемый с сигаретой.

Несмотря на то, что спектры задач, решаемых каждым полушарием, значительно перекрываются, существуют задачи, решаемые преимущественно одним из них. В частности, узнавание лиц резко затруднено при автономной работе левого (доминантного по речи), а узнавание букв - правого полушария. Вообще, специфика работы левого полушария выявляется намного проще за счет возможностей его речевого общения. В результате большинство экспериментов свидетельствует, что его возможности в основном совпадают с возможностями целого мозга. В противоположность этому возможности правого неречевого полушария до сих пор во многом остаются загадкой, решение которой требует специальных экспериментов.

Спецификой работы правого (недоминантного) полушария кроме узнавания лиц является лучшее восприятие абстрактных, особенно наложенных друг на друга, фигур; решение задач на пересчет точек; на «подбор» пар фигур (например, пар квадратов и треугольников, составленных из секторов разного цвета) (Балонов и др., 1976; Деглин и др., 1986; Доброхотова, Брагина, 1977; Спрингер, Дейч, 1983; Hartje et al., 1988; Kimura, 1973; Weintraub, Messalum, 1987). Другими словами, субдоминантное полушарие лучше решает задачи зрительно-пространственного анализа.

На рис. 11.3 приведены типичные примеры изображений, которые правое полушарие узнает лучше и быстрее, чем левое. Эти изображения представляют собой фигуры, разрезанные на несколько частей, причем части слегка раздвинуты. Больным с расщепленным мозгом такие фигуры предъявляли в тахистоскопе, поочередно проецируя их в левое и правое полушария. При этом каждый раз испытуемый должен был наощупь выбрать показанную фигуру из набора (все фигуры в наборе были целыми). Эксперименты показали, что у шести из семи испытуемых правильные ответы при решении задачи правым полушарием (выбор левой рукой) составляли от 75 до 90%, в то время как при работе левого полушария - около 50% (Nebes, 1972; Блум, 1988).

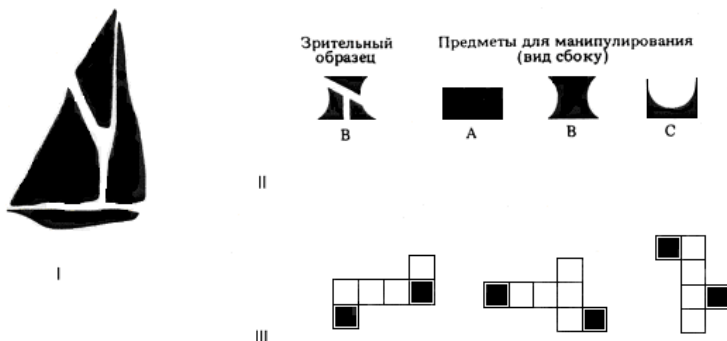


Рис. 11.3. Правое (субдоминантное по речи) полушарие лучше решает задачи конкретного зрительно-пространственного анализа. I. Восприятие слегка раздвинутых частей разрезанной фигуры как целого. II. Определение наощупь, какой из образцов (А, В, С) представлен в виде фрагментированного зрительного образца (В). III. Задача определения, в каком случае при сворачивании кубика из развертки темные грани окажутся рядом (по Блум, 1988)

Эти результаты говорят о том, что *правое полушарие превосходит левое в решении задач формирования представления о целом объекте по информации об отдельных его частях.*

Ввиду того, что этот вывод является достаточно неожиданным и важным, были проведены и другие типы тестирований. Например, выяснилось, что правое полушарие лучше справляется с задачей, если требуется сложить из кубиков, на которых нарисованы фрагменты изображения, целую фигуру. В экспериментах этого типа левая рука выполняла задание в несколько раз быстрее, чем правая: левая рука - 15 сек, правая - 36 сек; левая - 12 сек, правая - 69 сек и т.д. В таблице 1 приведены времена решения этой задачи составления узора из кубиков с помощью правой и левой руки (контролируемых соответственно левым и правым полушарием). Узор должен был соответствовать показываемому рисунку.

Табл. 11.1. Время выполнения задачи составления узора из кубиков (по образцу) с помощью правой и левой руки испытуемым с «расщепленными» полушариями мозга (по Блум, 1988).

Узор	Время решения задачи, секунды	
	левая рука	правая рука
1	11	18
2	13	36
3	12	69
4	15	95

К тестам на зрительно-пространственные способности относятся также задачи на пространственное конструирование. В этих задачах испытуемому предъявляют развертку какой-нибудь простой фигуры, чаще всего куба и развертки других фигур. Требуется понять, какая из разверток является действительно разверткой куба, а какие нет. Зрительно-пространственные способности к манипулированию проверяются также при решении задач на пространственное вращение фигур. В подобных случаях обычно требуется понять, можно ли от фигуры 1 перейти к фигуре 2, используя только повороты фигуры в плоскости. При решении всех этих задач уровень способностей правого полушария оказывается неизменно более высоким. Образное, целостное восприятие конкретных пространственных ситуаций - его стержневая способность.

Склонность к лучшему выполнению зрительно-конструктивных задач четко прослеживается также при анализе рисунков и копий и образцов, делаемых левой рукой (правое полушарие). Рисунки, сделанные левой рукой, выглядят более совершенными, хотя испытуемый правша и его левая рука должна, как известно, уступать правой в чисто исполнительском плане.

О том, что правое полушарие в принципе способно оперировать с отдельными фрагментами, говорят не только эксперименты с зрительно-пространственным конструированием. Есть и другие интересные данные. К ним относятся, во-первых, так называемые эксперименты со зрительными химерами. Например, в одном рисунке совмещены половина мужского и половина женского лица (лица разделены по вертикали и склеены в химеру). Варианты химер разнообразны: это может быть «гибрид» бабочки и жука, автомашины и валторны. Постановка эксперимента стандартна: точка фиксации находится точно на линии «склейки» химеры, рис. 4.

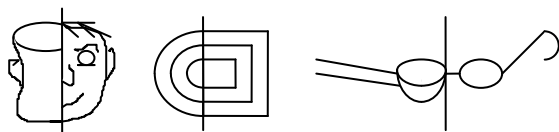


Рис. 11.4. Примеры изображений-химер: «кувшин-лицо», «концентрические окружности-квадраты», «трубка-очки». Предъявление в тахистоскопе химер такого рода выявляет эффект «галлюциногенной законченности» у больных, перенесших «расщепление» полушарий мозга.

Реакция больных при восприятии таких фигур весьма показательна. Они не обращают внимания на то, что каждое полушарие видит только половину изображения. Способность каждого полушария восстанавливать, достраивать по фрагменту целую фигуру проявляется в этих экспериментах в полную силу. Например, если показана химера «бабочка-лицо», составленная из половинок этих объектов, то испытуемый говорит (работа левого полушария), что он видит целую бабочку, но показывает левой рукой (работа правого полушария) на фото соответствующего человека. Эта способность получила в специальной литературе имя «галлюциногенной законченности» восприятия и в определенной степени за счет нее больные успешно действуют в повседневной жизни (Газзанига, 1974; Спрингер, Дейч, 1983; Levy et al., 1972).

Способность восстанавливать по части целое или другими словами способность активной работы с фрагментом выявлена и в других типах экспериментов. То, что способности этого типа свойственны работе левого полушария, было известно и ранее до экспериментов с перерезками комиссур. Опора правого полушария на фрагментный анализ представляет больший интерес. Эксперименты одной группы сводились к выявлению способностей каждого полушария при помощи «своей» руки выбирать на ощупь из набора окружностей разного диаметра целевую окружность. Сама целевая фигура испытуемому не показывалась, ему предъявлялась только часть дуги этой окружности, соответственно справа или же слева от точки фиксации. В этих экспериментах было получено, что правое полушарие лучше справлялось с задачей, чем левое - соответственно 122 и 84 верных ответа из 162 (Nebes, 1972). Это значит, что в своей работе оно способно восстановить по дуге окружность и делает это увереннее, чем левое полушарие.

В другой задаче подобного типа (Nebes, 1973) больные должны были нащупать рукой многогранник при предъявлении одному из полушарий его изображения, которое было разрезано на части и части слегка раздвинуты (в этих экспериментах части были достаточно осмыслены, например, части треугольники, фигура - сложный многоугольник). С этой задачей справлялись также оба полушария, но правое - давало и в этом случае несколько лучшие показатели.

Эксперименты, показывающие, что правое полушарие лучше, чем левое решает задачу узнавания разрезанных на части и слегка раздвинутых фигур, уже были описаны. Их результаты также явно говорят о том, что правое полушарие уверенно ведет фрагментный анализ.

Наконец, последняя группа - эксперименты с восприятием точечных паттернов. В этой группе исследовалась способность зрительных механизмов правого и левого полушария усматривать различные фигуры на матрице из отдельных точек. Оказалось, что правое полушарие превосходит левое в умении группировать точки по близости. В зависимости от расстояний между соседними точками они могли восприниматься как горизонтальные, вертикальные или диагональные линии.

Существенно отметить, что левое (доминантное по речи) полушарие, в принципе, также способно решать некоторые из этих задач. Конкретный пространственный паттерн, состоящий из произвольно расположенных точек, комиссуротомированные больные правильно узнавали в 89% случаев при тахистоскопической стимуляции правого полушария и в 73% случаев при стимуляции левого полушария (Nebes, 1973). Узнавание абстрактных, наложенных фигур имело показатель 8.75 при правых локальных поражениях мозга против 10.5 - при левых поражениях (Kimura, 1973). Узнавание бессмысленных неперекрывающихся фигур имело только тенденцию быть лучше при поражениях левого, нежели чем при поражениях правого полушария.

Таким образом, часто имеет смысл говорить не об абсолютном преимуществе того или иного полушария в узнавании объектов, а о предпочтении механизмов этого полушария в процессе обработки данного типа фигур. Другими словами, компенсационные функции проявляются, по видимому, и в том, что зрительная система каждого полушария решает свои задачи узнавания, и в том, что при этом используются специфические способы работы каждого из полушарий.

Симптомы, сопровождающие процесс зрительного восприятия у людей, перенесших одностороннюю электросудорожную терапию (Альтман и др., 1976; Балонов и др., 1976; Деглин и др., 1986; D'Elta, 1976).

Результатом унилатерального воздействия является, как говорилось выше, преимущественное угнетение (временная инактивация) раздражавшегося полушария.

Приложение электродов к доминантному по речи (левому) полушарию по данным вызывает симптомы оптической предметной афазии, обеднение словаря отвлеченных понятий, отсутствие возможности классифицировать объекты по логическим признакам (например, при сортировке арабских цифр 5 и 10 и римских V и X больные объединяют цифры одного шрифта, но не одного значения). При анализе пространственных отношений страдает ориентировка на местности с помощью логических, формальных понятий. При этом у больных сохраняется и даже улучшается

способность к ориентировке в конкретной пространственной ситуации (например, на знакомой улице, в собственном доме); больные легко замечают отсутствие деталей фигур. Больные способны также использовать конкретные образные признаки, в частности, они легко подбирают пары треугольников и квадратов, разбитых на заштрихованные или разно окрашенные секторы. Все симптомы протекают на фоне отрицательного эмоционального сдвига: дискомфорт, тревога, пессимизм в оценках своего состояния и перспектив лечения.

Приложение электродов к правому (субдоминантному по речи) полушарию влечет во многом противоположные симптомы, такие как незамечание существенных деталей изображений, игнорирование левой стороны зрительного поля, различные варианты расстройства фиксации взора, нарушение ориентировки в конкретной пространственной ситуации, нарушение способности к оперированию конкретными наглядными признаками (например, в тесте с цифрами). Все эти симптомы ухудшения наглядно-конкретного восприятия проявляются наряду с сохранностью и усилением абстрактного, схематического восприятия, связанного с вербализацией. Общим фоном является положительный эмоциональный сдвиг: беспечность, эйфория, отрицание и невнимание к собственным дефектам.

Гипотеза о зрительных механизмах правого и левого полушария (Кроль, 1995, 2005)

Проанализируем симптомы, сопровождающие *автономную работу зрительных механизмов левого (доминантного по речи) полушария* (данные перерезок комиссур мозга, электрошоковой терапии, локальных поражений мозга). Они могут быть разбиты на три группы (таблица 11.2).

А). Симптомы группы «фрагментарности», связанные с выделением и обработкой части сцены или объекта. Эту группу составляют:

- фрагментарность с логическим, неконтролируемым и часто ошибочным дополнением опознанных частей до целого;
- незамечание отсутствия существенных деталей;
- дополнение части до целого при восприятии химер;
- игнорирование левой стороны пространства;
- предпочтительное (относительно самих фигур) выделение частей в расчлененных на части фигурах,
- симультанная агнозия.

Определенное противоречие заключается в том, что комиссуротомизированные больные (Газзанига, 1974, 1978; Levy et al., 1972; Nebes, 1971, 1972, 1973) не проявляют в явном виде таких симптомов как фрагментарность с ошибочным, не контролируемым дополнением и симультанная агнозия. Симптомы группы фрагментарности представлены у них в виде "галлюциногенной законченности" химер, в виде предпочтительного выделения частей при восприятии расчлененных на части фигур и в виде способности к правильному выбору фигуры при наличии информации только о ее части. Такое неполное проявление симптомов группы фрагментарности может быть следствием того, что комиссуротомия ведет к более легко компенсируемым нарушениям, чем очаговые поражения.

Б). Симптомы, связанные с определением пространственных взаимоотношений между частями. К ним относятся:

- использование схематических представлений;
- опора на вербализацию, на проговаривание при ориентации в пространстве; при копировании (переворачивании) рисунков;
- нарушение топографической памяти с неузнаванием конкретных пространственных ситуаций.
- неузнавание конкретных пространственных ситуаций,
- необходимость опоры на использование схематических представлений при ориентации в конкретной среде и при копировании (переворачивании) рисунков.

В). Дефекты, связанные с трудностями переключения внимания с одной части изображения на другую, а также с ограничением «потенциала» внимания. Эти дефекты заключаются в следующих симптомах:

- отрицание собственных ошибок и пренебрежение ими, можно сказать, в активном невнимании к ошибкам;
- в нарушениях фиксации взора;
- атаксии и аспонтанности взора;
- в трудностях сосредоточивания;
- общей беспечности, эйфории.

Среди симптомов, сопровождающих *автономную работу зрительных механизмов правого полушария*, также могут быть выделены три группы (таблица 11.3).

А). Симптомы оперирования с частями. Работе правого (неречевого) полушария свойственны некоторые симптомы группы «фрагментарности», говорящие о его способности работать с частями сцен и объектов. Эти симптомы в основном обнаружены в экспериментах с комиссурото-

мированными больными и сводятся к возможности дополнения части до целого:

- при выборе окружности по дуге (Nebes, 1972; Блум, 1988);
- при узнавании химер (Nebes, 1971; Блум, 1988);
- при выборе одного из расчлененных многоугольников по той или иной части (Nebes, 1973; Блум, 1988).

В значительно меньшей степени симптомы группы фрагментарности выражены после электрошокового угнетения левого полушария. В этих случаях отмечены в основном симптомы незамечания отсутствия существенных деталей фигур.

Б). Симптомы, связанные со способностью определения точного взаимного расположения частей конкретной пространственной сцены и с хорошей топографической памятью. Эти симптомы выражены явно. Причем, особенностью зрительно-пространственных механизмов правого полушария является их невербализуемость, сочетающаяся с хорошей топографической памятью (Кок, 1965, 1975; Корчажинская, Попова, 1977; Спрингер, Дейч, 1983; Цветовский, 1993).

В). Группа симптомов переключения внимания. Эта группа представляет особый интерес, так как дефекты переключения внимания в работе правого полушария выражены в весьма малой степени. Это говорит в свою очередь о большей, чем в левом полушарии, способности к интегрированному, целостному восприятию зрительного пространства. Целостность восприятия пространственных сцен подчеркивается всеми авторами, описывающими работу правого полушария (Меерсон, Зальцман, 1989; Delis; Hartje et al., 1990; Hellige, 1990; Robertson et al., 1988; Seron et al., 1991; Trojano et al., 1993).

Сравнивая симптоматику работы полушарий можно высказать предположение, что зрительные механизмы обоих полушарий используют в своей работе принцип фрагментного описания - выделения частей и определения их характеристик. Однако ввиду неречевой специфики правого полушария эти части отличаются качественно от частей, выделяемых в процессе работы левого полушария - они не имеют словесного эквивалента.

Примером такой не имеющей словесного описания части может быть группа штрихов в определенном месте портрета. Такой фрагмент не имеет самостоятельного значения и вследствие этого может не иметь словесного эквивалента. Часто существенен не столько он, сколько место на портрете, где находится этот фрагмент или какой-то его аналог. Например, на изображении лица роль носа, глаз, уха или рта может выполнять

фрагмент практически любой формы, обладающий подходящими размерами и расположенный правильным образом. Иллюстрацией этого являются портреты художника Джузеппе Арчимбольдо (1527-1593). На рис. 11.5 приведен его произведение «Библиотекарь», написанное в 1566 г.



Рис.11.5. Джузеппе Арчимбольдо «Библиотекарь» (1566 г.). Практически каждый фрагмент портрета представляет собой часть, не имеющую смыслового эквивалента. Восприятие лица основано на правильном отображении пространственных соотношений множества фрагментов.

Таблица 11.2. Симптомы автономной работы зрительной системы доминантного (по речи) полушария мозга человека.

Симптомы	Условия выявления				
	При комиссуротомии	при односторонней электрошоковой терапии	при локальных поражениях мозга		
			симптомы, проявляющиеся через речь	симптомы поражения субдоминантного полушария, совпадающие с симптомами автономной работы доминантного полушария	симптомы нормальной работы мозга, выпадающие при поражении доминантного полушария
<p>Фрагментарность восприятия: -фрагментарность с дополнением; -не замечание существенных деталей; -«галлюциногенная законченность» рисунков и указание целого по части; -предпочтительное выделение частей в разреженных фигурах;</p>	- -	- -	- -	- -	
Сингулярная атмосфера			-	-	
Игнорирование левой стороны		-		-	
Вербализация при определении пространственных отношений (использование слов типа «право - лево», «над - под», «вниз - вверх»)	-	-	-	-	-
Схематическое представление формы и частей объектов при копировании и перенорачивании	-		-	-	-
Нарушение топографической памяти, не указание конкретной пространственной ситуации		-		-	
Нарушение фиксации и аспонтанность взора		-		-	
Активное незнакомство к собственным эффектам, игнорирование, эйфория, беспечность			-	-	

Таблица 11.3. Симптомы автономной работы зрительной системы субдоминантного (по речи) полушария мозга человека.

Симптомы	Условия выделения			
	при комиссуротомии	при односторонней электрошоковой терапии	при локальных поражениях мозга	
			симптомы поражения доминантного полушария, совпадающие с симптомами автономной работы субдоминантного полушария	симптомы отсутствия вербальных способностей («недоминантные симптомы»)
Способность к восприятию целого через части и эффект «галлюциогенной законченности» химер	+	+		
Забывание названий зрительно воспринимаемых объектов (оптическая предметная афазия)	+	+	+	+
Забывание названий и отчуждение смысла слов, обозначающих пространственные отношения: «над-под», «низ-верх», «спреди-сзади» (семантическая афазия)		+	+	+
Нарушение право-левой ориентации в пространстве			+	
Потеря способности к восприятию схем, планов, чертежей			+	
Сохранение топографической памяти и правильной ориентации в конкретной пространственной обстановке	+	+	+	
Неспособность к «сверхсложной» классификации объектов		+	+	
Активное внимание к собственным дефектам, общая подавленность		+	+	

Таким образом, целостность восприятия, характерная для работы правополушарных механизмов зрения, по-видимому, не говорит о том, что оно не использует фрагментное описание. Эффект целостности по нашим предположениям является следствием двух характерных моментов.

1) Невербального (то есть не имеющего словесного эквивалента) характера описания частей объектов и сцен, когда части имеют скорее не самостоятельное, а чисто техническое значение - выделяются и описываются только как «несамостоятельные» элементы единого целого.

2) Более активной, чем при работе левого полушария, системой переключения внимания. Собственно, эта система, возможно, является наиболее существенным элементом, так как она не дает проявиться эффекту «рассыпания» изображения на части, что является типичным в работе левого полушария.

Сложные обобщенные фрагменты, выделяемые при работе левого полушария, имеют, как правило, самостоятельное значение для процессов узнавания и поведения. С этим естественно связана и их вербализуемость. Самостоятельность выделяемых фрагментов, возможно, является одной из причин того, что работе зрительных механизмов левого полушария свойственен дефицит переключения внимания.

Из такого подхода логически следует, что *группа дефектов переключения внимания является первопричиной* для проявления при автономной работе левого полушария таких симптомов как фрагментарность и игнорирование. Логично считать, что эти симптомы сами по себе не являются ошибками работы зрительной системы, а представляют собой следствия ее нормальной работы, связанной с фрагментным анализом. «Застревание» процесса узнавания на этапе восприятия отдельных частей может являться следствием истощения механизмов переключения внимания. Такое предположение согласуется с тем, что по данным (Спрингер, Дейч, 1983) в редких случаях игнорирования правой стороны пространства при поражениях зрительной сферы левого полушария наблюдаются также симптомы нарушений переключения внимания.

Само же появление дефектов переключения внимания может быть обусловлено понижением порогов оценок, по которым зрительная система решает, достаточно ли выделенных фрагментов для того, чтобы считать, что объект присутствует на сцене. При понижении порога решение может быть принято на основании недостаточной информации и без проверки правильности гипотезы. Как внешне будет выглядеть такое решение? Неверное решение о классе объекта внешне должно проявиться

симптомами фрагментарности с дополнением. В случае, если принимается верное решение о классе объекта, но без проверки наличия всех существенных фрагментов, то должны появиться другие, известные из клиники ошибки, типа игнорирования существенных деталей или парагнозий.

Исходя из такой трактовки, можно полагать, что зрительная система каждого полушария использует в своей работе структурный принцип описания изображений, который может быть назван "часть через части". При этом объект или сцена описываются путем циклического описания составляющих их менее сложных частей, каждая из которых имеет свои собственные характеристики (типа длины, площади, координат концов и др.) и все части имеют определенные характеристики взаимного расположения.

В предлагаемой модели (Кроль, 1979, 1995, 2005, 2006) узнавание представляет собой активный процесс поиска на сложной сцене фрагментов, удовлетворяющих критериям перцептивного эталонного описания класса зрительных объектов. В этом процессе механизм появления дефектов переключения внимания может быть связан с понижением порогов оценок, по которым зрительная система левого полушария решает достаточно ли выделенных фрагментов для принятия решения о наличии в поле зрения объектов того или иного класса. При понижении порога решение может быть принято на основании недостаточной информации и без проверки правильности гипотезы.

В частности, принятие неверного решения внешне должно выглядеть как проявление симптомов фрагментарности с не контролируемым дополнением, например, когда пальто может быть принято за кресло на основании того, что обнаруженные фрагменты одинаково удовлетворяют описаниям рукава и подлокотника. В случае принятия верного решения о классе объекта без проверки правильности гипотезы могут проявляться ошибки типа игнорирования отсутствия существенных деталей или их активного игнорирования.

Часть III: «левополушарный» и «правополушарный» человек

Истоки индивидуальных способностей людей

В ходе восприятия проявляются различные функции отделов широкой зрительной сферы правого и левого полушарий. Можно считать, что в правом полушарии находится «полюс» конкретного восприятия, связанный с системой узнавания лиц и индивидуально знакомых объектов. Это, конечно, не значит, что в работе его отделов вообще не проявляется инвариантность. Даже узнавание лиц проходит независимо от множества параметров - возраста, освещения, прически, наконец, от искажений, которые проявляются в «кривом зеркале» или в карикатуре.

Но обобщения, проводимые правым полушарием, не столь сильны и абстрактны, как результаты работы левого (доминантного по речи) полушария. Отделы правого полушария могут объединять объекты в один класс, проводить аналогии между предметами, опираясь на наглядные характеристики либо самих предметов, либо их фрагментов, т.е. опираясь на различные конкретные признаки формы объектов и их частей.

Таким образом, можно предполагать, что работа отделов правого полушария в каком-то смысле является источником таких интеллектуальных способностей человека как умение «схватить целиком» конкретную ситуацию, наличие визуального мышления, умение находить общее в объектах, предметах и пространственных сценах, сходных по форме своих частей. Способность людей к топографической, подробной и в то же время целостной памяти на конкретную ситуацию также тесно связана с особенностями работы правого полушария. Топографическая память является основой такой уникальной способности как способность к запоминанию невероятных для обычного человека объемов информации.

В книге А.Р. Лурия «Маленькая книжка о большой памяти» описан способ, при помощи которого запоминал события, слова, понятия человек, «чья выдающаяся память, - по словам А.Р. Лурия, - относилась к числу самых сильных, из описанных в литературе». Способ во многом основан на чрезвычайно выраженной топографической памяти - способности в деталях воссоздавать конкретную пространственную ситуацию, например, улицу и расставлять вдоль нее запоминаемые предметы. Этих предметов может быть очень много и они могут быть совершенно не связаны друг с другом ни логикой, ни смыслом, ни сюжетом. Главное расставить предметы, а затем мнемонист может их перечислить, проходя мысленно по улице, даже через несколько лет.

Принципы, лежащие в основе работы отделов правого полушария, явно просматриваются в способностях к конструкторской деятельности, проектированию, умению читать сложные чертежи, умению манипулировать с объектами, расположенными в пространстве и динамически ме-

няющими свое положение. Все эти способности, очевидно, входят в набор основ инженерной деятельности. Они важны также и для деятельности скульптора, художника, ученого, например, представляют собой часть деятельности по реконструкции объемных молекулярных структур, восстанавливаемых на основе отдельных схем, рентгенограммных проекций и т.д.

Способности к конкретному, наглядному видению ситуации играют огромную роль в спорте. Это и видение поля в спортивных играх и умение видеть себя в постоянно меняющейся ситуации в таких видах спорта как горные лыжи, автогонки. Наконец, наглядность, образность мышления являются важнейшим компонентом любого вида искусства.

В качестве примера визуального мышления можно привести ситуацию, когда человек должен судить о взаимном соотношении четырех групп параметров какого-либо объекта управления. Можно представить себе задачу, которую решает оператор управляющий сложным производством.

В задачу оператора в таких случаях входит определить, выходят ли отдельные параметры или их комбинации за пределы нормы. И эта задача решается иногда намного легче, если наблюдаемые параметры закодированы в виде наглядного, конкретного образа, например, в виде длин сторон и углов между сторонами прямоугольника. Любое отклонение фигуры от нормы, перекося сторон, изменение пропорций уловится оператором значительно легче, чем изменение значений в таблице, состоящей из названий параметров и их цифровых величин.

В качестве примера можно привести использование *мнемосхем*, когда параметры объекта управления кодируются в элементы схем или изображений самого объекта управления. Например, схемы отдельных узлов самолета для облегчения работы пилота, или схемы генераторной установки для облегчения работы оператора энергосистем (атомных, тепловых или других энергообъектов). На рис. 6 приведен пример крайнего случая применения мнемосхем, получившего в специальной литературе название «face-graph». При данном подходе предлагалось кодировать параметры любого объекта управления характеристиками схемы лица человека. Например, изгиб рта мог кодировать температурный режим какого-то узла объекта управления, так чтобы при выходе температуры за пределы нормы должна была формироваться особая гримаса, быстро улавливаемая оператором.

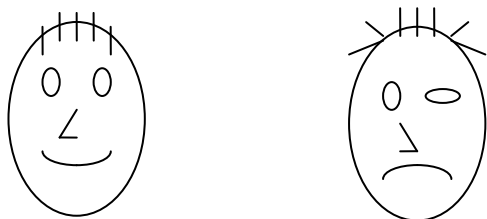


Рис. 11.6. Мнемосхема типа «face-graph» представляет собой яркий пример попытки использовать в работе оператора способности к легкому узнаванию конкретных пространственных ситуаций, в данном случае схемы человеческого лица. Слева: схема лица, обозначающее нормальное значение параметров управления, справа - выход значений за пределы нормы. В данном примере параметры объекта управления кодируются изгибом рта, положением волос, носа, ориентацией глаз.

Конечно, наглядное, визуальное мышление не универсально, оно никогда полностью не заменит логического, так же как образ никогда не заменит формулы или таблицы. Аналитические доказательства, например, в физике или геометрии существуют наряду и в согласии с геометрической интерпретацией, диаграммой, схемой или конкретным изображением.

Что же можно сказать, вернее, предположить об истоках способностей, связанных с работой зрительной системы левого (речевого) полушария мозга? Мы уже видели, что основные функции работы отделов широкой зрительной сферы этого полушария связаны с анализом отдельных фрагментов объектов и пространственных сцен, с выдвижением логических (не проверяемых наглядно) гипотез о целом объекте на основании его фрагментов. Ввиду того, что языковые способности человека непосредственно связаны с работой левого полушария, напрашивается предположение, что эти способности и развились, в какой-то степени, опираясь на функции фрагментарности узнавания.

Можно полагать, что анализ фрагментов и их свойств, основанный на использовании словесных обозначений, является источником способностей к классификации объектов, основанных на понятийной, смысловой общности; способностей к проведению абстрактных рассуждения, аналогий, логических выводов. Словесные обозначения дают возможность формирования сложных символических понятий, обозначающих не форму, но функцию предмета, что в свою очередь ведет к формированию обобщенной классификации нового типа. Например, мы способны объединить в один класс все виды ручек для мебели, независимо от их формы,

все типы столов, независимо от стиля исполнения, количества ножек, вообще всю мебель.

Интересно проследить эволюцию перехода от классификации по принципу формы, характерной для зрительно конкретного восприятия, к классификации по функциональному принципу, характерной для обобщенного восприятия, на примере символики радио- и электросхем. В начале века различные индуктивности и трансформаторы рисовали в виде катушек, то есть символы этих деталей передавали их форму, то же касалось и всех других деталей - ламп, переключателей и прочего. Однако, вскоре символика стала чисто функциональной.

Надо думать, что способность к функциональной классификации уже не представляет собой принцип работы зрительной системы. Это уже в большой степени способ мыслительной деятельности. Следует сказать, что не так-то легко провести границу между зрительной системой и системой мышления и разделение по принципу способов классификации (форма или функция) представляется возможно наиболее обоснованным.

Что может «левый» мозг, что может «правый» мозг»?

Итак, левое (доминантное по речи) полушарие по данным изучения людей с «расщепленным» мозгом ведет себя подобно полноценному мозгу. Правое (субдоминантное) полушарие обладает способностями к узнаванию объектов, оно может проводить их классификацию, умеет устанавливать некоторые ассоциативные отношения, понимать ситуации. Однако, оно немое. Но что это значит? Значит ли, что оно только не может говорить или что оно не в состоянии понимать речь?

Тахистоскопическое предъявление отдельных слов правому полушарию дало частичные ответы на эти вопросы. Выяснилось, что узнавание конкретных имен существительных (именно конкретных, это важно отметить) происходило относительно легко. Например, если на экране загорается слово «карандаш», человек легко находит карандаш левой рукой на ощупь среди многих других объектов. Но в литературе имеют место и более «тонкие» факты. Допустим, на экране вспыхивает слово «якорь», причем это слово представлено так, что «я» располагается слева от точки фиксации, а «корь» - справа. Когда больной дает словесный отчет об увиденном, то он говорит, что видел слово «корь» - этого и следовало ожидать, так как мы тестируем работу левого полушария, куда проецируется слово «корь». Если же мы хотим узнать реакцию правого полушария и

просим больного указать левой рукой на одну из карточек со словами «я» и «корь», то он всегда выбирает карточку со словом «я» (Газзанига, 1974, 1978).

Тем не менее, лингвистические способности правого полушария существенно уступают способностям левого. Кроме того, эти способности правого полушария по-разному выражены у разных людей. Правое полушарие, по-видимому, плохо понимает глаголы, по некоторым данным затрудняется в понимании множественного числа существительных. Сложности формирования понятий возникают не только при восприятии глаголов, но и при использовании существительных, происшедших от глаголов, таких как «задвигка», «вырезка», «ограда». Большие трудности вызывает правильное понимание таких достаточно простых команд как «сожмите руку в кулак», «укажите», «постучите», «улыбнитесь», «нахмурьтесь». При этом, конечно, проверяется тот факт, что больной прекрасно повторяет жесты и мимику, если его правому полушарию показывают соответствующие картинки. Все это, по-видимому, означает, что правое полушарие, испытывает затруднения при работе с грамматикой вообще.

Любопытно отметить, что многие исследователи считают, что примерно до четырех лет оба полушария человека одинаково хорошо владеют языком. По другим данным словарный запас правого полушария взрослого человека не превышает запаса 10-летнего ребенка, с тем существенным уточнением, что ребенок обладает несравненно большими способностями к пониманию грамматически организованных последовательностей слов. Чем можно объяснить такое затормаживание развития речевых функций правого полушария, остается загадкой, хотя сам факт различия подтверждается анатомически и морфологически. В частности, в результате посмертного изучения мозга многих сотен человек была показана асимметрия развития (размеров, структуры) речевых зон полушарий.

Методы временного отключения полушарий (проба Вада и электрошоковая терапия) подтверждают данные, полученные при изучении функций «расщепленного» мозга и функций, полученных при изучении локальных поражений широкой зрительной сферы. Выяснилось, что человек с активно работающим левым полушарием - *«левополушарный» человек* по терминологии специалистов, изучающих результаты шоковой терапии - сохраняет способности к логическому анализу и обобщениям, к абстрактному мышлению и анализу схем. Более того, эти способности у человека, находящегося в «левополушарном» состоянии, гиперболизированы.

Однако, другие способности, связанные с образностью и конкретностью восприятия, ухудшены. Эти способности более проявляются у *«правополушарного» человека*. *«Левополушарный» человек* например, не способен узнавать знакомые мелодии и старается обойти эти трудности при помощи логических способов классификации и обобщения. Когда ему дают прослушать записи различных звуков, встречающихся в жизни - голоса животных, смех, шум прибоя, он определяет обобщенно: не говорит «это лай», «это смех», а говорит «это зверь», «это человек», «это романс». В сфере зрительного восприятия имеют место те же особенности.

Очень показателен такой эксперимент. Человека просят классифицировать четыре карточки, на которых написаны цифры «5», «V», «10» и «X». Обычный человек быстро дает два способа классификации - по смыслу (в одном классе «5» и «V», в другом «10» и «X») и по начертанию (в одном классе римские цифры, в другом - арабские). *«Левополушарный» человек* неизменно выбирает один способ классификации - на основе абстрактного, смыслового признака; *«правополушарный»* - тоже только один способ, способ наглядной классификации по начертанию.

Итак, способности, связанные с деятельностью левого (доминантного по речи) полушария мозга проявляются в человеке, когда он, так или иначе, используется логическое мышление, схематизацию, речь, аналитическое мышление и обобщенность классификаций. С другой стороны, из деятельности правого (субдоминантного) полушария «вырастают» такие способности как умение воспринимать не смысловую, но интонационную речь, речь, в которой информация передается за счет изменения высоты голоса, ритмики, громкости, то есть за счет конкретных, «наглядных» характеристик. Такая речь несет немалую смысловую нагрузку у людей (различение голосов мужчины и женщины) различение просьб и приказов, узнавание отдельных людей и т.д.).

Однако еще большее информационное значение такая речь имеет место у животных, где именно этот тип обмена сигналами является основным. Древняя «интонационная» речь роднит нас с животными и в наибольшей степени это родство проявляется в лепете и гулении младенцев. Образное мышление вообще древнее абстрактного. Способности к различению тонких нюансов конкретных явлений: поз и мимики живых существ, характерных черт объектов окружающего мира - прямое наследство, доставшееся человеку от мира животных.

В этой связи стоит упомянуть еще об одной явлении, характеризующем наши способности. Человек с выключенным левым или правым полушарием проявляет различные эмоциональные качества. «Правополу-

шарное» состояние человека сопровождается отрицательным сдвигом в эмоциональной сфере. Человек становится мрачным, его постоянно одолевают печальные мысли, настроение ухудшено, он - пессимист. Человек в «левополушарном» состоянии проявляет явные тенденции к оптимистическому мировоззрению. Сосредоточенность на болезненных симптомах сменяется у него оптимистическими оценками своего состояния и прогнозов на будущее, он проявляет веру в выздоровление, способен шутить и оценивать шутки.

Две личности в одном мозгу

Многие наблюдения за больными с «расщепленными» полушариями, в конце концов, привели исследователей к следующему выводу. По словам лауреата Нобелевской премии 1974 года Роджера Сперри, «каждое полушарие ... имеет свои собственные ... отдельные ощущения, восприятия, мысли и идеи, полностью обособленные от соответствующих внутренних переживаний другого полушария. Каждое полушарие - левое и правое - имеет свою собственную отдельную цепь воспоминаний и усвоенных знаний, недоступных для другого. Во многих отношениях каждое из них имеет как бы отдельное собственное мышление».

В работах Сперри и Газзаниги описан уникальный случай с больным P.S. В раннем детстве у этого человека были приступы эпилепсии, которые, по-видимому, повредили структуры левого полушария. В результате у правого полушария, за счет пластичности детского мозга, выработалась определенная способность к восприятию речи. После операции «немое» у всех здоровых людей правое полушарие обладало способностью понимать не только отдельные слова и целые инструкции, но и, самое главное, давать ответы, вести беседу. Это получалось потому, что правое полушарие, управляя правой рукой, могло составлять ответы с помощью букв из детской игры для составления слов. На вопрос «Кем бы Вы хотели быть?» левое полушарие ответило: «чертежником», а правое - (набрало из букв ответ) «автомобильным гонщиком».

Майкл Газзанига описывает ситуацию обнаружения двух «Я» в психике одного человека так: «Мы (с помощником) в изумлении смотрели друг на друга. Казалось, прошла целая вечность. Одна половина мозга рассказывала о своих собственных чувствах и взглядах, а другая половина - левая, владеющая речью, - забыв на время о своей доминирующей роли, наблюдала, как ее молчаливый партнер выражает свои мнения...».

В некоторых случаях наблюдалась противоречивость действий, организуемых независимо работающими правым и левым полушариями. Например, описана ситуация, когда больной схватил свою жену и начал сильно трясти ее левой рукой, одновременно пытаясь остановить эти агрессивные действия правой рукой. В другом случае, как пишет Газзанига, он играл в серсо с больным и во время игры больной случайно «схватил левой рукой топор». Возможно, что это действие было не совсем случайным и отражало

агрессивный настрой правого полушария, поэтому доктор незаметно ушел, не желая искушать судьбу.

Особый интерес привлекают эксперименты, показывающие, что левое полушарие обучается наблюдать за внешней реакцией, которая появляется в результате деятельности правого, и старается комментировать эти действия. Например, правому полушарию в тахистоскопе (на короткое время) предъявляется изображение обнаженной женщины. Реакция испытуемой была не совсем обычной: покраснела и захихикала. На вопрос о том, что она видела, больная ответила: «ничего». А когда экспериментатор спросил, почему же она смеется, женщина ответила: «Я не знаю... ничего.. ох, это забавная машина». По-видимому, левое, речевое полушарие не получило никакой информации непосредственно от правого внутри мозга, но оно попыталось объяснить смущение, указав на машину. Можно привести другой, более простой пример «внешней» подсказки. Если испытуемый распознает на ощупь связку ключей, действуя правой рукой за ширмой, то левое полушарие может строить свои догадки на основании позвякивания этих ключей. Тактика такого перекрестного уведомления может быть чрезвычайно утонченной. При показе куриной лапы левому полушарию и зимней сцены - правому, испытуемый (это был уже знакомый нам P.S.) сразу же указал правой рукой на курицу и затем левой на ботинок с коньком. Сами по себе оба выбора понятны, интерес представляет комментарий. На вопрос: «что Вы видели, испытуемый ответил: я видел лапу и выбрал курицу, а курицу нужно чистить от перьев коньком».

Постоянные попытки левого полушария объяснить, оправдать, дать разумное истолкование выбору правого полушария, по мнению некоторых исследователей, могут быть следствием его склонности к ликвидации дисгармонии между поступками и мыслями. В соответствии с теорией желание избежать дисгармонии такого рода, разлада между действием и убеждением свойственно всем людям, поэтому человек, совершив какой-либо авантюрный шаг, всегда старается найти ему оправдание. Часто он готов даже выстроить новую теорию, лишь бы «не чувствовать разлада в душе, лишь бы согласовать слово и дело».

Глава 12

АСИММЕТРИЯ АМПЛИТУДНО-ВРЕМЕННЫХ СВОЙСТВ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННЫХ САККАД У ПРИМАТОВ

А.В. Латанов, Л.В. Терещенко, О.В. Колесникова, В.В. Шульговский

Введение

Функциональная асимметрия головного мозга является одной из важнейших индивидуальных особенностей человека, определяющей многие его физиологические, психофизиологические, а также психологические свойства (Брагина, Доброхотова, 1981; Ильюченко и др., 1989; Бианки, 1989). Неравенство анатомических и физиологических особенностей человека по отношению к «правому» и «левому» пространству, «верху» и «низу» выражается понятием индивидуального профиля асимметрии. Анализатор пространства, формирующий индивидуальную собственную пространственную среду, также обладает асимметрией. Она определяется асимметрией составляющих его сенсорных систем: зрительной, слуховой, вестибулярной, осязательной, мышечной чувствительности, а также асимметрией двигательных и высших психических функций. Её профиль оказывает значительное влияние на особенности познавательных процессов и деятельности в мире объективного пространства и времени. При этом не только идёт приспособление к объективному пространству, но и его изменение в соответствии со своей асимметрией.

Все проявления функциональной асимметрии у человека условно можно рассматривать в трех аспектах: моторной, сенсорной и психической (Брагина, Доброхотова, 1981), каждая из которых подразделяется на ряд еще более мелких. Так, например, в сенсорной асимметрии выделяют асимметрии зрения, слуха, обоняния, осязания, вкуса. Психические асимметрии следует рассматривать как «вершинные» асимметрии в живой природе, выражающие собой максимально высокий уровень функциональной организации. В любом виде деятельности человека все они различным образом взаимодействуют и сочетаются друг с другом. Индивидуальный профиль функциональной асимметрии человека определяется

сочетанием проявлений неравенства в моторной, сенсорной и психической сферах (Брагина, Доброхотова, 1981).

Моторная асимметрия

В качестве основного фактора, обуславливающего появление функциональной асимметрии мозга, большинство исследователей рассматривают наличие асимметрий в деятельности двигательной системы человека.

Руконость - это самый древний из замеченных признаков асимметрий человека, достаточно широко изученный у человека (Мосидзе и др., 1977; Брагина, Доброхотова, 1981; Семенович, 1991; Ларин и др., 1995). У преобладающего большинства населения земли более развита правая рука, она превосходит левую руку по силе, ловкости, скорости реакций, тонкости двигательной координации, тогда как левая рука более вынослива к статическому усилию. В целом считается, что деятельность доминирующей руки характеризуется большей степенью автоматизации, чем недоминирующей. Движения ведущей руки дозируются, управляются, осознаются точнее. При одновременном представлении движений обеих рук больше внимания испытуемого концентрируется на движениях ведущей руки.

Движения ведущей руки полнее отражают эмоциональные и личностные особенности человека (Ананьев, 1955). Ф.Б. Березин (1970) показал, что коэффициент правая/левая увеличивается при состояниях тревоги и напряжения (усиливается активность правой руки, т.е. активность левого полушария мозга). Этот коэффициент увеличивается у правшей при адаптации к новым условиям жизни. Таким образом, несходство правшей и левшей проявляется во всем двигательном поведении и психомоторных процессах.

Руконость рассматривается как базовый признак, определяющий формирование более сложных форм асимметрий, проявляющихся в праксисе, зрительно-моторной координации, речи и т.д. (Симерницкая, 1978).

Нейробиологические основы предпочтения руки до сих пор не понятны. В различных исследованиях выявлена анатомическая асимметрия в размере фронтальной и затылочной областей, а также межполушарные различия поверхности височной и теменной областей (Amunts et al., 2000). К. Амунтс с соавторами (Amunts et al., 2000) предполагают взаимосвязь предпочтения руки с анатомической асимметрией моторной коры. Так, у праворуких мужчин глубина центральной извилины в левом полу-

шарии значительно больше, чем в правом. У 62% леворуких мужчин глубина центральной извилины в правом полушарии больше, чем в левом. Необходимо отметить, что у женщин такая анатомическая межполушарная асимметрия не выявлена. Таким образом, возможны также и половые различия в корковой организации движения рук.

Сенсорная асимметрия

Под сенсорной асимметрией подразумевается совокупность признаков функционального неравенства правой и левой частей органов чувств. Сенсорные асимметрии (как и моторные) проявляются не изолированно, а только в целостной нервно-психической деятельности человека.

Имеется целый ряд данных, свидетельствующих о неравноценности участия обоих глаз в процессе бинокулярного зрения (Литинский, 1929; Ананьев, 1955, 1960; Мосидзе и др., 1977). Глаза часто различаются по остроте зрения, цветоощущению, прицельной способности, определению локализации объекта в пространстве и поля зрения. Ведущий глаз первым устанавливается к предмету, тогда как другой глаз заканчивает общую установку, направляя зрительную ось на точку фиксации ведущего глаза. В ведущем глазу раньше включается механизм аккомодации. Изображение, получаемое от ведущего глаза, преобладает над изображением, получаемым от подчиненного. При фиксации предмета ведущий глаз управляет установкой подчиненного.

По наблюдениям разных авторов, обследованные испытуемые с правым ведущим глазом составляли от 61 до 84%, с левым ведущим глазом - от 16 до 21% всех обследованных (Мосидзе и др., 1977). Так, по данным Г.А. Литинского (1929), асимметрия глаз обнаружена у 92,6%, и только у 7,4% отмечена симметрия - равноценность обоих глаз. Среди лиц с асимметрией правый глаз преобладал у 62,6%, левый - у 30% обследованных.

Глаза человека различаются как по сенсорному, так и перцептивному полям зрения. Сенсорное зрительное поле, по Е.Ф. Рыбалко (1969), отражает протяженность воспринимаемой среды и в начале своего развития относительно менее асимметрично. Перцептивное зрительное поле представляет собой «сложное динамическое образование, характеризующееся объемом, разной степенью пространственной расчлененности, неодинаковым функциональным значением его отдельных частей и различной устойчивостью отношений между элементами, образующими его структуру» (Рыбалко, 1969). Оно формируется в результате взаимодействия

человека с окружающим пространством, и необходимым условием его функционирования оказывается сенсорное зрительное поле. Так, показано, что зрительное восприятие стимулов, расположенных в правом пространстве оператора, лучше, эффективнее и быстрее, чем восприятие стимулов, расположенных слева (Пахомов, Измаильцев, 1963).

Из-за важности в пространственном видении поле зрения учитывается в инженерной психологии. Принято считать, что полное поле зрения оператора охватывает в вертикальной плоскости пространство порядка 70° ниже и 60° выше уровня глаз, а по горизонтали - до 60° в ту и другую сторону от средней плоскости тела (Ананьев, 1955; Котик, 1978).

Глаза различны в монокулярных показаниях относительно бинокулярной локализации объекта в пространстве. По Б.Г. Ананьеву (1960), человек с устойчивым правым ведущим глазом (в отношении прицельной способности) оказывается обладателем более совершенного правостороннего монокулярного поля зрения. При ведущем левом глазе преобладает левостороннее монокулярное поле зрения. Взаимодействие полей зрения опирается на ведущий в пространственном различении глаз, корректирующий поле зрения другого глаза (Ананьев, 1955).

Бинокулярная острота зрения равняется монокулярной ведущего глаза. Спектральное излучение, поступающее одновременно в оба глаза, «окрашивает» бинокулярное поле зрения не одновременно: цветной фильтр, поставленный перед ведущим глазом, определяет мгновенное окрашивание бинокулярного поля зрения, а поставленный перед неведущим - с некоторым латентным периодом (Брагина, Доброхотова, 1988).

Имеются клинические данные об асимметрии поля зрения - зрительного перцептивного пространства человека (Брагина, Доброхотова, 1988). В очаговой патологии мозга только по отношению к левому пространству у больной с поражением правого полушария обнаруживается феномен игнорирования зрительных стимулов. Подобного феномена, как правило, нет по отношению к правой части поля зрения у больных с поражением левого полушария. Данные в пользу асимметрии перцептивного зрительного пространства получены также и у здорового человека.

Асимметрия психических функций

Сенсорная и моторная асимметрии лежат в основе асимметрии некоторых психических функций, например, внимания. Внимание играет важную роль в переработке зрительной информации и генерации зрительно-

вызванных саккад (Posner, 1980). Баллистические движения глаз совершаются так быстро, что после их запуска скорректировать их траекторию невозможно. В этом случае воздействие внимания, определяющее моторное действие, реализуется до момента начала реального движения (Натанен, 1998). Так, показано, что при появлении стимула внимание стремится сместиться раньше, чем начнется движение глаз. Этот сдвиг внимания может способствовать обработке периферического зрительного события и генерации зрительно-вызванных саккад (Remington, 1980). М. Познер с соавторами (Posner et al., 1985) также обнаружили, что зрительные события, происходящие на периферии, способны осуществлять «активную ориентацию внимания». Таким образом, для зрения движение по периферии автоматически «переключает» на себя внимание и вызывает движение глаз, приводящее к проецированию объекта на центральную ямку сетчатки.

Из современных теорий внимания (Clark, 1999) широкую известность получила премоторная теория внимания Д. Риззолатти (Rizzolatti et al., 1987). Данная теория постулирует, что движения глаз и пространственное внимание контролирует одна и та же система. Кроме того, предполагается, что акт внимания непосредственно включает в себя программирование саккады к объекту. Таким образом, согласно премоторной теории даже при скрытом внимании к объекту происходит программирование саккады в его направлении.

По данным литературы (Брагина, Доброхотова, 1988), зрительное пространство субъекта различно по распределению внимания, измеряемого количеством фиксаций взгляда. На левую верхнюю четверть поля зрения приходится 45,5 % фиксаций взгляда, на верхнюю правую - 29 %, на нижнюю правую - 14 %, а на нижнюю левую - 11,5 %. 61 % внимания зритель оказывает объявлениям, помещенным в верхней половине газетного листа, 39 % - нижней половине.

По наблюдениям О.-Й. Грюссера (Grusser et al., 1984), когда человек рассматривает лицо, его фотографию или изображение на теле- или киноэкране, он чаще направляет взор в левую, а не в правую часть своего поля зрения. Такая левосторонняя асимметрия была изучена автором количественно методом регистрации электроокулограммы во время короткого рассматривания лиц или фотопортретов. В течение шести секунд рассматривания центр взора 65-70% времени находится в левой половине поля зрения, т.е. на правой стороне изучаемого лица. Такая асимметрия сохраняется и при более долгом разглядывании фотопортрета или живого

лица. Подобные примеры можно найти также и в более ранней работе А.Л. Ярбуса (1965).

В литературе (Брагина, Доброхотова, 1988) имеются данные о том, что у леворуких асимметрия зрительных функций противоположна таковой у правой. Между тем результаты исследования у здоровых и больных испытуемых с различной асимметрией рук, ног, зрения, слуха свидетельствуют о том, что правая и левая асимметрия рук может сочетаться с симметрией, левосторонней или правосторонней, других парных органов.

Вопрос о сочетании симметрии - асимметрии зрения и других сенсорных, моторных сфер освещен слабо. Есть лишь разрозненные указания на сочетание ведущих глаз и рук, глаз и ушей. Ведущий (по прицельной способности) правый глаз чаще отмечается у праворуких, а левый - у 40 % леворуких (Литинский, 1929); В.М. Мосидзе с соавторами (1977) отмечали правые асимметрии рук и глаз у 28,7 %, левые - у 4,8 % испытуемых. У школьников 5-11 лет Н. Хеббен с соавторами (Hebben et al., 1981) не обнаружили статистически значимой взаимосвязи между рукостью, остротой зрения и ведущим глазом; у левшей ведущим может быть и левый и правый глаз, а у правой - чаще правый глаз. По Б.Г. Ананьеву (1955), у правой с правым ведущим глазом ориентировка лучше, чем у праворуких с левым ведущим глазом. О соотношении симметрии - асимметрии зрения и психической сферы косвенно говорят данные сравнительного изучения асимметрий зрения у психически здоровых и у лиц, страдающих нервно-психическими заболеваниями. У умственно отсталых детей обнаруживается концентрическое сужение обоих полей зрения и почти полное равенство монокулярных полей зрения. У больных шизофренией по сравнению со здоровыми испытуемыми выше пороги опознания букв при тахистоскопическом унилатеральном предъявлении в левое и правое поле зрения (Ефремов, 1986).

Таким образом, индивидуальный профиль функциональной асимметрии определяется сочетанием моторных, сенсорных и психических симметрий-асимметрий. Для большинства людей характерны правые асимметрии рук, ног, зрения (по критерию прицельной способности), слуха (при восприятии дихотически предъявляемых слов) и преобладание левых частей органов осязания, обоняния, вкуса. Левое ухо (и, соответственно, правое полушарие мозга) преобладает в восприятии музыкальных звуков; правое ухо (и, соответственно, левое полушарие мозга) доминирует в функциях обеспечения речи и основанных на ней психических процессов. Поэтому этот наиболее распространенный в человеческой популяции профиль асимметрии - смешанный. Но чаще всего в литературе

он обозначается как правый на основании того, что для таких лиц характерны правые асимметрии органов движений, слуха и зрения. Как смешанный обозначается профиль асимметрии индивидуума, у которого правые асимметрии одних органов сочетаются с левой асимметрией или симметрией других. Левый профиль по всем показателям асимметрии редко встречается в человеческой популяции среди здоровых лиц (Брагина, Доброхотова, 1988).

В ряде работ (Falk et al., 1988; Van Essen et al., 1984) поднимается проблема асимметрии высших зрительных функций у низших приматов. По данным морфологических исследований (Falk et al., 1988) у низших приматов (*Macaca mulatta*) выявлено увеличение орбитальной и дорзолатеральной частей лобной доли правого полушария по сравнению с левым. В указанной работе ставится проблема доминантности правого полушария в обработке зрительной информации (в частности, кратковременной памяти) у низших приматов.

Асимметрия амплитудно-временных параметров саккад. Данные по человеку

В некоторых работах, посвященных изучению функциональной асимметрии у человека, приводятся данные о латеральных различиях параметров саккад, совершаемых в разных направлениях по горизонтали (вправо или влево). У лиц с явно выраженным профилем асимметрии наблюдаются небольшие различия параметров саккад в направлениях вправо или влево (Bracewell et al., 1990). Так, праворукие испытуемые выполняют саккады слева направо (в направлении ведущей руки) с достоверно меньшими латентными периодами (ЛП), чем саккады в противоположную сторону. У леворуких испытуемых такой асимметрии выявлено не было (Hutton, Palet, 1986). Кроме того, левосторонние саккады у праворуких и правосторонние саккады у леворуких испытуемых были более точными, чем саккады в противоположных направлениях (Jagla et al., 1992). Таким образом, функциональная асимметрия мозга человека находит отражение и в свойствах целенаправленных саккадических движений глаз.

Можно предположить, что доминирование (по критерию ЛП) правосторонних саккад у правшей связано с доминированием ведущей руки в манипуляционной деятельности, что требует точной и быстрой зрительно-моторной координации. В то же время по точности правосторонние саккады у правшей уступают левосторонним (Jagla et al., 1992). Процессы

зрительно-моторной координации тесно связаны с процессами внимания, которое существенно влияет на параметры целенаправленных саккад, а также на распознавание зрительных стимулов (Deubel, Schneider, 1996; Schall, Bichot, 1998). С одной стороны, облегчение правосторонних саккад свидетельствует о доминировании левого полушария в осуществлении целенаправленных окуломоторных реакций. С другой стороны, по данным клинических исследований, в процессах внимания доминирует правое полушарие (De Renzi et al., 1982; Jutai, 1984; Ladavas et al., 1989). По-видимому, у человека имеет место сложное взаимодействие между процессами внимания и осуществления произвольных движений, локализованных в разных полушариях. При этом связь между этими процессами не всегда очевидна, поскольку выделение зрительного объекта (скрытое направленное внимание, *covert orienting*) возможно без активации каких-либо моторных систем, сопровождающих так называемое явное внимание (*overt orienting*) (Schall, Bichot, 1998).

Кроме «горизонтальной» у человека имеет место и «вертикальная» асимметрия. В некоторых работах (Collewijn et al., 1988; Jagla et al., 1992) показано, что саккады, совершаемые в направлении вверх, часто «не долетали» до цели, тогда как саккады, совершаемые в направлении вниз, чаще «перелетали» цель. Ряд авторов указывает на влияние различных временных схем предъявления зрительных стимулов на асимметрию ЛП вертикальных саккад. По данным Дж. Голдринга и Б. Фишера (Goldring, Fischer, 1997), для саккад, совершаемых человеком вверх, в задании с временным перекрытием зрительных стимулов (центрального фиксационного (ЦФС) и целевого стимула, т.н. OVERLAP парадигма), характерен меньший ЛП, чем для саккад, совершаемых в противоположном направлении. Для парадигмы с временной задержкой между выключением ЦФС и включением целевого стимула (GAP парадигма) такой эффект асимметрии ослаблен и инвертирован.

Как отмечалось выше, предполагается, что зрительное внимание непосредственно связано с процессом генерации саккад (Remington, 1980; Posner et al., 1985; Rizzolatti et al., 1987; Schall, Bichot, 1998; Clark, 1999). Исследования, посвященные неоднородности поля внимания по горизонтали и вертикали поля зрения человека, демонстрируют большее пространственное «разрешение» внимания, направленного вниз (Talgar, Carrasco, 2002). О направлении внимания можно судить по векторам микросаккад в тестах с «подсказкой» (по CUE парадигме). Микросаккады в CUE парадигме, в момент фиксации точки, направлены в сторону потенциальной цели (Engbert, Kliegl, 2003).

В работе Х. Вебер и Б. Фишера (Weber, Fischer, 1994), посвященной исследованию асимметрии ЛП горизонтальных саккад, приводятся данные, указывающие на взаимодействие временной задержки между ЦФС и ПС (GAP парадигма) с величиной асимметрии. Асимметрия ЛП саккад более выражена при временной задержке между ЦФС и ПС в 200 мс, при этом интервале отмечалось большее количество экспресс-саккад (ЭС), с ЛП 80-120 мс. Поэтому авторы этой работы считают, что наблюдаемая ими асимметрия определяется главным образом ЛП ЭС. Х. Хонда (Honda, 2002) полагает, что на формирование асимметрии может влиять, так называемый «центр тяжести внимания». Кроме того, автор указывает на отсутствие прямой связи между асимметрией и парадигмой эксперимента (GAP или OVERLAP).

Данные по обезьянам

В мировой литературе встречаются единичные работы по исследованию асимметрии амплитудно-временных свойств саккад у обезьян. Так, в работе В. Жу и В. Кинга (Zhou, King, 2002) показано, что более короткие латентные периоды, большие скорости и большую точность имеют саккады, выполняемые вверх. Эти данные полностью согласуются с аналогичными данными, полученными в экспериментах на человеке (Collewijn et al., 1988; Jagla et al., 1992; Goldring, Fischer, 1997). Такая более высокая чувствительность внимания (и как следствие этого меньшие ЛП) к стимулам в верхней части зрительного поля авторы объясняют тем, что в верхней части зрительного поля расположены потенциально более «сильно действующие» стимулы по отношению к сдвигу внимания. В результате такие саккады имеют более короткий ЛП по сравнению с саккадами, выполненными к стимулам в нижней части зрительного поля.

Собственные исследования

В исследованиях процессов зрительного восприятия, внимания и движений глаз наиболее распространена относительно простая пространственная схема предъявления зрительных стимулов по горизонтали справа и слева от центра поля зрения (Crawford, Muller, 1992; Fischer, Ramsperger, 1986; Hughes, Zimba, 1985; Lynch, McLaren, 1989; Sato, 1988; Westine, Enderle, 1991). Такая схема стимуляции традиционно использу-

ется для изучения механизмов целенаправленного глазодвигательного поведения, но, в то же время, существенно сужает спектр возможных глазодвигательных реакций и, как следствие, снижает вариабельность параметров их выполнения.

Более приближенной к естественной зрительной среде является пространственная схема зрительной стимуляции, когда стимулы-цели, в направлении которых совершаются саккады, предъявляются по всей плоскости поля зрения. Использование такой схемы стимуляции требует применения двухкоординатной системы регистрации и анализа движений в эксперименте, а также использования большего числа зрительных стимулов. Возможно, по этим причинам схема двухкоординатной зрительной стимуляции используется в немногих работах: исследование вертикальных, косых саккад (Becker, Jurgens, 1990; Galeazzi et al., 1991), саккад к фиксированным точкам зрительного поля (Cheal, Lyon, 1989; Mangun, Hillyard, 1988; Rafal et al., 1988). При этом число используемых положений зрительных стимулов-целей обычно относительно невелико.

В наших исследованиях мы применяли двухкоординатную зрительную стимуляцию с целью исследования амплитудно-временных параметров зрительно-вызванных саккад, совершаемых по разным направлениям поля зрения. Исследовали асимметрию амплитудно-временных параметров саккад у человека и у низших обезьян (*Macaca rhesus*).

Асимметрия амплитудно-временных параметров саккад у человека (Колесникова, 2006; Колесникова и др., 2006). Методика

Как было указано выше (Bracewell et al., 1990; Hutton, Palet, 1986), доминирование руки у человека оказывает влияние на асимметрию ЛП саккад по горизонтали. В то же время в литературе отсутствуют сведения о влиянии сенсорной асимметрии (на примере доминирования глаза) на амплитудно-временные свойства саккад у человека. В связи с этим мы провели такое исследование.

В экспериментах участвовали 32 праворуких испытуемых с правым ведущим глазом (20 женщин и 12 мужчин) и 15 праворуких испытуемых с левым ведущим глазом (11 женщин и 4 мужчин) в возрасте 18-25. Для выявления мануального предпочтения использовали теппинг-тест, тестирование по самооценке и опросник мануальной доминантности (Брагина, Доброхотова, 1981; Семенович, 1991; Ларин и др., 1995). Для определе-

ния ведущего глаза использовали модифицированный тест Розенбаха (Брагина, Доброхотова, 1981).

В качестве стимулов использовали 9 красных светодиодов, расположенных на плоскости черной панели размером $40^\circ \times 27^\circ$ зрительного поля на расстоянии 57 см от глаз испытуемых. Один из светодиодов, расположенный в центре панели, использовали как ЦФС. ПС располагали справа и слева от ЦФС на расстоянии $6,7^\circ$ и $20,1^\circ$ и сверху и снизу от ЦФС на расстоянии $6,7^\circ$ и $13,4^\circ$. В одной из серий для стимуляции использовали 17 светодиодов, добавив 8 светодиодов (по два в каждый из квадрантов), расположенных по диагонали на расстоянии от ЦФС $13,4^\circ$ и $20,1^\circ$ по горизонтали и $6,7^\circ$ и $13,4^\circ$ по вертикали. Длительность экспозиции ЦФС варьировала в псевдослучайном порядке от 700 до 1000 мс, а ПС - от 1000 до 1300 мс с шагом 10 мс. Саккадические движения глаз регистрировали методом бинокулярной электроокулографии (Владимиров, 1972).

ЛП саккад зависят от временных соотношений предъявления стимулов (рис. 12.1). С целью исследования вклада процессов внимания в организацию саккадических движений глаз используют две временные парадигмы зрительной стимуляции. В парадигме с временным перекрытием (англ., OVERLAP) ПС предъявляется до выключения ЦФС, и в зрительном поле присутствуют оба стимула. В этой ситуации программирование саккады начинается при «конкуренции» внимания на двух зрительных стимулах. ЛП саккад при этом увеличены по сравнению с ситуацией, когда ПС предъявляется непосредственно после выключения ЦФС. Предполагается, что в парадигме с перекрытием такая «конкуренция» приводит к увеличению длительности процессов «сдвига внимания» к новой цели, что и обеспечивает удлинение ЛП саккад (Fischer, Breitmeyer, 1987).

В парадигме с задержкой (англ., GAP) ПС включают после выключения ЦФС. В этом случае подготовка саккады к ПС может начинаться раньше появления цели в отсутствие зрительных стимулов. Предполагается, что во время задержки происходят процессы, не требующие зрительной афферентации, в частности, «сброс внимания» (Mayfrank et al., 1986), что приводит к укорочению ЛП саккад на 25-50 мс (Fisher, Boch, 1983; Fischer, Ramsperger, 1984). При этом существенно возрастает доля экспресс-саккад с очень короткими ЛП 80-120 мс - так называемый «GAP-эффект». Для стимуляции мы использовали также промежуточную временную схему без задержки (англ., NO DELAY) между стимулами.

Влияние пространственно-временных параметров стимуляции на асимметрию ЛП саккад

Исследовали особенности асимметрии ЛП саккад у двух групп испытуемых - с правым (группа П) и левым (группа Л) доминантным глазом, а также влияние усложнения временных параметров зрительной стимуляции на асимметрию ЛП саккад. С этой целью в первой серии использовали три временные схемы зрительной стимуляции (рис. 12.1) в отдельных опытах. Во второй серии все три временные схемы предъявлялись псевдослучайно с равной вероятностью в одном опыте, что является усложнением временных параметров зрительной стимуляции.

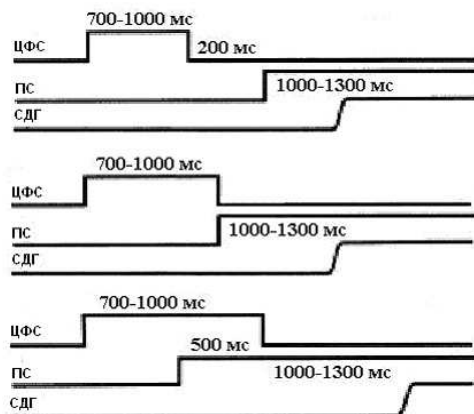


Рис. 12.1. Традиционные временные схемы предъявления зрительных стимулов для исследования зрительно-вызванных саккад. Схема с задержкой – ПС предъявляется через 200 мс после выключения ЦФС; схема без перекрытия – ПС предъявляется одновременно с выключением ЦФС; схема с перекрытием – ПС предъявляется до выключения ЦФС. СДГ – саккадические движения глаз

Проведено три серии с различными вариациями условий эксперимента. В серии 1 исследовали саккады, совершаемые к 8 ПС (по два справа, слева, снизу и сверху от ЦФС) с использованием трех временных схем зрительной стимуляции в каждом опыте отдельно. В серии 2 использовали те же стимулы, но временные схемы чередовали в одном опыте в случайном порядке. В серии 3 использовали добавочные стимулы, расположенные по диагонали, а две временные схемы (с задержкой и с перекрытием) чередовали в одном опыте в случайном порядке.

Зависимость ЛП саккад от временной схемы стимуляции

Серия 1.

В таблице 12.1 приведены усредненные значения ЛП саккад по группам испытуемых. В схеме с временным перекрытием стимулов (OVERLAP) ЛП существенно увеличиваются по сравнению с ЛП с применением других двух схем, что связано с «конкуренцией» процессов внимания на двух стимулах. При этом ЛП саккад в большей степени увеличиваются у группы Л (табл. 12.1), что, по-видимому, свидетельствует о большем влиянии «конкуренции» внимания на ЛП саккад у испытуемых с левым ведущим глазом. При использовании парадигмы с задержкой ЛП саккад у исследованных групп испытуемых не отличаются (табл. 12.1, серия 1).

Таблица 12.1. Средние значения ЛП саккад и ошибки средней (мс) для двух групп испытуемых в трех сериях экспериментов. ЛП саккад усреднены по всем испытуемым групп П и Л (в скобках - численность группы). Для оценки различий ЛП саккад у двух групп испытуемых использовали непараметрический критерий Вилкоксона (Z-статистика).

	Временная схема	с задержкой	Z, p	без задержки	Z, p	с перекрытием	Z, p
Серия 1	Группа П (12)	156 ± 1 n=3383	1,51 <0,14	186 ± 1 n=2908	2,63 <0,01	210 ± 1 n=3577	2,78 <0,01
	Группа Л (7)	162 ± 1 n=2184		206 ± 1 n=1934		236 ± 2 n=1908	
Серия 2	Группа П (13)	160 ± 1 n=3456	0,03 <0,98	194 ± 1 n=3740	0,35 <0,73	248 ± 1 n=3435	0,31 <0,76
	Группа Л (5)	163 ± 1 n=1360		204 ± 1 n=1515		257 ± 2 n=1363	
Серия 3	Группа П (7)	142 ± 1 n=3050	0,507 <0,612	-	-	230 ± 1 n=3228	0 <1
	Группа Л (3)	146 ± 1 n=1268		-		224 ± 2 n=1242	

В соответствии с общепринятыми критериями (Fischer 1987), в зависимости от длительности ЛП саккады подразделяют на три класса - экспресс (ЭС) с ЛП 80-120 мс, быстрые (БС) с ЛП 120-200 мс и медленные

(МС) саккады с ЛП 200-500 мс. Увеличение среднего ЛП саккад с введением временного перекрытия между стимулами обусловлено увеличением доли МС, при этом в большей степени это свойственно для группы с левым доминантным глазом (рис. 12.2, серия 1).

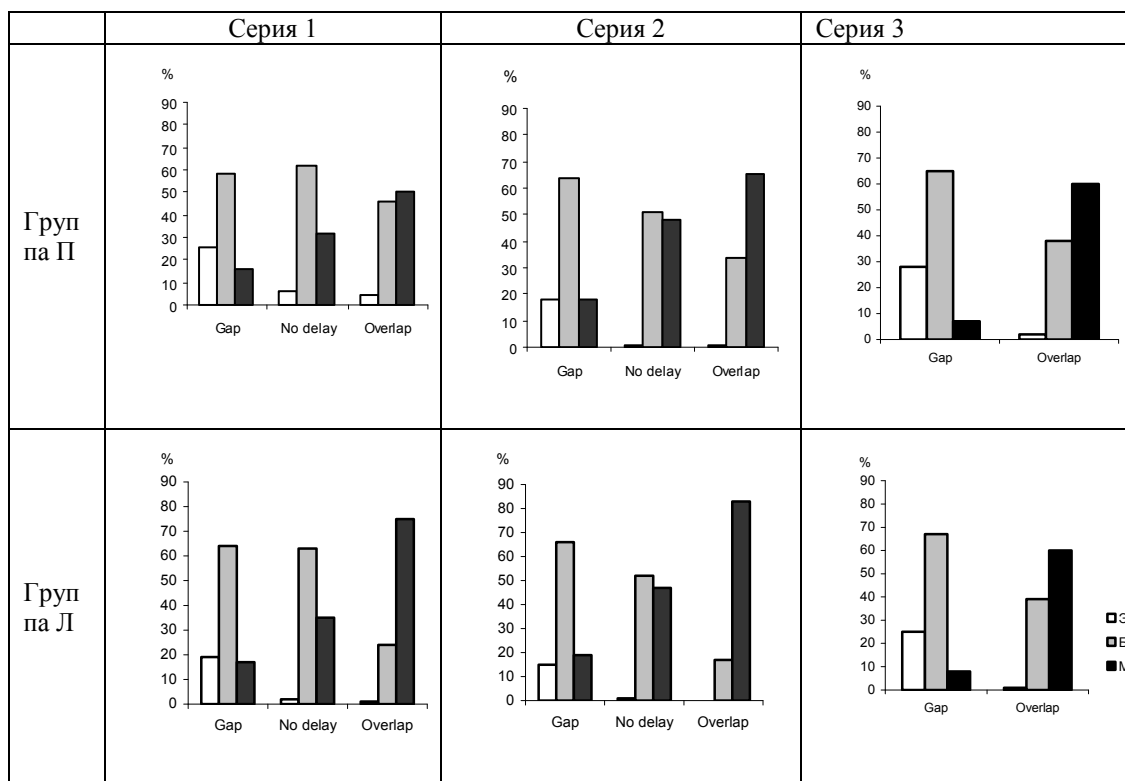


Рис. 12.2. Соотношение классов саккад для двух групп испытуемых при использовании трех временных схем стимуляции в трех сериях эксперимента. Описание в тексте. По вертикали – доля экспресс (ЭС), быстрых (БС) и медленных (МС) саккад.

Серия 2

В данной серии ЛП саккад в обеих группах испытуемых существенно увеличились в схеме OVERLAP по сравнению с предыдущей серией (табл. 12.1, серия 2). Однако различия между группами П и Л оказались недостоверными. Увеличение ЛП саккад в схеме OVERLAP обусловлено еще большим увеличением доли МС по сравнению с серией с раздельным использованием временных схем стимуляции (рис. 12.2, серия 2).

Серия 3

Так же как и в других сериях в схеме с перекрытием ЛП саккад увеличились по сравнению со схемой с задержкой (табл. 12.1, серия 3), что обусловлено увеличением доли МС в схеме с перекрытием (рис. 12.2, серия 3). Мы не выявили достоверных различий между группами П и Л. Это означает, что при усложнении как временных условий стимуляции (использование трех временных схем в одном опыте в серии 2), так и пространственных (использование добавочных диагональных стимулов в серии 3) условий стимуляции различия ЛП в зависимости от временных схем для испытуемых обеих групп исчезают.

По нашим данным в серии 1 (с отдельным применением временных схем) ЛП саккад у праворуких испытуемых с левым ведущим глазом более длительны в схемах без задержки и с перекрытием. Это, возможно, связано с тем, что в целенаправленной деятельности участвуют два доминантных (отдельно для руки и глаза) полушария, и интеграция их совместной работы требует большего времени. Однако такие тенденции хотя и остаются в серии 2 (при использовании трех временных схем в одном опыте), но становятся недостоверными. В третьей серии при добавлении диагональных стимулов различия в ЛП у двух групп испытуемых практически исчезают. По-видимому, при пространственно-временном усложнении зрительной стимуляции взаимодействие усложняется функционирование левого полушария, управляющего ведущим правым глазом, поскольку известно, что левое полушарие, по данным нейропсихологических исследований (Доброхотова, Брагина, 1994), ответственно за индивидуальное ощущение течения времени.

Пространственная асимметрия ЛП саккад

Для каждого испытуемого групп П и Л были проанализированы средние значения ЛП саккад, выполненных в правую и левую, верхнюю и нижнюю половины поля зрения. У некоторых испытуемых в обеих группах средние ЛП саккад, выполненные в противоположные (по горизонтали и вертикали) половины поля зрения статистически достоверно различались (на рис. 12.4-7 представлены типичные примеры асимметрии ЛП саккад). В таблицах 12.2 и 12.3 представлены обобщенные данные по пространственной асимметрии у испытуемых обеих групп, соответственно, в отдельных сериях и суммарно по всем сериям. Большая часть испытуемых по результатам 1 и 2 серий (табл. 12.2, 12.3) как в группе П, так и

Табл. 12.3. Пространственная асимметрия ЛП в двух группах испытуемых по результатам усреднения по различным сериям. Положение ячеек таблицы соответствуют направлению саккад с достоверно меньшими ЛП. Числами указано количество (или %) испытуемых, фоном выделено общее количество испытуемых. Значимость различий долей испытуемых по критерию согласия частот: * - $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$

	Серии 1 и 2		Серии 1 и 2 в %		Три серии		Три серии в %					
Группа П		15**		60		16**		50				
	4	25	6	16	100	24	7	32	8	22	100	25
		4			16			7			22	
Группа Л		6**		50		7**		47				
	6*	12	2	50	100	17	8*	15	3	53	100	20
		1			8			1			7	

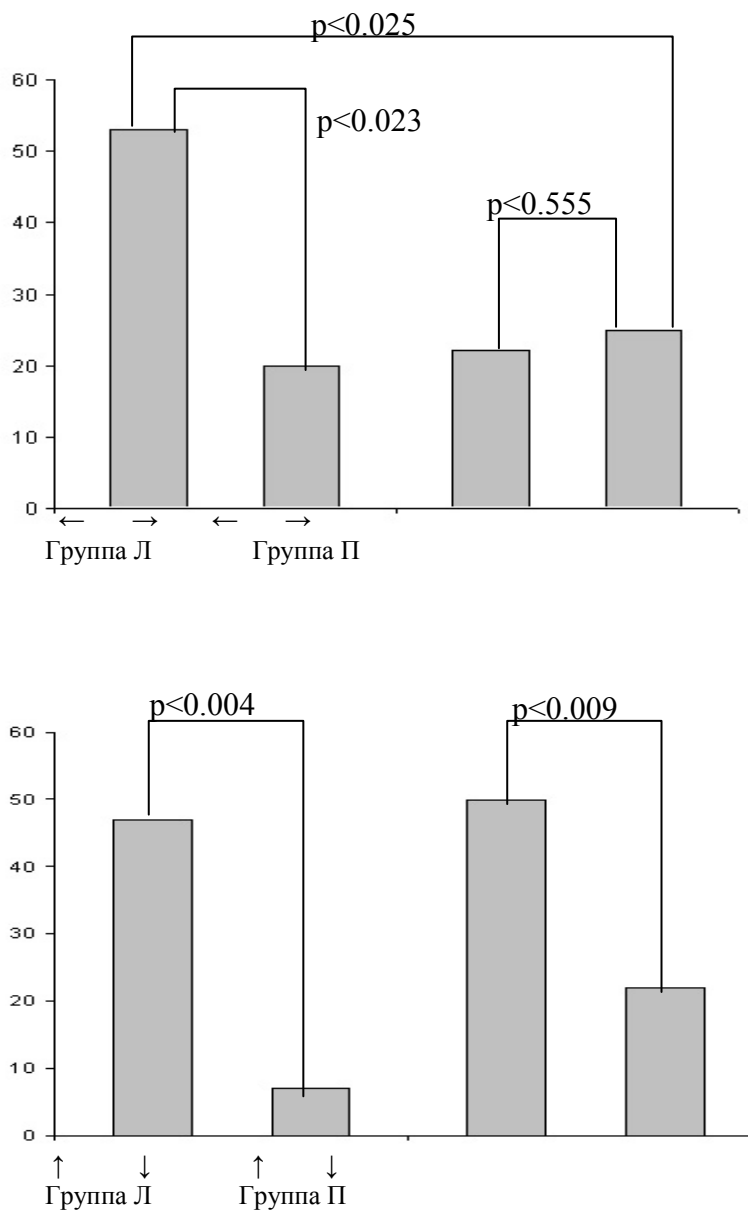


Рис. 12.3. Доля испытуемых в группах П и Л с асимметрией ЛП саккад по горизонтали (вверху) и вертикали (внизу) суммарно по трем сериям. Стрелками отмечены направления с минимальными ЛП саккад. По вертикали – доля испытуемых с достоверно меньшими ЛП (в %). Статистическая оценка различий долей проводилась с использованием Z-критерия согласия частот.

При добавлении диагональных стимулов характер асимметрии ЛП саккад по вертикали существенно изменяется. Если у испытуемых обеих групп вместе в сериях 1 и 2 минимальный ЛП вверх наблюдался у 21 из 37 (табл. 12.3), то в серии 3 это отмечалось только у 2 из 10 испытуемых (табл. 12.2). По критерию согласия долей такие различия в пропорциях оказались высоко достоверными ($Z=2,42$, $p<0,0154$).

Нам не удалось выявить каких-либо закономерных изменений в асимметрии ЛП саккад с усложнением как временных (использование временных схем в отдельных опытах и в одном опытах), так и пространственных (добавление диагональных стимулов) свойств зрительной стимуляции. Проявление асимметрии ЛП саккад оказалось вариабельным среди испытуемых. Однако мы обнаружили некоторые тенденции уменьшения асимметрии по вертикали в серии 3 (табл. 12.2).

Таким образом, по результатам трех серий экспериментов большая часть испытуемых с левым ведущим глазом характеризовались меньшими ЛП саккад, совершенными в ипсилатеральном (к ведущему глазу) направлении, тогда как у испытуемых с правым ведущим глазом такой асимметрии не выявлено (табл. 12.3, рис. 12.3).

У праворуких испытуемых ведущая рука контролируется левым полушарием, и доминирование правого глаза оказывает дополнительную «нагрузку» на левое полушарие. Мы предполагаем, что при выполнении саккады в ипсилатеральном направлении у таких испытуемых левое полушарие, управляющее правосторонними саккадами, не может обеспечить более эффективную деятельность глазодвигательной системы. У испытуемых с левым ведущим глазом в генерации целенаправленных саккад в ипсилатеральном направлении участвует правое полушарие, «свободное» от контроля правой ведущей руки. Это обеспечивает более эффективную деятельность глазодвигательной системы в ипсилатеральном направлении по отношению к ведущему глазу.

Зависимость асимметрии ЛП саккад от временной схемы зрительной стимуляции

Ключевым отличием временных схем с задержкой и с перекрытием заключается в том, что в первой процесс подготовки и осуществления целенаправленной саккады происходит при экспозиции одного стимула. «Сброс внимания» (т.е. его освобождение при выключении ЦФС) (Mayfrank et al., 1986) в период задержки приводит к укорочению ЛП

(табл. 12.1) за счет существенного вклада короткого ЛП ЭС, составляющих до 20-25% от общего числа саккад (рис. 12.2). В схеме с перекрытием в поле зрения испытуемого находятся два стимула (ЦФС и ПС), что приводит к «конкуренции» внимания, направленного на оба стимула. При этом стадия «сброса внимания» (Mauf Frank et al., 1986) с ЦФС происходит уже при экспозиции ПС, что вызывает удлинение ЛП саккад (табл. 12.1, рис. 12.2).

В сериях 1 и 2 мы исследовали асимметрию ЛП саккад только по горизонтали и вертикали относительно ЦФС. В серии 3 с использованием дополнительных диагональных ПС появилась возможность исследовать асимметрию ЛП саккад, совершаемых по диагонали, т.е. при взаимодействии нервных центров горизонтальных и вертикальных саккадических движений глаз (Sparks, 2002). При таком усложнении зрительной среды при использовании схемы с перекрытием у некоторых испытуемых отмечается изменение выраженности асимметрии (по сравнению со схемой с задержкой) как по горизонтали, так и по вертикали.

Так, у испытуемого ВА (группа П) в схеме с перекрытием по сравнению со схемой с задержкой усиливается асимметрия по вертикали, что отражается большими различиями в ЛП саккад, совершаемых вверх и вниз (разность средних ЛП 58 мс против 23 мс, рис. 12.4). У этого испытуемого не отмечается асимметрии ЛП саккад по горизонтали (рис. 12.4) в обеих временных схемах зрительной стимуляции.

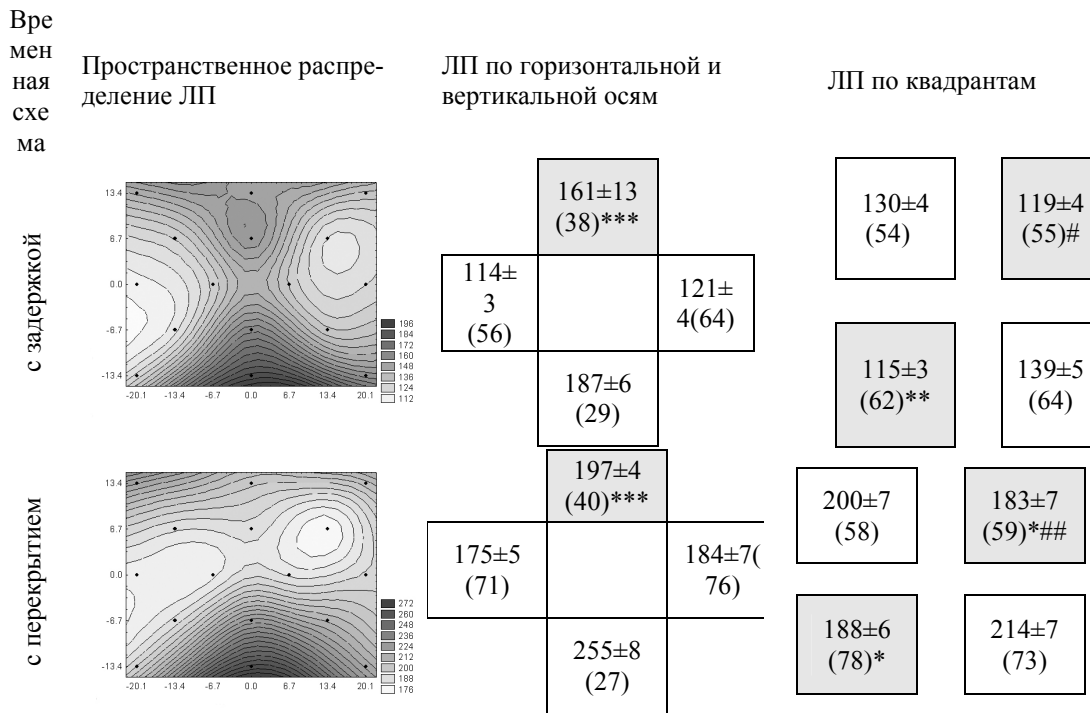


Рис. 12.4. Пространственное распределение ЛП саккад у испытуемого ВА при предъявлении стимулов по двум временным схемам. По осям - координаты стимулов в град. относительно ЦФС. Положительные значения соответствуют направлениям вправо и вверх, отрицательные – влево и вниз. Длительности ЛП саккад обозначены изолиниями равных длительностей с шагом 5 мс. Положение ЦФС совпадает с центром координат. Темными кружками отмечены ПС. В таблицах приведены усредненные ЛП, ошибки средней (мс) и объемы выборки.

* - $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$, *** - $p < 0,001$ – достоверность различий средних смежных по горизонтали;

- $p < 0,05$, ## - $p < 0,01$, ### - $p < 0,001$ – то же - по вертикали.

Однако иногда происходят и обратные изменения асимметрии ЛП саккад. Так, у испытуемого МД (группа Л) схеме с задержкой отмечается выраженная асимметрия по вертикали с более короткими ЛП саккад в направлении вверх (разность ЛП 32 мс, рис. 12.6). В схеме с перекрытием

эта асимметрия существенно уменьшается (разность ЛП 13 мс). При этом левосторонняя асимметрия ЛП не претерпевает изменений.

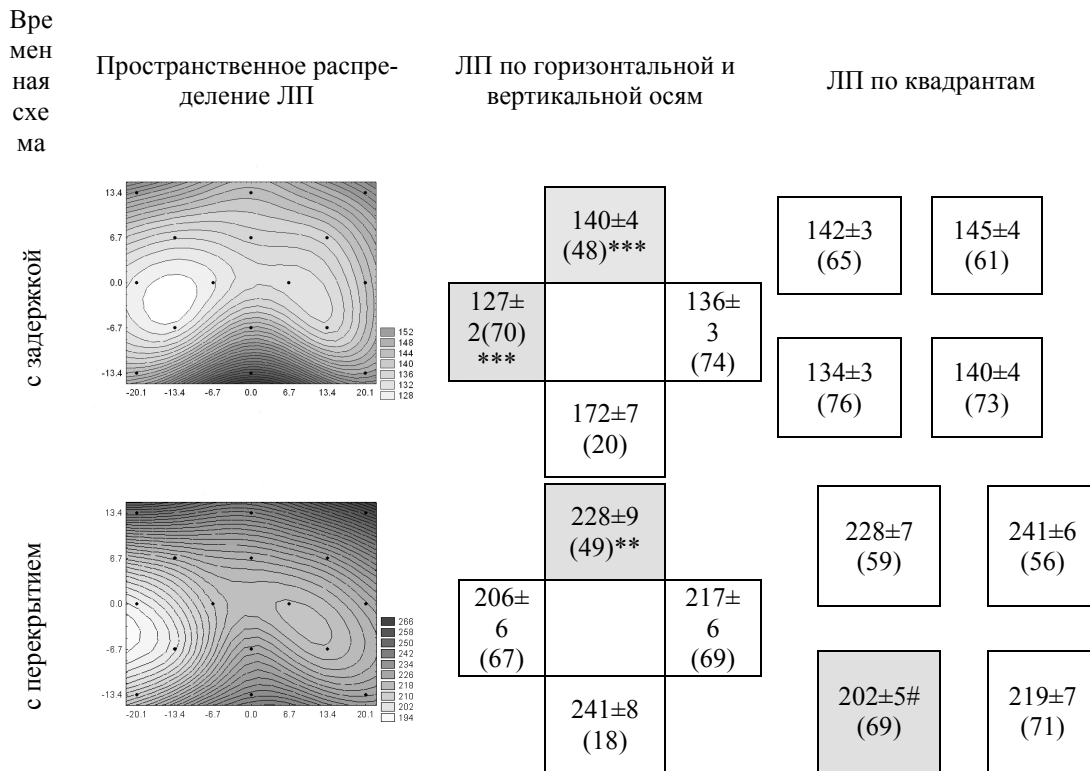


Рис. 12.6. Пространственное распределение ЛП саккад у испытуемого МД при предъявлении стимулов по двум временным схемам. Обозначения как на рис. 12.4.

У некоторых испытуемых (ДМ, группа П, рис. 12.5) вертикальная асимметрия не выражена ни при каких условиях стимуляции. При этом у этого испытуемого отчетливо выражена правосторонняя асимметрия, которая усиливается в схеме с перекрытием.

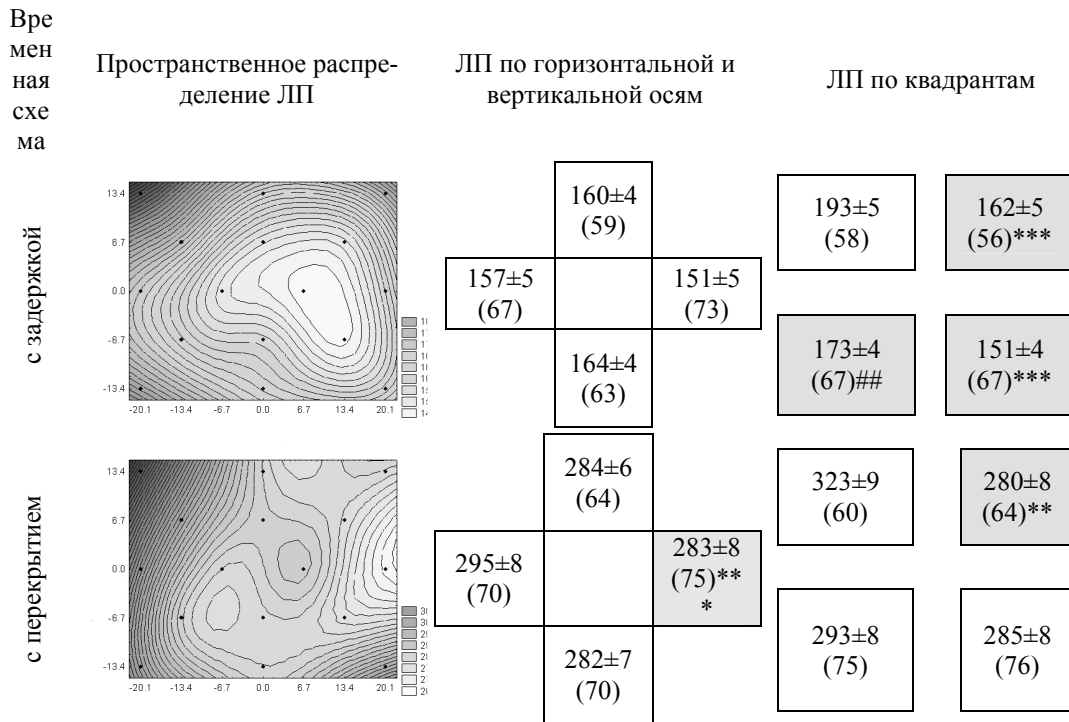


Рис. 12.5. Пространственное распределение ЛП саккад у испытуемого ДМ при предъявлении стимулов по двум временным схемам. Обозначения как на рис. 12.4

Испытуемый СА (группа П, рис. 12.7) представляет собой случай левосторонней асимметрии ЛП саккад с правым ведущим глазом. Кроме того, у этого испытуемого ЛП саккад, выполняемых вниз, короче, чем ЛП саккад, выполняемых вверх, что является исключением из общего правила.

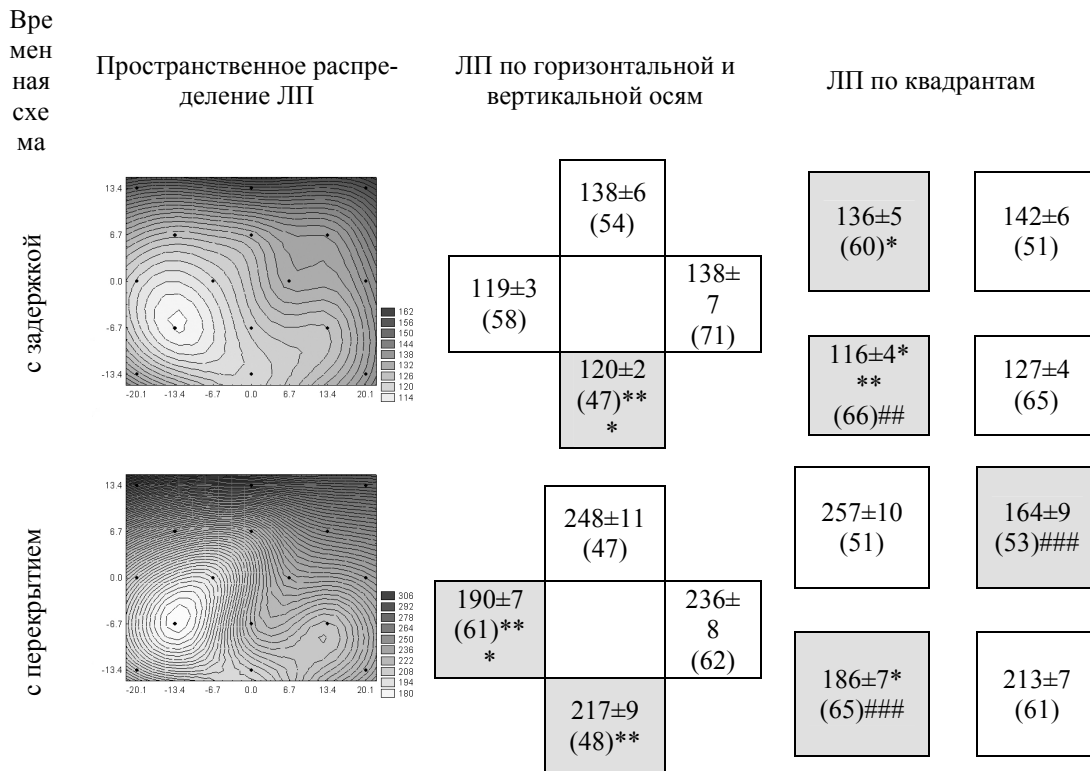


Рис. 12.7. Пространственное распределение ЛП саккад у испытуемого СА при предъявлении стимулов по двум временным схемам. Обозначения как на рис. 12.4.

Использование пространственно двумерной стимуляции позволяет выделить фокусы малых (или больших) ЛП саккад, лежащих под углом к горизонтали (или вертикали) поля зрения испытуемых. У испытуемого ДМ (группа П, рис. 12.5) в обеих схемах зрительной стимуляции отчетливо выделяется фокус длиннолатентных саккад в левом верхнем квадранте. У испытуемого МД (группа Л, рис. 12.6) подобный фокус выделяется в верхнем правом квадранте. Зеркальные коротколатентный (левый нижний квадрант) и длиннолатентный (правый верхний квадрант) фокусы отчетливо выделяются у испытуемого СА (группа П, рис. 12.7).

Приведенные примеры свидетельствуют о значительной вариабельности индивидуальной асимметрии ЛП саккад в зависимости от условий зрительной стимуляции.

Из литературных данных (Kinsbourne, 1978 и др.) известно, что преимущество одной или другой половины поля зрения может меняться при

выполнении одной и той же задачи в зависимости от ожидания наблюдателя, от характера инструкции, от того, предъявляются ли вербальные и невербальные стимулы порознь или вперемешку, от порядка ответа, от предшествующих или сопутствующих (конкурирующих друг с другом) задач. Поэтому в настоящее время большинство исследователей согласны в том, что основным фактором, который определяет асимметрию полушарий при зрительном восприятии и последующей ответной целенаправленной деятельности, является не характер стимула или задачи, а способ ее решения (Коновалов, Отмахова, 1984; Леушина и др., 1981). В связи с этим относительно простая парадигма наших экспериментов (совершение зрительно-вызванной саккады) при вариации условий стимуляции значительно упрощает интерпретацию полученных результатов.

Асимметрия амплитудно-временных параметров саккад у низших обезьян (Терещенко, 1999; Терещенко и др., 2005). **Методика**

Исследования проведены на шести интактных обезьянах (Macaca Rhesus) в возрасте 5-7 лет. Животных обучали совершать зрительно-вызванные саккады в направлении целевых стимулов и фиксировать на них взор. В экспериментах использовали три разные пространственные схемы зрительной стимуляции:

1) стимулы предъявляли только по горизонтали - по 5 стимулов симметрично справа и слева от центра поля зрения (слева и справа от ЦФС) в диапазоне $-17^{\circ}/+17^{\circ}$;

2) стимулы предъявляли в пределах области поля зрения $-21,5^{\circ}/+21,5^{\circ}$ по горизонтальной и $-16,2^{\circ}/+16,2^{\circ}$ по вертикальной осям (всего 34 позиции) относительно ЦФС (поле 7x5).

3) стимулы предъявляли в пределах области поля зрения $-27,4^{\circ}/+27,4^{\circ}$ по горизонтальной и $-21,9^{\circ}/+21,9^{\circ}$ по вертикальной осям (всего 98 позиций) относительно ЦФС (поле 11x9).

Так же как в экспериментах на человеке использовали различные временные схемы стимуляции – с задержкой 200 мс между ЦФС и ПС, без задержки и с временным перекрытием 400 мс (рис. 12.1). Во всех экспериментах все три временные схемы применяли в одном опыте с равной вероятностью.

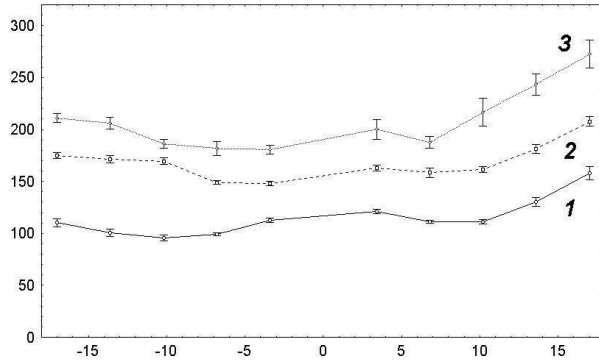
Саккадические движения глаз по двум координатам регистрировали с помощью электромагнитной методики с использованием синхронной демодуляции (McElligott et al., 1979; Терещенко и др., 2000), основанной на

анализе ЭДС, наводимой на вживленном в глаз проволочном витке (search coil) в объемном магнитном поле.

Влияние пространственных параметров стимуляции на асимметрию ЛП саккад. Одномерная стимуляция

При использовании одномерной стимуляции (ПС предъявляли только по горизонтали) мы выявили достоверную асимметрию ЛП саккад у обеих исследованных обезьян. ЛП монотонно возрастали с эксцентриситетом саккады при всех временных схемах, однако к ПС в левом полуполе ЛП возрастали в меньшей степени (рис. 12.8). При этом наиболее отчетливые различия ЛП саккад слева и справа от ЦФС выражены для схемы с перекрытием (рис. 12.8, линия 3). У обезьяны Д при временной схеме с задержкой преобладали ЭС (с ЛП меньше 100 мс, рис. 12.8, внизу, линия 1), ЛП которых практически не изменялись с эксцентриситетом ПС.

Обезьяна А



Обезьяна Д

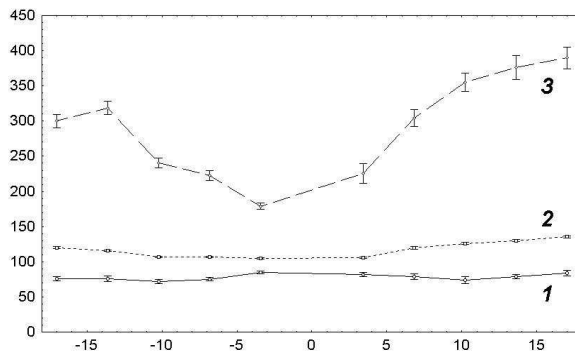


Рис. 12.8. Зависимость длительностей ЛП саккад от положения ПС в трех временных схемах смены стимулов при горизонтальном предъявлении стимулов для двух обезьян. Цифрами обозначены графики зависимостей ЛП от эксцентриситета ПС для разных экспериментальных схем: 1- схема с задержкой, 2 – схема без задержки и 3 – схема с перекрытием. По оси абсцисс – положение ПС. Отрицательные значения соответствуют положениям ПС слева от ЦФС, положительные – справа; по оси ординат – длительности ЛП саккад. Знаком ‘*’ отмечены усредненные ЛП саккад к данному ПС, статистически достоверно ($p < 0,01$) отличающиеся от усредненных ЛП к симметричным ПС

Двумерная стимуляция

При двумерной стимуляции (поле 7x5) у всех пяти исследованных обезьян выявлена асимметрия ЛП саккад (рис. 12.9, 12.10). Асимметрия ЛП саккад носит индивидуальный характер. Однако следует отметить не-

которые закономерности в пространственном распределении ЛП саккад. У всех обезьян при любой схеме стимуляции и любом количестве стимулов (поля 7x5 и 11x9) ЛП саккад, совершаемых вниз, всегда короче, чем ЛП саккад, совершаемых вверх. Как исключение следует отметить короткие ЛП саккад в правом верхнем квадранте поля зрения только для одной обезьяны (обезьяна Б, табл. 12.4). В горизонтальном направлении короткие ЛП саккад отмечаются как в правом, так и в левом полуполе. Существенной особенностью асимметрии у всех животных является ее относительно постоянная конфигурация при различных временных схемах стимуляции (табл. 12.4). У обезьяны П характер асимметрии не изменяется в сериях с различным числом ПС (рис. 12.10).

Таблица 12.4. Асимметрия ЛП саккад у обезьян в зависимости от временной схемы стимуляции. Стрелками обозначены положения фокусов саккад с малыми ЛП.

Обезьяна	Временная схема			Предугад
	с задержкой	без задержки	с перекрытием	
	одномерное поле по горизонтали			
А	←	←	←	
Д	нет	←	←	нет
	поле 7x5			
А	↙	↓	↓	↖
Д	←	↙	↙	←
К	↙↘	↘	↘	↘
П	←↓	←↓	←↓	
Т	↓→	↓→	↓→	↙↗
	поле 11x9			
П	←↓	←↓	←↓→	←↓
Б	←↗	←↗	↙↗	↖↗

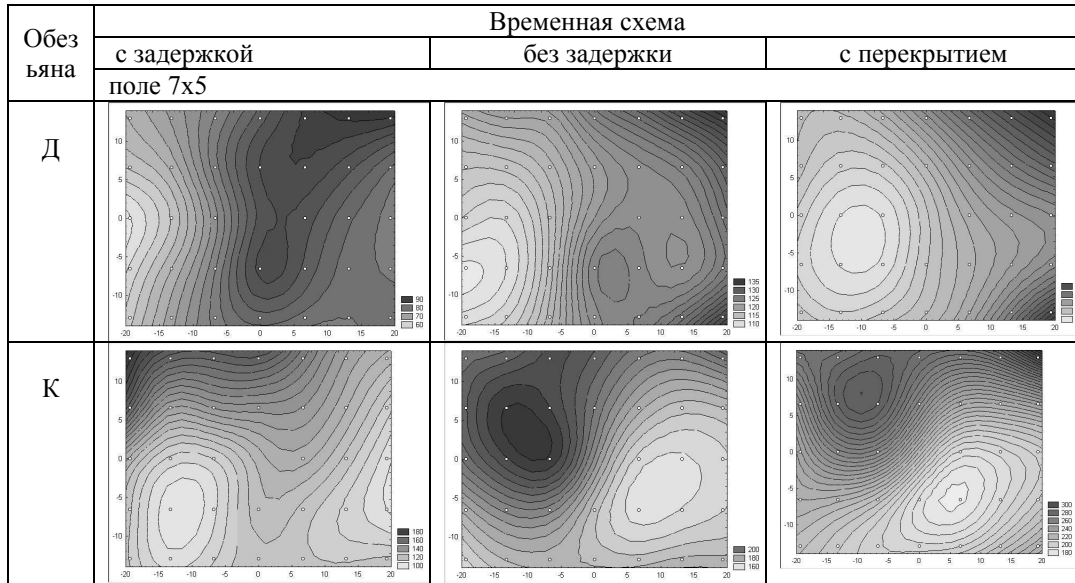


Рис. 12.9. Пространственное распределение ЛП саккад при различных временных схемах стимуляции у двух обезьян. Длительности ЛП представлены изолиниями равных величин. Кружками отмечены положения ПС. По оси абсцисс – горизонтальная, по оси ординат – вертикальная координата ПС. Отрицательные значения соответствуют положениям ПС слева или снизу, положительные – справа или сверху от ЦФС для соответствующей оси.

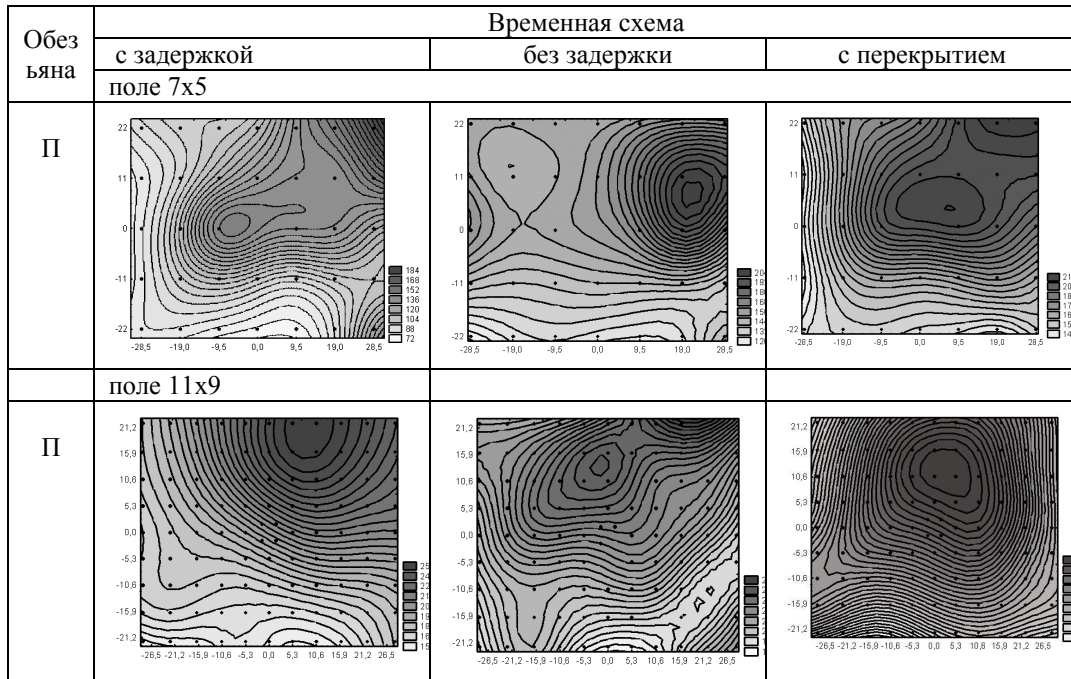


Рис. 12.10. Пространственное распределение ЛП саккад при различных временных схемах стимуляции и при различном числе ПС у обезьяны П. Обозначения как на рис 12.9.

Следует отметить, что при пространственно одномерной стимуляции асимметрия ЛП саккад у обезьяны А (рис. 12.8, вверху) была отчетливо выражена при всех временных схемах. При двумерной схеме асимметрия ЛП по горизонтали была выражена только в схеме с задержкой (табл. 12.4). У обезьяны Д характер асимметрии для схем без задержки и с перекрытием при одномерной и двумерной стимуляции не изменился – саккады влево имели меньший ЛП (рис. 12.8, внизу, рис. 12.9). Однако в схеме с задержкой стала выраженной асимметрия ЛП в двумерной схеме, тогда как в одномерной схеме эта асимметрия не проявлялась. При пространственном усложнении стимуляции ЛП саккад увеличились, что является следствием существенного уменьшения доли ЭС. Поэтому такая асимметрия определяется ЛП более длиннотентных саккад (БС и МС).

В работе (Weber, Fischer, 1995) с использованием пространственно одномерной схемы стимуляции по горизонтали авторы выявили асимметрию ЛП саккад и на основе собственных данных сделали заключение, что значительный вклад в различия между ЛП право- и левосторонних саккад

вносят ЭС. С одной стороны, по нашим данным, при одномерной стимуляции латеральные различия в ЛП не выявляются для ЭС (рис. 12.8, внизу, линия 1). С другой стороны, при пространственно двумерной стимуляции ЭС совершаются с симметричными по длительности ЛП, которые монотонно возрастают с эксцентриситетом ПС (рис. 12.11, средний фрагмент). Поэтому асимметрия ЛП характерна только для БС и МС, поскольку пространственные распределения ЛП для всех саккад (включая ЭС) (рис. 12.11, левый фрагмент) и только для БС и МС (рис. 12.11, правый фрагмент) имеют примерно одинаковые конфигурации.

Таким образом, наши данные позволяют сделать вывод об отсутствии влияния ЭС на пространственную асимметрию ЛП саккад. Запуск ЭС осуществляется через верхнее двухолмие (Schiller et al., 1987), следовательно, можно предположить, что асимметрия ЛП саккад обуславливается процессами на уровне высших отделов глазодвигательной системы.

Зависимость ЛП от числа стимулов

Увеличение числа ПС от 34 (поле 7x5) до 98 (поле 11x9) не приводит к существенному изменению конфигурации асимметрии ЛП саккад (рис. 12.10). Однако усложнение зрительной стимуляции (увеличение числа ПС в пространственно двумерной схеме) вызывает достоверное удлинение ЛП саккад при всех временных схемах (рис. 12.12). При этом в схеме с задержкой при увеличении числа стимулов происходит существенное уменьшение доли ЭС (от 42 до 4%) и увеличение доли саккад с большими ЛП (рис. 12.12, слева). Такое же увеличение ЛП саккад отмечается и для схемы с перекрытием (рис. 12.12, справа).

Временная схема

С задержкой

С перекрытием

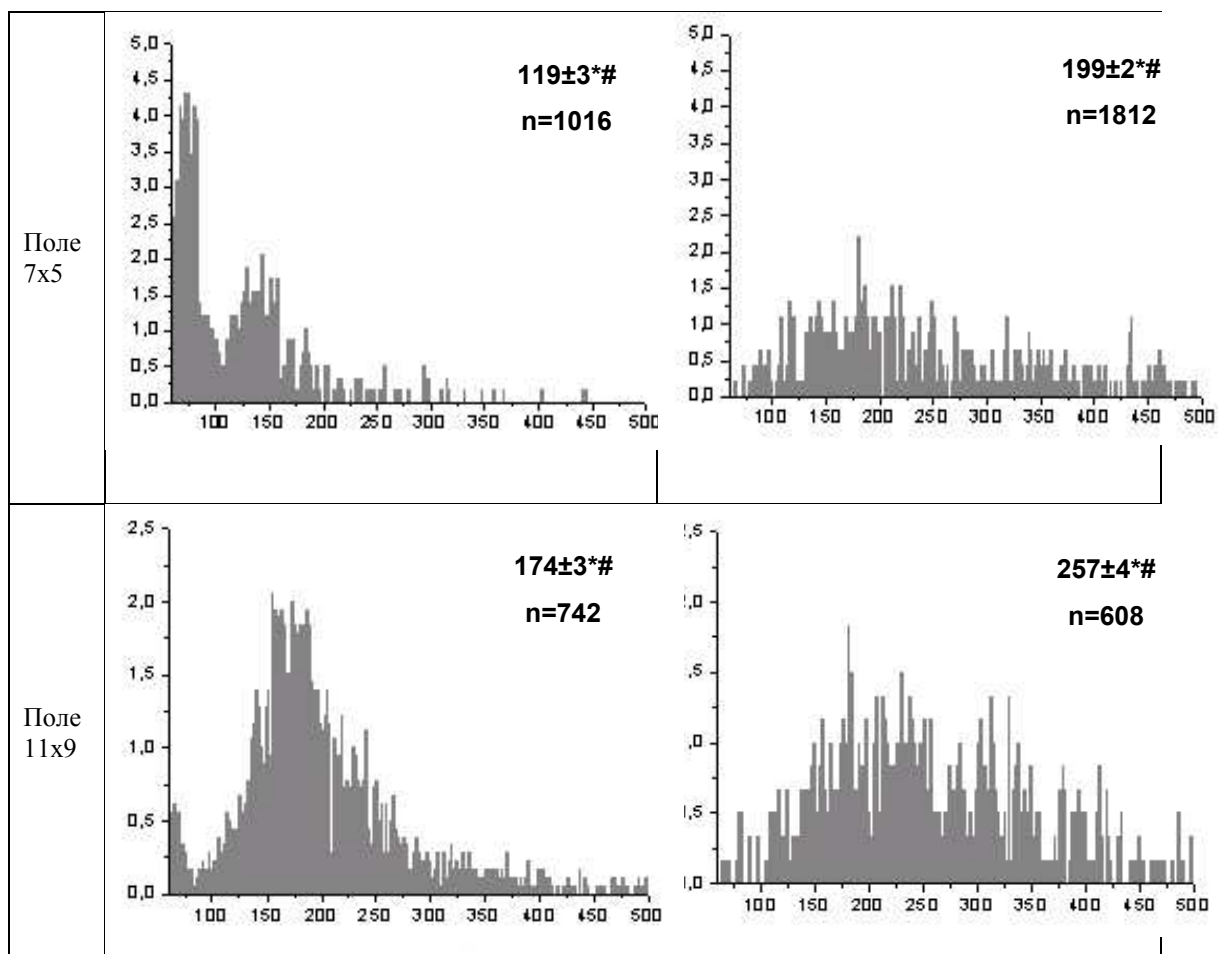


Рис. 12.12. Гистограммы распределения длительности ЛП саккад при различных временных схемах и при разном количестве ПС у обезьяны П. По оси абсцисс - длительность ЛП с шагом 2 мс, по оси ординат - доля саккад (в %). Числами указаны средние величины ЛП саккад, стандартные ошибки (в мс) и объем выборки (n). * - $p < 0,001$ – отличие для полей стимулов, # - $p < 0,001$ – отличие временных схем.

Предугадывающие саккады

Часто при использовании временной схемы с задержкой обезьяны совершают так называемые предугадывающие (англ., *anticipatory*) саккады в паузе между выключением ЦФС и включением ПС, т.е. в отсутствие зрительных стимулов. Мы проанализировали амплитуды и направления таких саккад и сравнили области поля зрения, в направлении которых преимущественно совершаются предугадывающие саккады, с соответствующими пространственными распределениями длительности ЛП зрительно-вызванных саккад. При пространственно одномерной стимуляции предугадывающие саккады распределены симметрично относительно центра поля зрения (рис. 12.13, вверху), их доля примерно равна для полуполей зрения. Однако при двумерной схеме предугадывающие саккады распределены несимметрично (рис. 12.13, в середине), и существенно большая их доля в определенной части поля зрения пространственно соответствует фокусу коротколатентных зрительно-вызванных саккад (рис.12.13, внизу, рис. 12.9).

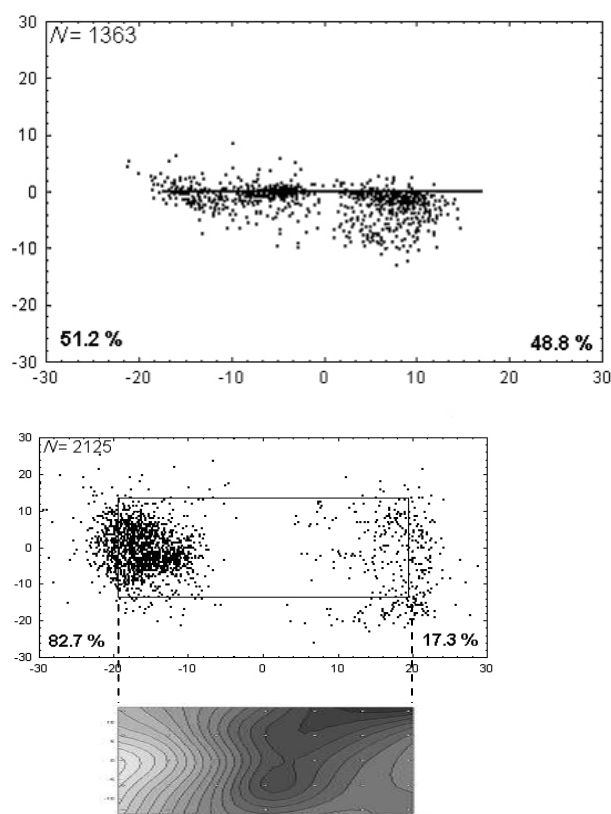


Рис. 12.13. Распределение конечных точек предугадывающих саккад у обезьяны Д при предъявлении ПС в горизонтальном направлении (вверху) и в двумерном поле (в середине). Толстой горизонтальной линией на (верхнем фрагменте) и рамкой на (на среднем фрагменте) отмечен диапазон предъявления ПС. N – число предугадывающих саккад. В процентах приведены доли предугадывающих саккад, выполненных, соответственно, в левую и правую половины поля зрения. Внизу - пространственное распределение ЛП саккад (на рис. 12.9 верхний правый фрагмент).

Приведенные данные позволяют предположить, что в зрительном пространстве существуют области, в направлении которых выполнение предугадывающих саккад происходит с большей вероятностью. Эти области совпадают с областями коротколатентных зрительно-вызванных саккад при выполнении их в разных временных схемах (рис. 12.9, 12.13). Таким образом, облегчение выполнения саккад к определенным областям зрительного пространства носит общий характер и влияет как на зрительно-

вызванные саккады, уменьшая длительность их ЛП, так и на саккады без стимула-цели, увеличивая вероятность их запуска.

Точность выполнения саккад

При выполнении перевода взора на ПС первая саккада часто бывает неточна.. В результате неточности первой саккады взор не достигает цели, и животные совершают дополнительную (корректирующую) саккаду. Для каждого ПС мы проанализировали усредненный вектор корректирующих саккад, необходимых для перемещения взора на данный ПС (рис. 12.14).

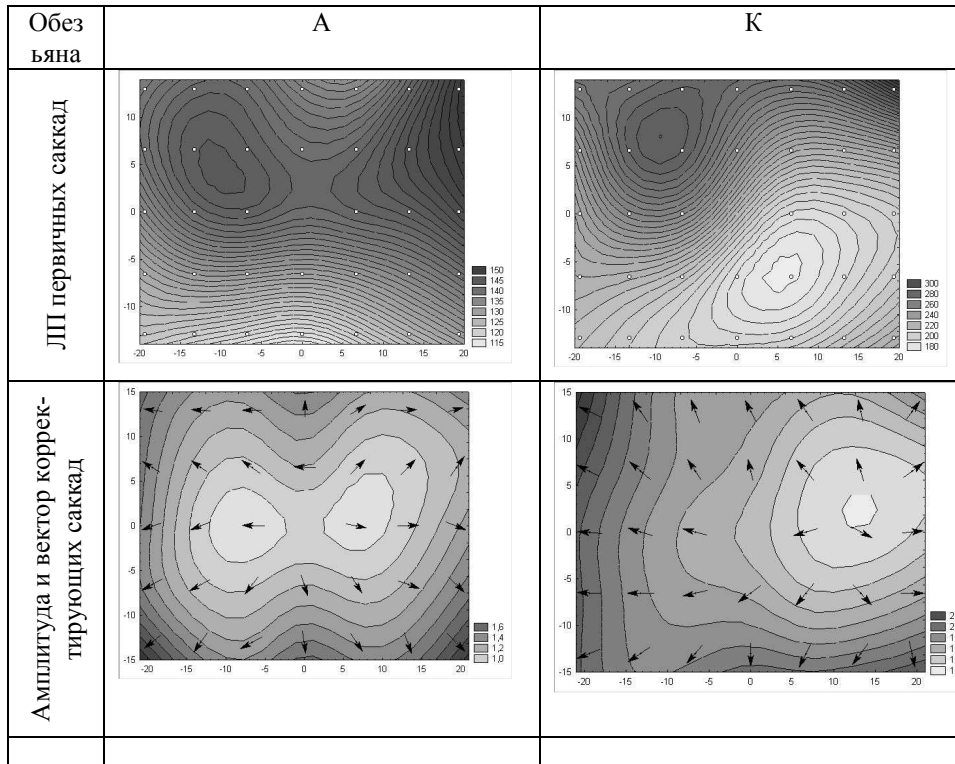


Рис. 12.14. Пространственное распределение усредненных ЛП первичных саккад (вверху), амплитуд и векторов корректирующих саккад (внизу). Для ЛП обозначения как на рис 12.9. Внизу - распределения усредненных амплитуд (град.) корректирующих саккад. Стрелками указаны результирующие направления корректирующих саккад для каждого ПС, положение которых соответствует концам векторов.

У обезьяны А амплитуды корректирующих саккад симметрично увеличивались с эксцентриситетом ПС относительно ЦФС (рис. 12.14, слева внизу). При этом у данной обезьяны не выявлено асимметрии ЛП по горизонтали для первичных саккад (рис. 12.14, слева вверху); ЛП периоды уменьшались в направлении вниз.

У обезьяны К в правой половине поля зрения выделяется фокус корректирующих саккад малых амплитуд (рис. 12.14, справа внизу). Следует отметить, что данный фокус малых амплитуд корректирующих саккад у этой обезьяны примерно совпадает с фокусом меньших ЛП первичных саккад (рис. 12.14, справа вверху). Такое совпадение означает, что в поле зрения животного имеется область, появление ПС в которых вызывает саккады с меньшими ЛП и большей точностью. Подобные соотношения этих фокусов отмечались и у других (кроме обезьяны А) животных.

Заключение

Во многих работах по исследованию пространственного зрительного внимания феномен укорочения ЛП саккад к стимулам находящимся в некоторой области (т.е. «облегчение» выполнения саккад в направлении этой области), трактуется как показатель, свидетельствующий о концентрации зрительного внимания на этой области (Posner, 1980; Hughes, Zimba, 1985). В нашем исследовании ЛП саккад к ПС совершались в ситуации фиксации зрительного внимания на ЦФС, т.е. в ситуации так называемого несмещенного внимания. Тем не менее, полученные результаты свидетельствуют о наличии областей, саккады к которым «облегчены» или «затруднены». Условия несмещенного зрительного внимания позволяют предположить, что подобное «облегчение» является следствием исключительно облегчения или затруднения выполнения моторного действия (целенаправленной саккады) к этим областям.

Распределение длительностей ЛП саккад показывает, что влияние фактора пространственного положения цели саккады вносит изменения, сравнимые с вкладом процессов сброса внимания. Показатель длительности ЛП саккады (как фактор, отражающий направленность и степень вовлечения внимания) включает в себя и (1) собственно факт фиксации внимания, и (2) облегчение выполнения моторной команды к данной области зрительного поля вне зависимости от направленности внимания. В рамках премоторной теории внимания (Rizzolatti et al., 1987) можно предположить механизм, объясняющий это явление. Активация некоторой об-

ласти моторных программ в моторной карте верхних двухолмий может развиваться на фоне разной степени активации точек моторной карты. Пространственная суммация этих двух процессов определяет разную длительность выполнения моторных программ осуществления саккад к разным точкам пространства.

Следствием наличия постоянного облегчения выполнения моторных программ без влияния процессов внимания является то, что параметр длительности ЛП саккад можно рассматривать как фактор, отражающий степень вовлечения внимания с учетом контроля распределения длительностей ЛП саккад без его смещения.

На приведенных распределениях амплитуд предугадывающих саккад (у обезьян) видно, что они имеют по одному фокусу сгущения в каждой из половин поля зрения (рис. 12.13). Предугадывающие саккады совершаются в отсутствие стимула цели. Они имеют меньшие длительности ЛП (относительно момента выключения ЦФС), чем саккады к появляющимся стимулам. Можно предположить, что выполнение предугадывающих саккад определяется степенью активности нейронов префронтальных полей иницирующих саккады. Распределение спонтанных и предугадывающих саккад, т.е. в отсутствие стимула, показывает предпочтение в выборе того или иного полушария (Fischer, Weber, 1988). В этом случае процентное соотношение предугадывающих саккад совершенных в каждую половину поля зрения может отражать преобладание активности префронтальных полей того или иного полушария, контралатерального по отношению к совершаемым саккадам (рис. 12.13).

Распределения амплитуд и направлений корректирующих саккад показывают наличие фокусов «точности» в тестируемой части зрительного поля. Векторы корректирующих саккад направлены от фокуса «точности». Следовательно, саккады, выполняемые к ПС, отклоняются по направлению к фокусу «точности», т.е. фокус «точности» является аттрактором саккад. Можно предположить, что выполнение саккады осуществляется при совместном участии двух процессов – выполнении саккады к ПС и ее смещении к фокусу «точности».

Результаты сравнительного исследования асимметрии ЛП саккад внутри отряда приматов показали, что у человека асимметрия носит более сложный характер, обусловленный высшими психическими функциями. Асимметрия амплитудно-временных свойств саккад у обезьян оказалась относительно проста и практически не изменялась при вариациях пространственных свойств зрительной среды. Кроме того, различие в асимметрии ЛП саккад заключается в том, что человек быстрее совершает

саккады вверх, а обезьяны – вниз. Такие различия в асимметрии по вертикали определяются, по-видимому, биологическими особенностями низших обезьян и филогенетических предков человека – человекообразных обезьян.

Глава 13

АСИММЕТРИЯ РУК: ЦЕНТРАЛЬНОЕ ИЛИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ?

*Б.И. Гутник, В.И. Кобрин** , Р. Дегабриль****

Введение

Начиная с гениальной догадки П. Брока (Broca, 1961), асимметрия как принцип организации отмечалась у животных и людей на разных уровнях, структурном (Baskerville, 1992; Hellige, 1993; Watkins et al., 2001; Highley et al., 2002; Luders et al., 2005; Sarringhaus et al., 2005), функциональном (Beric et al., 1997), когнитивном (Toga, Thompson, 2005) и поведенческом (Province, Cunliffe, 1972; Annett et al, 1979; Province, Magliaro, 1989, 1993; Gutnik, 1990; Gutnik et al., 1997, 2004). Полагают, что латерализация может быть связана с действием разных факторов, например, эволюционных (McGrew, Marchant, 1997; Rigamonti, 2005; Palmer, 2005.), наследственных (Toga, Thompson, 2005), возникающих в период роста и развития (Geschwind, Galaburda 1981; Thompson et al., 2000), в процессе практической деятельности (Ingram, 1975; Springer, Deutsch, 1981; Roy, Elliott, 1989; Roy et al., 1994; Gutnik, 1990) и в результате патологии (Crow, 1990; Filipek, 1995; Petty, 1999; Sharma et al., 1999; Hendren et al., 2000).

Характерной особенностью моторной активности человека является наличие ведущей руки (handedness), специфический тип асимметрии, характеризующийся тенденцией предпочтения использовать одну из двух рук для выполнения сложных двигательных задач, требующих действия одной рукой (Sainburg, Kalakanis, 2000). Обычно полагают, что праворукость доминирует во всей человеческой популяции, по крайней мере, со времени появления Homo sapiens (Steele, 2000). Очевидно, что степень ручной асимметрии в популяции варьирует, но сравнение данных разных исследований затруднительно из-за методологических разногласий (Marchant, McGrew, 1998). Тем не менее, независимо от разнообразия предлагаемых задач и, следовательно, способов использования ведущей руки

правшами, у людей, несомненно, на популяционном уровне проявляется доминирование правой руки (Elliott, Chua, 1996). Подавляющее большинство людей, как и многие приматы, демонстрируют выраженную асимметрию, обычно с ведущей правой рукой (Annett, Annett, Hudson, Turner, 1979; Todor, Smiley, 1985; Roy, Elliott, 1989; Perelle, Ehrman, 1994; Rigamonti et al., 1998; Sarringhaus et al., 2005). Основанное на анкетировании изучение распределения право- и леворуких пользователей (т.е. распределение ручной асимметрии среди больших выборок, основанное обычно на делении людей по их самооценке, на праворуких, леворуких и использующих в равной мере обе руки) свидетельствует о приблизительно 88-96% праворуких в популяции (Le Roux A, 1979; Springer, Deutsch, 1989; Perelle, Ehrman, 1994). Латерализация функции имеет место у людей во многих парных органах, расположенных в саггитальной плоскости, например, в областях мозга, участвующих в обработке речи и зрительно-пространственной информации. Асимметрия рук, возможно, является побочным продуктом других латерализованных функций больших полушарий (Annett, 1985; Bradshaw, Rogers, 1993; Leask, Crow, 2001). Ведущая рука оценивается по степени предпочтения, с которой предлагаемые действия выполняются, в основном, правой или левой рукой, и является грубым показателем латерализации мозга (Halpern, 1996). Предпочтение руки обычно объясняется с точки зрения влияния корковой асимметрии на различные латеральные проекции двигательной системы, представленные дистальными и, часто, проксимальными отделами конечностей (Gazzaniga, 1970; Di Stephano et al., 1980; Springer, Deutsch, 1981; Bragina, Dobrochotova, 1984; Geschwind, Galaburda, 1987; Lacquaniti, 1989; Kolb, Whishaw, 1995; Velay, Benoit-Dubrocard, 1999). Но некоторые авторы имеют противоположную точку зрения, согласно которой ведущая рука и латерализация определяются до некоторой степени разными механизмами (Bryden et al., 1994). Склонность людей использовать для сложной двигательной активности правую руку в большей степени, чем левую, обнаруживается во всех известных культурах (Hardyck, Petronovich, 1977, Harris, 1980, 1990; Peters, 1995; Holtzen, 2000). Предпочтение правой руки отмечается у людей по ходу всей изученной истории (Coren, Porac, 1977) и, возможно, существует в течение более миллиона лет (Toth, 1985). Кроме того, моторная асимметрия с предпочтением использования правой стороны обнаружена у многих приматов и, вероятно, также у низших животных (Helmkamp, Falk, 1990, Bryden и др., 1997; Rigamonti и др., 1998; Hopkins, Russell, 2004; Sarringhaus и др., 2005). Есть сведения, что у шимпанзе обычно правые вторые пястные кости занимают более значи-

тельную площадь, чем левые, но эти данные статистически недостоверны (Sarringhaus и др., 2005).

Предпочтение определенной руки, по-видимому, связано с асимметрией в той части мозга, которая ее контролирует. White и др. (1994) обнаружили, что области коры большого мозга, регулирующие каждую верхнюю конечность, на самом деле отличаются в объеме примерно на 7%. Так, у праворуких людей левая соматомоторная кора, контролирующая правую верхнюю конечность, примерно на 7% больше, чем соответствующая кора правой стороны мозга (двигательные пути к конечностям пересекаются). Хотя трудно решить, является ли это различие причиной предпочтения или результатом предпочтительного использования одной руки.

Существуют также данные о связи между предпочтением руки и речью: у большинства людей речевой центр расположен в левом полушарии большого мозга, на той же стороне, что и кора, контролирующая предпочитаемую руку (Rasmussen, Milner, 1977; Ponton, 1987; Connor, 1991; McKeever et al., 1995). Но в исследовании Bryden (Bryden et al., 1994) корреляции между сообщениями об индивидуальном предпочтении и преимущественным использованием правого уха позволяют полагать, что при установлении латерализации языка используются иные способы оценки асимметрии рук, чем при обычном определении ведущей руки. Эти данные могли бы стать основой для предположения о том, что ведущая рука и латерализация языка определяются отчасти разными механизмами. Современные теории об индивидуальных различиях ведущей руки у человека предполагают разные причины этих различий. Согласно одним из них, генетические механизмы играют важную, но не исключительную роль (McGee, Cozad, 1980; Annett, 1985; McManus, Bryden, 1992; Corballis et al., 1996; Vogan, Tabin, 1999). Другие выделяют роль обучения, жизненного опыта и тренировки (Perelle et al. 1981; Provins, 1958, 1967a,b, 1997 a,b; Gutnik, 1990) или ранних биологических событий (Yeo et al, 1993).

Определение доминантной руки: исполнение или предпочтение?

Многие исследователи полагают, что по степени преимущественного использования одной руки можно оценить некоторые подлежащие биологические переменные (Annett, 1985). Обычно допускается, что выделение ведущей руки может рассматриваться в двух разных аспектах: а) пред-

почтение пользоваться одной рукой по сравнению с другой в поведенческих реакциях; б) более высокая «сноровка» другой руки по сравнению с первой (Calvert, Bishop, 1998).

Степень преимущественного использования одной руки варьирует в популяции, но сравнение данных различных исследований затруднительно из-за многих методологических различий (Marchant, McGrew, 1998). Очень трудно сказать, какой именно аспект асимметрии рук связывается с наблюдаемой функциональной или анатомической асимметрией, поскольку разные исследователи используют разные способы оценки предпочитаемой руки (Bryden et al., 1996, 1997). Несмотря на длительность исследования этой проблемы, нет четкой договоренности об определении, какую руку считать ведущей, или о точной категоризации участников эксперимента. В исследованиях оценивались оба аспекта, причем при оценке степени праворукости, леворукости или смешанного типа ведущей руки особые задачи или предметы, предлагаемые участникам экспериментов, значительно варьировали от одного исследователя к другому (Annett et al., 1974, 1979; Flannery, Balling, 1979; Mascie-Taylor et al., 1981; Bragina, Dobrochotova, 1984; Saunders, Campbell, 1985; Roy, Elliott, 1989; Hellige, 1993; Roy и др., 1994; Elliott, Chua, 1996; Gutnik, Hyland, 1997; Provins, 1997).

Мануальная «преференция» - общий подход

Давно известно, что люди различаются по устойчивому использованию руки (Lauterbach, 1933; Hildretch, 1949). В клинических исследованиях доминирование руки с точки зрения предпочтения определялось на основе представления человека о ведущей руке (Roy et al, 1994). Но в научных исследованиях чрезвычайно важно использование количественных и предпочтительно стандартизированных форм оценки ведущей руки (Cerpasek, 1990), и уровень предпочтения исследуется с помощью множества вопросов в разных реестрах. Все эти вопросы касаются выполнения некоторых различных действий, обычно требующих участия одной руки, среди которых особенно выделяются письмо и рисование (Raczkowski и др., 1974; White, Ashton, 1976; Levy, Reid, 1976; Roszkowski и др., 1981; Chapman, Chapman, 1987; Peters, Murphy, 1993). Некоторые исследователи демонстрируют, что «ориентироваться лишь на пишущую руку недостаточно для определения ведущей руки, поскольку слишком многие люди говорили о том, что их либо поощряли, или заставляли изменить их пишущую руку» (Bryden et al., 1996). Самоопределение себя строго право-

руким или строго леворуким лучше предсказывало результат категоризации ведущей руки по вопроснику, чем рука, используемая для письма (Chapman, Chapman, 1987). Raczkowski с коллегами (1974) продемонстрировали недостаток достоверности результатов различного анкетирования, связанный с тем, что люди, отвечавшие на вопросы, не обязательно выполняли действия именно так, как об этом заявляли. Например, на вопрос о том, как человек держит иглу при вдевании в нее нитки, ответы могут быть разными из-за того, привычное или непривычное это действие для данного человека. Bryden и др. (1994) показали, что различия между группами по ведущей руке были в определенной степени больше, если ведущая рука определялась по вопросам о предпочтениях, а не на базе самоотчета. Исследования Provins, проведенные в 1997 году, предоставили веские основания для заключения, что в случаях наличия асимметрий, они просто представляют дополнительный пример хорошо документированной активно-специфической природы двигательных навыков и чрезвычайно длительных периодов обучения или жизненного опыта, которые необходимы для их освоения и безукоризненного исполнения. Эта специфичность двигательного навыка и мануальной асимметрии легко объясняет большинство обычно отмечаемых различий между оценками предпочтения руки и «сноровки» разных рук, поскольку эти альтернативные оценки ведущей руки редко использовали один и тот же диапазон или набор задач. В исследовании Steenhuis (1999) была подгруппа испытуемых со смешанным типом использования рук, которые идентифицировали себя леворукими, писали левой рукой и лучше владели левой рукой при выполнении точечных действий, но были праворукими в других отношениях. В целом, литературные данные указывают, что полное описание принадлежности к определенному типу ручной асимметрии может быть обеспечено только при **должном внимании к методам оценок предпочтения и исполнения**, которые используются. Более того, в раннем исследовании Steenhuis с сотрудниками направленность предпочтения руки была более достоверной, нежели степень этого предпочтения. Эти данные поддерживают многоаспектный подход к асимметрии рук, при котором можно достоверно оценивать и направленность, и степень (Steenhuis et al., 1990). Ручное предпочтение для использования инструментов и манипуляций с другими объектами сильно латерализовано у самозаявленных право- и леворуких, тогда как предпочтение для собирания объектов, как очень маленьких, так и относительно тяжелых, гораздо менее латерализовано (Steenhuis, Bryden, 1989). Многие исследования по ручному предпочтению, возможно, мультифакториальны (Healey et al.,

1986; Kang, Harris, 2000; Steenhuis, Bryden, 1989; Bryden et al., 1991; Steenhuis et al., 1993; Singh, Bryden, 1994; Steenhuis et al., 2001). Согласно Geshwind и Galaburda (1987), ручное предпочтение для тонких дистальных движений и предпочтительный выбор руки для выполнения более грубых проксимальных движений (забивание гвоздей, бросание камня, размахивание топором) могут контролироваться не одними и теми же структурами ЦНС, и некоторые результаты опроса отражают эти соображения (Healey et al., 1986). Некоторые люди, которые пишут одной рукой (особенно, левой), бросают противоположной (правой) рукой, и наоборот (но это, по-видимому, бывает реже) (Watson, Kimura, 1989; Peters, Servos, 1989; Peters, 1990; Gilbert, Wisotsky, 1992; Peters, Pang, 1992). Tan (1988, 1992) сообщал, что у женщин в большей степени, чем у мужчин, проявляется тенденция к праворукости в отношении пользования кистью. Также есть сведения о том, что среди мужчин больше процент леворуких и со смешанным предпочтением рук, чем среди женщин (Le Roux, 1979; Saunders, Campbell, 1985; Beric et al., 1997). Разработано много реестров для выявления ручной асимметрии, но исследователи чаще используют: (1) Эдинбургский реестр для оценки этого показателя (Oldfield, 1971; Saunders, Campbell, 1985; Brito et al., 1989; Tan, Kutlu, 1992; Gutnik, Hiland 1997a,b; Akar et al., 2002; Canakci et al., 2002; Orbak et al., 2002; Krommydas et al., 2003; Gentilucci et al., 2001), а также (2) анкету Аннета (Annett, 1970; Tan, 1992; Doyen et al., 2001), (3) модифицированную шкалу по определению ведущей руки Briggs-Nebes (Briggs, Nebes., 1975; Loo, Schneider, 1979; Hicks et al., 1998; Houran et al., 2003) и, (4), содержащую 32 вопроса анкету Waterloo по определению ручной асимметрии (Steenhuis, Bryden, 1989; Obrzut et al., 1992; Tan, 1992; Steenhuis et al., 1990; Mandal et al., 1998; Bryden et al., 2005). Очень часто предпочтение оценивается по шкале Гешвинда (Geschwind) с подсчетом баллов от 0 (нет предпочтения) до ± 100 (максимальная степень предпочтения, где «+» - предпочтение правой руки, а «-» - предпочтение левой руки) (Tan, 1992; Akar et al., 2002; Gumustekin et al., 2004). Главной проблемой является то, что критерий, по которому оценивается любая анкета, остается неопределенным, и невозможно разработать какой-либо критерий для подтверждения категории «рукости», который будет удовлетворять каждого. По-видимому, не требует доказательств, что любой аспект ручного предпочтения в большей степени связан с мозговой организацией, чем что-либо иное (Bryden et al., 1996). Данные Hicks и др. (1998, 1999) подчеркивают необходимость обращать внимание на устойчивость и неустойчивость использования руки. Steenhuis с сотрудниками пришли к заключению, что действие,

которое ассоциируется с ручным предпочтением, давало более достоверные данные, чем степень ручного предпочтения, оцениваемая по совокупному числу вопросов в анкете (Steenhuis et al., 1990). Healey, Liederman и Geschwind (1986) предположили, что степени ручной преференции могут различаться на основе тех движений, которые требуют участия с одной стороны, дистальной мускулатуры (пальцы и кисть) и, с другой стороны, проксимальной мускулатуры.

Согласно Steenhuis и Bryden (1989) предпочтение руки является мультифакториальным с двумя главными факторами и различным числом второстепенных факторов. Первый фактор, о котором они сообщали, связан с «квалифицированными» действиями. Предпочтение пользоваться определенной рукой при работе с инструментами и манипуляциями с другими объектами сильно латерализовано у самозаявленных право- и леворуких. «Менее квалифицированные» действия, такие как поднятие предметов, рассматриваются как второй и третий фактор. Предпочтение для поднятия предметов, включая очень небольшие и относительно тяжелые, гораздо менее латерализовано, хотя, по-видимому, существуют различия между действиями, требующими развития силы и не требующих этого. Четвертый фактор связан с использованием дубин и топоров, бимануальная активность. Турецкие исследователи (Nalscaci et al., 2002), использовали модель анкетирования по Шарман, Шарман, которая требует от исследуемых указывать, какой рукой они обычно пользуются для различных действий, таких как письмо, рисование, бросание, пользование молотком, зубной щеткой, ластиком по бумаге, ножницами, зажигание спички, встряхивание банки с краской, пользование ложкой, отверткой, откручивание крышки банки и использование ножа. Каждый вопрос оценивался как «1» для правой, «2» для любой или «3» для левой, и отнесение субъекта к определенной категории по предпочтению руки оценивалось в баллах от 13 (самые сильные праворукие) до 39 (самые сильные леворукие). В этом исследовании 449 субъектов заполнили вопросник, и 43 субъекта участвовали в повторном тестировании через 3 недели после первого исследования. Для определения валидности опросника, тонкая двигательная активность оценивалась с помощью задачи с постукиванием пальцем. В анализе с использованием бальной оценки для всех вопросов анкеты, самым лучшим вопросом был вопрос об «использовании молотка», тогда как худшим был вопрос об «отвинчивании крышки банки». Факторный анализ выявил два фактора: квалифицированные и неквалифицированные действия.

Выделение ведущей руки на основании этого фактора было менее тенденциозным в отношении латерализации, чем по другим факторам, которые включали такие тонкие моторные действия как письмо или рисование. Эти результаты позволяют предположить, что мануальная преференция обуславливается более чем одной функциональной системой, и что эти системы могут быть независимо латерализованы. Bryden et al. (1997) пришли к заключению, что исследователи асимметрии у человека и животных должны сталкиваться с такими трудными проблемами измерения, как отношение между предпочтением и исполнением, а также влияние позы и требований выполняемой задачи. Кроме того, различные сенсорные и моторные особенности могут быть взаимосвязаны у людей, но не прямым путем. Удивительно, что при опросе почти 2000 случайно выбранных студентов университетов, которых спрашивали о том, какую руку они обычно используют при выполнении 75 видов обычной моторной активности, лишь 7 человек сказали, что они всегда пользуются правой рукой для каждой задачи, и никто не сказал, что пользуется исключительно левой рукой (Province, Milner, Kerr, 1982). Поскольку список из 75 задач обеспечивает лишь неадекватную выборку действий, которыми люди в норме занимаются каждый день, есть причина сомневаться в степени использования привычной руки в этих каждодневных действиях. В этом исследовании примерно 95 студентов сказали, что они всегда используют ту же руку для письма, но примерно 25% сообщили, что они обычно поднимают кнопки, которые уронили на пол, используя только правую руку.

Эти результаты объяснимы, поскольку предпочтение руки может меняться в зависимости от выполняемой задачи: сравнение двух измерений может быть правомерным только в том случае, если они связаны с одними и теми же действиями. Интерпретация результатов, полученных при тестировании разных активностей, очень трудна для исследователя. Например, хотя реестры для исследований, проводимых с целью оценки используемой руки, обычно включают много вопросов, связанных с ежедневным жизненным опытом, например, использование руки при письме, чистке зубов, расчесывании волос, резании ножом, еде ложкой, владении теннисной ракеткой и тесте на сжатие пальцев в кулак.

Но в этой особой активности письмо рассматривается как сложный навык, который требует предварительно запрограммированной последовательной мышечной активности, хорошо развитой и в значительной степени практикуемой одной рукой и редко, или никогда люди не пытаются писать другой рукой. Наоборот, сжимающая сила кисти была выбрана как простая двигательная задача, которая не вовлекает специфически упорядоченной во времени и пространстве (предварительно запрограммиро-

ванной) мышечной активности. Предпочтение руки также базируется на природе каждой задачи, особенно относительно вовлекаемого моторного навыка, который в свою очередь зависит от предыдущей тренировки и жизненного опыта (Province, 1997). Provins и сотрудники (Provins, 1967; Province, Cunliffe, 1972; Provins et al., 1982; Province, 1997) пришли к заключению, что использование руки определяется отчасти жизненным опытом и обучением, независимо, случайным или намеренным. Именно поэтому число изученных характеристик латерализации может быть важно, как и активность, о которой исследуемого спрашивали; 75 вопросов особенно рекомендуются для исследования право- и леворукости (Provins et al., 1982), поскольку они охватывают все основные аспекты двигательной деятельности.

Мануальная асимметрия при двигательной активности

Согласно немногочисленным продолжительным исследованиям, где изучалось развитие двигательной активности доминантной руки при выполнении грубой ручной работы от младенчества до детского возраста, стабильность предпочтения руки с возрастом постепенно увеличивается (Gessell, Ames, 1947; Fennell et al., 1983). Стабильность предпочтения руки увеличивается также с детского возраста до пубертатного (Gutnik, 1990; Harris, 1992 – цит. по Dewey, 1996). В других работах осуществлялась попытка исследовать мануальную асимметрию у младенцев путем наблюдения за спонтанными движениями конечностей (Valentine, Wagner, 1934 – цит. по Dewey, 1996), хватательными движениями (Caplan, Kinsbourne, 1976) и направленными движениями к объекту (Diffranko et al., 1978).

Хотя большинство людей сами себя относят к право- или леворуким, не совсем ясно, должна ли предпочтительная рука определяться на основе реестров предпочтений, по результатам выполнения заданий, связанных с ручной работой, или комбинацией этих методов.

Ведущая рука, или мануальная асимметрия, характеризуется тенденцией предпочтения пользоваться одной из рук при выполнении квалифицированной работы, требующей использования одной руки. Для выяснения вопроса о том, связано ли наличие предпочтения руки с асимметрией двигательного нервного контроля, в прежних исследованиях выявляли асимметрию нервного двигательного контроля и сравнивали работу доминантной и недоминантной рук во время их движений. В ряде исследо-

ваний показано, что преимущество доминантной руки в достижении точности не было очевидным при баллистических движениях (с низкой точностью и высокой скоростью) и выявлялось лишь при увеличении требований к точности при выполнении экспериментальной задачи (Flowers, 1975; Steingruber, 1975; Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993; Elliott и др., 1994). В некоторых работах обнаружена более эффективная коррекция траектории доминантной рукой в фазе замедления (Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993), тогда как другие приписывали это преимущество точности, оцениваемой по исправлению маленьких стрелок, в начальной фазе ускорения (Annett et al., 1979; Roy, Elliott, 1986). В некоторых сообщениях (Flowers, 1975; Steingruber, 1971; Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993; Elliott et al., 1994) предполагалось преимущество доминантной руки для механизмов исправления ошибок, тогда как позже предполагалось, что планирование движений может быть более эффективно и согласуется с доминантной рукой (Carsop et al., 1990; Carson et al., 1990, 1995; Elliott et al., 1993).

Альтернативой реестру предпочтений является проведение определенной формы тестирования, в которой исследуемый должен выполнять простые движения одной рукой. Annett использовала задание по перемещению колышков, согласно которому испытуемый должен переместить ряд маленьких штырьков из одного ряда отверстий в другой ряд как можно быстрее (Annett, Kilshaw, 1983; Annett, 1985). Авторы сообщили, что популяционное распределение подразделяется на две нормальные группы (одна большая, со средним показателем, сдвинутым вправо, и одна небольшая группа, со средним значением близким к нулю). В настоящее время ручные навыки часто оцениваются по результатам теста на перемещение штырьков, особенно, по времени выполнения этого теста (Tan, 1992; Tan, Akgun, 1992; Tan, Kutlu, 1992).

Наоборот, Tapley, Bryden (1985) сообщили данные группового тестирования, при котором испытуемых просили ставить точки в каждый из ряда небольших кружочков как можно быстрее. Их популяционные данные тоже разделились на два нормальных распределения, но в этом случае в одном средняя была сдвинута вправо, в другом влево. Одно из объяснений этого различия состоит в том то, что тест Tapley и Bryden является групповым тестом с использованием бумаги и карандаша, отражая определенные свойства письма, и более четко коррелирует с пишущей рукой, чем с вопросами по реестру предпочтений (Steenhuis, Bryden, 1989). Напротив, тест Annett выполняется индивидуально и имеет мало общего с письмом (Annett, 1985).

Предположено много производственных тестов, основанных на различных двигательных поведенческих актах. Например, Sappington (1980) исследовал взаимосвязи трех широко используемых поведенческих оценок латерального доминирования руки, балансирования штыря, размещения колышков и силу сжатия. Peters и Durdning (1978, 1979) показали, что скорость, с которой человек может нажимать на клавишу указательным пальцем, является надежным тестом и коррелирует с оценками ручного предпочтения. Vогоd и сотрудники (1984) предложили тест, в котором задачей является размещение метки в центре бычьего глаза из четырех концентрических кругов – эта особая задача проводится на скорость, когда измеряется общее время, необходимое для поражения 32 мишеней, или на точность, когда от человека требуют, чтобы он попадал в новую мишень каждые 0,4 секунды. Авторы показали, что этот тест не различается у лево- и праворуких и оценки как по скорости, так и по точности коррелируют с предпочтением руки и скоростью постукивания (tapping speed). Доминирование руки можно определить, используя разнообразные методы (Plato и др., 1980, 1984). Plato и сотрудники (1984), однако, обнаружили, что набор стандартизированных функциональных тестов (например, письмо, работа молотком) мало что добавляет к обычному определению ведущей руки путем простого опроса человека, является ли он право- или леворуким. В связи с этим Roy и др. (1994) определяли доминирующую руку по впечатлению самого субъекта о его ведущей руке.

Целью исследования Doyen and Carlier (2002) было признание обоснованности теста Бишопа по доставанию карт (Bishop et al., 1996) во французской популяции. Тесты Annett с перемещением штырьков (1985) и Пердью с перфорированной дощечкой (Tiffin, 1948) также использовались для оценки мануального предпочтения. Подгруппы право- и леворуких устанавливались согласно мануальному предпочтению, оцененному по опроснику Аннета (1985). Была протестирована выборка из 260 взрослых, включая 158 человек, по их собственной оценке праворуких, 77 леворуких, и 25 владеющих одинаково хорошо обеими руками. Три теста на «ловкость» рук и опрашивание представили хорошие метрические качества (единообразие, надежность, подтверждаемую повторным тестированием). Однако, установление подгрупп латеральности (в особенности леворуких) как функции мануального предпочтения, не может признаваться обоснованными с позиции классических задач или теста Бишопа, которые используют комбинацию свойств и предпочтения и исполнения. Charman, Charman (1987), используя опросник из 13 вопросов, отобранных из опросника Raczkowski с соавторами (1974), обнаружили относи-

тельно высокую корреляцию между ответами на вопросы и непосредственной поведенческой оценкой ведущей руки.

Некоторые авторы (Mikheev et al., 2002) обнаружили, что высоко квалифицированные борцы дзюдо чаще предпочитают выполнять некоторые движения левой рукой, чем в контроле, будучи в целом праворукими. Возможно, это связано с тем, что при овладении навыками моторной и постуральной активности (длительное обучение дзюдо) латеральные предпочтения модифицируются, вероятно, благодаря нейропластичности. Более того, в то время как полученные в настоящее время данные поддерживают многомерную оценку ручного предпочтения и исполнения по Steenhuis, Bryden (1989; Steenhuis et al., 1990), некоторые авторы (Doyen, Carlier, 2002) не нашли тесной связи между исполнением и предпочтением. Они делают вывод, что мануальная двигательная латерализация должна оцениваться как многомерный, а не одномерный континуум (Doyen et al., 2001). Steenhuis (1999) пришел к заключению, что **полное описание ведущей руки** может быть обеспечено только при тщательном рассмотрении **природы способов оценки предпочтения**, используемых исследователем.

Согласно сообщениям Tan (1988, 1992), в отношении ручных навыков тенденция к праворукости у женщин выражена больше, чем у мужчин. Tan исследовал также выраженность взаимосвязи между предпочтением и исполнением для особых навыков у леворуких людей. Отмечена положительная прямая корреляция между степенью предпочтения левой руки (оцениваемой по системе баллов Geshwind) и выполнением тонких работ левой рукой. Для навыков, выполняемых правой рукой, эта корреляция была незначительной (Tan, 1989).

В исследовании Plato, Purifoy (1982) ведущая рука определялась по результатам выполнения участниками восьми задач, вовлекающих разные типы «ловкости» рук: человек считался леворуким, если он выполнял любые семь из восьми задач левой рукой; тот же подход применялся при классификации праворукости.

Некоторые исследователи вначале классифицировали группу участников как праворуких, леворуких и амбидекстров только на основе результатов их силы сжатия (Plato и др., 1980, 1984; Plato, Norris, 1980). Вышеупомянутые авторы использовали критерий исполнения (сила сжатия) для классификации ведущей руки: в их исследовании на основе этого критерия 15% всех людей определялись как леворукие, процент гораздо более высокий, чем тот, о котором сообщают другие исследования. (Garn et al., 1976 – 8.4%; Plato, Purifoy, 1982 – 4.6%; Roy et al., 1994 – 6.6%; Gutnik, 1990 – 6.5%). Интересно мнение Roy с соавторами (1994), согласно кото-

рому, «в то время как почти все из тех, кто по силе сжатия был отнесен к праворуким, оценивали себя как праворукие, многие из отнесенных по этому тесту к леворуким, также считали себя праворукими. Вероятно, это неудивительно, поскольку сила сжатия измеряет лишь один аспект ведущей руки – мышечную силу при сгибании пальцев – и не обязательно отражает сноровку руки или степень нейромышечного контроля в целом» - стр. 208.

В связи с этим Plato и Purifoy в 1992 году для классификации доминирующей руки вместо силы сжатия использовали серии стандартизированных функциональных тестов (включающих тестирование и силы, и ловкости), и получили результаты, более похожие на результаты, демонстрируемые другими исследователями (4,6% леворуких людей).

Некоторые другие авторы выражают мнение, что предпочтение и исполнение должны тестироваться вместе. В специальных экспериментах Rigamonti и сотрудников (1998) десять свинохвостых макак-самок (*Macaca nemestrina*) тестировались на предпочитаемую руку и ловкость рук (т.е. скорость выполнения задания и частоту ошибок). Экспериментальная задача была естественной, связанной с адаптивными ручными навыками и тонкими манипуляциями: обезьяны должны были вытащить небольшую пищевую приманку, помещенную в вертикально, и чтобы вытащить каждый шарик необходимо было точное противопоставление большого и указательного пальцев. Каждая обезьяна тестировалась 10 раз в течение 10 разных дней. Результаты выявили индивидуальное, а не характерное для популяции, ручное предпочтение; однако, была обнаружена тенденция доминированию правой руки. Результаты в отношении более ловкой руки показали связь между частотой ошибок и ручным предпочтением, поскольку предпочитаемая рука делала меньше ошибок. Другое и неожиданное наблюдение было отмечено при оценке сноровки по скорости выполнения задания: у взрослых особей левая рука была быстрее, чем правая. Авторы пришли к заключению, что разные типы двигательных навыков по-разному выполняются с позиции предпочтения руки.

Французские исследователи оценивали двигательную сноровку рук у двух групп право- и леворуких юношей с помощью теста постукивания пальцем, где подсчитывается максимальная частота постукивания (Herve et al., 2005). Используя морфометрический метод, основанный на получении изображения трехмерного пространства (Voxel Based Morphometry method), они оценивали объем серого вещества (GMV) верхнего региона центральной борозды (CS) левого и правого полушарий. Множественный регрессивный анализ показал, что в группе праворуких максимальная

частота нажатий правой рукой коррелировала положительно с объемом серого вещества (GMV) левой центральной борозды, но отрицательно с этим показателем справа. Аналогичный анализ показал, что у леворуких максимальная скорость нажатий недоминантной правой рукой в значительной степени коррелировала с объемом серого вещества (GMV) ипсилатеральной центральной борозды (CS), но незначительно с этими показателями в отношении контрлатеральной CS. Эти результаты могут быть связаны с различиями в организации двигательных систем в этих двух группах, возможно, в отношении специализации левого полушария для быстрых повторных движений у праворуких, что проявляется иначе у леворуких.

В экспериментах Provins, Magliaro (1989) тридцать мужчин, из которых по самооценке 20 были праворукими, а 10 леворукими, тестировались с помощью задач по силе сжатия и письму каждой рукой, в нормальных условиях и на фоне экспериментально вызванного утомления. На основе балльной системы вопросника леворукие были подразделены на две группы, состоящие из 10 наиболее леворуких субъектов и 10 наименее леворуких. Тест на силу сжатия показал небольшое, но важное ухудшение исполнения для обеих рук при утомлении. При выполнении задачи, связанной с письмом, отмечалось аналогичное значимое неблагоприятное влияние утомления для всех групп, как и большое существенное различие при выполнении задачи предпочитаемой и не предпочитаемой руками при нормальных условиях, которое уменьшалось на фоне утомления.

Объяснение этих различных эффектов обсуждалось с точки зрения более высокой эффективности предпочитаемой руки при выполнении высоко развитого навыка письма. В более поздних экспериментах Provins, Magliaro (1993) участники демонстрировали разный характер деятельности, основанной на письме рукой и силе сжатия. Результаты исследования подчеркивают важность использования одних и тех же критериев при осуществлении сравнений между предпочтением и исполнением, и выделяет необходимость распознавать и контролировать влияние предыдущей тренировки или жизненного опыта.

В исследовании Annett (1992) четыре группы тестов, связанных с тонкими ручными навыками (рисование квадратиков, расставление точек между мишенями, проведение линий между мишенями и пробивание дырок через мишени), предъявлялись группам студентов и школьников, большинство из которых также тестировались индивидуально с помощью теста по перемещению штырьков. Каждая новая задача сравнивалась с тестом перемещения штырьков с целью стандартной оценки асимметрии

рук по навыкам (для обеих рук), при этом использовались четыре специфических критерия сравнения. Удивительно, что степень асимметрии более сильно ассоциировалась с балльной оценкой для левой руки, чем с балльной оценкой для правой руки.

Castiello, Bennett, Stelmach (1993) исследовали кинематическую организацию на модели движений доставания и схватывания. Они сделали вывод, что кинематическая параметризация независима для каждой конечности и более очевидна для билатеральных задач, которые требуют функционально независимых действий.

Barral, Debu (2002) исследовали праворуких 5-летних детей, выполняющих пространственно нацеленные движения по предварительному сигналу. Они обнаружили, что точность в пространстве была меньше при нацеливании недоминантной рукой у мальчиков, но не у девочек. Эти результаты позволяют полагать, что множественные стратегии движений уже имеются у ребенка в возрасте пяти лет. Они показали, что функциональное преимущество правой руки во время движения, обычно характерное для праворуких мужчин, не проявляется у мальчиков 5 лет.

Не считая ранней работы Bair (1901), большинство последующих исследований показали, что задачи, которые требуют простых изолированных движений пальцев одной кисти, обычно выполняются одинаково хорошо и на правой и на левой стороне (Parlow, 1978; Jason, 1986; Provins, 1997). Одним из наиболее часто используемых критериев для оценки различий в двигательной сноровке между сторонами является скорость повторяющихся движений пальцев, кисти и руки (Provins, 1956; Kimura, Davidson, 1975; Todor, Kyprie, Price, 1982). Во всех этих исследованиях было обнаружено, что номинально предпочитаемая рука работает быстрее. Сообщали и другие данные, показывающие весьма достоверные подобного рода различия между сторонами для постукивания пальцем (Provins, Cunliffe, 1972). Кроме того, в некоторых исследованиях показано, что при выполнении теста постукивания ведущая рука менее вариабельна, чем недоминантная рука (Provins, 1956; Peters, Durdin, 1979; Todor, Kyprie, 1980). Были проведены ряд экспериментов, которые показали, что тренировка значительно улучшает скорость постукивания недоминантной рукой, и в результате этой тренировки исчезало различие между предпочитаемой и не предпочитаемой руками по скорости постукивания (Province, 1958; Peters, 1976, 1981). Также тренировка влияет на качество выполнения недоминантной рукой теста с перфорированной доской, который вовлекает программирование движений всей руки и пальцев в попытке переместить объекты как можно быстрее из одного места в другое

(Annett et al., 1974, 1979; Annett, 1985). Glencross (1970) исследовал различия между сторонами при выполнении задач, нуждавшихся в последовательной организации движений, которые требовали координированной мышечной активности в окрестности ряда различных суставов – он использовал задачу, в которой испытуемый должен завести (машину) при помощи рукоятки, используя при этом неоднократные движения всей руки в области локтевого и плечевого суставов. Он сообщил, что максимальная скорость вращения рукоятки была значительно выше для предпочитаемой руки.

Таким образом, возможно, что некоторые генетические влияния определяют направление или степень предпочтения и исполнения (Corballis et al., 1980; Gangestad, Yeo, 1994; Janske, Steinmetz, 1995). Однако есть значительные сомнения в том, что только гены ответственны за доминирование руки. Жизненный опыт и обучение выступают в роли совокупного влияния внешней среды на различия между руками в предпочтении и эффективности работы (Provins, 1997). Если все или некоторые из нейромышечных компонентов, участвующих в формировании специфического навыка, имеют программы, совпадающие с другими навыками, например, при удержании карандаша и манипуляциях с ним при рисовании требуются многие из тех же нейромышечных компонентов и действий, как при движении пальцев и кисти при письме, и поэтому выборы предпочитаемой руки для двух этих задач высоко коррелируют между собой (Oldfield, 1971, Peters, Murphy et al., 1993). Provins (1997) полагал, что «при освоении таких игр как теннис, бадминтон и сквош, можно ожидать, что постепенное совершенствование владения ракеткой определенной рукой в процессе обучения одной из этих игр приведет к положительному переносу умения обращаться с ракеткой той же рукой при последующем обучении другой игре». Но это также предполагает, что увеличение уверенности в эффективности использования определенной руки для некоторых похожих навыков может иметь другой обобщающий эффект. Когда одна сторона становится более умелой и надежной в выполнении этих привычных задач, может возрасти вера в способность этой стороны справиться с любыми другими действиями, связанными с предыдущими. Следовательно, иногда предпочтение использовать определенную руку для относительно простой или новой задачи может быть выраженным, что не обязательно поддерживается превосходством при исполнении (Provins, 1997).

Несмотря на общепринятое мнение, что наличие ведущей руки связано с различиями в нервном контроле каждой руки, механизмы, ответственные за эти различия, остаются спорными. Некоторые предварительные

исследования, оценивающие ведущую руку, определяли время реакции, время движения, и точность конечного положения быстрых целенаправленных движений рук. Ожидалось, что оценка таких действий позволит дифференцировать механизмы баллистических движений («открытой петли»), которые, по определению, не находятся под влиянием сенсорной обратной связи, от механизмов «замкнутой петли», по определению управляемых сенсорной обратной связью. Это деление появилось под влиянием идей Woodworth (Woodworth, 1899) and Fitts (Fitts, 1966, 1992; Fitts, Radford, 1966) и поддерживается исследованиями контрастных быстрых целенаправленных движений, осуществляемых при разных требованиях к точности (Keele, Posner, 1968; Schmidt, 1969; Schmidt, Russell 1972; Schmidt, 1988; Schmidt, Lee, 1999; Wallace, Newell 1983). Однако, такие попытки дифференцировать эффекты сенсорной обратной связи на работу доминантной и недоминантной руки привели к неоднозначным результатам, оставив открытым вопрос, как еще можно понять нервную основу наличия ведущей руки (Carson et al., 1990, 1992; Elliott et al., 1994, 1995; Flowers 1975; Roy, Elliott, 1986; Roy et al., 1994; Sainburg 2002; Todor, Cisneros, 1985). Недавно полученные данные из Department of Kinesiology of the Pennsylvania State University демонстрируют роль регулирующих влияний межсегментарной динамики в преимуществе доминантной руки при целенаправленных движениях (Sainburg 2002; Sainburg, Kalakanis, 2000). Эти исследования выявили, что вращающие моменты мышц были лучше координированы в локтевом и плечевом суставах доминантной руки. Более того, искривления траектории доминантной руки не зависели от взаимодействия вращающих моментов, воздействующих на один сегмент конечности, при движении соседних сегментов конечности, тогда как искривления траектории недоминантной руки, по-видимому, подчиняются таким взаимодействиям (Sainburg, Kalakanis, 2000). Результаты работы Sainburg и Kalakanis (2000) поддерживают гипотезу, что ручная асимметрия связана с различиями регулирующих влияний на динамику разных конечностей.

Предпочтение и исполнение – применение в клинической практике

Клиническая парадигма стимулировала множество подходов к оценке ведущей руки, обычно эти сообщения касаются «ручного доминирования». В целом, в основе экспериментальных клинических методов лежит

измерение и оценка различных параметров различия между руками согласно индексу шкалы мануальной асимметрии. Это может принимать форму оценки различий максимальной изометрической силы (Brand, Hollister, 1999) или надлежащего факторного анализа на основании данных психометрических тестов и вопросников. Важной в этом отношении является работа (Annett 1970; Annett et al., 1979, Oldfield, 1971), в которой разработан вопросник для выявления ведущей руки с целью оценки ручного доминирования. Использовался традиционный подход к исследованию действий, выполняемых одной рукой, на основе контекстуальной уверенности, что квалифицированные действия человека непременно связаны с особыми способностями так называемой доминантной руки. Однако, согласно сообщению Guiard (Guiard, 1987), в вопросники для выявления ручного предпочтения систематически включаются вопросы, связанные с бимануальными действиями, другими словами, действиями, требующими участия обеих рук. Так, в вопроснике Annett's (Annett, 1967) пять из восьми вопросов относятся к бимануальным действиям, а в популярном Эдинбургском реестре ("Edinburgh Handedness Inventory") (Oldfield, 1971) одиннадцать из двадцати представленных вопросов связаны с бимануальными актами. Композиция из 75 вопросов современного вопросника (Provins et al., 1982) ясно демонстрирует недостаток значимых для изучения мануального предпочтения задач для одной руки, и избытие бимануальных задач. Существует также подход, который основан на оценке объема мышечной массы, поскольку хорошо известно по литературе, что мышечная масса доминирующей конечности выше. Этот феномен обычно объясняют ведущей (связанной с тренировкой) гипертрофией (Епока, 1994).

Время реакции и латерализация двигательной активности

Полушария большого мозга специализируются на разных задачах. Это заставило исследователей думать, что левая рука должна быть быстрее по времени реакции в действиях, вовлекающих пространственные отношения (например, прицеливание в мишень). Результаты Boulinquez и Bartélemy (2000) подтвердили эту идею. Dane and Erzurumluoglu (2003) обнаружили, что среди игроков в ручной мяч, леворукие люди были быстрее, чем праворукие, при тестировании, вовлекающем левую руку, но не было различий между временами реакции право- и леворуких, когда использовалась правая рука. Наконец, хотя среди игроков в ручной мяч по времени реакции праворукие мужчины были быстрее праворуких женщин, та-

ких половых различий не было среди леворуких мужчин и женщин. Авторы сделали вывод, что леворукие люди имеют врожденное преимущество в отношении времени реакции. В давних экспериментах Howes и Boller (1975) у больных с односторонними поражениями любого полушария мозга простое время реакции руки, ипсилатеральной поражению, было значительно увеличенным, но эффект был значительно более выражен, когда поражение касалось недоминантного полушария. Был сделан вывод, что нейроны базальных ганглиев или вблизи них и задней теменной области недоминантного полушария влияют на простое время реакции. В экспериментах с использованием компьютерной мыши Peters и Ivanoff (1999) обнаружили, что у праворуких людей реакция правой руки была, как ожидалось, быстрее, но у леворуких людей быстрота реакции были одинакова для обеих рук. Предпочитаемая рука при выполнении движений обычно была быстрее. Однако преимущество времени реакции предпочитаемой руки по сравнению с не предпочитаемой было таким незначительным, что они рекомендовали менять руки при использовании мыши. Bryden (2002), исследовавший только праворуких людей, обнаружил, что трудность задачи не влияет на различие времени реакции между левой и правой руками.

Было обнаружено, что у испытуемых, которые должны были реагировать на звуковой стимул разгибанием ноги, время реакции было быстрее, если до подачи стимула они осуществляли в течение 3 секунд изометрическое сокращение мышц этой ноги. Можно было ожидать, что мышечное сокращение само по себе должно быть быстрее (поскольку мышца была разогрета и прочее), но удивительно было то, что предсократительная часть времени реакции была тоже короче. Создалось впечатление, что изометрическое сокращение мышцы позволяет мозгу работать быстрее. Gutnik с соавторами (2001) исследовали двадцать четыре обычных студентов политехнического института и 10 типичных игроков регби. Участники исследования должны были реагировать унилатерально простой сенсомоторной реакцией на унифицированный или альтернативный тест. Более короткое время реакции доминантной руки при тестировании простых и сложных звуковых сигналов, независимо от пола и спортивных результатов, объяснялось с позиции специализации левого полушария и разных аспектов механизмов обработки информации.

Возможные физиологические механизмы латерализации мануальных реакций

Кинематический анализ процесса доставания какого-либо предмета позволил предположить, что левое полушарие является доминантным для контроля компонента баллистического движения, который больше зависит от моторных программ; а правое полушарие доминирует в контроле компонента закрытой петли, более зависимого от сенсорной обратной связи (Haaland et al., 2004). Эта гипотеза асимметрии полушарий по типу открытой и закрытой петли предполагает также, что перспективное планирование должно зависеть от левого полушария, а онлайн-модификация ответа, которая определяет процессы закрытой петли, должна зависеть от правого полушария. Французские ученые сообщали, что нормальные праворукие обычно выполняют баллистические целенаправленные движения открытой петли с меньшей систематической ошибкой, при использовании левой, а не правой руки (Guiard et al., 1983). Используя кинематический анализ доставания доминантной рукой у больных с поражением левого или правого полушария, Haaland et al., (2004) обнаружили, что у больных с поражением левого полушария выявлялась снижение начальной максимальной скорости с удлинением фазы замедления и ускорением вторичных максимальных скоростей, а больные с поражением правого полушария проявляли недостатки только в финальном отклонении. Эти различия более совместимы с гипотезой динамического доминирования, которая связывает специализацию левого полушария с регуляцией траектории движения, а специализацию правого полушария с контролем положения, а не с глобальными недостатками обработки информации в системах открытой и закрытой петель.

Различия между конечностями с позиции обработки информации в системе открытой и закрытой петель

Ранее предлагалась идея о том, что недоминантная рука специализируется в отношении механизмов коррекции ошибок по принципу обратной связи, хотя исследования влияния сенсорной обратной связи на деятельность доминантной и недоминантной руки дали противоречивые результаты (Carson et al., 1990, 1992, 1995; Elliott et al., 1994; Flowers, 1975; Roy, Elliott, 1986; Roy et al., 1994; Todor, Cisneros, 1985). Например, Flowers (1975) и другие (Todor, Doane, 1977; Carson et al., 1993; Todor, Cisneros, 1985) предположили, что мануальная асимметрия связана с раз-

личиями в использовании визуальной обратной связи, которая появляется при необходимости высокой точности целенаправленных движений. Однако появились противоречивые объяснения результатов исследований, в которых не удалось изменить различия точности целенаправленных движений между конечностями путем управления условиями визуальной обратной связи (Roy, Elliott, 1986; Carson, 1992; Carson et al., 1990, 1993). В противовес механизмам обратной связи, некоторые авторы предположили преимущество полушария, ответственного за доминантную руку, для планирования, инициации или упорядочения движений (Annett et al., 1979; Todor, Kypric, 1980; Todor, Smiley-Oyen, 1987; Carson et al., 1995). Другие исследования, на основании лучших показателей времени реакции левой руки, позволяют полагать преимущество полушария, связанного с недоминантной рукой, в отношении подготовки движения (Carson et al., 1990; Elliott et al., 1993).

Таким образом, сама идея о дифференцированной регуляции доминантной и недоминантной рук механизмами управления по принципу открытой и закрытой петли остается дискуссионной. Однако в большинстве из этих исследований в качестве зависимых показателей использовались время реакции, максимальная скорость, длительность движения и/или точность конечной позиции. Следует подчеркнуть, что полученные нами в настоящее время результаты свидетельствуют о существенных различиях между конечностями в стратегии движения, что выявляется ранней фазой профилей ускорения, без значимых различий в точности или скорости движений. Следовательно, по-видимому, неопределенные результаты многих предыдущих исследований могут быть связаны с выбранными зависимыми переменными, включая также различия между конечностями. Исследования больных с односторонними поражениями мозга предоставили последовательные и обоснованные доказательства в пользу гипотезы об управляющих механизмах полушарий по принципу открытой и закрытой петли. Naaland с соавторами (Naaland et al., 1977; Naaland, Delaney, 1981; Naaland, Harrington 1989, 1996, 1994; Prestopnik et al., 2003) для исследования нарушений движений руки со стороны поражения у больных с инсультом использовали перцепционные двигательные задачи, которые требуют быстрых реципрокных целенаправленных движений между двумя мишенями, варьирующие по размеру и/или расстоянию. Для исключения помех, связанных с влиянием двигательной слабости, выпадения зрительного поля и выключения зрения, в этих экспериментах больные с инсультом осуществляли горизонтальное движение руки, соответствующей стороне поражения, в половине пространства с той же сто-

роны (например, правая половина пространства и правая рука у больных с поражением правого полушария). Поражения доминантного полушария вызывали нарушения начального, баллистического компонента движения, не затрагивая поздний компонент (Haaland, Delaney, 1981; Haaland, Harrington 1989, 1994, 1996; Haaland et al., 1977; Prestopnik et al., 2003). У больных с поражениями недоминантного полушария никаких нарушений при выполнении этого задания не было. Однако, при повышении требований к точности выполняемой задачи, больные с недоминантными поражениями демонстрировали недостатки в точности конечной позиции (Haaland, Delaney, 1981; Haaland, Harrington, 1989, 1994, 1996; Haaland et al., 1977; Prestopnik et al., 2003; Winstein, Pohl, 1995). Эти результаты позволяют полагать, что доминантное полушарие важно для контроля быстрых, баллистических компонентов движения, которые больше зависят от планирования (открытая петля), а недоминантное полушарие более важно для более позднего компонента, который в большей степени отвечает за модификацию ответа (закрытая петля). С этими данными согласуются результаты исследований Winstein и Pohl (1995), которые показали, что недоминантные поражения приводили к задержке фазы замедления движения, тогда как доминантные поражения вызывали задержку начальной фазы ускорения движения. Проводимые нами исследования подтверждают эти данные, указывая на то, что система доминантная конечность/полушарие опирается на регулирование по амплитуде сигнала в открытой петле (open-loop pulse-height control), а недоминантная система на регулирование по длительности сигнала в закрытой петле (closed-loop pulse-width control). Следует подчеркнуть, что неврологически интактные люди используют оба механизма каждой рукой, но, по-видимому, в большей степени полагаются на один или другой в зависимости от руки, которой пользуются. В прежних исследованиях больных с инсультом специально не изучались механизмы регуляции по амплитуде и длительности сигнала, и, следовательно, следует еще определить, будут ли у этих больных проявляться специфические для стороны поражения нарушения этих механизмов.

С целью изучения, связано ли наличие ведущей руки с асимметрией в нервном контроле, предыдущие исследования сравнивали деятельность доминантной и недоминантной руки во время целенаправленных движений. В ряде работ было показано, что преимущества доминантной руки в достижении точности не были очевидными во время «баллистических» (низкая точность, высокая скорость) движений, и выявлялись только при увеличении требований к точности выполнения экспериментальной задачи (Carson et al., 1993; Elliott et al., 1994; Flowers 1975; Steingruber 1975;

Todor, Cisneros, 1985). Некоторые исследования приписывали более высокую точность доминантной руки во время выполнения движений высокой точности меньшей степени «коррекций» траектории во время фазы замедления (Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993), тогда как другие приписывали это преимущество в точности движения меньшему числу ошибок в начальной фазе ускорения движения (Annett, Annett, Hudson, 1979; Roy, Elliott, 1986). Первые сообщения предполагали преимущество доминантной руки в отношении механизмов коррекции ошибок, тогда как последние предполагали, что планирование движения более эффективно и совместимо с доминантной конечностью. Исследования, в которых использовалась информация о мишени до начала движения, сообщали об удлинении времени реакции для доминантной руки, что поддерживает предположение о неравенстве конечностей в подготовке движения (Carson, 1992; Carson et al., 1990, 1995; Elliott et al., 1993). Сейчас постулируется, что левое полушарие у праворуких людей всегда доминирует при различных произвольных действиях, и, возможно, также высоко специфично в отношении контроля произвольных пространственных движений, независимо от того, какая рука действует, правая или левая (Itoh et al., 2001; Boulinguez et al., 2001). Кроме того, левое полушарие поддерживает двигательные программы в течение коротких периодов деятельности (Tremblay и др., 2005). Испанские ученые (Sabate et al., 2004) изучали асимметрию полушарий для планирования движений как причину поведенческой латерализации. Их исследование выполнялось на здоровых добровольцах и больных, страдающих односторонним поражением мозга, вызванным инсультом. Двигательное планирование оценивалось с помощью двигательного образа движения руки, умственного представления о характере движения, включающего внутреннюю стимуляцию, но не реальное исполнение движения. Они показали, что мозговые инсульты увеличивали время исполнения и реального, и виртуального движений. Левосторонние мозговые инсульты уменьшали скорость реальных движений в обеих руках, тогда как правосторонние инсульты главным образом нарушали движения левой руки. Аналогичное влияние отмечалось в отношении виртуальных движений, позволяя говорить о доминировании левого мозга при моторном планировании у людей. Hermsdorfer, Blankenfeld и Goldenberg (2003) предоставили четкие доказательства того, что доминантное полушарие играет специфическую роль в программировании и выполнении ипсилатеральных целенаправленных движений, при этом важность ипсилатерального контроля возрастает с усложнением задачи. Прежде Hermsdorfer и соотрудники (1999) подчеркивали доминант-

ную роль правого полушария в обработке зрительно-пространственных аспектов целенаправленных движений, тогда как левое полушарие содействует непространственным аспектам разработки программы действий (препланирования) при повышении трудности задачи. Ученые Медицинского колледжа во Флориде с помощью теста Вада исследовали разные модели изящных двигательных тестов, включающих тонкие и точные движения и независимые движения пальцев рук. Для типичной группы, во время анестезии левого полушария, кинетические ошибки конечности для правой и левой рук не отличались, но во время анестезии правого полушария левая рука делала больше ошибок, чем правая. Они сделали вывод, что для людей с типичной организацией мозга левое полушарие опосредует двигательную синхронизацию обеих рук, но правое полушарие контролирует, главным образом, ловкость левой руки (Heilman et al., 2000). Три эксперимента по изучению морфологии захвата и использования руки были проведены на выборке шимпанзе. В эксперименте №1 изучалась морфология захвата при схватывании пищевых объектов, и было обнаружено, что животные, которые усваивали точный захват, были более праворукими, чем шимпанзе, использующие другие захваты. В эксперименте №2 оценивалось влияние типа пищи на схватывание. Более мелкие пищевые объекты вызвали более точные захваты для правой руки. В эксперименте №3 сравнивалась частота ошибок для левой и правой рук при схватывании пищи. Левая рука делала значительно больше ошибок по сравнению с правой рукой. Совокупные результаты указывают, что шимпанзе проявляют левополушарную асимметрию в двигательных навыках при использовании точных захватов (Hopkins et al., 2002).

Следует отметить, что преимущества доминантной руки не относятся ко всем задачам или ко всем аспектам задач. Healey et al., (1986) исследовали обширный ряд задач с помощью вопросника и обнаружили, что четыре фактора, или группы задач, отвечают за 80% разногласий относительно предпочитаемой руки. Эти авторы обнаружили, что некоторые задачи выполнялись почти исключительно доминантной рукой, тогда как другие чаще всего выполнялись недоминантной рукой. Это исследование выявило, что ведущая рука не может определяться просто по таким факторам, как использование инструментов, или вовлечение проксимальных вместо дистальных мышц. Задачи доминантной руки почти исключительно ассоциировались с активностью, требующей точности в межсуставной координации и формирования траектории. Например, бросание мяча в мишень зависит от траектории руки до освобождения мяча, а рисование определяется траекторией пишущего прибора. Спецификация критически зависит от межсуставной координации и регуляции межсегментной ди-

намики (Sainburg et al., 1993, 1995, 1999). Наоборот, задачи недоминантной руки связаны с пространственно ориентированным положением сегментов тела. Эти задачи включали расположение руки, при необходимости показать на отдаленный объект, что аналогично другим функциональным задачам, например, держание куска бумаги при резании его ножницами, или ориентация руки в пространстве для того, чтобы поймать бейсбольный мяч. Эти задачи постуральной ориентации менее зависимы от межсегментарной динамики, поскольку траектория, используемая для достижения положения, не критична для успеха задачи.

Нужно напомнить, что различия в координации между конечностями, возможно, отражают пожизненную практику и рабочий опыт, что часто ассоциируется с использованием доминантной руки. Эта идея поддерживается предыдущими исследованиями, указывающими, что точная координация мышечных сил с межсегментарными и силами окружающей среды зависит от проприоцептивной информации (Ghez, Sainburg, 1995; Sainburg et al., 1993, 1995) и обучения (Lackner, Dizio 1994; Sainburg et al., 1999a; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994), и что такая координация развивается на протяжении нескольких первых лет жизни (Thelen et al., 1983, 1993; Zernicke, Schneider, 1993). Согласно этой точке зрения, изученные здесь различия динамического контроля конечностей, могут возникать вторично к асимметричному жизненному опыту пользования каждой рукой. Эта интерпретация предполагает, что более ранний фактор ответственен за начальную асимметрию использования конечностей.

Альтернативно, предполагалось, что влияния поведения на «рукость» определяются физиологическими асимметриями, которые существуют раньше, чем появляется возможность для развития такого жизненного опыта (Annett, 1992; Clark et al., 1996; Coryell 1985; Drea et al., 1995; McManus, 1985; Melsbach et al., 1996; Tan, 1990). Согласно этой идее, ведущая рука возникает в связи с различиями нервных контуров в каждом полушарии, которые специализируются на регуляции разных аспектов движений конечностей (Caplan, Kinsbourne, 1976; Corryel, 1985; Futagi et al., 1995; Hepper et al., 1991, 1998; Konishi et al., 1986, 1997; Ottaviano et al., 1989; Tan et al., 1992). Правдоподобно, что различия таких контуров связаны с легкостью моделирующих и регулирующих влияний на динамику конечностей. Однако на основании современных данных невозможно определить, являются ли различия нервных схем причиной асимметрии динамического контроля рук, или наоборот. Тем не менее, современные данные Bagesteiro и Sainburg (2002) поддерживают гипотезу, что ве-

дущая рука у взрослых ассоциируется с существенными «межконечностными» различиями в контроле динамики конечностей.

Недавно проведенные исследования регуляции мультисуставной координации показали важность динамики движений в понимании нервного контроля движений достижения (reaching movements). Для развития желаемой траектории мышечная сила должна быть согласована как с внешними силами со стороны окружающей среды, так и дополнительными внутренними силами, которые возникают в пределах мышечно-скелетной системы (опорно-двигательного аппарата). Внутренние силы включают силы взаимодействия, возникающие в данном сегменте конечности при движении примыкающих сегментов, и силами, связанными с растяжением и сдавливанием несократительных тканей. Силы окружающей среды включают силы, источники которых являются внешними по отношению к мышечно-скелетной системе (например, сила тяжести и контакт с окружающими объектами). Прежние сообщения показали, что с практикой использования доминантной руки субъекты приспосабливаются к кориолисовым силам (Lackner, Dizio, 1994) и силам внутреннего трения, действующим на руку при манипуляциях (Gandolfo et al., 1996; Goodbody, Wolpert, 1998; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994). Использование предварительных механизмов для этой адаптации было очевидным в связи с существованием «последствия», или траекторий пути руки, которые отражали направление и величину предварительно приложенных сил. В последнее время мы расширили эти данные, показав, что регуляция сил взаимодействия также зависит от нервного представительства мышечно-скелетной динамики.

Существует много специфических тестов, используемых для исследования эффективности двигательной деятельности, и некоторые авторы пришли к заключению о наличии специфичности индивидуальных достижений в отношении типа моторной активности (Fleishman, Hempel, 1954; Hempel, Fleishman, 1955; Fleishman, 1962). Provins (1997) подчеркивал, что различие в двигательной деятельности левой и правой рук зависит от природы задачи. Природа мануальной активности, часто используемой в качестве критериев исполнения в разных тестах по оценке ведущей руки (например, письмо, бросание, откручивание), может быть разной и основанной на разных уровнях центральной нервной системы, обеспечивающих субстраты для произвольных движений в соответствующей иерархической взаимосвязи (Morris et al., Summers, 1989).

Для мануального контроля могут быть очень важны кинестетические характеристики движения (Bernstein, 1967; Schmidt, 1988; Latash, 1993; Schmidt, Lee, 1999). Предполагается, что различие тактильных особен-

ностей является функцией правого полушария (Carmon, Benton, 1969; Fontenot, Benton, 1971; Zaidel, Sperry, 1973). Fontenot и Benton (1971) обнаружили, что у больных с поражениями левого полушария было нарушено восприятие направления тактильной стимуляции правой руки, тогда как у больных с поражениями правого полушария выявлялось двустороннее ухудшение восприятия. Эта идея согласуется с предыдущими исследованиями больных с полной церебральной комиссуротомией, которые демонстрировали преимущество леворуких в отношении невербальных тактильных задач (Milner, Taylor, 1972; Kumar, 1977; Dodds, 1978). Используя задачи кросс-модального геометрического согласования, Dodds (1978) обнаружил, что правое полушарие является главным в отношении, как скорости, так и точности. Используя тактильную модификацию теста Memory for Designs, Kumar (1977) обнаружил, что обработка информации в правом полушарии значительно превосходит этот процесс в левом полушарии, свидетельствуя о независимой правополушарной памяти о пространственных конфигурациях. Поскольку эта правополушарное превосходство не очевидно у субъектов с интактным или сохраненным мозолистым телом, межполушарная передача, вероятно, уравнивает исполнение любой рукой. Это значит, что нервные субстраты обработки тактильно-пространственной информации могут быть праволатерализованы, даже если преимущество левой руки не очевидно; более того, возможно, что правосторонняя обработка более необходима, чем левосторонняя, из-за межполушарной передачи.

Работы Peters (1977, 1985), Guiard (1987), Rouselle, Wolff (1991), Byblow, Goodman, 1994, Corcos, 1994, Cassidy, Brown, 2003 представляют экспериментальную основу для исследования асимметрии в контексте бимануальной деятельности человека. В этом комментарии принцип латеральной специализации расширяется до вовлечения комплементарных действий обеих рук в бимануальной деятельности, а также выявления адаптивных преимуществ комплементарности в специализации рук у человека.

На основании повседневного жизненного опыта и экспериментальных исследований мы знаем, что люди могут контролировать почти любую переменную, характеризующую произвольное движение: угол сустава (положение), вращающий момент сустава, скорость и точность движения (Ghes, Gordon, 1987; Gordon, Ghez, 1987; Ghes, 1991; Gordon, 1991). Все эти переменные описывают произвольные движения на уровне исполнения. Каждая из этих контролируемых переменных может быть интерпретирована как сигнал, передаваемый от одного высшего уровня системы

моторного контроля другому (или к исполнительному аппарату) независимо от текущего условия выполнения задачи, которое часто зависит от внешних и, иногда, непредсказуемых факторов. Классический подход к двигательному исполнению представлен N. Bernstein в 1935 (Bernstein, 1967). Он представлял систему двигательного контроля как «черный ящик» с практически неизвестной внутренней структурой, который должен регулировать эффекторный аппарат с множественными связями и степенями свободы. Он пришел к следующему заключению:

а. Система двигательной регуляции должна представлять иерархию нескольких уровней.

б. Должны существовать петли обратной связи, соединяющие нижние уровни с высшими, необходимые для настройки «нисходящих» команд.

в. Число степеней свободы в двигательной системе всегда избыточно и процесс регуляции можно рассматривать как преодоление неопределенности, связанной с избыточностью степеней свободы.

Уровень «принятие решения» ассоциируется с возникновением произвольной или сознательной центральной моторной команды, или моторной программы как прототипа планируемого движения (Bernstein, 1967), и, вероятно, связан с префронтальным или другими взаимодействующими корковыми уровнями планирования движений. Schmidt (1988), Schmidt, Lee (1999) преобразовали эту идею в форму концептуальной модели – «генерализованная двигательная программа».

Уровень «исполнение решения» объединяет две важные функции, осуществление движения и информацию высших регулирующих уровней о ходе движения и изменениях внешних условий. Этот уровень включает мышцы, суставы, сухожилия и кожные структуры со всеми рецепторами, чувствительными к стимулам разных модальностей. Таким образом, этот уровень представляет систему, способную исполнять входящие команды (общий пресинаптический вход к α - и γ -мотонейронам), и состоит из большого количества сложных полисинаптических цепочек со сложными объединениями различных петель. Эти две функции кажутся совсем разными, но некоторые исследования позволяют полагать, что они очень тесно взаимосвязаны и, вероятно, используют одни и те же рецепторы, афферентные пути и центральные связи (Feldman, Latash, 1982; Latash, 1993). Итак, этот уровень включает большинство внутриспинальных структур, но не обязательно полагается на них. Он объединяет моносинаптические и олигосинаптические рефлекторные петли от периферических рецепторов, дуги возвратного и реципрокного торможений.

Согласно подходу Bernstein, важен количественный анализ движений с множеством степеней свободы, чтобы понять определенную кинематическую основу двигательного контроля. В начале 80-ых годов XX века Morasso, Lacquaniti и Soechting опубликовали данные исследований вытягивания руки (arm reaching), в которых были идентифицированы некоторые отдельные кинематические характеристики (Morasso, 1981; Soechting, Lacquaniti, 1981; Lacquaniti, и др., 1982). Morasso отметил (1981), что «общими свойствами разных движений вытягивания руки являются форма тангенциальной скорости руки с одним максимумом и прямая форма траектории руки». Soechting и Lacquaniti (1981), кроме того, отметили, что на эти свойства не влияют изменения нагрузки, удерживаемой в руке, и планируемая скорость движения. Эти свойства прямолинейности и «колоколообразных» профилей скорости стали определяющими свойствами естественных reaching движений у человека, хотя Hollerbach (1982) отметил, что движения в саггитальной плоскости обычно более изогнуты, чем движения в горизонтальной плоскости. Прямые, плавные движения требуют от ЦНС создавать соответствующие вращающие моменты мышц в области суставов. Предлагалось использовать критерии оптимизации силы (Uno et al., 1989), но применимость этого подхода на всем рабочем пространстве не установлена.

Обсуждаемая в настоящее время модель γ -равновесия отчасти основана на состоянии периферических мышц. Эта модель предполагает, что центральные команды из высших нервных центров могут проявляться через переменную γ , которая выражается в единицах длины и является порогом тонического рефлекса растяжения мышц. Различие между γ - и сопутствующей обратной связью от мышечных проприорецепторов определяет положение в пространстве, «точку равновесия» (EP), в которой все мышечные и внешние вращающие моменты сбалансированы. Задачей произвольного движения является смещение этой EP от исходной к финальной позиции и предоставление возможности нервномышечным механизмам нижнего уровня, особенно спинномозговому, направлять мышцы к их новым EPs. γ - Модель Фельдмана-Левина (γ -FL) утверждает, что центральная команда, которая монотонно сдвигается от своего первоначального значения к финальному, «не зависит от текущих внешних условий» и осуществляет регуляцию как отдельных, так и многих мышц и степеней свободы через «позиционные системы координат» (Feldman, Levin, 1995).

Кроме того, осуществляется тщательное планирование движения в показателях вращающих моментов мышц (или точнее, характера активации

мышц). ЭМГ-характеристики истинных мышечных вращающих моментов будут отличаться в некоторой степени от этих планов из-за особенностей податливости периферической нервномышечной системы к выполнению хорошо запланированного движения (соответствия плана движения возможностям его выполнения) (Gottlieb, 1996). Движение является результатом податливого взаимодействия между мышцами и их нагрузкой в соответствии с ньютоновской механикой. Это планирование основано на приобретенной внутренней модели динамики конечности и нагрузки, что требует лишь нескольких параметров для создания двухфазной структуры вращающего момента, которая соответствует задаче (Gottlieb, 1993). Кроме планирования вращающего момента, ЦНС также имеет план траектории, который представляет собой «ожидание», какой траектория должна быть, и по которой мы оцениваем кинематический результат. Это можно описать как траекторию EP (точки равновесия) (которая существует в силу нервномышечной податливости). Если приобретенная модель неверна (Shadmehr et al., 1993), она будет исправляться, при условии достаточной практики, до тех пор, пока траектория не восстановится с помощью нового набора вращающих моментов суставов.

Поскольку кости и мышцы доминантных рук тяжелее и длиннее, чем кости и мышцы недоминантных рук, доминантные верхние конечности могут проявлять более выраженные инерционные силы и вращательные моменты, чем развиваемые недоминантными конечностями.

Liederman (1983) пришел к заключению, что с позиции латерализации, «основная часть действий будет связана с доминированием системы левое полушарие/правая рука, но это совместное влияние многих факторов, которые сами по себе могут действовать относительно независимо, а не одиночного механизма, который проявляется со временем» (стр.35-36). Healey с сотрудниками (1986) сделали открытие на основе 55 вопросов, направленных на изучение разных уровней активности предпочитаемой руки. Они обнаружили, что ручное предпочтение является многомерным качеством и возникает из-за ряда факторов. Первый фактор связан с тонкими сложными движениями высокой точности, которые контролируются постоянно изменяющимися специфическими двигательными программами. Второй фактор представляет движения, управляемые двигательной программой, которая подвергается незначительной модификации после ее возникновения и может вовлекаться как для дистальных, так и для проксимальных мышц. Типичными примерами являются быстрые движения пальцев или указывание на что-то на расстоянии. Третий фактор может рассматриваться как проксимальный/осевой фактор. Например, человек собирает взмахнуть рукой, чтобы ударить по мячу. Эта задача требует

больше силы, чем тонкого двигательного контроля, и не нуждается в непрерывной модификации движения тотчас, как оно начинается. Фактор четвертый, вероятно, действительно представляет баллистические движения (бросание мяча или стрелы в мишень), включающие активность проксимальной и осевой мускулатуры, но, в отличие от третьего фактора, эти активности требуют большей точности, чтобы попасть в специфическую мишень. Интересно, что факторы 1 и 4 представляют, в основном, активности правой руки у праворуких людей, тогда как для факторов 2 и 3 «пристрастие» к правой руке выражено значительно меньше. Различие между факторами, можно, вероятно, объяснить, вслед за Provins, Milner, Kerr (1982), тем, что в отношении разных видов мануального поведения степень латерализации у людей выражена по-разному. Эти авторы также полагают, что некоторые высоко точные и квалифицированные движения, например, метание копья, письмо или рисование (т.е. активности, основанные на факторах 1 и 4), должны быть более латерализованы, чем активности, зависящие от силы рук (например, активность, которая используется, чтобы нести портфель, или размещение рук на опоре перед тем, как делать «колесо» (оба движения, по-видимому, основаны на факторе 3). Аналогичный подход к объяснению латерального поведения использовали Beukelaar и Kroonenberg (1983).

Неравенство верхних конечностей при движении – биомеханический подход

Использование опережающих механизмов для этой адаптации было очевидным в связи с существованием «последствия», или кривизны траектории руки, которая отражает направление и величину предварительно приложенных сил. Кинематический анализ выявил различия в стратегиях регуляции левой и правой рук (Sainburg et al., 1999; Hermsdorfer, Blankenfeld, Goldenberg, 2003). После адаптации к массе, прикрепленной к предплечью, положение массы экспериментально изменялось (с тем, чтобы изменить центр инерции сегмента предплечье/масса) в случайных, «сюрпризных» пробах. Во время этих проб испытуемые продолжали инициировать движения со структурой вращающего момента мышц, соответствовавшей инерционному условию, к которому они предварительно адаптировались. Ошибки начального направления движения, таким образом, точно предсказывались опережающей стимуляцией по принципу открытой петли. Эти исследования наглядно продемонстриро-

вали, что успешная координация мультисегментарных движений зависит от точных нервных представлений динамики мышечно-скелетной системы и специфических задач. Sainburg and Kalakanis (2000) исследовали различия доминантной и недоминантной рук в межсуставной координации при выполнении движений по достижению мишени. Используя 6 сильных неврологически интактных праворуких участников, они сравнивали различия деятельности доминантной и недоминантной рук во время быстрых целенаправленных движений. Обе руки удерживались в горизонтальной плоскости воздушно-струйной системой, которая исключала влияния силы тяжести и трения. Поскольку на движение руки влияли как мышечные, так и межсегментарные силы, авторы анализировали эти эффекты отдельно как вращающий момент мышцы и вращающий момент взаимодействия (Sainburg et al., 1999). Для экспериментального управления вкладом межсегментарной динамики в движение конечности, они предлагали три мишени, расположенные по разным направлениям и на разных расстояниях, с тем расчетом, чтобы обеспечить одинаковое по величине движение локтевого сустава (20°), но разную амплитуду движения плеча (5, 10 и 15°). Таким образом, авторы могли исследовать влияния вращающих моментов взаимодействия на регуляцию произвольного вытягивания доминантной и недоминантной рук. Авторы обнаружили, что траектории левой и правой рук существенно различались с противоположно направленными изгибами. Эти изгибы прямо указывали на разный характер межсуставной координации, используемой каждой рукой. По сравнению с правой рукой движения левой руки систематически начинались с большим разгибанием для данной величины сгибания плеча. Разная кривизна траектории отражает разную структуру координации локтевого и плечевого суставов. В целом, *общие* вращающие моменты правого и левого локтевых суставов были аналогичными, тогда как общий вращающий момент правого плеча был больше, чем общий вращающий момент левого плеча. Примечательно, что для левой руки вращающий момент мышц локтевого сустава вносил более значимый вклад в движение в обоих суставах. Наоборот, для правой руки ускорение в локтевом или плечевом суставах определялось в большей степени вращающим моментом мышц плеча. Как показано предварительно, адаптация к динамике специфического по задаче движения осуществляется путем развития внутренних представлений о действовавших нагрузках. Во время практической деятельности в особых условиях в отношении вязкости, ускорения поворота (кориолисово ускорение) и инерционной нагрузки (Gandolfo et al., 1996; Goodbody, Wolpert 1998; Lackner, Dizio, 1994; Sainburg et al., 1999; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994), ЦНС создает внутренние модели

действовавших сил, которые используются в качестве информации об ожидаемой динамике мышечно-скелетной системы и окружающей среды для планирования последующих движений. Ногге и др. (1996) продемонстрировали, что преимущества доминантной руки в точности бросания связаны с более адекватным распределением во времени разгибания пальцев относительно движения проксимальной части конечности. Это указывает на различия между конечностями в координации проксимальных и дистальных суставов. Эти сведения расширили данные Ногге (1996), позволяя полагать, что преимущества доминантной руки для межсуставной координации являются результатом более точных предсказаний эффектов межсегментной динамики во время планирования движений. Результаты Sainburg и Kalakanis (2000) также показывают, что доминантная рука может достигать более дифференцированного и гибкого контроля траекторий движений, что необходимо для таких точных движений, как рисование, письмо и бросание мяча.

Кажется противоречивым, что две конечности достигают **одинаковой точности** конечной позиции, несмотря на то, что левая рука демонстрировала менее эффективный контроль межсегментной динамики. Однако уже высказывалось предположение, что контроль траектории конечности и позы обеспечивается разными механизмами (Gottlieb, 1996; Hirayama et al., 1993). Hirayama et al. (1993) продемонстрировали возможность такого контроля, используя двухфазную модель для создания ситуации, в которой движение инициировалось с помощью опережающего динамического регулятора (по принципу открытой петли), тогда как окончательная позиция достигалась путем увеличения жесткости сустава у положения равновесия (коактивация мышц-антагонистов). Gottlieb (1996) разработал аналогичную модель из трех элементов, в которой каждый компонент контроля может дифференцированно утяжеляться, в зависимости от текущих потребностей задачи. Согласно этой модели, свойства начальной траектории являются результатом механизмов открытой петли, основанных на внутренних представлениях о динамике задачи. Второй элемент определяет контроль, опосредованный обратной связью, в основном, воздействующий на податливость конечности. Третий элемент описывает активную модуляцию элементов обратной связи. Если динамика задачи неполно или неточно смоделирована регулятором, эффекты обратной связи могут усиливаться с помощью команд, тем самым, увеличивая вязкость и жесткость сустава в степени, необходимой для желаемой траектории. Это снижает потенциальные отклонения траектории, связанные с неточностью предсказаний о предстоящих механических взаимодействиях. В

этом особом случае контроль должен использовать представления о точке равновесия, поскольку суставной вращающий момент есть, в основном, функция различия между длинами мышц для текущей и желаемой позициями конечностей (Bizzi, 1987; Bizzi, Abend, 1983; Bizzi et al., 1976, 1982; Feldman, 1986; Flash, 1987; Poli, Bizzi, 1979). При таких условиях можно ожидать, что траектория отклонится в соответствии со специфической для задачи инерционной динамикой, например, вращающими моментами взаимодействия. Когда конечность замедляется при приближении к конечной позиции, команда становится доминантной, и опосредованные обратной связью увеличение жесткости и вязкости сустава существенно снижают возможные отклонения траектории и ошибки в финальной позиции. Механизм этого типа может объяснить поведение недоминантной руки, отклонения траектории которой, но **не ошибки конечной позиции**, варьировали в зависимости от величины вращающих моментов взаимодействия.

На кинематику правой руки может влиять сокращение мышц, связанных со ртом. Было высказано предположение, что область Брока филогенетически происходит от премоторных областей, где контролируются движения рук и кистей (Rizzolatti, Arbib, 1998). В поддержку этой гипотезы говорит тот факт, что область Брока также активизируется во время воображаемого движения руки (Decety et al., 1994). Более того, было обнаружено, что автоматическое чтение слов влияет на контроль движений достижения-схватывания (reaching-grasping movements) правой доминантной руки (Gentilucci, Gangitano, 1998; Gentilucci et al., 2000, 2001). Если гипотеза о жесткой связи между контролем речи и регуляции кисти верна, встает вопрос об их функциональном взаимоотношении. Хотя и спекулятивным, но возможным объяснением является то, что во время эволюции первичная форма коммуникации использовала жестикулирование руками. Постепенно, жестикулирование руками, вероятно, трансформировалось в речь посредством использования множества моторных программ к рукам и рту (Armstrong et al., 1995). Премоторные нейроны, вовлеченные в генерацию множества сигналов, управляющих руками и ртом, могли использоваться для трансформации моторных программ от рук ко рту. Гипотеза об общем субстрате, используемом для жестов руками и произнесения речи, поддерживается исследованием, показавшем, что глухие дети при обучении Американскому Языку Жестов, проходят через стадию «ручного детского лепета», в течение которой они манипулируют сублексическими элементами жестов, во многом похожую на стадию детского лепета слышащих детей (Petitto, Marentette, 1991).

Мануальное доминирование и структурная асимметрия рук, предплечий и их костных структур: минеральный состав и плотность костей как отражение общей роли механических факторов в возникновении направленной латерализации

В основе наличия билатеральной асимметрии с позиции усиленной структуры и (или) функции на одной стороне тела лежат несколько врожденных преимуществ, включая контроль над общим размером тела, системное физиологическое окружение (например, диета, гормональный статус) и различные переменные истории жизни (например, возраст, общий уровень активности, стресс после заболеваний и прочее). (Roy et al., 1994). Если продвинутый уровень функции на одной стороне тела обычно приписывается корковому уровню центральной нервной системы (Anett et al., 1979, 1983; Bragina, Dobrochotova, 1984; Springer, Deutsch, 1989; Kolb, Whishaw, 1995; Elliott, Chua, 1996), структурная асимметрия может определяться предположением об асимметрии в связи с механическим использованием конечностей (Roy и др., 1994). Тем не менее, причина ассиметричного развития разных антропометрических особенностей не ясна (Schell et al., 1985). Асимметрии антропометрических размеров развиваются пренатально (Schultz, 1926; Livshits et al., 1988.), продолжают развиваться в детский и юношеский периоды (Van Dusen, 1939; Baer, Djrkatz, 1957; Gutnik, 1990) и обнаруживаются у взрослых (Laubach, McConville, 1967; Malina, Buschang, 1984). Хотя человеческое тело на глаз билатерально симметрично, существуют отдельные структурные асимметрии верхних конечностей, обнаруживаемые у детей и взрослых (Van Dusen, 1939; Wolansky, 1972 - цитировано по Dewey, 1996). Согласно результатам давней работы Ingelmark (1947, цитировано по Peters, 1988), где проводилось сопоставление относительной длины обеих рук и ног в связи с ведущей рукой, у всех праворуких субъектов в возрасте между 6 и 20 годами правая рука была длиннее, а у всех леворуких левая рука была длиннее. Plato и др. (1980) обнаружили, что во всех возрастных группах от 25 до 90 лет у праворуких общая ширина правых рук была значительно выше, чем левых. В исследованиях, в которых специально изучались латеральные асимметрии в размере рук, также сообщалось, что правая рука у праворуких значительно больше левой руки (Purves et al., 1994; White et al., 1994). Однако для леворуких результаты исследований асимметрий наружного диаметра рук и кистей были противоречивы (Dewey, 1996). Kimura и Konishi (1981, цитировано по Dewey, 1996) сообщали лишь о незначительных лево-правых различиях рентгенологических размеров

кистей у леворуких, тогда как Carn с сотрудниками (1976) обнаружили более крупные радиометрические размеры второй пястной кости правой руки у леворуких индивидуумов. Colburne с соавторами, используя компьютерную систему Automated Metacarpophalangeal Profile с точной квантификацией асимметрии человеческой руки (McLeod, Coupland, 1992), обнаружили, что кисти левых рук у крайней степени леворуких значительно больше правых кистей, в то время как у крайних праворуких правые кисти значительно больше левых кистей.

Peters (1983) предположил, что небольшие структурные асимметрии взаимодействуют с текущей практической деятельностью, приводя к выраженным функциональным и структурным различиям. Возможно, есть некоторые основания считать это предположение обоснованным, однако, все же природа структурных различий неясна.

Билатеральная асимметрия разных признаков скелета человека является общим явлением и, обычно, ее связывают в основном с действием факторов внешней среды (Trinkaus, 1978). Одна из наиболее известных асимметрий скелета – большой размер, как правило, правой верхней конечности, преимущественно, из-за преобладания праворуких индивидуумов и связанной с этим большей механической нагрузкой, приходящейся на эту сторону в течение жизни (Ruff, Jones, 1981).

Согласно философскому подходу Lazenby (2002), поведение является проводником комплементарных процессов геометрического моделирования (изменения размера и формы) и гистологического ремоделирования (остеопения из-за неупотребления; восстановление микропереломов). Следовательно, направленная асимметрия особенностей моделирования и ремоделирования скелета является предполагаемым сигналом латерализованной активности. Хорошо известно, что адаптационные процессы, связанные со спортивной тренировкой, влияют не только на мышцы и сухожилия, но также на скелетную систему спортсмена (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994; Kanus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002).

В большинстве научных исследований, посвященных структурным асимметриям рук у детей и взрослых, изучаются так называемые направленные асимметрии, то есть, является ли одна рука больше другой (Aram et al., 1986; White et al., 1994; Dewey, 1996). Однако существует специфический тип ручной асимметрии, называемый *перемежающейся* асимметрией, отражающая неспособность организма к развитию совершенной асимметрии. Ее можно определить как меру различий в костных парах (McLeod, Coupland, 1992). Так в случае рук, высокая степень перемежающейся асимметрии будет отражать большое различие в размерах ме-

жду костными парами, но не привязанное к одной стороне (т. е. правая или левая будет постоянно больше, чем другая). В генетической литературе предполагается, что выраженность перемежающейся асимметрии в популяции является индикатором различных стрессов, генетических, имевших место в процессе развития или в результате воздействий внешней среды (Malina, Buschang, 1984; Livshits et al., 1988; Willems et al., 1993; Dewey, 1996; Tan et al., 1993). Эти авторы сообщали, что у детей с органическими нарушениями, связанными с развитием, перемежающаяся асимметрия рук выявляется чаще, чем у нормальных детей.

Обычно данные по асимметрии преобразуются в проценты направленных асимметрий (%DA) (Steele, Mays, 1995; Mays, 2002; Auerbach, 2005) и рассчитываются по формуле:

$$\%DA = 100 (D_{\text{правая}} - D_{\text{левая}}) / 0,5 (D_{\text{правая}} + D_{\text{левая}}),$$

где %DA = процент направленной асимметрии; $D_{\text{правая}}$ – длина (или диаметр) правой кости, $D_{\text{левая}}$ – длина (или диаметр) левой кости.

Некоторые авторы (Livshits et al., 1998) предпочитают выражать асимметрию, используя формулу

$$\%DA = (D_{\text{правая}} - D_{\text{левая}}) / (D_{\text{правая}} + D_{\text{левая}})$$

Функциональная адаптация кости проявляется увеличением толщины коры, частым развитием костных шпор в месте прикрепления сухожилий и суставных капсул, увеличением плотности костного вещества, и изменениями костей, развивающимися в ответ на увеличенную подвижность костных соединений (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994). Люди уникальны среди приматов по величине направленной билатеральной асимметрии верхних конечностей, проявляемой и в отношении использования, и размера, в пользу размера правой (Schultz, 1937, 1973; McGrew, Marchant, 1997; Auerbach, Ruff, 2005). Существует определенная тенденция, называемая феноменом «перекрестной симметрии» между контралатеральными конечностями (Schaeffer, 1928; Plochocki, 2004), когда длина левой нижней конечности (бедр) больше длины бедра на правой стороне, тогда как длинные кости (плечевая кость) справа больше, чем на левой стороне (Schultz, 1937; Latimer, Lowrance, 1960, 1965; Ruff, Jones, 1981; Naarasalo, 2000). Некоторые авторы сообщали о наличии контралатерального доминирования размера стопы (Mascie-Taylor et al., 1981). Парное билатеральное сравнение в одной и той же популяции постоянно выявляет более высокие значения размера и массы кости в правой руке независимо от ручного доминирования (Plato, Purifoy, 1982). Величина этих различий значительна среди праворуких участников, но не среди леворуких (Plato et al., 1980). Эти результаты позволяют предпола-

гать врожденную тенденцию к большему количеству костной ткани для правой второй пястной кости по сравнению с левой. Более того, дифференциальное напряжение, связанное с наличием ведущей руки, будет увеличивать билатеральное различие среди праворуких, и уменьшать его среди леворуких (Plato et al., 1980; Plato, Purifoy, 1982). Об аналогичных связях между доминированием руки и размерами кости сообщали также Buskirk и др. (1956), которые обнаружили значительное увеличение длины лучевой и локтевой костей доминантной руки игроков в теннис.

Многие исследования предполагают прямую связь между поведенческой и морфологической асимметрией, через механически стимулированное напряжение костей, покрытие поверхности костей желобками и канавками, и их ремоделирование (Iuliano-Burns et al., 2003; Steele, 2000; Lazenby, 2002). Полагают, что кости изменяют свою форму и архитектуру в ответ на растяжение тканей, возникающее при физической активности, и целью исследования Biewener и Bertram было изучить, являются ли моделирующие реакции растущей кости на изменение физической активности приспособлениями для поддержания одинакового распределения функциональных нагрузок (Biewener, Bertram, 1993). Многие авторы утверждали, что увеличенные уровни нагрузки, возникающие при возрастании интенсивности физической активности, будут вызывать специфический адаптивный моделирующий ответ, ведущий к увеличению массы, длины и плотности используемых костей с изменениями геометрии и формы их коры, соответствующими потребностям физической активности (Rubin, Lanyon, 1982, 1984, 1985; Frost, 1983; Lanyon, Rubin, 1984; Cowin и др., 1985; Biewener, Taylor, 1986; Ayalon et al., 1987; Carter, 1987; Carter et al., 1987; Dalsky et al., 1988; Brown et al., 1990; McCulloch et al., 1990; Biewener, Bertram, 1993, 1994; Conroy et al., 1993; Kannus et al., 1994, 1995; Calbet et al., 1998, 1999). Было доказано, что весовая и другая модель тренировки, по-видимому, обеспечивает более эффективный остеогенный стимул в отношении увеличения минеральной плотности тела, чем тренировка на выносливость (Heinonen et al., 1993). Известно, что физическая нагрузка, в зависимости от ее типа и длительности, увеличивает силу мышц и минеральную плотность костей в прямых экспериментальных моделях на животных (Yao et al., 2000) и клинических исследованиях на людях (Dupre et al., 1997; Wolff et al., 1999). Эта широко распространенная точка зрения также сильно поддерживается наблюдениями, в которых отмечается значительное увеличение асимметрии по длине и минеральному составу костей между нагружаемой и ненагружаемой физической рукой среди игроков в ракетбол, волейбол, теннис и гольф (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994;

Kannus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002; Sanchis-Moysi et al., 2004). Однако, хотя главная роль механических факторов в возникновении направленной билатеральной асимметрии кажется хорошо установленной (Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994; Kannus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002; Dorado, 2002), ясно также, что разные части скелета проявляют разную степень асимметрии в ответ на одну и ту же физическую нагрузку. В частности, в нескольких исследованиях обнаружена меньшая асимметрия длины и размеров суставов, чем ширины диафизов или размеров поперечного сечения тех же элементов скелета (Ruff, Jones, 1981; Trinkaus et al., 1994; Sakaue, 1998). Эти данные, по-видимому, согласуются с экспериментальными данными о меньшей пластичности длины или размера эпифизов кости при воздействиях окружающей среды по сравнению с морфологией поперечного сечения и диафизов (Buskirk et al., 1956; Lanion, 1980; Lieberman et al., 2001).

В недавних экспериментах Daly с соавторами (2004) было непосредственно показано, что при сравнении двухсторонних различий особенности мышц и костей были на 6-13% больше в играющей руке у препубертатных девушек, играющих в теннис. Также была четко описана анатомическая симметрия между нормальными и механически поврежденными (парализованными или механически ограниченными) конечностями (Biewener, Bertram, 1993).

Если костные асимметрии являются, по сути, результатом влияния предварительных механических воздействий, тогда вариации таких асимметрий среди отдельных людей или выборок должны отражать различия в механическом использовании конечностей (Roy et al., 1994). Интересные наблюдения сформировали основу для использования особенностей билатеральной скелетной асимметрии для оценки нагрузки, связанной со специфическим поведением, в случаях, когда невозможно зарегистрировать историю латерализации индивидуальной жизни (в археологических образцах) (Trinkaus, Churchill, 1988; Mays, 2002). Несколько исследований дают специфическую поддержку идее, согласно которой начальная физическая нагрузка, особенно в юном препубертатном возрасте, не только стимулирует развитие костей, но также увеличивает их размер (Kannus et al., 1995; Haapsalo et al., 1998; Bradney, et al., 1998; Kontulainen et al., 2002; Sanchis-Moysi et al., 2004). Наоборот, уменьшение тренировок может снизить массу и плотность костей (Kontulainen et al., 1999). По-видимому, эти особенности, связанные с нагрузкой на руки, могут возникать из-за развития морфологических и биомеханических характеристик доминантной и недоминантной рук. Обычно у молодых активных людей

доминантная рука имеет на 1-2% большую минеральную плотность костей, чем контралатеральная рука (Sievanen et al., 2003; Sanchis-Moysi et al., 2004). Сейчас ясно, что упражнения с переносом тяжести прямо стимулируют костный метаболизм и увеличивают плотность костной массы (Ozdurak и др., 2003). Увеличение мышечной силы, с другой стороны, вызывает напряжение и в определенной степени компрессию костей и увеличивает минеральную плотность кости опосредованно. Место специфического увеличения минеральной плотности кости при упражнениях, в основном, связано с прямым действием веса на кость, а не с влиянием мышечной силы (Sandler et al., 1987; Grimston et al., 1993). Минеральная плотность костей позвоночника и бедра в сравнении с костями предплечья выше, поскольку они подвергаются большей нагрузке при переносе тяжестей (Karlsson et al., 1999; Ozdurak et al., 2003). Так более высокие показатели минеральной плотности костей в руках и предплечьях у тяжелоатлетов может быть связаны с упражнениями по подъему тяжести (Karlsson et al., 1993). Ozdurak и др. (2003) наблюдали, что у здоровых людей и больных с остеопорозом только в доминантном предплечье была умеренно положительная корреляция между плотностью костной массы и величинами мышечной силы. Различия в отношении плотности костной массы и мышечной силы в доминантной и недоминантной руках было результатом различий мышечной силы в обеих руках каждого субъекта, хотя, как было обнаружено, реакция лучевой кости рук на разный тип физической активности в общих (не спортивных) группах не была выраженной (Gardsell et al., 1989; Slemenda et al., 1991; Fehily et al., 1992; Duppe et al., 1997). Таким образом, к доминантной и недоминантной рукам можно было бы применить гипотезу о том, что сильные мышцы обычно создают сильные кости, а хронически слабые мышцы обычно приводят к формированию слабых костей.

В поведенческой приматологии широко обсуждается также вопрос о ведущей руке на популяционном уровне у шимпанзе. Наличие или отсутствие функциональной латерализации у высших приматов может пролить свет на происхождение «рукости» у людей или на эволюцию асимметрии мозга. У шимпанзе существует тенденция к большей площади правой второй пястной кости по сравнению с левой (Sarringhaus et al., 2005). Ruff (2000) представил заслуживающие внимания данные сравнения между предположительно более физически активными (pre-industrial) и менее физически активными (industrial) группами, позволившие полагать, что у более активных людей должна проявляться более высокая степень асимметрии, по крайней мере, в отношении особенностей, которые более подвержены влияниям механических факторов в течение жизни. Auerbach и

др. (2005) обнаружили на объединенных выборках, что в верхних конечностях все размеры имеют значительную тенденцию к смещению вправо, с медианой асимметрии, варьирующей от 0,4% (диаметр головки плеча) до 3% (ширина диафиза плеча). Интересный факт увеличения уровня асимметрии внешней ширины диафизов костей верхних конечностей на протяжении жизни (Garn et al., 1967; Lasenby, 1990; Heaney et al., 1997; Ahlborg et al., 2003; Auerbach et al., 2005), возможно, связан с непрерывным наднадкостничным увеличением компактного вещества длинных костей в течение жизни после прекращения роста в длину.

Самым простым подходом к оценке различий минеральной плотности костей правой и левой рук может быть вычисление комбинированной толщины компактного вещества второй пястной кости по рентгенограммам кисти-запястья (Plato, Purifoy, 1982). Garn с сотрудниками (Garn et al., 1976) использовали измерение по рентгенографическим изображениям с помощью микрометра и измерили общие и кортикальные площади второй пястной кости у 208 праворуких и 19 леворуких хронических почечных больных. Они обнаружили, что у праворуких больных общая площадь кости была значительно больше с правой стороны, чем с левой. Аналогично, кортикальная область также достоверно была больше в доминантной (правой) руке в этой группе праворуких. В отношении 19 леворуких больных были обнаружены те же тенденции: у леворуких людей костные области были больше *справа*, и кортикальные области были больше *справа* также. Но в выборку Garn вошли больные с хронической почечной болезнью, а это состояние, как известно, влияет на костную массу.

Поскольку на костные характеристики более сильно влияют механические факторы, действующие в течение жизни (Auerbach, Ruff, 2005), наиболее общими критериями для определения ведущей руки были асимметрия длины длинных костей рук, асимметрия границы между местом прикрепления мышц и началом этих костей, и дорсальным скосом на суставной ямке лопатки. Но в исследовании Roy и соавторов (1994) были получены результаты, которые служили доказательством в пользу превосходства (механических) влияний внешней среды в определении билатеральной асимметрии. В этом исследовании структурные свойства билатеральной асимметрии изучались по структуре второй пястной кости в связи с функциональным доминированием руки в большой клинически неселективной выборке из здоровой популяции. Билатеральные измерения костей делались по переднезадним рентгенограммам кисти группы из 992 человек, 609 мужчин и 383 женщин, в возрастном диапазоне 19-94 лет. Общая ширина и ширина мозгового вещества в середине оси второй

пястной кости измерялись с точностью до 0,05 мм с помощью Helios кронциркуля. Эти два измерения использовались для вычисления толщины кортикального вещества, кортикальной области кости, области общей надкостницы, области мозгового вещества, процента кортикальной области, и момента инерции сечения в медиолатеральной плоскости. И у право-, и у леворуких людей в расчетных показателях костных областей и момента инерции сечения были обнаружены статистически значимые различия, с большими величинами на доминантной стороне. В отношении толщины компактного вещества костей связанных со стороной значимых различий не выявлено для любой ведущей руки. Эти результаты показывают, что функциональная ведущая рука ведет к надкостничному (периостальному) и внутрикостному (эндостальному) увеличению коры второй пястной кости на доминантной стороне, увеличивая силу кости без увеличения толщины кортикального вещества. Это первый случай, когда сообщается о такой особенности асимметрии у леворуких, как и у праворуких.

Больше 70 лет назад Schultz (1926, 1937) высказал сомнение, что предпочтительное использование одной руки по сравнению с другой может быть непосредственно ответственно за общую частоту асимметрии длинных костей руки у взрослых. Его заключение основывалось на выявлении асимметрии длинных костей у человеческих плодов. На основании исследования выборки из 100 плодов Schultz (1926) выявил процентное отношение асимметрии для плечевой кости, которое выражалось в 52% доминирования на правой стороне, 27 % симметрии и 21% левостороннего доминирования. Кроме того, как это показано Plato с соавторами (Plato, Norris, 1980; Plato, Wood, Norris, 1980; Fox et al., 1995), увеличение костной массы было обнаружено в правой руке людей с доминантной правой рукой. Plato и Purifoy, 1982, Fox и соавторы (1995) также показали, что существует значимое билатеральное различие общей ширины, длины, общей площади и кортикальной площади среди доминантных праворуких и незначимое различие среди доминантных леворуких. Они продемонстрировали, что вторая пястная кость праворуких была длиннее и больше для правых рук в сравнении с левыми и для мужчин в сравнении с женщинами. Доминирование правой руки дополнительно усиливает рост правой второй пястной кости, так что билатеральные различия общей ширины, ширины мозгового вещества и комбинированной толщины и длины кортикального вещества становятся статистически значимыми. Наоборот, доминирование левой руки способствует росту левой пястной кости, так что ни один из изученных показателей не выявил значимых билатеральных различий.

Была показана также тенденция к большей длине и толщине второй пястной кости с правой стороны относительно левой, независимо от доминантной руки (Garn et al., 1979; Plato et al., 1980). Доминантная (более длинные, более крепкие, более скошенные длинные кости) сторона не всегда считается возможным показателем ручного предпочтения (Glassman, Bass, 1986). Эти авторы пришли к заключению, что сильная корреляция между скелетной морфологией и поведением, например, ведущей рукой, должны документироваться как значимые для идентификации человека; хотя билатеральная асимметрия длинных костей может быть связана в некоторой степени с ведущей рукой.

Многие исследования предполагают прямую связь между поведенческой и морфологической асимметрией из-за большей механической нагрузки на кости и заметное изменение размера и формы скелета (Naapasalo et al., 1994, 1998, 2000; Ashizawa et al., 1999). Влияние интенсивной физической тренировки и мышечной активности на плотность кости, содержание минеральных веществ и структуру мягких тканей показано в ряде исследований (Donaldson et al., 1970; Aloia et al., 1978; Huddleston et al., 1980; Aloia, 1981; Jacobson et al., 1984; Smith, Raab, 1986; Poehlman, 1987; Block et al., 1989). Авторы объясняли это влиянием увеличенной механической нагрузки. Например, положительный эффект повышенной механической нагрузки на минеральный состав и плотность костей у людей хорошо документировано измерениями, проведенными с помощью современных методов, таких как удвоенной энергии протонная абсорбциометрия (Watson, 1973; Pocock et al., 1986; Coletti et al., 1989); удвоенной энергии рентгенографическая абсорбциометрия (Sievanen et al., 1992; 1993; Bass et al., 1998; Bradney et al., 1998; Dorado et al., 2002; Sanchis-Moysi, 2004; Karlsson et al., 1993; Sievanen et al., 1993; Naapasalo et al., 1994; Taaffe et al., 1994; Tanaka et al., 1997; Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001); простая рентгенография (Baer, Djrkatz, 1957; Plato, Purifoy, 1982; Fox et al., 1995; Schuind et al., 1996; Livshitz et al., 1998); цифровая рентгенографическая радиограмметрия (Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001) или компьютерная томография высокого разрешения (Ashizawa et al., 1999; MacIntyre et al., 1999).

Показано, что ручное предпочтение ведет к различиям в содержании минеральных веществ и плотности костей между доминантной и недоминантной руками (Baer, Djrkatz, 1957; Kannus et al., 1994; Ashhizawa et al., 1999). В некоторых из этих исследований сообщалось о значительных различиях между доминантной и недоминантной руками у спортсменов: вся их физическая активность подвергала чрезмерной механической на-

грузке преимущественно только доминантную руку. Эта особенность продемонстрирована для некоторых костей верхних конечностей праворуких теннисистов (Calbet et al., 1998; Наарпасало et al., 1998, 2000; Kannus et al., 1994, 1995; Ashhizawa et al., 1999; Kontulainen et al., 1999), игроков в сквош (Наарпасало et al., 1994) баскетболистов (Watson, 1973), волейболистов (Alferdson et al., 1998). Watson (1973) обнаружил у баскетболистов значительно более высокую концентрацию минеральных веществ в плечевой кости доминантной руки, но не в локтевой или лучевой костях, что объясняется более высокими напряжениями, которым подвергается плечевая кость по сравнению с костями предплечья. Но для спортсменов и людей малоподвижного образа жизни результаты асимметрии менее выражены при рассмотрении их лишь с позиции доминантной и недоминантной руки (Akar et al., 2002). В некоторых из этих исследований сообщалось о значительных различиях в содержании минеральных веществ (Ashhizawa et al., 1999; Наарпасало et al., 1994; Kannus et al., 1994; Tanaka et al., 1997) или минеральной плотности костей (Наарпасало et al. 1994; 1998; Kannus et al., 1994; Taaffe et al., 1994) между доминантной и недоминантной руками, но эти различия были значительно меньше по сравнению с различиями, обнаруженными у игроков в теннис. Сообщалось также, что содержание минеральных веществ в дистальной части правого луча было выше, чем в левом луче у праворуких субъектов, согласно данным, полученным методом компьютерной томографии (MacIntyre et al., 1999). Однако другие сообщали об отсутствии значимых право-левых различий в руках в отношении минеральной структуры (Alferdson et al., 1998) и минеральной плотности костей (Tanaka et al., 1977; Alferdson et al., 1998; Ashhizawa et al., 1999; Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001). Таким образом, больший объем физической работы доминантной правой рукой может стимулировать формирование кости и увеличивать ее плотность, обеспечивая стойкость кости к воздействующей на нее нагрузке (Akar et al., 2002).

Поразительные результаты были недавно получены Dane et al., (2001) и Gumustekin с соавторами (2004). Они показали, что у праворуких мужчин средняя минеральная плотность костей левого бедра значительно выше, чем правого бедра; у леворуких средняя минеральная плотность костей правого бедра значительно превышала этот показатель в левом бедре. Эти исследования обеспечили замечательный пример в пользу структурной функциональной связи даже вне мозга. Греческие ученые (Vrahoriti et al., 2004) обнаружили, что из 260 людей 155 здоровых праворуких субъектов имели значительно большую скорость распространения звука (SOS) в правой лучевой кости, 102 имели более высокую SOS в ле-

вой лучевой кости, и у 3 человек скорости звука были равными в обеих костях. Поскольку скорость звука имеет умеренный уровень корреляции с минеральной плотностью кости, был сделан вывод, что большинство людей имеют более высокую плотность правой лучевой кости.

В исследовании Watson (Watson, 1973), который с помощью метода прямой протонной абсорбциометрии доказал, что ширина и костная масса лучевой кости на доминантной стороне больше. К аналогичному заключению пришли исследователи из Chinese University of Hong-Kong (Griffith et al., 2001): они обнаружили, что средняя ширина дистальной части луча на правой стороне была значительно больше, чем на левой. Однако в этом случае не было точной идентификации ведущей руки. В недавнем исследовании MacIntyre и соавторы (1999) с помощью компьютерной томографии изучали доминантные и недоминантные предплечья 106 праворуких и 10 леворуких взрослых добровольцев. Они обнаружили, что у праворуких доминантная конечность имела значительно большую массу (общую и содержание минеральных веществ в кортикальном слое кости) и более высокую общую объёмную плотность. Но не было значимых различий между конечностями для группы леворуких субъектов. Авторы пришли к выводу, что различия в показателях связаны со структурными особенностями левой и правой лучевых костей, и можно полагать, что характерная нагрузка на доминантную конечность сохраняет силу кости.

У людей выявляется выраженная асимметрия в бедренных костях, при этом большинство имеют более высокую диафизарную устойчивость с правой стороны (Ruff, Jones, 1981). Trinkaus и др. (1994) недавно выявили тенденцию к более длинным правым бедренным костям в выборках людей, но величина этой асимметрии была незначительной по сравнению с размерами диафизов. Plato, Purifoy (1982) получили билатеральные рентгенограммы запястья кисти от 176 женщин и 448 мужчин. Для праворуких индивидуумов в целом вторая пястная кость была длиннее и больше для правых рук в сравнении с левыми и для мужчин по сравнению с женщинами. Доминирование правой руки дополнительно увеличивает рост второй пястной кости, так что билатеральное различие для общей ширины, ширины мозгового вещества, толщины и длины кортикального слоя становится статистически значимым. Наоборот, доминирование левой руки не способствует значительному росту левой второй пястной кости. Эти результаты подтверждают логику гипотезы о том, что правые руки имеют более длинные и крупные вторые пястные кости, чем левые, независимо от ведущей руки. Правая ведущая рука будет усиливать это билатеральное различие, а левая рука будет устранять ее, способствуя разви-

тия костей доминантной руки. Но Agram с соавторами (1986) получили противоречивые результаты в их измерениях длины стоп и кистей у 15 неврологически здоровых детей – никаких значимых различий стоп и кистей не было обнаружено.

С другой стороны, не следует считать, что все скелетные билатеральные асимметрии, даже костей конечностей, можно объяснить на основе только различий их механического использования. Helmkamp и Falk (1992) проанализировали скелеты 61 самок и 76 самцов макак-резус для выявления вариаций, связанных с возрастом и /или полом, в десяти измерениях костей передней конечности. Обнаружено, что все значимые направленные асимметрии поддерживают правую сторону. Хотя некоторые из этих асимметрий совместимы с представлением о мышечной гипертрофии, связанной с предпочтительным использованием правой передней конечности, их общая структура позволяет полагать, что онтогенетические факторы, связанные с возрастом и полом в равной степени достойны рассмотрения. Значительные половые различия средних значений асимметрий имеют место в пределах возрастных групп и между ними (подростки, юноши и взрослые). Характерное снижение степени асимметрии с возрастом было обнаружено у мужчин. Так, у подростков асимметричными были 40% из десяти измерений, у юношей 30%, у взрослых 20%. Среди женщин, система изменения асимметрии носила противоположный характер: не было выявлено каких-либо асимметрий для подростков и девушек, тогда как у взрослых женщин 40% измерений были асимметричными. Авторы сделали выводы, что необходимо большее внимание к факторам, связанным с возрастом и полом, при извлечении выборок с целью исследования асимметрий, а также необходимо учитывать характерные для пола и возраста особенности асимметрий в случае привлечения данных об асимметриях передних конечностей в качестве доказательства наличия ведущей руки или других поведенческих асимметрий в демографически нерепрезентативных популяциях. Baskerville (1992) обсуждал также другие возможные механизмы, которые могут вносить вклад в направленные асимметрии костей конечностей.

Имеются строго документированные данные о том, что среди мужчин более высокий процент лево- и смешанной «рукости», чем среди женщин (Le Roux, 1979; Saunders, Campbell, 1985; Beric et al., 1997), и у женщин более выражена тенденция к праворукости по сравнению с мужчинами в отношении ручного предпочтения и исполнения (Tan, 1988, 1992). Akar и сотрудники (2002) предполагают, что праворукие женщины преимущественно используют правые, а не левые руки в повседневной двигательной активности, и следовательно, подвергают правую руку механической на-

грузке чаще, чем левую. Однако они обнаружили, что содержание минеральных веществ в правых лучевых костях было значительно выше, чем в левых (для всех изученных регионов костей), но удивительно, что не было обнаружено **никакого влияния половых гормонов** на минеральный состав и минеральную плотность костей справа по сравнению с левой стороной. Результаты исследований также поддерживают эти данные об отсутствии какого-либо влияния пола на различие между минеральным составом и плотностью слева и справа в дистальных отделах предплечья (Sievanen et al., 1993; Naapasalo et al., 1994, 2000; Kannus et al., 1994; 1995; Alfredson et al., 1998; Kontulainen et al., 2001), при этом имеются данные о том, что на асимметрию минеральной плотности бедренной кости влияют половые различия (Dane et al., 2001).

Периферическая асимметрия также выявлялась в виде различия между шириной ладьевидно-полулунного интервала на левой и правой кистях у 100 мужчин и женщин в возрастном диапазоне 18 – 83 года (Griffith et al., 2001). Ширина ладьевидно-полулунного интервала на правой стороне была больше, чем на левой стороне у большинства исследуемых (к сожалению, ведущая рука субъектов точно не исследовалась). Карпорадимальное отношение, полученное на основании измерений, сделанных по право- и левосторонним рентгенограммам, было статистически выше на правой стороне у здоровых людей обоих полов (Schuind et al., 1996).

В другой работе, выполненной Schell с сотрудниками (1985), асимметрия парных измерений рассматривается как методологическая проблема антропометрии, а позже как индикатор внешней нагрузки. В этом исследовании предпринята попытка определить степень направленной асимметрии для некоторых из измерений, обычно осуществляемых в антропометрии. Окружность плеча, межнадмышечковая ширина, кожные складки над трехглавой мышцей также измерялись на правой и левой сторонах среди 135 белых молодых людей из пригорода Филадельфии. Их ведущая рука (правая или левая) оценивалась субъективно. Было обнаружено, что все измерения рук значительно асимметричны в пользу правой стороны. Так, среди выборки из праворуких субъектов ($n = 116$), окружность плеча и межнадмышечковая ширина были значительно больше на правой стороне, и среди мужчин этой части выборки кожные складки над трехглавой мышцей были также больше. У леворуких субъектов ($n = 19$) статистически значимой асимметрии не показано. Эти результаты позволяют полагать, что небольшая, но систематическая асимметрия существует для некоторых из наиболее часто измеряемых направлений в антропометрии, особенно тех, которые связаны с рукой. О более крупных кожных склад-

ках над трехглавой мышцей у праворуких людей раньше сообщалось также в исследовании Damon, проведенном на взрослых мужчинах (Damon, 1965), а также о значительно большей окружности плеча сообщали Laubach, McConville (1967) и Malina, Buschang, (1984). Очень раннее развитие асимметрии (пренатальная фаза), вероятно, возникает без влияния предпочтения одной стороны тела при движении. Некоторые авторы предполагают, что у молодых ведущая рука может вносить вклад в развитие асимметрий в плече (Schell и др., 1995; Gutnik, 1990). Поскольку предпочитаемая рука чаще используется, мускулатура здесь лучше развивается. Это объясняет большую окружность плеча с правой стороны у праворуких людей. Кроме того, более значительная ширина надмыщелка у праворуких субъектов, возможно, связана с использованием мышц предпочитаемой правой руки, поскольку некоторые движения предплечья регулируются частично мышцами и их связками, которые прикреплены к латеральным и медиальным надмыщелкам.

Объемные измерения Purves и соавт. (1994) показали, что праворукие индивидуумы имеют большие размеры правых кистей по сравнению с левыми. Наоборот, кисти леворуких гораздо более близки к симметрии. Эти данные указывают на возможность соответствующей асимметрии значимых частей сенсомоторной системы у праворуких. Потеря асимметрии в противоположных руках среди леворуких дает дополнительное основание полагать, что право- и леворукие фенотипы не возникают согласно одним и тем же правилам развития.

В некоторых исследованиях, в которых используются измерения по рентгенограммам, не обнаружено значительных различий в отношении других костей, связанных с кистью, и в общем размере правой и левой кистей. (Tsuge, Nakamura, 1993; Schuind и др., 1996). Goto, Kobayashi (1992) не удалось найти значительного различия между длиной и отклонением (variance) локтевой кости в связи с правым и левым запястьем. Nakamura et al., (1989) сообщили о близком сходстве запястных углов в обеих кистях у одно и того же человека. Некоторые клиницисты сходятся во мнении, что особые показатели, например, наклон лучевой кости, наклон ладони и отклонение локтевой кости, могут использоваться в качестве эталона при травме контралатеральной руки, поскольку нет существенных различий между ними в правой и левой руках (Schuind и др., 1996). Hollevoett et al., (2000), с помощью цифрового подхода Baratz, Larsen (1996) к стандартным рентгенограммам обоих запястий у 50 здоровых добровольцев (мужчин и женщин), исследовали возможные различия между левой и правой руками в отношении наклона лучевой кости (Di Benedetto et al., 1991), наклона ладони (Tsuge, Nakamura, 1993) и отклоне-

ния локтевой кости (Gelberman et al., 1975). Средние различия между правым и левым запястьями составляли 1,5 градуса для наклона лучевой кости, 0,5 мм для отклонения локтевой кости и 2,5 градуса для наклона ладони. Следовательно, они не нашли значительного различия между руками по этим показателям и считали, что контралатеральное запястье может служить надежным эталоном, если одна из рук травмирована.

Koff с сотрудниками (1983) исследовали асимметрии в структуре (размере) и функции (использование или подвижность) кистей рук и стоп у 42 студентов колледжа, лево- и праворуких мужчин и женщин. Измерения размеров делались с фотографий, подвижность оценивалась по видеоопленкам, а использование определялось с помощью вопросника. Асимметрии размеров не зависели от «рукости» и не были согласованы в разных частях тела; в то же время асимметрии использования варьировали как функция ведущей руки. Не было обнаружено никаких закономерных отношений между структурой и функцией.

Было проведено несколько исследований по анатомической асимметрии костей предплечья приматов. Dhall и Singh (1977) обнаружили асимметрии у 9 из 12 макак-резусов в отношении веса мышц и костей. При изучении 150 макак-резусов значительная асимметрия со смещением вправо была обнаружена в 4 из 11 измерений, осуществленных на костях предплечья (Falk et al., 1988). Измерение поперечного сечения общей поднадкостничной площади костей позволило осуществить латеральное сравнение пластических свойств второй пястной кости, плечевой кости и бедра (Sarringhause et al., 2005). Но некоторые исследователи не исключают возможности, что асимметрия плечевой кости не связана с реальной ведущей рукой, а скорее отражает различия, связанные с процессом развития, или патологией, вызвавшей ремоделирование, что имитирует поведенческую асимметрию (Helmkamp и Falk, 1990; Lazenby, 2002). С другой стороны, Healey и др. (1986) исследовали 180 праворуких и 110 леворуких взрослых, оценив их ручное предпочтение для 55 активностей по шкале из 5 вопросов. Вариационный факторный анализ выявил 4 фактора, ответственные за 80% отклонения. Особый интерес представил фактор 3, поскольку он представлял типы поведения, которые зависят от осевой мускулатуры и вовлекают силу в большей степени, чем от ловкости (сноровки).

Symons и Henneberg (1992), Kulaksiz и Gozil (2002) продемонстрировали значительный уровень корреляции асимметрии в межмышечковой и других показателях ширины плечевой кости с результатами анкетирования по выявлению ведущей руки, или между специфическим характером

«праводоминированного» поведения и антропометрических измерений. Американские ученые, которые исследовали сто здоровых, добровольцев, со сформированным скелетом, которые подверглись стандартизированной билатеральной заднепередней рентгенографии в ненагруженном (статическом) и нагруженном (динамическом) условиях с целью определения симметрии локтевого отклонения, обнаружили более высокое среднее статическое локтевое отклонение на правой руке (Freedman et al., 1998). Индийские исследователи измерили 200 подходящих непарных взрослых плечевых костей (100 правых и 100 левых), которые были использованы для измерения четырех параметров межбугорковой борозды, а именно, ширины, глубины, угла медиальной стенки и угла латеральных стенок: параметры борозды были выше на правой руке (Selvaraj et al., 1998). Канадские ученые с помощью периферической количественной компьютерной томографии выявили билатеральные различия в структуре дистальной части губчатого вещества лучевой кости, связанные с особенностями привычной нагрузки верхних конечностей. Они обнаружили, что для всех праворуких субъектов максимальный диаметр отверстия (плотность кости) был значительно меньше в лучевой кости доминантной руки (MacIntyre et al., 1999).

Необходимо отметить, что, несмотря на многочисленные накопленные факты, представленные в современной литературе, большое количество предыдущих исследований трактуют билатеральные различия длины идентичных сегментов левой и правой конечностей как незначительные (Bloomfield et al., 1994; Enoka, 1994; Deschodt et al., 1996; Sanders 1996a, b и другие).

Заключение

В основе классической концепции доминантности, лежат, как правило, двигательное предпочтение и двигательные достижения в сложных поведенческих реакциях. Механизм, благодаря которому большинство людей предпочитают использовать правую руку, остается неизвестным, но он не может полностью базироваться на корковом уровне (de la Fuente-Fernandez et al., 2000). В нашем обзоре мы попытались обратить внимание исследователей на значение периферических факторов в мануальной асимметрии, поскольку кортикальный фактор недостаточен для объяснения периферического феномена моторной асимметрии.

Глава 14

**СТАЦИОНАРНАЯ И ДИНАМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ**

*В.Ф. Фокин, А.И. Боравова, Н.С. Галкина, Н.В. Пономарева, И.А.
Шимко*

Введение

Феномен асимметрии, с одной стороны проявляется как фундаментальное свойство материи, присутствующее в живой и неживой природе, с другой – в конкретном применении к мозгу человека, реализуется в виде сложной и в некоторых принципиальных моментах до конца неизученной системы взаимодействия центральных механизмов левого и правого полушария. Исследование центральной организации функциональной межполушарной асимметрии (ФМА), как никакая другая проблема, требует широкого подхода, включающего знание физиологии, нейропсихологии, психофизиологии, неврологии, а также генетики и биохимии. Понятно, что в большинстве исследований выделяется только какая-либо одна сторона ФМА. Поэтому актуальным представляется синтетическое рассмотрение этой проблемы.

Хотя история открытия функциональной асимметрии больших полушарий головного мозга и полушарной доминантности хорошо известна, необходимо об этом сказать несколько слов, в первую очередь, для лучшего понимания тех научных понятий, которые возникли в 19 веке, и используется до сих пор. Открытие функциональной асимметрии головного мозга обычно датируется 1861 годом, когда П. Брока сообщил, что повреждение мозга у больных афазией находится в ограниченной области левого полушария. Поскольку видимых анатомических различий между обоими полушариями не было обнаружено, то П. Брока назвал этот феномен функциональной асимметрией, в противоположность анатомической.

Х. Джексон обнаружил, что у левши центры речи находились в правом полушарии, и предположил наличие связи между рукостью и латерализацией речевых центров. На основе, главным образом, этих фундаментальных работ возникла классическая концепция функциональной межполушарной асимметрии (ФМА), в которой было сформулировано понятие о наличии одного доминантного полушария (левого у правшей) и представлений, о том, что функциональная асимметрия присуща только человеку как вершине эволюции. При этом предполагалось, что морфофункциональная асимметрия проявляется только в коре, поскольку это также эволюционно наиболее позднее образование мозга. По представлениям А.Р. Лурии (1973), ФМА связана только с вторичными зонами (проекционно-ассоциативными) и третичными зонами (зонами перекрытия). Эти взгляды в том или ином виде существуют до сих пор. Классическая концепция фокусирует внимание исследователей функциональной асимметрии, главным образом, на речевых и моторных областях коры головного мозга человека.

ФМА представляется неким стационарным феноменом инвариантным к условиям окружающей среды. И действительно, на первый взгляд, это совершенно верно: человек, сформировавшийся к подростковому возрасту как правша или левша останется таким и в глубокой старости. Это, по видимому, верно и для животных. По данным Моренкова (2004) характерные признаки функциональной асимметрии формируются в раннем возрасте у представителей различных видов и линий грызунов и сохраняются на протяжении жизни, что свидетельствует об их универсальном видоспецифическом характере.

Такого рода представления поддерживаются морфологическими и, отчасти, нейрохимическими данными о наличии структурных различий в строении правого и левого полушария (Боголепова, Малофеева., 2003; Варганян, Клементьев., 1991; Луценко, Карганов, 1985; Foundas et al., 1998; Geschwind, Levitsky, 1968; Glick, 1967). Структурные различия, несомненно, являются существенным фактором стабильности функциональной асимметрии.

Классическая концепция функциональной асимметрии базируется, главным образом, на клинике локальных поражений головного мозга, изученных с помощью современных нейропсихологических методик, на структурных различиях в симметричных зонах левого и правого полушария и на известном факте пожизненного сохранения правшества и левшества. Основными характеристиками уникального механизма ФМА явля-

ются стабильность и доминантность одного полушария по отношению к другому.

Однако более внимательное рассмотрение феномена ФМА выявляет определенные противоречия с центральной концепцией. Например, морфологические различия, которые долгое время интерпретировались, как однозначное подтверждение константности функциональной асимметрии можно рассматривать в ином контексте. Во-первых, нет однозначного преобладания представительства всех психических и физиологических функций только в одном левом полушарии. Известно, что пространственная ориентация и регуляция эмоциональных реакций больше связаны со структурами правого полушария. Приведем некоторые примеры. При выполнении вербально-аналитических заданий преобладает снижение альфа активности в левом полушарии, а при выполнении зрительно-пространственных заданий – в правом полушарии. При выполнении задач, требующих внутренней концентрации (счет в уме) наибольшее снижение альфа ритма отмечается в теменной области левого полушария (Cole, Ray, 1985). По данным Cernasek (1989) усиление активности правого полушария имеет место при работе, в которой необходима зрительная ориентировка в пространстве, а повышенная активность левого полушария при вербальной деятельности.

Подобные аргументы заставили нейропсихологов вносить некоторые уточняющие дополнения, в частности о парциальном доминировании, т.е. о преобладании некоторых сенсорных и двигательных функций не только в левом, но и в правом полушарии. (Лурия, 1973; Хомская с соавт., 1997). Позже эти данные трансформировались в представления об устойчивых принципиальных различиях правого и левого полушария, связанных, в первую очередь, с характером тех специфических операций, которые они осуществляют. Существенный вклад в эти представления внесли работы по изолированному изучению функций правого и левого полушария, выполненные на больных с расщепленным мозгом Сперри и Газзанига (1967) и др.

В общем виде это различие в функциях правого и левого полушария приведены в таблице.

Таблица 14.1. **Преимущество правого или левого полушария в специфических операциях по переработке информации.**

Левое полушарие	Правое полушарие
Индуктивная обработка	Дедуктивная обработка
Восприятие абстрактных признаков	Восприятие конкретных признаков
Последовательная обработка	Параллельная обработка
Аналитическое восприятие	Целостное восприятие

Существуют представления о том, левое и правое полушарие отличаются по способу переработки информации: дискретный способ в левом полушарии и аналоговый в правом. В отношении правого полушария выдвигались и более радикальные представления, в частности, что переработка информации в правом полушарии происходит по голографическому принципу (Белый, 1987). В связи с этим, представления о парциальном доминировании, выдвинутые на основании размера цитоархитектонических полей или латерализации нейропсихологических функций в ряде случаев кажутся неточными, поскольку речь идет не о доминировании функций, а о специализации симметричных участков обоих полушарий для логического или симультанного решения одних и тех же задач. Например, в работах Kosslyn (1987) было показано, что левое полушарие лучше справляется с задачами, в которых необходимо принять одно логически верное решение – зрительно-пространственно характера, в то время как правое полушарие имеет приоритет в образном решении тех же зрительно-пространственных задач. Позже это было подтверждено в случае решения простых, но не сложных задач, используя отключение одного из полушарий с помощью амбарбитала натрия (Slotnick et al., 2002).

Как видно из приведенных выше примеров, эти дополнительные уточнения принципиально не изменяют классические представления о стабильной доминантности одного полушария или какого-либо участка полушария, по крайней мере, для взрослых людей. Однако проведенные в последнее время работы ставят под сомнения незыблемость многих постулатов этой концепции.

Во второй половине 20 века было накоплено огромное количество фактов, указывающих на наличие ФМА у других видов животных и на то, что подкорковая асимметрия играет существенную роль в функционировании мозга. Кроме того, стали обращать пристальное внимание на морфологическую асимметрию, не относящуюся к нервной системе, и на ее роль в организации функциональных асимметрий. Морфологическая, биохимическая, фармакологическая, иммунологическая асимметрии, наряду с различиями в нейронной организации правого и левого полушария,

являются неотъемлемыми составляющими центральной организации ФМА. Сравнительно недавно возник интерес к эндокринологической асимметрии, связанной как с асимметрией подкорковых структур, в первую очередь с гипоталамуса, так и с биохимической асимметрией.

Нейрофизиологические данные, полученные на здоровых людях, также не совсем укладываются в русло классических представлений. Действительно, при некоторых воздействиях, адресованных специализированным центрам левого или правого полушария, можно обнаружить статистически достоверные различия в работе обоих полушарий. В этом случае асимметрия функций выявляется и электрофизиологически, и при помощи современных компьютерных методов биохимического картирования (Давыдов, Михайлова, 1999; Сахаров, 2006; Haynes, 1980; Grabow et al., 1979; Leblanc et al., 1992).

Вместе с тем, регистрация электрофизиологической активности мозга здоровых людей в отсутствии специфической стимуляции, демонстрирует латерализацию полушарий, изменяющуюся при смене функциональных состояний (Гончарова, 1991; Жирмунская с соавт., 1981; Giannitrapani, 1966). Существует закономерная связь асимметрии электрофизиологических показателей с эмоциональными реакциями человека (Русалова, 2004; Симонов, 2004). Для конкретного функционального состояния существуют характерные закономерности формирования и организации межполушарных отношений.

При некоторых функциональных состояниях асимметрия электрофизиологических характеристик может достигать статистически значимого уровня, тогда как при других функциональных состояниях подобной асимметрии не наблюдается. Оказывается, что асимметрия межполушарных отношений связана с функциональными состояниями человека. Например, в состоянии спокойного бодрствования, при стрессе и релаксации асимметрия межполушарных отношений может отличаться количественно или иметь другой знак. Наиболее заметно, количественные характеристики межполушарной асимметрии меняются или даже инвертируются при развитии процессов адаптации, особенно сопровождающихся хроническим стрессом (Леутин, Николаева, 1988; Горбачевская с соавт., 2001).

Из классических и современных представлений об организации ФМА вытекают ее три основных свойства. Это - доминантность или однополушарное доминирование, которое подразумевает преимущественную активацию областей одного полушария при реализации определенных видов деятельности. Эта характеристика чрезвычайно устойчива, особенно для

речевых и моторных функций. Второе важное свойство, на которое обратили внимание основная масса исследователей только в последние десятилетия, это – переключаемость. Под этим подразумевается смена активности полушария при изменении функционального состояния, например при стрессе, болезни и т.п. Третье свойство – это пластичность, способность количественно изменять и закреплять латерализацию при обучении или под влиянием окружающей среды.

Попытка вписать эти свойства в классическую концепцию очевидно невозможна из-за противоречия с ее центральным постулатом о неизменности функциональной асимметрии. Нами в 80-х годах прошлого века были выдвинуты представления о стационарных и динамических свойствах ФМА (Фокин, 1982). Под динамическими свойствами межполушарной асимметрии подразумевается качественное или количественное изменение латерализации, измеренное с помощью, поведенческих, физиологических, биохимических и других методов. При описании текущего состояния ФМА, относящегося к работе полушарий головного мозга, иногда удобнее использовать термин межполушарные отношения, который подразумевает качественную или количественную оценку активности одного полушария или какого-либо образования в этом полушарии по отношению к противоположному полушарию или симметричному образованию в данный момент или период времени.

Настоящая работа ориентирована на исследование центральных механизмов, определяющих стационарные и динамические свойства межполушарной асимметрии и их взаимодействие. С этой целью анализируются факторы, создающие условия для постоянства и динамики межполушарных различий, а также структурно-функциональные механизмы, участвующие в реализации стационарных и динамических характеристик ФМА. Такой подход не опровергает классическую концепцию функциональной асимметрии, однако вписывает ее в более сложный контекст.

Под факторами, влияющими на создание системы функциональных асимметрий головного мозга, подразумевается такая церебральная организация и такие явления, которые формируют и определяют основные свойства ФМА. С одной стороны, это, факторы, определяющие стабильность межполушарной асимметрии, с другой – ее динамику. Существенную роль в поддержании стабильности играет морфологическая асимметрия в обоих полушариях, а также различия биохимической природы, к которым можно отнести межполушарную разницу в содержании нейромедиаторов, ферментов, нейрогормонов, пептидов и других биологически активных веществ. Вероятно, существуют и другие факторы устойчивых

межполушарных различий, в частности, биофизической природы (Платонов, 1997). Факторов, вызывающих изменение характеристик ФМА, также несколько. К ним относятся изменение окружающей среды и связанные с этим адаптационные процессы, влияющие на динамику функционального состояния, факторы эндокринной и биоритмической природы и другие. Отдельно стоят генетические влияния, под действием которых, хотя и в разной степени, находятся обе группы факторов. Начнем рассмотрение с факторов, обуславливающих стационарные свойства ФМА.

Генетические влияния на формирование стабильных характеристик ФМА

Влияние генетики на формирования функциональных асимметрий до сих пор недостаточно исследовано, несмотря на всю теоретическую и практическую актуальность подобных работ. В настоящее время нет сомнения, что наследственный фактор являются существенными, однако границы его влияния не совсем понятны. Наиболее известной попыткой с позиций классической генетики объяснить явление преобладающего правшества и локализации центров речи в левом полушарии у человека являются работы М. Annett (1964-2002). Первоначально Аннетт считала, что праворукость и леворукость можно объяснить деятельностью двух генов; при этом ген, обеспечивающий леворукость, является рецессивным. Аналогично двумя генами обеспечивается и латерализация центров речи. Комбинации между этими двумя парами генов образуют все типы асимметрии рук, встречающихся в человеческой популяции. Ряд авторов поддерживал также представления о том, что доминантность речи и моторная асимметрия обеспечивается двумя различными генетическими факторами (Butler et al., 1977). Была также предпринята теоретическая попытка показать невозможность кодирования в ядерной ДНК моторной асимметрии. М. Morgan (1977) предположил, что эффекты латерализации определяются цитоплазматическими эффектами, происходящими в яйцеклетке. Подобная точка зрения нашла определенное число сторонников (Зальшкин, 1976; Levy, 1977).

На современном этапе гипотеза о кодировании рукости двумя парами генов непопулярна, поскольку в семьях леворуких родителей почти в половине случаев рождались праворукие дети. Кроме того, исследования монозиготных близнецов показали, что у них можно наблюдать, и не слишком редко (от 20-40%), зеркальные различия ряда признаков, в том

числе право- и леворукость. При этом размер височной площадки в большинстве случаев у конкордантных и дискордантных правшей больше в левом полушарии, для дискордантных левшей эта закономерность наблюдается примерно в половине случаев (Levy, 1977; Steinmetz et al., 1995; Crow et al., 2002). В настоящее время большее признание получили представления Аннетт об одном гене правого сдвига, наличие которого определяет правшество, а отсутствие которого может приводить как к правшеству, так и к левшеству в зависимости от средовых факторов. Истинная картина достаточно непростая. Предполагается, что ген правого сдвига приводит к формированию асимметрии, тормозя в раннем онтогенезе развитие ряда образований: правой височной области, левой задне-теменной области и возможно некоторых других (Annett, 2000). Таким образом, эти представления объясняют связь между латерализацией речевых центров и другими асимметриями.

Попытка оценить вклад генетических и средовых факторов на мозг правшей и левшей была предпринята Гешвиндом (2002). Существуют известные представления о том, что право- и леворукие различаются по объему мозга в полушариях: у праворуких левое полушарие имеет тенденцию быть больше в левом полушарии, особенно в зонах Брока и Вернике. У левшей предполагается частичная утрата генетического контроля над образованием функциональной асимметрии, мозг таких людей более симметричен. Исследования, выполненные на право- и леворуких близнецах подтвердили эти представления. Мозг леворуких близнецов – более симметричен, чем у близнецов правшей. Мозги близнецов правшей мало отличались друг от друга в каждой паре близнецов. Мозги у близнецов левшей могли иметь большие различия. Эти данные укладываются в концепцию правого сдвига. Влияние же окружающей среды значительно более заметно в левом полушарии, чем в правом. Исследования на близнецах выявили, что генетически детерминированные межполушарные различия с возрастом, как правило, уменьшаются. Обзор известных генетических концепций развития функциональных асимметрий представлены в работе Равич-Щербо с соавт. (1999).

Современные исследования подтвердили тесную связь между однополушарным представительством речевых центров и доминированием одной из рук. У большинства людей центры речи находятся в левом полушарии. Данный факт проявляется как в норме, так и при патологии. В работе Knecht et al. (2000) оценка асимметрии мозга осуществлялась методом транскраниальной доплеровской сонографии у здоровых людей, которых тестировали с помощью небольшой когнитивной нагрузки. Выяс-

нено, что правополушарное представительство речевых центров у испытуемых линейно изменялось в зависимости от преобладания уровня активности левой руки. Правополушарная локализация варьировала от 4% - у правой, до 27% - у левой, у амбидекстров данные показатели составили 15 %. В работе представлена формула расчета вероятного нахождения речевых центров в правом полушарии (Р), которая после некоторых упрощений, произведенных авторами данной публикации, выглядит следующим образом:

$P=15\% - 10*(\text{пр-л}/\text{пр+л})$. Руконость определялась стандартно: (пр-л/пр+л). Эти результаты ясно демонстрируют взаимосвязь ведущей руки и полушарного представительства речевых центров.

У животных, вероятно, отсутствуют генетические факторы, влияющие на преференцию передних конечностей. Collins (1969) провел исследования на трех поколениях мышей правой и левой, родители которых были только правшами или только левшами, и не обнаружил наследования преференции передней конечности. Однако он показал, что наследуется степень предпочтительного использования передней конечности, которая различна для самцов и самок.

По авторитетным представлениям склонность к преимущественному использованию правой руки возникла в первобытных сообществах, когда их члены еще не имели генетически обусловленного превосходства в использовании той или иной руки и использование орудий труда привело к формированию праворукости (Лурия, 1973; Брагина, Доброхотова, 1981). Иную точку зрения обосновал Корбалис (2003). По его взглядам формирование функциональной асимметрии произошло при взаимодействии речевой активности и жестикуляции, которая привела к образованию праворукости. Сильное преобладание праворукости является однозначной человеческой характеристикой, в то время как левополушарное доминирование голосовых проявлений (центр вокализации) наблюдается у многих видов, в том числе у лягушек, птиц и млекопитающих. Праворукость зародилась благодаря связи между ручными жестами и вокализацией при эволюции языка. Автор полагает, что язык, эволюционируя от ручных жестов, постепенно включал голосовые элементы. Переход можно отследить через изменения функций поля Брока. Его гомологичный орган у обезьян ничего не делает с контролем голоса, но содержит так называемые «зеркальные нейроны», которые кодируют образование ручных хватательных движений и восприятие тех же движений у других особей. Эта система билатеральна у обезьян, но преимущественно левополушарна у людей, и у людей вовлечена в применение голоса так же, как в ручные

жесты. Есть свидетельства того, что поле Брока увеличено на левой стороне у *Homo habilis*, это дает возможность предположить, что связь между жестикой и вокализацией установилась еще 2 миллиона лет тому назад. Другие свидетельства говорят о том, что речь могла быть не полностью автономной до того, как появился *Homo sapiens* примерно 170 000 лет назад или даже позже. Праволатеральное смещение ручных жестов, как обязательный компонент языка, может объяснить быстрое развитие орудий труда. Таким образом, долгая связь вокализации и ручных жестов оставила нам в наследство праворукость (Corballis, 2003). Можно привести и другие факты, указывающие на связь центра речи и жестикой. Так, у глухонемых, использующих жесты при общении, инсульт в левую височную и левую лобные области приводит к нарушению общения с помощью жестикой (Филимонов, 2004).

Эта концепция в известной мере противоречит современным генетическим представлениям, в частности гипотезе Аннетт и других генетиков, поскольку здесь латерализация центра вокализации является первичной, а не появляющейся одновременно с праворукостью под влиянием экспрессии гена (генов), определяющих функциональную асимметрию. С другой стороны, не у всех возможных предков человека центр вокализации находится в левом полушарии. Так, центры вокализации у некоторых низших видов обезьян вообще нелатерализованы (Jurgens, Zvirner, 2000).

Были предприняты попытки исследовать конкретные гены, влияющие на особенности развития коры в правом и левом полушариях. Для анализа генетической природы корковой асимметрии исследовали экспрессию генов в правом и левом полушариях эмбрионов методом сериального анализа генетической экспрессии. Исследовали и верифицировали 27 поразному экспрессирующихся генов, предполагалось, что корковая асимметрия связана с асимметрией транскрипции генов. В частности, *LMO4* постоянно более высоко экспрессирующийся ген в правой височной области коры человека, чем в левой. Предполагается, что специализация полушарий связана с асимметрией коркового развития на ранних стадиях онтогенеза (Sun et al., 2005).

Выдвигается гипотеза (Crow et al., 2002), что протокадхерин, локализованный в половых хромосомах, также является вероятным кандидатом на ген, определяющий латерализацию и развитие речевого центра.

Таким образом, имеющиеся к настоящему времени факты, подтверждают роль наследственности в организации ФМА. Следует признать, что классические генетические модели с позиций менделевской наследственности, не внесли решающего вклада в понимание природы генетиче-

ских факторов, влияющих на организацию функциональной асимметрии. При этом молекулярно-генетические исследования слишком немногочисленны, чтобы с их помощью можно было разобраться в наследственном механизме формирования ФМА.

Нейрофизиологическая организация ФМА головного мозга правой и левой

Поскольку правши и левши обладают стойкими конституциональными и генетическими различиями, нейрофизиологическая организация ФМА головного мозга у них также имеет ряд особенностей. Имеет смысл рассмотреть эти различия более подробно. Наиболее распространенным методом исследования нейрофизиологической организации головного мозга до настоящего времени остается электрофизиологический, который позволяет регистрировать фоновую и вызванную электрическую активность полушарий головного мозга. Если информация адресована специализированным нервным центрам правого или левого полушария, то в этом случае по электрофизиологическим показателям, а также с помощью оценки локального мозгового кровотока и других методов, может быть видна различающаяся по своим характеристикам работа симметричных нервных центров. Например, можно видеть разницу в параметрах отдельных компонентов вызванных потенциалов (ВП) или электроэнцефалограммы (ЭЭГ) в правом и левом полушариях, как это бывает при восприятии речевых стимулов, прослушивании музыки или распознавании зрительных образов. Когда же подобная стимуляция отсутствует и человек находится в состоянии спокойного бодрствования, то асимметрия фоновой электрической активности определяется в значительной мере подкорковыми модулирующими системами. Принято выделять две таких системы: на уровне стволовой ретикулярной формации и таламуса, обладающих различными характеристиками (Steriade, 2004).

При выполнении правшами заданий вербального и невербального характера наблюдалось снижение мощности альфа-ритма в первом случае в левом, во втором – в правом полушарии (Вольф, Разумникова, 2004). В норме у правшей при рассматривании изображений наблюдалось уменьшение мощности альфа-ритма справа, свидетельствующее о более высокой активации правого полушария (Левичкина с соавт., 2001; Давыдов, Михайлова, 1999).

При выполнении тестов, направленных на выявление моторной или речевой асимметрии, межполушарные различия у правшей и левшей про-

являются в максимальной степени. Значимые различия в характеристиках ЭЭГ у правшей и левшей обнаруживаются в организации корковых связей, при выполнении движений ведущей рукой. У правшей увеличивалась когерентность (КОГ) ЭЭГ в центрально-височной области левого полушария при одновременном снижении КОГ в аналогичных областях правого полушария. Анализ поведения выделенных диапазонов ритмов в этих парах отведений у правшей выявил факт реципрокных изменений КОГ альфа- и тета-диапазона в левом полушарии. В отличие от этого у левшей в этих условиях КОГ увеличивалась в обоих полушариях, но более отчетливо – в правом. Полученные данные свидетельствуют о том, что у правшей процесс регуляции произвольных движений сопровождается формированием достаточно локальных функциональных систем в доминантном полушарии, а у левшей – более диффузных, с участием обоих полушарий (Жаворонкова, 2001).

В отношении фоновых электрофизиологических показателей асимметрии в настоящее время твердо установленными можно считать относительно небольшое число закономерностей. Это, прежде всего, относится к различиям спектральной мощности ЭЭГ, существующим между левым и правым полушарием. Спектральная мощность ЭЭГ статистически значимо выше в правом полушарии у правшей, находящихся в состоянии спокойного бодрствования. На этот факт обратили внимание достаточно давно. Он хорошо согласуется с гипотезой Доброхотовой и Брагиной (1977) о преимущественной связи стволовой ретикулярной формации с левым полушарием, вследствие чего в левом полушарии амплитуда альфа волн ЭЭГ несколько ниже, чем в правом у испытуемых в состоянии спокойного бодрствования. У левшей, как правило, подобная асимметрия не наблюдается. При изменении функционального состояния у правшей межполушарные отношения существенно меняются. Предполагается наличие большей взаимосвязи структур правого полушария с дизэнцефальными и лимбическими образованиями (Жаворонкова, 2004). Это отчасти подтверждается и биохимическими данными (таблица 14.2), по которым активные компоненты биохимических процессов находятся в большем количестве в таламусе и миндалине правого полушария. Таким образом, эти данные указывают на то, что фоновые межполушарные различия, обусловлены, вероятно, асимметрией влияний со стороны активирующих подкорковых систем мозга.

Изучение когерентности ЭЭГ является дополнительным инструментом для исследования ФМА. В состоянии спокойного бодрствования средние уровни внутримушарной когерентности ЭЭГ у правшей имели

более высокие значения в левом полушарии, у левшей – в правом, что наиболее отчетливо проявилось в латеральных парах отведений (лобно-височно-центральные области). Центральнo-лобная когерентность в правом полушарии и у правшей и у левшей выше, чем в левом. Таким образом, максимальные различия между правшами и левшами проявляются в организации корковых связей, в то время как в характере корково-подкоркового взаимодействия наблюдаются признаки сходства, указывающие на то, что и у правшей и левшей имеется одинаковая асимметрия корково-подкорковых связей. Известно, что по самым разным, в том числе и нейрофизиологическим показателям между правшами и левшами не существует зеркальных различий. И в последнем случае, возможно, что правши и левши имеют близкую асимметрию подкорково-коркового взаимодействия (Жаворонкова, 2004).

Различная нейродинамика правшей и левшей сохраняется и у переученных левшей. В работе (Siebner et al., 2002) показано, что правши и переученные левши при одной и той же моторной кинематике обладают различной нейродинамикой. Структура почерка у истинных и переученных правшей практически не отличается. Наряду с этим, у врождённых правшей, по данным ПЭТ, более сильно активируются теменная и премоторная ассоциативные области левого полушария, в то время как переученные левши более сильно демонстрировали двустороннюю активацию структур мозга, с преимущественной локализацией очагов в латеральной части премоторной, теменной и височной областях правого полушария.

Использование ВП может быть направлено на изучении взаимосвязи между различными видами асимметрий. Сенсомоторная асимметрия, судя по характеристикам ВП, может существовать независимо от двигательной или слуховой асимметрии. Различные компоненты сенсомоторных ВП, регистрировались при электрической стимуляции медианного нерва. Амплитуда коркового компонента N20 была выше в левом полушарии и в этом же полушарии постцентральная извилина была больше, чем в правом. При этом отсутствовала значимая корреляция между показателем латеральности N20 с одной стороны, и морфологическими различиями, рукостью, а также предпочтением уха в тесте дихотического прослушивания, с другой. Таким образом, сенсомоторная асимметрия оказалась несвязанной с показателями моторной и слуховой асимметрии. При этом, хотя весьма вероятно, что морфологические различия влияют на компонент N20, их воздействие также не вышло на уровень значимых корреляций (Baumgartner et al., 2003).

Для нейрофизиологического изучения ФМА кроме широко распространенных электрофизиологических показателей используется и уровень постоянного потенциала (УПП) головного мозга. На наш взгляд, регистрация УПП для этой цели обладает рядом преимуществ, по сравнению с ЭЭГ и ВП. УПП менее чувствителен к информационной составляющей поступающих извне сигналов. При этом УПП четко отслеживает энергетические характеристики различных областей головного мозга и в этом его сходство с позитронно-эмиссионной томографии, по сравнению с которой метод регистрации УПП значительно более приспособлен к условиям физиологического эксперимента. В настоящее время наиболее совершенным прибором для регистрации УПП является «Нейроэнергокартограф» фирмы «Нейроэнергетика», в котором учтены все современные требования к регистрации и анализу УПП головного мозга.

Источником УПП являются, в основном, потенциалы гематоэнцефалического барьера и сосудистые потенциалы головы. Эти потенциалы прямо связаны с интенсивностью энергетического обмена мозга, поскольку основным ионом, определяющим разность потенциалов для сосудов, являются ионы водорода. Концентрация этих ионов в сосудах мозга зависит от интенсивности энергетического метаболизма, так как именно кислоты являются конечным продуктом энергетического обмена (Фокин, Пономарева, 2003).

Что означает более высокий УПП в правом или левом полушарии? Совокупность современных данных указывает на связь высоких значений УПП в норме со значительной физиологической активностью одного из полушарий. Подобные представления подкрепляются результатами, полученными с помощью методов электрофизиологического и биохимического картирования мозга при избирательной активации различных сенсорных систем. Например, при чтении вслух возрастают значения УПП в левой височной области, при прослушивании музыки – в правой (Пономарева, Фокин, 2000; Евтушенко и др., 2003). Это совпадает с данными биохимического картирования (Leblanc et al., 1992).

У правой и левой, а также у животных с различной моторной преференцией межполушарная разность УПП статистически различна. Однако примерно у трети людей и животных, относящихся к группам правой или левой, значения УПП в доминантном и субдоминантном полушариях иные, чем у большинства. При приближении к старческому возрасту, доля таких лиц увеличивается до 50%. Причины более высокой активности правого полушария у правой связаны с определенными функцио-

нальными состояниями и будут анализироваться в соответствующем разделе.

Таким образом, анализ нейрофизиологической организации ФМА выявил по целому ряду электрофизиологических характеристик наличие выраженной корковой асимметрии. При этом особенности функциональной корковой асимметрии в ряде случаев определяются влиянием подкорковых модулирующих систем. Понятно, что в этом случае происходит взаимодействие между активностью специализированных нервных центров (речевых, моторных и других) с модулирующими подкорковыми системами. По нашим представлениям, результат такого взаимодействия определяет все множество межполушарных отношений, существующих в мозге.

Влияние половых различий на центральную организацию ФМА

Другой вопрос, который также имеет отношение к генетике, связан с неодинаковой латерализацией мужского и женского мозга. На протяжении всей жизни человека имеют место гендерные различия в организации как стационарной, так и динамической функциональной асимметрии. По представлениям (Crow et al., 2002) один из генов, определяющий функциональную асимметрию, находится на Y-хромосоме и с этим связана большая латерализация мужского мозга. Кроме того, по мнению многих авторов, влияние эндокринной системы на развивающийся мозг мужчин и женщин создает те структурные различия, которые на протяжении последующей жизни являются стабильным фактором, определяющим особенности ФМА мужского и женского мозга. Наибольшие различия в деятельности мозга наблюдаются у мужчин и женщин, когда разница в содержании тестостерона и эстрадиола у них максимальна. Подобная картина наблюдается и у других млекопитающих, в частности грызунов. ФМА, оцениваемая по моторным реакциям у этих животных, также зависит от генотипа и модифицируются под влиянием тестостерона и эстрадиола (Моренков, 2004).

Влияние эндокринной системы проявляется уже на эмбриональной стадии, при этом под влиянием тестостерона у мужчин происходит торможение развития левого полушария, которое у девочек созревает более быстро, но развитие, которого останавливается в пубертатный период. В это время развитие левого полушария у мальчиков продолжается и в период полового созревания. Наибольшие различия имеют место после пе-

риода полового созревания и до менопаузы у женщин. В пожилом и старческом возрасте эти различия минимальны.

Действительно, более раннее развитие ФМА и межполушарных отношений у девочек отмечено многими авторами. В частности, по данным регистрации УПП головного мозга значимые межполушарные различия с преобладающей активностью левого полушария у девочек наблюдаются в возрасте 7-8 лет, тогда как у мальчиков подобные отношения формируются на несколько лет позже (Фокин, Пономарева, 2003).

В 5-6 лет показатель когерентности ЭЭГ выше в левом полушарии у девочек во всех областях, эта же тенденция сохраняется у девочек и в 8-9 лет. Эти данные согласуются с хорошо известным фактом опережающего развития девочек по физиологическим и психологическим показателям на самых ранних и некоторых последующих этапах онтогенеза по сравнению с мальчиками. У взрослых выявляются обратные гендерные соотношения в уровне когерентности ЭЭГ по сравнению с детьми. При этом внутриполушарные когерентности преобладают у мужчин, межполушарные – у женщин. (Панасевич, Цицерошин, 2004).

Считается, что мозг мужчин по нейропсихологическим и электрофизиологическим характеристикам, в целом, более асимметричен, чем мозг женщин. Некоторые авторы связывают это с более мощными комиссуральными связями у женщин. ЭЭГ и магнитоэнцефалограмма также более асимметричны у мужчин, чем у женщин.

У взрослых мужчин и женщин наибольшие различия присутствуют в организации речевых процессов и в зрительно-пространственной ориентации. У мужчин наблюдается лучшая ориентация в пространстве, а женщины превосходят мужчин в речевых функциях (Kimura, 1983). Поэтому в большинстве физиологических работ поиск гендерных различий фокусируется на этих областях.

По данным функциональной магнитно-резонансной томографии (МРТ) при выполнении речевых заданий у мужчин в большей мере активируется левое полушарие, чем правое. У женщин в этом случае межполушарные различия выражены нерезко. Сходные явления наблюдаются и при регистрации ЭЭГ. При прослушивании и запоминании словесной информации на основании анализа альфа и тета-ритмов ЭЭГ при запечатлевании слов у мужчин правой рукой наблюдалась активация левого полушария и снижение активности правого полушария, тогда как у женщин эти процессы не вызывали заметных ЭЭГ-реакций. Половые различия асимметрии ЭЭГ при выполнении зрительно-пространственных тестов имеют ме-

сто только при достаточно сложных, требующих трехмерной визуализации заданий (Warrenburg, Pagano, 1981; Федотчев, 1985; Отмахова, 1987).

Дихотическое предъявление слов при направленном внимании на правое или левое ухо, по сравнению с распределенным вниманием, позволяет выделить ряд особенностей работы мужского и женского мозга. В частности, при направленном внимании в тета-1 диапазоне ЭЭГ у мужчин наблюдается усиление взаимодействия в передне-лобных, а у женщин в теменно-затылочных отделах коры. Эти и другие данные указывают на то, что у мужчин запоминание слов происходит при большей активации передней системы внимания, а у женщин – задней (Разумникова, Вольф, 2003).

Особый период в жизни женщины, не имеющий аналогов в мужском организме, это период овуляции и гестации. В этот период в головном мозге женщин формируется очаг возбуждения, обладающий характеристиками доминантного очага. В этот очаг вовлекаются преимущественно лобно-височные и центральные области коры. Разрешение беременности приводит к исчезновению доминантного состояния. Благоприятное течение беременности сопровождается достоверным усилением когерентности в альфа-диапазоне ЭЭГ в левом полушарии. Межполушарные различия в этот период в значительной мере обусловлены периферическими составляющими гестационной доминанты: доминантным яичником и право- или левосторонним расположением плаценты в полости матки. (Орлов, Черноситов, 2004; Васильева, 2006). По мнению А. Превика (Previc, 1991) вестибулярные воздействия в пренатальный период могут влиять на возникновение неонатальной асимметрии позы.

Таким образом, гендерные различия в латерализации обусловлены множеством стационарных и динамических факторов, связанных с генетическими и фенотипическими особенностями мужского и женского организма. Тем не менее, латерализация мозга женщин по сравнению с мозгом мужчин имеет только количественную разницу, поскольку по представительству речевых центров и по асимметрии рук имеется принципиальное сходство.

Морфологические различия правого и левого полушария и их значение для ФМА

У животных, морфологическую асимметрию центральной нервной системы, а также других органов и систем находят уже на уровне беспо-

звоночных. У этих животных найдена асимметрия, как нервных ганглиев, так и периферических органов, не говоря уже об асимметрии, проявляющейся в поведенческих реакциях (Удалова, Карась, 2004; Шейман с соавт., 2004). Например, у подавляющего большинства мушек дрозофила найдено «асимметричное тело» в мозге, по мнению авторов, отражающему более высокие способности мушки, по сравнению с другими насекомыми. В 8 % случаев данная асимметричная субстанция найдена в обоих полушариях (Kat, 2004).

У низших позвоночных (миног, рыб, лягушек и рептилий, а по некоторым данным и у крыс) значительная асимметрия наблюдается на уровне межзачаточного мозга, в частности, хабенулярных ядер. Эти различия зачастую настолько заметны, что не нуждаются в статистической обработке. У этих видов отсутствует единая латерализация. Например, у лягушек лучше развито левое ядро, у миног - правое и т.п. (Nottebohm, 1979; Фокин, 2004). Показана, что эта асимметрия определяется, в основном, генетическими факторами (Concha, Wilson, 2001).

У млекопитающих основное внимание исследователей привлекала асимметрия в развитии корковых образований. Такая асимметрия была найдена у кошек и обезьян. В основном оценивались размеры долей мозга. У обезьян наибольшие различия наблюдались в лобных отделах; у некоторых видов обезьян в шести случаях из семи правая лобная доля была достоверно больше, чем левая (Cain, Wada, 1979). У кошек нельзя было определить, является ли найденная асимметрия специфичной для всего вида. W. Webster (1972) исследовал анатомическую асимметрию мозга кошки. Из обследованных 33 мозгов асимметричное распределение борозд наблюдалось в 15 случаях, причем в 13 - именно в затылочных областях. Автор полагал, что наибольшая асимметрия должна проявляться у кошек в зрительном восприятии. Позже эти предположения были отчасти подтверждены при анализе нейронной активности в 21 поле (Болотов, 2001).

У высших обезьян область представительства правой передней конечности достоверно больше, чем левой (Hopkins, Pilcher, 2001).

Интересно, что эволюционно морфологическая асимметрия может некоторым образом опережать функциональную. Так у трех видов человекообразных обезьян размер 44 поля в левом полушарии достоверно больше, чем в правом. При этом речевые возможности этих животных крайне ограничены (Cantalupo, Hopkins, 2001). Наиболее существенную роль играют, по-видимому, микроколоники в области *planum temporale*,

поскольку их организация различна в правом и левом полушарии у человека, но не у обезьян (Vuxhoeveden et al., 2001).

В морфологических исследованиях сотрудников Института мозга РАМН Е.П. Кононовой, И.Д. Станкевич, С.М. Блинкова, И.С. Преображенской и др. еще в 40-е годы была показана морфологическая асимметрия в организации цитоархитектонических полей у человека, особенно стабильно проявляющаяся в речевых зонах коры. Асимметрию в системе двигательного анализатора обнаружила также С.Б. Дзугаева (1975). Эти данные хорошо согласуются с нейропсихологическими наблюдениями о вариативности различных видов функциональной межполушарной асимметрии человека. Поскольку наиболее заметным функциональным феноменом является латерализация центров речи, внимание исследователей закономерно сосредоточено на изучении различий в височных областях.

Работа N. Geschwind, W. Levitsky (1968) в свое время привлекла большое внимание исследователей. Авторы описали заметные анатомические различия между выделенными ими участками (*planum temporale*) правой и левой височной доли. Различия наблюдались также и в размерах цитоархитектонических полей. В целом, асимметрия полей, входящих в состав моторных и сенсорных речевых зон, выше, примерно в полтора раза, чем асимметрия в других областях мозга (Боголепова с соавт., 2004). Сейчас получены определенные доказательства, что величина *planum temporale* определяется наследственными факторами благодаря исследованию, проведенному на моно- и дизиготных близнецах. Действие этого фактора становится значимым, если исключить из выборки близнецов дискордантных по ведущей руке и различающихся по весу более чем на 20% (Eckert et al., 2002).

Не всегда цитоархитектонические поля больше по размеру в левом полушарии. По данным И.Н. Боголеповой с сотр. (2004, 2005) размер лимбической коры значимо больше в правом полушарии. Установлено, что в лимбической области коры человека в большинстве изученных случаев наблюдается правополушарный профиль асимметрии, тогда как в речедвигательных полях и двигательных полях – левополушарный. Наиболее асимметричными являются следующие цитоархитектонические признаки – ширина коры и отдельных ее слоев, процент нейронов определенного размера, степень выраженности радиальной исчерченности коры, объемная фракция нейронов.

В настоящее время, кроме традиционных морфологических методик работы с патологоанатомическим материалом, применяются методы при-

жизненной оценки размеров отдельных образований головного мозга и некоторых церебральных биохимических процессов.

Известно, что лобные области вовлечены в процесс мышления и программирования поведения, поэтому они наряду с височными областями привлекают внимание исследователей. По своим размерам правая лобная область больше – левой, при этом вариабельность извилин выше в левом полушарии. Межполушарная асимметрия имеет место и в париетальной области. Левая постцентральная извилина, особенно в нижней части, шире, чем в правом полушарии. Височная доля наиболее широко исследовалась на предмет асимметрии. В прижизненных исследованиях подтверждено, что височная площадка практически всегда больше в левом полушарии. Левая затылочная доля значительно больше в левом полушарии. Плотность клеток, в целом больше в левом полушарии, чем в правом. Борозды также лучше выражены в левом полушарии (Jayasundar, 2002). Часть этих данных, подтверждается в работе, выполненной с помощью метода МРТ, в частности, показано, что левые лобные извилины в норме меньше, чем правые (Manuel et al., 2006).

В последнее время появились представления о том, что значительный вклад в организацию функциональной асимметрии вносят волокна белого вещества (их количество, калибр, миелинизация), благодаря чему поступление информации в кору различных областей правого и левого полушария осуществляется с разной скоростью (Partadiredja et al., 2003).

При обследовании мозга 100 человек обнаружено, что у 87 - левый пирамидный тракт больше и пересекается раньше, чем аналогичный - правый пирамидный тракт (Jakovlev, Rakic, 1966).

Достоверных данных об анатомических различиях на подкорковом уровне у здоровых людей нет. Такие различия найдены у больных ряда нервно-психических заболеваний, в частности при шизофрении для гиппокампа, миндалина и некоторых других образований (Arnold, Trojanowski, 1996). Однако это не исключает функциональных различий симметричных ядер на уровне переднего, межзатылочного и среднего мозга (см. ниже).

Наряду с асимметрией полушарий головного мозга существует и асимметрия системы мозгового кровообращения человека, благодаря чему различия в скорости кровотока между одноименными сосудистыми системами в левом и правом полушарии может достигать 20 см/с. (Schmidt, 2003). По данным С.В. Дробининой (2006), полученным методом компьютерной доплерографии, скорость кровотока в средней мозговой артерии выше в доминантном полушарии (у правшей в левом,

левой – в правой). Скорость кровотока у правой возрастала в левом полушарии при вербальных нагрузках, и в правом при прослушивании мелодий.

Таким образом, у человека, в полном соответствии с классическими представлениями, значимая морфологическая асимметрия наблюдается преимущественно в коре. При этом очевидно, что морфологические различия уже в силу своей консервативности являются фактором, поддерживающим стабильность церебральной латерализации.

Значение комиссуральных систем в межполушарном взаимодействии

Комиссуральные связи, обеспечивающие интегративную работу полушарий, играют существенную роль в поддержании их специализации. В онтогенезе созревание различных комиссуральных систем происходит в несколько стадий Семенович (2003). По-мнению автора, на раннем этапе развития основополагающими являются транскортикальные связи, когда закладывается фундамент для межполушарного обеспечения нейрофизиологических, нейрогуморальных и нейрохимических асимметрий, лежащих в основе соматического, аффективного и когнитивного статуса ребенка. Далее на первый план выступает активация межгиппокампальных комиссуральных систем, играющих ведущую роль в организации межполушарного обеспечения полисенсорной, межмодальной, эмоционально-мотивационной интеграции. На завершающем этапе в становлении межполушарной асимметрии важная роль принадлежит формированию межфронтальных взаимоотношений и закреплению приоритета лобных отделов левого полушария, что позволяет выстраивать программы поведения и контролировать его в зависимости от постоянно изменяющихся условий существования организма.

Транскаллозальные связи являются наиболее мощными и поэтому ими, в значительной мере, определяются межполушарные взаимоотношения. Из работ прошлых лет и современных исследований следует, что характер этих влияний преимущественно тормозный. Тормозные нейроны, осуществляющие транскаллозальную передачу, по преимуществу ГАМК-эргические (Kimura, Vaughman, 1997).

Вероятно, существует связь между размером мозолистого тела и ФМА. В последнее время появились работы, которые указывают на отрицательную корреляцию между размером мозолистого тела и выраженностью межполушарной асимметрии. Такая закономерность была обнару-

жена у мужчин, но не у женщин. При этом у женщин размер мозолистого тела в целом, выше, чем у мужчин (Dorion et al., 2000).

Существует ли асимметричный перенос информации у праворуких испытуемых от доминантной к недоминантной руке и наоборот. В настоящее время есть некоторые основания для таких представлений. Так, в работе М. Yamauchi (2004) исследовали перенос позиционирующего движения от правой руки на левую и в противоположном направлении у левшей и правшей. Выявлены различия переноса позиционирующего движения от ведущей руки к неведущей, по сравнению с обратным переносом. По мнению авторов, это объясняется асимметрией межполушарного переноса информации о пространственных координатах положения руки в пространстве, хотя возможно, что на это влияет асимметрия анализа подобного рода информации в правом и левом полушариях.

Количество межполушарных когерентных связей в пожилом и старческом возрасте меньше, чем в молодом (Пономарева с соавт., 2007).

У животных комиссуральные связи участвуют в организации функциональной асимметрии. У собак, предпочитающих использовать правую лапу в инструментальных реакциях, размеры задних отделов мозолистого тела были больше, чем у животных с левосторонней моторной преференцией (Aydinlioglu et al., 2000). Недоразвитие мозолистого тела коррелирует с левшеством у мышей (Schmidt et al., 1991). Считается, что у птиц асимметрия в зрительной системе, наиболее вероятно, определяется асимметрией комиссуральных связей. Так у голубей к левому n. rotundus, входящему в состав тектофугальной зрительной системы, визуальная информация поступает примерно в равном объеме от обоих глаз, тогда как к правому – преимущественно от левого глаза (Gunturkun et al., 1998).

Таким образом, комиссуральные связи, их размер и другие количественные показатели играют определенную, иногда значительную, роль в организации межполушарных отношений.

Биохимические и эндокринологические факторы асимметрии

Центральная организация функциональной асимметрии невозможна без участия биохимических процессов. Очевидно, что ФМА опирается на асимметрию биохимических реакций, сопряжено протекающих в симметричных образованиях головного мозга, но различающихся по некоторым, иногда даже качественным, характеристикам. Долгое время изучение асимметрии биохимических процессов было возможно только в экспери-

ментах на животных или на постмортальном материале. В настоящее время, когда методы компьютерной визуализации позволяют прижизненно оценивать некоторые составляющие биохимических процессов, значительно расширились представления об этих процессах, прежде всего у человека.

Наиболее ранней и известной серией работ были исследования Глика с соавт. (1977), показавших биохимическую асимметрию в nigro-стриарной системе крыс, а также асимметрию их двигательной активности. При введении веществ, влияющих на активацию дофаминовой системы, в частности прямого антагониста дофамина апоморфина, активирующего рецепторы к дофамину, наблюдались вращения животных по или против часовой стрелки. Направление вращения определялось межполушарной асимметрией распределения дофаминовых рецепторов. В ряде случаев направление вращения совпадало с моторной преференцией передних конечностей у этих животных. После одностороннего введения в стриарную систему блокатора норадреналина и дофамина 6-гидроксидофамина, наблюдался гемипаркинсонизм, при этом введение непрямого агониста дофамина - амфетамина вызывало в ипсилатеральную поврежденному стриатуму сторону из-за дополнительного выделения дофамина в интактном полушарии. К этой модели обратились в последнее время для исследования распределения аминокептидаз в головном мозге. Известно, что некоторые пептиды, которые включены в ренин-ангиотензинную систему и метаболизм холистокинина, модулируют эмоциональное поведение и стресс. Действие пептидов ангиотензина и холистокинина зависит от влияния ряда аминокептидаз (АП). При правостороннем повреждении nigro-стриарной системы с помощью 6-гидроксидофамина повышался в три раза уровень аланин-аминокептидаз и на 30% аспартат аминокептидаз в плазме крови. При левостороннем повреждении повышался уровень цистеин-аминокептидаз и глутамат аминокептидаз на 50%. Существуют растворимые и мембраносвязанные аминокептидазы. Оба типа аминокептидаз активны в вовлекаемых в стрессорную реакцию областях мозга, таких как амигдала, гиппокамп, медиальная префронтальная кора. Исследование распределения в правом и левом полушарии аланин-, аспартат-, глутамат-, цистеинпептидаз, а также других выявило его асимметрию. В правой миндалине всех исследованных АП было больше, чем в левой на 30-125%. В гиппокампе было преимущественно левостороннее преобладание - от 80 до 300%. Содержание АП в префронтальной коре на 40 - 100% выше в левом полушарии. Таким образом, аминокептидазы, наряду с нейромедиаторами, являются

веществами, асимметрично распределенными в правом и левом полушариях (Vanegas et al., 2004).

Протонная магнитно-резонансная спектроскопия выявила асимметрию содержания активных метаболитов в различных областях головного мозга здоровых правшей. Обнаружена значительная асимметрия в коре и подкорке в отношении N-ацетиласпартата (N-АА), холина (предшественника ацетилхолина), инозитола и некоторых других метаболитов. Особый интерес вызывает определение содержания аминокислоты N-ацетиласпартата, которая является нейрон-специфическим соединением. Снижение содержания данной аминокислоты в веществе мозга свидетельствует об уменьшении числа нейронов. Инозитол – вещество, участвующее в энергетическом обмене. Отношения этих веществ в левом и правом таламусе составило 0.71, 0.65, 0.85, соответственно. В левой и правой половине мозжечка соотношения для этих веществ были обратными: 1.06, 1.05, 1,2. Для теменной области коры: 1.26, 1.34, 1.55. Для затылочной области латерализация заметна для N-АА (1.06) и для инозитола (0.64). Для N-АА и холина в височной области соотношение между содержанием этих веществ следующие: 1.06, 0.75. В лобной области правого полушария содержание N-АА выше, чем в левом: 0.87, при этом правая лобная область больше, чем левая.

Постмортальное изучение мозга человека также обнаруживает биохимическую асимметрию на уровне таламуса и височной области коры. Асимметричное распределение наблюдалось для декарбоксилазы глутаматовой кислоты, гамма-амино бутириловой кислоты, холин ацетилтрансферазы и дофамина (Jayasundar, 2002).

Различия в обмене веществ между правым и левым полушарием выявлены для свободных жирных кислот. Так в левом полушарии постоянно повышен уровень данного метаболита. Кроме того, в отдельных областях левого полушария отмечается увеличение концентрации дофамина, ГАМК, норадреналина, ацетилхолинтрансферазы. Выявлено, что повреждение гомологичных участков левого и правого полушария неодинаково влияет на химическую активность мозга (Cernasek, 1989).

Функциональная асимметрия также влияет на содержание биологически активных веществ в крови. Биохимический анализ крови у людей с различным ведущим полушарием, выявил значимые различия содержания ряда веществ. Определение ведущего полушария проводилось путём дихотического прослушивания и определения ведущей руки, по ряду моторных тестов. Следует заметить, что такое определение не является строгим, т.к. эти тесты, особенно дихотическое прослушивание, чувстви-

тельны к функциональному состоянию человека (Леутин, Николаева, 1988). Выяснилось, что у всех «правополушарных» и у 50 % «левополушарных» повышена активность ГМГ-КоА-редуктазы, увеличено содержание долихола (dolicol) и дигоксина в крови, а уровень сывороточного магния, убихинона и активность эритроцитарной Na-K-АТФазы были снижены в тех же группах. Также в этих группах уровень триптофана, предшественника серотонина, холиновой кислоты и никотина был повышен, в то время как тирозина, предшественника дофамина, норадреналина и морфина в крови был снижен. У оставшихся 50% «левополушарных» наблюдалась обратная тенденция в отношении всех указанных выше веществ (Kurup, Kurup, 2003).

У спортсменов-правшей после тяжелой физической тренировки сравнивалось распределение УПП в правом и левом полушариях и показатели биохимического анализа крови. Выяснилось, что спортсмены, у которых активность левого полушария в височной области была выше, по сравнению с правым, имели лучшие показатели кислотно-основного баланса и белкового катаболизма, чем спортсмены, у которых значения УПП в правой височной области были выше, чем в левой (Фокин, Пономарева, 2003). Таким образом, характер межполушарных отношений связан с метаболизмом, который, в свою очередь, влияет на функциональное состояние организма.

Открытие асимметрии нейроэндокринной системы произошло при попытке продемонстрировать связь нервной и эндокринной систем. Оказалось, что у здоровых крыс содержание гонадотропного релизинг гормона выше в правой половине гипоталамуса, чем в левой (Gerendai et al., 1978; Gerendai, Halász, 2001). В опытах по овариэктомии на мышках и кроликах было показано, что наибольшая концентрация гонадотропного релизинг гормона выделяется в правой половине гипоталамуса. При деафферентации гонад только справа (но не слева) у кроликов мужских особей развивается гемикастрация. Деафферентация слева к кастрации не ведёт. У крольчих повреждение только правого, но не левого, гипоталамуса, вызывает компенсаторную гипертрофию яичников. У человека также имеются достоверные различия в содержании некоторых гормонов в правой и левой части промежуточного мозга. Это относится, в первую очередь, к содержанию тиреотропного гормона в гипоталамусе человека. Асимметричное распределение этого гормона наблюдалась в паравентрикулярном, дорсальном и вентромедиальных ядрах, с преобладанием гормона в левой части гипоталамуса (Borson-Chazot et al., 1986).

Зарегистрированы случаи раннего наступления менопаузы у леворуких женщин. Данный факт указывает на связь латерализации головного мозга и гормональной сферы. Этот же фактор влияет и на половое созревание. Были исследованы девочки в возрасте от 9,5 до 15,5 лет. Выявлено статистически достоверное различие в возрасте начала менструации у левшей и правшей: так, средний возраст начала менструации у левшей (12.96 +/- 1.34 лет), был значимо ниже, чем у правшей (13.72 +/- 1.41 лет). Данные показывают, что время появления первой менструации связано с функциональной асимметрией мозга. У праворуких женщин гипоталамо-гонадотропное взаимодействие формируется позже, чем у леворуких (Ogbak, 2005).

По-видимому, влияние стероидных гормонов на функциональную асимметрию опосредуется дофамин- серотонин- и норадреналинэргическими системами нейронов, через рецепторы к этим гормонам, обнаруженным в голубом пятне, черной субстанции и ядрах шва. Таким образом, асимметрия нейромедиаторов и гормонов взаимосвязаны, что приводит, в конце концов, и к асимметрии поведенческих реакций. Плотность рецепторов к половым гормонам может быть различна в правой и левой половине мозга. В новой коре уровень эстрогеновых рецепторов в перинатальный период повышен у самок крыс справа, а у самцов - слева (Sandhu et al., 1986). Рецепторы к андрогену у взрослых крыс самцов (Xiao, Jordan, 2002) экспрессируются больше в гиппокампе левого полушария. Таким образом, асимметрия экспрессии рецепторов вносит свой вклад в гендерную латеральность мозга.

Суммарно различия в содержании некоторых активных компонентов церебрального метаболизма приведены в таблице 14.2. При этом использованы данные приведенных выше исследований, а также нескольких других обзоров.

Таблица 14.2. Биохимическая асимметрия мозга

Анатомическое образование	Больше в левой половине мозга	Больше в правой половине мозга
Полушарие, в целом	СЭС, ДЭС, МАО, АП, ПОЛ, СЖК, ХАТ, ГАМК	
Кора, в целом	ХАТ, АХЭ	
Обонятельный бугорок		НА
Лобная кора		N-АА, Кр
Префронтальная кора	ЦИС, АСА,	
Теменная кора	N-АА, Х, И	
Двигательная кора	НА, МАО	
Затылочная кора	N-АА	И
Височная кора	N-АА	Х
Миндалина		ДА, ЦИС, ГАП
Гиппокамп	ЦИС, ААП, АСА	
Базальные ганглии	5-ОТ	
Хвостатое ядро	ДА, ХАТ, ГДК,	
Бледный шар	ДА, ХАТ, 5-ОТ, АТ	
Таламус, в целом	НА	N-АА, Х, И
Подушка	НА	
Вентро-латеральное ядро таламуса		НА
Медиобазальный гипоталамус		ГРГ
Паравентрикулярные ядра гипоталамуса	ГРГ, ТРГ	
Дорзальные ядра гипоталамуса	ГРГ, ТРГ	
Вентромедиальное ядро гипоталамуса	ТРГ	
Черная субстанция	ДА	
Мозжечек	N-АА, Х, И	

Список сокращений: ААП – аланинаминопептидазы, АП – аминопептидаза, АСА – аспаргатаминопептидазы АТ – ацетилтрансфераза, АХЭ – ацетилхолинэстераза, ГАМК – гамма-аминомасляная кислота, ГАП – глутаминаминопептидазы, ГДК – глутаматдекарбоксилаза, ГРГ – гонадотропин-рилизинг-гормон, ДА – дофамин, ДЭС – дофаминэргическая система, И – инозитол, МАО – моноаминоксидаза, Кр – креатинин, НА – норадреналин, N-АА – N-ацетиласпартат, ПОЛ – перекисное окисление липидов, СЖК – свободные жирные кислоты, СЭС – серотонинэргическая система, ТРГ – тиреотропный релизинг-гормон, ЦИС – цистеинаминопептидазы, Х – холин, ХАТ – холинацетилтрансфераза, 5-ОТ – серотонин.

По материалам: Луценко, Карганов, 1985; Каменсков, 1999; Cernacek, 1989; Jayasundar, 2002; Borson-Chazot F, et al., 1986; Banegas I. et al., 2005; Kurup, Kurup, 2003.

Из данных таблицы 14.2, которые были получены разными методами у лабораторных животных и человека, следует, что биохимическая асимметрия найдена не только в коре, но и во многих подкорковых образованиях. При этом большинство биохимически активных веществ сосредоточены в левом полушарии. Исключение составляет лобная кора, миндалина, таламус и медиобазальное ядро гипоталамуса правого полушария. Содержание N-ацетиласпартата и креатинина больше в правой лобной области, где эта область больше по размеру у человека (Jayasundar, 2002). По данным Ф. Превика (Previc, 1991) в правом полушарии преобладают норадренэргические и серотонинергические нейроны, а в левом – холинергические и дофаминергические.

Таким образом, существуют достоверные различия в содержании нейротрансмиттеров, гормонов и других компонентов метаболизма в правой и левой половинах мозга, причем в последней содержание таких веществ существенно выше. Это указывает, в целом, на большее участие левого полушария в процессах приема и переработки информации и в этом смысле левое полушарие является ведущим или доминантным. Кроме того, данные по биохимической асимметрии свидетельствуют о том, что правое полушарие не является в полном смысле слова копией левого, и что интенсивность некоторых биохимических процессов выше в отдельных областях правого полушария. В настоящее время биохимические данные слишком мозаичны, чтобы, опираясь только на них, можно было бы описать такие особые функции правого полушария. Однако в контексте других данных (см. ниже) предполагается участие структур правого полушария в регуляции эмоций и процессов адаптации. Возможно, что правое полушарие является своеобразным дублером левого, когда ресурсные возможности доминантного полушария исчерпаны, например, в реакции неспецифической адаптации.

Другой важный факт – это наличие биохимических различий в ряде подкорковых образований, что указывает на неизбежное взаимодействие и взаимосвязь корково-подкорковых асимметрий. Следовательно, феномен асимметрии не является во многих случаях чисто корковым феноменом, а есть результат более сложных процессов. Поскольку гормональная активность может быть выше в правом или левом полушариях и есть работы об асимметричном распределении в коре рецепторов к гормонам, возможно избирательное влияние на активность правого или левого полушария головного мозга при изменении функционального состояния, связанного с гормональным статусом.

С другой стороны, наличие серьезных метаболических различий в работе правого и левого полушария, позволяет предполагать, что применение лекарств и биологически активных веществ может по-разному влиять на работу полушарий головного мозга. Например, амобарбитал и алкоголь заметно понижают активность правого полушария. Активность полушария оценивалась по супрессии альфа ритма и другим электрофизиологическим показателям (Сернасек, 1989). Все же, по-видимому, достаточно часто основные изменения будут связаны с работой левого полушария. Например, показано по данным УПП, что под влиянием фенотропила увеличивается активность структур левого полушария головного мозга подростков, страдающих синдромом минимальной мозговой дисфункцией (Ивашенко, Фокин, 2007).

Запрограммированные изменения ФМА. Онтогенез и старение

Медленные, но закономерные изменения ФМА наблюдаются во время возрастного развития и старения организма. Сами возрастные изменения являются следствием развертывания генетической программы и влияний окружающей среды. В настоящее время нет работ, в которых бы утверждалось, что подобная генетическая программа существует относительно ФМА. Наиболее вероятно, что ФМА модифицируется в результате изменений в нервной и эндокринной системах, развитие которых в значительной мере предопределено генетически.

Сложная динамика развитий полушарий головного мозга наблюдается в онтогенезе. Методами ультразвуковой диагностики было показано, что морфологическая асимметрия имеет место уже в период пренатального онтогенеза. Работа проводилась на мужских и женских зародышах 20-22 недели беременности. Найдено, что диаметр левого полушария был в среднем больше правого, в обеих половых группах; средний диаметр левого полушария 2,804 см у женских и 2,781 см мужских зародышей; при этом не выявлено достоверных различий между мужскими и женскими зародышами по межполушарной асимметрии (Hering-Hani et al., 2001).

По представлениям С.В. Дробининой (2006) развитие латеральной специализации не однонаправлено в процессе онтогенеза. В пренатальном онтогенезе по многим анатомическим показателям (степень погружения островка, величина триангулярной извилины, длина нижней лобной извилины, длина силвиевой борозды) правое полушарие оказывает

ся ведущим. В возрасте 2-5 лет происходит смена доминирующего полушария.

Большой интерес представляют данные возрастной динамики цитоархитектонических различий, достигающих максимальной величины к 12 годам. (Боголепова с сотр., 2001).

Данные о смене ведущего полушария поддерживаются и психофизиологическими наблюдениями. По этим данным, вскоре после рождения у правой либо не наблюдается асимметрии, либо преобладает активность правого полушария, которая сначала у девочек, а потом и у мальчиков, сменяется выраженной левополушарной активностью. Функциональная асимметрия достигает своего максимума во взрослом состоянии, а затем при старении постепенно снижается. Эти положения основаны на большом числе психофизиологических наблюдений, в том числе и полученных при электрофизиологической регистрации, с помощью которых была собрана основная информация о динамике взаимодействия полушарий в онтогенезе и при старении.

По данным УПП у детей до 7 лет значимые межполушарные различия с преобладанием активности в правом полушарии наблюдались у девочек, которые в возрасте 9 лет сменялись на более высокие значения этого показателя в левом полушарии. У мальчиков в этот возрастной период значимые межполушарные различия не наблюдались. В подростковом возрасте 12-14 лет у девочек вновь не наблюдается значимого преобладания активности в левом полушарии. Распределение правого и левого преобладания составило соответственно, у девочек – 49 и 51%, у мальчиков 60 и 40% случаев. Устойчивое преобладание активности наблюдается у лиц обоего пола, начиная с 16-17 лет (Фокин, Пономарева, 2003; Боровова, Галкина, 2003).

Исследование ЭЭГ показало, что у детей 2-7 лет более высокие значения спектральной мощности находятся в диапазоне альфа ритма. В правом полушарии преобладание спектральной мощности имело место в 23% случаев, в левом – в 13% наблюдений, отсутствие достоверных различий отмечены в 64%. Эти данные указывают на то, что в этом возрасте межполушарные различия у большинства испытуемых не выражены, тем не менее, среди латерализованных испытуемых преобладает активность левого полушария. О большей активации левого полушария свидетельствуют более низкие значения спектральной мощности в этом полушарии, из-за активирующих влияний со стороны ретикулярной формации. Эти характеристики значительно отличаются от аналогичных показателей у детей старшего возраста, у которых левополушарная активация наблюда-

ется в 69% (Горбачевская с соавт., 2001; Данюков с соавт. 2001). В работах многих других авторов показано, что в состоянии спокойного бодрствования у большинства взрослых правшей по показателям ЭЭГ преобладает активация левого полушария (Айрапетянц, 1982; Князева, 1991).

Характер межполушарных отношений в младенческом возрасте сказывается на последующем развитии ребенка. Если в раннем младенческом возрасте в ЭЭГ преобладает активность левого полушария, то в дальнейшем эти дети становились более активными в игровых ситуациях и более общительными, чем дети, у которых в младенчестве доминировала активности правого полушария (Schmidt, Fox, 1996).

Данных о развитии межполушарных отношений в подростковом возрасте относительно немного. По целому ряду работ можно предполагать, что в этот период происходит снижение активности левого полушария, ниже предшествующего уровня, что возможно связано с увеличением уровня тестостерона у мальчиков и девочек. Так по данным Суворовой (1987), полученных с помощью дихотического прослушивания, у исследованных подростков 13—14 лет количество случаев левополушарной асимметрии слухоречевых функций достоверно меньше, чем у детей предподросткового возраста и взрослых. Левополушарная асимметрия слухоречевых функций у подростков имеет неустойчивый характер. Правополушарная асимметрия - в подростковом возрасте не только широко распространена, но и более стабильна. Смена знака асимметрии в организации слухоречевых функций у подростков проходит через период отсутствия асимметрии. Эти результаты в определенной мере подтверждаются приведенными выше данными регистрации УПП у подростков.

При старении межполушарная асимметрия снижается. Предполагается, что снижение асимметрии у пожилых людей может быть связано со снижением специализации полушарий и/или пластическими перестройками, направленными на компенсацию дисфункции мозга, связанной с энергетическим дефицитом и потерей нейронов (Cabeza, 2002; и др.).

Определенный уровень межполушарной асимметрии необходим для нормального восприятия естественной речи. У правшей детского, молодого и пожилого возрастов определялась амплитуда комплекса P1-N1 слуховых ВП, зарегистрированных от височных областей левого и правого полушарий, а также степень асимметрии при восприятии синтезированных слогов. По характеру волн в обоих полушариях определялась степень межполушарной асимметрии. При регистрации вызванного потенциала у всех детей и молодых обследуемых амплитуда волн была значительно больше в левом полушарии, а при проведении тех же эксперимен-

тов у более пожилых пациентов степень межполушарной асимметрии была значительно снижена. Невысокая асимметрия в группе пожилых людей была тесно связана с низкой способностью пожилых людей понимать быструю речь. Таким образом, межполушарные взаимодействия тесно связаны с речевыми процессами и закономерно изменяются с увеличением возраста (Bellis et al., 2000).

При запоминании информации молодыми людьми (например, запоминание номера телефона) активизируются центры, ответственные за речь и кратковременную словесную память. Пожилые тоже используют эти области, но у них дополнительно включается лобная кора, которая у молодых участвует в запоминании, только при генерализации мнестических процессов. Когда молодым и пожилым людям предъявляли 4 картинки и затем просили установить, соответствует ли текст, предъявленный через несколько секунд, каждой из картинок. Пожилые мужчины допускают больше ошибок и думают медленнее, чем молодые. Позитронно-эмиссионная томография показала, что у пожилых активизируется больше отделов мозга, чем у молодых, у которых активны преимущественно отделы левого полушария.

При исследованиях пространственной памяти испытуемым предъявляли группу меток на экране, затем через несколько секунд - единичную метку и просили определить соответствует ли позиция этой метки какой-либо метке из группы предыдущих. У молодых взрослых активизировалась преимущественно правое полушарие, а у пожилых оба. Возможно, что эти изменения также связаны со снижением уровня половых гормонов в пожилом возрасте.

Активизация новых полей головного мозга помогает пожилым людям в запоминании ограниченной информации, но такая деятельность мозга становится неэффективной при запоминании больших объемов информации.

Когда пожилых и молодых просили установить правильность несложной арифметической формулы, предъявляемой визуально, то в обеих группах справлялись одинаково успешно. Когда же формулы предъявлялись словесно, и их нужно было запомнить, то многие пожилые терпели неудачу. Так как префронтальная кора, включается у пожилых при кратковременной памяти, можно думать, что это включение может мешать запоминанию сложных заданий (Smith et al., 2001).

Изменения межполушарного взаимодействия в старческом возрасте связаны также со структурными и функциональными нарушениями в комиссуральных системах, важнейшей из которых является мозолистое те-

ло, а также с компенсаторными пластическими перестройками, происходящими параллельно с потерей нейронов. Межполушарная дезинтеграция играет существенную роль в изменении когнитивных функций при старении, влияет на развитие нервно-психической патологии, сказывается на продолжительности жизни (Фокин с соавт., 1997). Изменения межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия при старении отражаются в снижении межполушарных различий спектральной мощности и уменьшении межполушарной когерентности ритмов ЭЭГ, в особенности, альфа-активности (Kikuchi et al., 2000; Пономарева, 2003; Пономарева с соавт., 2007).

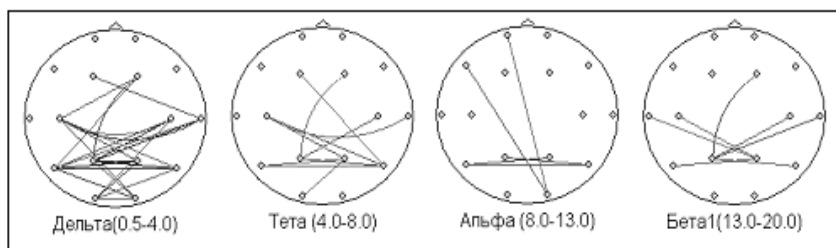


Рис. 14.1. Различия межполушарной когерентности ЭЭГ у здоровых людей в пожилом и старческом возрастах по сравнению со средним возрастом (Пономарева с соавт., 2007). Линии соответствуют показателям когерентности, имеющим достоверно более низкие значения в пожилом и старческом возрасте по сравнению со средним возрастом.

Таким образом, и в детском и пожилом возрасте по сравнению со средним ФМА меньше выражена: в детском возрасте – по-видимому, из-за недостаточной специализации полушарий, в пожилом – из-за инволюционных процессов, изменений межполушарного взаимодействия и энергетического дефицита нервных центров, которые компенсируются подключением большего числа образований в правом и левом полушариях. Вероятно, эти изменения тесно связаны с возрастной динамикой половых гормонов.

Роль окружающей среды в формировании ФМА

Окружающая среда играет существенную роль в формировании ФМА уже в антенатальный период. Об этом свидетельствует факт влияния половых гормонов матери на развитие межполушарной асимметрии у эмбрионов крыс (Geschwind, Behan, 1984). Перинатальные факторы и ранний постнатальный опыт, связанный с вскармливанием, влияют на межполушарную асимметрию медиальной префронтальной коры у крыс, ко-

торая участвует в регуляции стресса, поскольку стрессоры эффективно стимулируют высвобождение дофамина нейронами медиальной префронтальной коры (Denenberg et al., 1981; Sullivan, Gratton, 2002). В постнатальном онтогенезе значительное влияние окружающей среды на формирование моторной асимметрии показано многими авторами на человеке, и на животных.

Леланд с соавторами (1995) выдвинул концепцию о том, что только генетических факторов недостаточно для объяснения формирования мануального предпочтения. Даже при одном и том же генотипе под влиянием социокультурных факторов может быть сформирована право- или леворукость. Существенную роль играют родители: они во много раз могут повысить или понизить праворукость, в зависимости от того относятся они сами к правшам или левшам.

Под влиянием стресса, или при увеличении чувствительности к стрессу, возрастает активность правого полушария, которая может влиять на моторную асимметрию. Возможно, что увеличение количества левшей, которое наблюдалось в некоторых странах, во второй половине 20 можно объяснить влиянием стресса, который в индустриальных странах связан с загрязнением окружающей среды, ростом социальной напряженности и темпом жизни. Например, по данным (Levy, 1977) количество левшей, проживающих в США, увеличилось к 1972 г. примерно в 5 раз по сравнению с 1932 г.

После того как доминантность левой руки сформировалась, процесс переучивания протекает сложно и движения правой руки у переученных левшей имеют иную нейродинамику, чем у правшей (Siebner et al., 2002).

Заметную роль на развитие асимметрии в онтогенезе оказывают химические факторы, особенно токсической природы. Большое количество исследований показало, что введение в куриное яйцо ряда химических соединений, например, таких как 2,3,7,8 - тетрахлор бензо-пара-дигоксин (ТБД), влияет достаточно заметно на асимметрию мозга. Высиживаемым куриным яйцам проводилась инъекция ТБД, после чего эмбрионы забивались на 9, 11, 13, 15, 17 или 20 день инкубации, после чего проводилось вскрытие. Асимметрию оценивали, сравнивая размеры двух половин переднего мозга и половин крышки у цыплят. В результате выявлено, что ТБД заметно влияет на степень межполушарной асимметрии у цыплят и действие ТБД на мозг в условиях инкубатора аналогично таковому в дикой природе.

При использовании другого вещества полихлорбензодигоксина в дикой природе в качестве яда, степень межполушарной асимметрии у цап-

ли, баклана и орла коррелировала с содержанием полихлорбензодигоксина у всех детёнышей, появившихся из одной яйцеклетки (Henshel et al., 1997).

Таким образом, условия окружающей среды, естественные или создаваемые искусственно, направлено меняют ФМА у животных и человека, особенно в период онтогенеза. При неблагоприятных условиях среды ФМА может быть своеобразным индикатором подобного воздействия на организм.

Сенсорная стимуляция и межполушарные отношения

У животных существенную роль в организации моторной преференции играет асимметрия сенсорного пространства, которая формирует направленное асимметричное использование передней конечности (Collins, 1975; Фокин, 1982). В зрительной коре, вследствие асимметрии внешней среды, имеются нейроны, рецептивные поля которых ориентированы в соответствии асимметрии окружающего пространства (Freeman, Pettigrew, 1973). У животных латеральный контроль двигательных функций динамичен, и его латерализация может смещаться в зависимости от асимметричной активации структур правого и левого полушария, создаваемых с помощью различных приемов. Полушарное доминирование создается при латерализованной афферентации, которая возникает при асимметрии сенсорных воздействий или при асимметрии афферентных каналов, создаваемых искусственно, а также в случае создании патологического очага в одном из полушарий. Например, у кошек выработка инструментальных поведенческих реакций, подкрепляемая асимметричными электрокожными раздражениями, направленно формирует полушарное доминирование в отношении правой или левой передней конечности, также как перерезка одного из зрительных трактов или одностороннее разрушение базальных ганглиев (Фокин, 1982).

Сенсорная информация может быть адресована специализированным нервным центрам, расположенным асимметрично в правом и левом полушариях. Это, в первую очередь, касается словесной информации, особенно в звуковой форме. Распознавание зрительных образов, зрительно-пространственное ориентирование и некоторые другие виды сенсорной афферентации также сопровождаются асимметричной активацией полушарий. В некоторых случаях даже неспецифическая сенсорная информация может вызывать изменение МО. Это происходит в том случае, когда

она адресована по преимуществу разным подкорковым модулирующим системам.

Наиболее яркие примеры воздействия на МО можно наблюдать при восприятии нескольких специфических видов сенсорной информации. С помощью метода МРТ, локального мозгового кровотока, а также при регистрации УПП было показано, что восприятие речи, чтение вслух сопровождается значительным ростом активности в лобно-височных отделах левого полушария у правшей. При этом восприятие музыки, бинауральных ритмов, наоборот, увеличивает активность преимущественно в правом полушарии (Пономарева, Фокин, 2000; Евтушенко и др., 2003). Возможно, что латерализация связана не только с содержательной стороной слов, а с физической характеристиками звуковых сигналов. Так, при прослушивании некоторых звуков, являющихся синтезом музыки и речи, но не имеющих ничего общего ни с тем, ни с другим с помощью МРТ было установлено, что латерализация больше связана с акустическими характеристиками звуковых стимулов, чем с семантикой (Schonwiesner et al., 2005).

Неспецифическая сенсорная стимуляция также может изменить характер межполушарных отношений. При ритмической фотостимуляции частотой 9 Гц у детей увеличивается по сравнению с фоновой ЭЭГ уровень межполушарной асимметрии. Спектральный анализ выявил в большинстве случаев более высокие значения спектральной мощности на частотах 9 и 18 Гц в правом полушарии (Горбачевская, 2001).

Биохимические процессы выступают в качестве активного посредника, влияющего на динамику МО при сенсорной стимуляции. В опытах на крысах продемонстрировано, что функциональная асимметрия зависит от общей освещенности в светлое и темное время суток. Так в темноте закономерно увеличивается активность правых половин сетчатки и правой части переднего гипоталамуса, оцениваемых по активности пептидаз, а на свету (в светлое время суток) - левых. (Ramírez et al., 1992).

Асимметричные сенсорные воздействия оказывают влияние не только на латерализацию двигательной активности и поведения (см. выше), но также и на деятельность эндокринной, иммунной и других систем (Чуриков с соавт., 1994; Rizhova, Kokorina, 2005).

Таким образом, можно говорить, что межполушарная асимметрия является меняющейся величиной, зависящей от поступающей сенсорной информации не только специфической (речь, музыка и прочее), но также и неспецифической, как например ритмической световой стимуляции. Неспецифические воздействия, с точки зрения их влияния на латерализа-

цию, изучены недостаточно, но исследования подобных воздействий перспективно для управления межполушарными отношениями.

Обучение и интеллектуальная деятельность

Формирование функциональных асимметрий может происходить в результате специального обучения. Показано, что при выработке инструментального рефлекса у кошек, в ходе которого животное могло использовать для удара по мишени правую или левую лапу происходила выработка, наряду с условным рефлексом, и латерализованного навыка, которую также можно рассматривать как процесс обучения. Существенное влияние на формирование «правшества» или «левшества» оказывало, то какой лапой осуществлялось первое удачное инструментальное движение. В процессе формирования этого навыка полушарие контралатеральное ведущей конечности имело более высокие значения УПП в зрительных и моторных областях коры. Успешность выработки инструментального рефлекса и латерализация моторной реакции были связаны между собой: животные с выраженной латерализацией обучались более успешно, чем «амбидекстры». По-видимому из-за того, что выработка этого рефлекса подкреплялась болевым стимулом и сопровождалось развитием стрессовой реакции, то в большинстве случаев более высокие значения УПП наблюдались в правом полушарии. Известно, что при стрессе правое полушарие активизируется в большей мере, чем левое (см. ниже). Возможно, этим можно объяснить и больший процент «левшей» при данной форме выработки этого инструментального рефлекса (Фокин, 1982).

Когда речь идет о влиянии процесса обучения на межполушарные отношения, то в этом случае также следует учитывать возможное развитие реакции адаптации, которая связана с активацией диэнцефальных и преимущественно правополушарных образований. Понятно, что стрессовая реакция более интенсивна в случае возникновения трудностей в процессе обучения. В силу этого, а также факторов, которые будут рассмотрены в следующем разделе, может наблюдаться динамика межполушарных отношений.

Поэтому МО зависят от вида и сложности задач, решаемых испытуемыми, и от успешности их решения. Н.А. Рябчикова (2001) исследовала взаимосвязь ЭЭГ – проявлений функциональной межполушарной асимметрии мозга и эффективности вероятностного прогнозирования. В ситуации ненаправленного внимания (световые стимулы) реакция актива-

ции преобладала в затылочной области коры левого полушария, при этом значительно больший уровень активации наблюдался у испытуемых с адекватным прогнозированием последовательностей элементов предъявляемых стимулов. В ситуации направленного внимания, у испытуемых с адекватным прогнозированием, реакция активации преобладала в центральной области левого полушария, а у испытуемых с трудностями прогнозирования реакция активации была выражена слабее и преобладала в центральной области правого полушария. Таким образом, можно полагать, что в ситуации направленного внимания (счет стимулов) у испытуемых с адекватным прогнозированием наблюдалась локальная активация в левой центральной области, а при трудностях прогнозирования выявлялось повышение уровня генерализованной неспецифической активации.

При правильном опознании зрительных стимулов повышалась когерентность (КОГ) ЭЭГ всех диапазонов частот в лобных областях с формированием левосторонней асимметрии, при ошибочном опознании отмечалось глобальное широко представленное по коре увеличение КОГ, отражающее, по мнению автора, активацию неспецифических влияний. Мозаичное изменение КОГ с наличием случаев не только повышения, но и снижения ее значений приводит к правильному опознанию. ЭЭГ – коррелятом ошибочного опознания является предшествование глобального повышения уровня сочетательности потенциалов ЭЭГ (Сахаров, 2005). По-видимому, изменение межполушарной когерентности зависит от стадий стресса. Показано, что повышение уровня гормона стресса кортизола сопровождается снижением межполушарной когерентности (Пономарева с соавт., 2007).

По данным Н.Г. Городенского (2005) у дошкольников правой МО могли меняться вплоть до инверсии знака после обучения выполнению тестового задания, связанного со зрительно-пространственным ориентированием. Значительная динамика межполушарных отношений, сопровождающаяся снижением активности правого полушария, является признаком, свидетельствующим о трудностях в процессе обучения прохождению лабиринта Хекхаузена: появлению неадекватных реакций, увеличению симпатического тонуса и т.п. Подобная зависимость, вероятно, обусловлена спецификой задания, требующего значительного участия в процессе ориентирования правого полушария.

Т.А. Скороходова с сотр. (2003) выявили, что в процессе осуществления зрительно-пространственной деятельности наблюдаются изменения ЭЭГ в виде увеличения КОГ высокочастотного альфа-ритма в правом полушарии.

В работе S.H. Curry, C.P. Pearce (1995) оценивался сдвиг постоянного потенциала при решении человеком задач, связанных с функциями левого или правого полушария. УПП регистрировали в течение 40 сек, хотя сама когнитивная задача продолжалась дольше. Задачи заключались в классификации по семантическому базису слов-мишеней при зрительном и слуховом их предъявлении, узнавании известных лиц, опознании различных звуков. В зависимости от решаемых испытуемыми задач сдвиги УПП происходили преимущественно в областях правого или левого полушария.

В другой работе для определения пространственной обработки информации в коре использовался также метод регистрации УПП. Испытуемые разделялись на две крайние группы хорошо и плохо ориентирующихся в пространстве. Производилось картирование УПП во время выполнения задач по пространственному и вербально-аналитическому ориентированию. При решении вербальных задач максимум активности наблюдался в лобно-центральных отведениях левого полушария, а при решении пространственных задач пик активности наблюдался в теменно-затылочных областях правого полушария. Низкая специализация полушарий проявлялась в виде высоких и асимметричных значений УПП в теменно-височных областях, у лиц с хорошей специализацией активация происходила симметрично в затылочных и теменно-затылочных областях. Авторы подчеркивают участие правой затылочной области коры в решении пространственных задач и предполагают, что испытуемые с плохой латерализацией тратят больше энергии для решения этих задач (Vitouch et al., 1997).

Моторное обучение также способно влиять на межполушарные отношения, которые оценивались по кожногальванической реакции и двигательным тестам. Дети разного возраста занимались конструированием трехмерных фигурок из бумаги - оригами. Результаты исследования асимметричной бимануальной активности, на этом примере, продемонстрировали факт интенсивного взаимодействия полушарий мозга, которое позволяет эффективно развивать моторные, интеллектуальные и творческие способности детей в возрасте 7-11 лет. С возрастом развитие моторной активности правой руки возрастала, а левой – уменьшалась. С 8-9-летнего возраста мальчики превосходили девочек в одноручных действиях правой и левой рук, тогда как показатели движений левой руки до занятий оригами были выше у девочек во всех возрастных группах. Бимануальное научение оказалось наиболее эффективным в возрасте 8-9 лет. С 9-10 лет хорошее бимануальное научение связано с ростом образ-

ности и воображения. Также были выявлены половые и возрастные различия в динамике активности полушарий в течение занятий оригами. Среди исследованных детей преобладали праворукие и со смешанной сенсомоторной латерализацией. Среди леворуких детей было больше мальчиков. Дети со смешанной латерализацией сенсомоторных функций показывают более удачную бимануальную координацию (Shumakov, Shumakov, 2005).

Обучение требующее концентрации внимания и участия оперативной памяти также влияет на МО. Первоначальный этап обучения быстрому чтению состоит в тренировке внимания с помощью последовательного предъявления таблиц Шульте. При этом у детей 10 - 11 лет возможны две нейродинамические стратегии обучения: одна связана с увеличением активности правого полушария, а другая – левого (Рис.14.2).

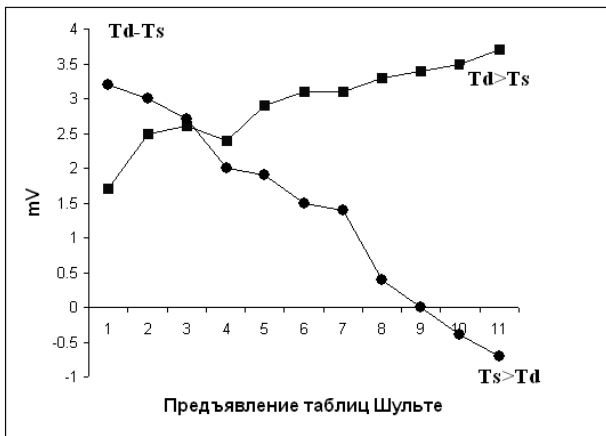


Рис. 14.2. Динамика межполушарной разности уровня постоянного потенциала головного мозга в двух группах детей.

Td-Ts- межполушарная разность УПП в височных отведениях. Td>Ts – группа детей, у которых при последовательном предъявлении таблиц Шульте увеличивается УПП в правом полушарии по сравнению с левым, Ts>Td- группа детей, у которых в этих же условиях наблюдается относительный рост УПП в левом полушарии. По оси ординат – УПП в милливольтгах, по оси абсцисс: 1 – значения УПП до предъявления таблиц, 2-11 – последовательное предъявление таблиц Шульте.

При этом правополушарная стратегия оказывается более успешной, поскольку дети, использующие эту стратегию, демонстрируют более высокие, примерно на 35%, показатели в скорости чтения. При левополу-

шарной стратегии, по-видимому, сохраняются элементы проговаривания текста, что замедляет скорость чтения (Шимко, Фокин, 2006).

Таким образом, можно отметить, что в процессе обучения довольно часто происходит изменение латерализации. В некоторых случаях первоначальные изменения ФМА можно связать с ориентировочными и адаптационными процессами, существующими в начальный период обучения. В другом случае, когда длительное обучение моторным навыкам происходит у детей, оно сопряжено с развивающейся функциональной асимметрией головного мозга, что сказывается на закреплении моторных навыков. И, наконец, в ряде случаев сама моторная преференция может быть результатом обучения. В некоторых случаях разнонаправленный характер изменения межполушарных отношений свидетельствует о различной нейродинамической стратегии обучения. Все эти процессы неоднозначно влияют на межполушарные отношения при обучении, что само по себе требует специального анализа.

Функциональные состояния и ФМА

Представления о наличии динамических свойств ФМА в настоящее время являются общепризнанными (Аршавский, 1988; Леутин, Николаева, 1988; Русалова, 1988, 2004; Фокин, Пономарева, 2003, 2004). Известно, что правшество и левшество, после периода формирования, достаточно стабильны, однако при этом не существует межполушарных отношений, которые сохраняли бы свое постоянство на протяжении человеческой жизни. Мощным фактором, влияющим на характеристики динамической асимметрии, является изменение функционального состояния.

Понятие функционального состояния (ФС) пришло в физиологию из психологии и долгое время было в какой-то мере табуированным, поскольку не обозначало ничего конкретного в работе мозга. В психологии во второй половине 20 века были разработаны многомерные шкалы оценки функциональных состояний, из которых для целей настоящего исследования наибольший интерес вызывает двумерная шкала Тайера–Роттенберга. Шкала основана на представлениях о том, что ФС, связанные с разными уровнями бодрствования, и ФС, обусловленные различным уровнем напряжения, - независимы друг от друга. По мнению Тайера, одномерной модели процесса активации, где на одном полюсе измерения максимальное возбуждение, а на другом – сон, недостаточно. По меньшей мере, можно выделить два измерения. Измерение А (энергия-сон) связано с большинством форм обычного поведения, требующих той

или иной степени активации. Изменение состояния по этому измерению связано с суточным ритмом (циклом сон-бодрствование). Измерение В (напряжённость-умиротворённость) касается оборонительного и других форм поведения, связанного с экстренной мобилизацией органических ресурсов, эмоциональными, аффективными и стрессовыми реакциями. (Thayer, 1986).

В физиологии, во многих случаях, под функциональным состоянием подразумевают определенный уровень бодрствования (спокойное бодрствование, активное бодрствование, сон и т.д.), который зависят, главным образом, от активности стволовой ретикулярной формации. Эти же ФС соответствуют по классификации Тайера А-типу или энергетической активации. Наряду с функциональными состояниями в диапазоне сон-бодрствование рассматриваются и другие ФС. Одна из наиболее распространенных шкал ФС связана со стрессом. Очевидно, что нейрофизиологические механизмы в этом случае будут иными, поскольку в рамках этой шкалы существенную роль играют структуры диэнцефального уровня. Это близко к тому, что по классификации Тайера обозначается как В-тип или активация напряжения.

Два класса ФС, определяемых по шкалам Тайера-Роттенберга, и гипотеза Доброхотовой и Брагиной (1977) о связи правого и левого полушария с различными структурно-функциональными образованиями мозга дополняют друг друга, поскольку стволовая ретикулярная формация, влияющая преимущественно на структуры левого полушария, определяет функциональные состояния типа сон-бодрствования или тип А, тогда как диэнцефальные образования, имеющие отношение к активации правого полушария, определяют ФС напряжения или стресса (тип В). Таким образом, вероятно, что шкала бодрствования связана в большей мере с ретикуло-кортикальной активацией, а шкала напряжений – с диэнцефальными образованиями, главным образом гипоталамусом, и лимбической корой.

Хорошо соответствует представлениям о двумерной шкале ФС и физиологические данные, полученные с помощью регистрации уровня постоянного потенциала головного мозга (УПП), отражающего интенсивность церебральных энергетических процессов (Фокин, Пономарева, 2003). Так, усредненный УПП, можно рассматривать как интегральную энергетическую характеристику деятельности мозга. Этот показатель зависит от уровня активации и близок к шкале А Тайера. Межполушарная разность УПП в височных отведениях чувствительна к стрессу, что соответствует шкале В. Между этими двумя характеристиками отсутствует достоверная корреляционная зависимость. Однако между ними существу-

ет выраженная нелинейная связь. Наблюдается высоко достоверная корреляция между средними значениями УПП и межполушарной разностью УПП в правом и левом височном отведении, взятой по абсолютной величине, т.е. чем выше средний уровень активации, тем больше различаются значения УПП в правом и левом височном отведениях вне зависимости от знака. В этом же ключе можно рассматривать данные Березина (1988), который показал, что при стрессе, по сравнению состоянием релаксации, наблюдается усиление асимметрии рук. При предоперационном стрессе выявлено также значительное нарастание асимметрии поздних компонентов зрительных вызванных потенциалов также различной латерализации (Зенков, Мельничук, 1985).

По нашим наблюдениям динамика межполушарной асимметрии зависит от интенсивности нагрузки. При этом, чем выше интенсивность, тем с большей вероятностью происходит инверсия межполушарных отношений, вне зависимости от того активность какого полушария была выше на момент действия нагрузки. Ниже приводятся данные, полученные при регистрации УПП в височных отведениях (табл. 14.3).

Таблица 14.3. **Инверсия МО при различных нагрузках**

Вид нагрузки	% изменения знака межполушарной разности УПП
Значительная физическая нагрузка	59-49
Гипервентиляция	44-31
Акупрессура биологически активных зон	30
Умеренная физическая нагрузка	18
Зрительно-пространственное ориентирование у дошкольников	15

Из таблицы 14.3 видно, что чем сильнее нагрузка, тем с большей вероятностью происходит смена знака межполушарной разности УПП в височных отведениях. При этом, в зависимости от силы воздействия, наблюдается увеличение доли обследуемых с ярко выраженной латерализацией распределения УПП любого знака и снижается доля испытуемых с примерно равными значениями УПП в обоих полушариях (Фокин, Пономарева, 2003).

Межполушарные характеристики меняются при значимых сдвигах ФС, однако направление изменений зависит от предшествующего уровня межполушарных отношений. Так при зрительном предъявлении арифметических задач асимметрия альфа активности у правой возникла в затылочных, теменных и задневисочных отведениях с преимущественным

подавлением альфа активности в левом полушарии. Выраженность асимметрии альфа активности зависит от направленности этой асимметрии в состоянии спокойного бодрствования. Если в состоянии спокойного бодрствования имело место правостороннее доминирование, то когнитивная нагрузка усиливала этот эффект, если же альфа-активность преобладала слева, то под действием нагрузки эта асимметрия уменьшалась (Борисов, Каплан, 2001).

По данным М.Н. Русаловой (2004), у правшей активность передних отделов левого полушария преобладает при реализации новых и сложных заданий, а также при высоких параметрах эмоционального напряжения независимо от его знака. Характер межполушарных характеристик ЭЭГ при эмоциональном переживании может меняться в зависимости от общего уровня активации мозга и от новизны и сложности эмоционально значимого стимула.

В норме по характеру распределения УПП у взрослых правшей в состоянии спокойного бодрствования не менее двух третей случаев приходится на левополушарное доминирование.

Различные виды нагрузок могут быть направлены на активацию левого или правого полушария. Например, чтение и пересказ текста сопровождаются в ряде случаев у взрослых правшей стойкой активацией височных областей левого полушария (Пономарева, Фокин, 2001). У девочек 6-7 лет выполнение задания, связанного с пространственным ориентированием, достоверно увеличивало активность правого полушария (Городенский и др., 2003).

Для релаксации характерно увеличение альфа активности в левом полушарии головного мозга. У школьников 9-10 лет исследовалась ЭЭГ до и при кратковременной релаксации, при этом в ЭЭГ происходили пострелаксационные сдвиги в виде увеличения амплитуды альфа-ритма частотой 9-11 Гц, наиболее выраженные в переднецентральных и височно-теменно-затылочных областях левого полушария (Горев, 2004).

Наиболее часто межполушарные отношения меняются при стрессе остром и хроническом, когда полушарное доминирование снижается вплоть до инверсии. Это подтверждают многочисленные наблюдения за людьми, работающими вахтовым методом в климатически неблагоприятных районах, за спортсменами и т.п. В большинстве случаев стресс сопровождается активацией правого полушария. Усиление правополушарной активности показано с помощью ПЭТ у людей после депривации сна, которую также можно рассматривать как стресс (Вольф, 1996). Если на фоне стресса обследуемый подвергся дополнительному испытанию, то

может произойти смена межполушарных отношений с преобладанием активности в левом полушарии, что может являться неблагоприятным фактором адаптации (Аршавский, 1998).

У спортсменов высшей квалификации в результате проводимых тренировок межполушарные различия по УПП изменены по сравнению со здоровыми испытуемыми того же возраста, не испытывающими экстремальных нагрузок. У спортсменов, претендующих на высшие достижения в спорте, физические нагрузки часто превышают адаптационный резерв, и у них исходное значение межполушарной разности УПП часто свидетельствует о преобладающей активации правого полушария, в отличие от обычных людей соответствующего возраста, у которых статистически значимо преобладает активность левого доминантного полушария (Фокин, Пономарева, 2003).

Состояние стресса приводит к значительным перестройкам полушарной активации. По данным, Ениколоповой и Гориной (2001) у лиц, находящихся в состоянии напряжения адаптационных процессов (ликвидаторов ЧАЭС, больных нервными и соматическими заболеваниями на ранней стадии развития болезни), проявляется симптомокомплекс нарушений, свидетельствующий о вовлеченности в этот процесс диэнцефальных образований и структур правого полушария головного мозга. Совокупность данных свидетельствует о большем участии правого полушария головного мозга, по сравнению с левым, в адаптационных процессах.

Результаты психологических исследований свидетельствуют о межполушарной дезинтеграции при стрессе (Parker et al., 1999), что, вероятно, связано с влиянием гормонов стресса на функциональную активность мозга. Показано также, что у здоровых испытуемых старческого и пожилого возраста при повышении уровня гормона стресса кортизола наблюдается функциональное разобщение полушарий, проявляющееся в снижении межполушарной когерентности альфа-активности ЭЭГ (Пономарева с соавт., 2007).

Можно предполагать, что снижение межполушарного взаимодействия при высоком уровне кортизола связано с функциональными, и, возможно, структурными изменениями, вызванными влиянием этого гормона на мозг. С помощью магнитно-резонансной томографии выявлено, что посттравматические стрессовые расстройства сопровождаются уменьшением размеров мозолистого тела. (Villarreal et al., 2004).

Межполушарные отношения влияют те психофизиологические показатели, которые считаются устойчивыми по отношению к колебаниям ФС. В частности, у студентов 20-25 лет межполушарные отношения свя-

заны с характеристикой нейротизма по Айзенку (Eysenk, 1975) следующим уравнением регрессии: Нейротизм = $13,3 - 0,23 * МР$, где МР – межполушарная разность УПП в височных отведениях (Червяков, Фокин, 2007). Из этого уравнения следует, что изменение показателя нейротизма на единицу соответствует изменению межполушарной разности УПП на 4,3 мВ. Поскольку межполушарная разность УПП редко выходит за 10 мВ понятно, что на значениях нейротизма определяемых по Айзенку это сильно не скажется, тем не менее, важен факт взаимосвязи межполушарных отношений со стабильными психофизиологическими показателями.

Как было показано, функциональное состояние влияет на характер межполушарных отношений. Но верно и обратное. Если испытуемых разделить на группы с различными характеристиками межполушарных отношений, например, по показателям УПП, как это было сделано ранее (Фокин, Пономарева, 2003), то по иммунологическим, электрофизиологическим и биохимическим показателям испытуемые в этих группах достоверно отличаются. Аналогичные данные получила Л.Л. Клименко (2004) по связи межполушарных отношений с характеристиками перекисного окисления липидов у крыс. Понятно, что показатель межполушарных отношений может использоваться как своего рода маркер функционального состояния организма, особенно тех ФС, которые связаны со стрессом.

Таким образом, динамика полушарного доминирования, вплоть до инверсии межполушарных отношений, а также изменение межполушарного взаимодействия наиболее закономерно происходят при смене ФС, в частности, когда наблюдается переход от более или менее комфортного существования к стрессу. Наиболее часто в этом случае происходит переход от левополушарной к правополушарной активации. В некоторых случаях переход осуществляется, наоборот, от правополушарного к левополушарному доминированию. Возможно, подобная смена межполушарных отношений связана с предотвращением энергетического истощения и носит компенсаторный характер. Изменение межполушарных отношений вследствие различной подкорковой активации влечет за собой динамику базовых характеристик организма, включая биохимические, иммунологические, физиологические и другие показатели. Регуляция межполушарных отношений открывает возможности управления функциональным состоянием организма.

Биоритмы ФМА.

Поскольку организм любого живого существа находится под влиянием биоритмов эндогенной или экзогенной природы естественно, что динамические свойства межполушарной асимметрии также претерпевают периодические изменения (Чернышева, Ноздрачев, 2006). В настоящее время достаточно много работ посвященных изменению латерализации в течение менструального цикла у женщин. Признанное научное направление представляют исследования биоритмических процессов в зрительной системе, так называемая конкуренция или соревнование сетчаток. Несколько менее развитое, но также интересное направление посвящено изучению динамики латерализации в цикле сон-бодрствование.

Латерализация женского мозга меняется в зависимости от фаз 28-дневного цикла, и, вероятно, прямо зависит от уровня стероидных гормонов. Это положение иллюстрирует работа по анализу асимметрии переработки визуальной информации в правом и левом полушарии в разные фазы месячного цикла. Для оценки функциональной межполушарной асимметрии использовалась техника подачи зрительных стимулов (лиц, слов, фигур, иллюзорных фигур) в левое или правое поле зрения при этом испытуемый фиксировал глаза на центральной точке экрана. В норме, если слова показывали в правом поле зрения (левое полушарие), то они опознавались быстрее и с меньшими ошибками, чем при подаче аналогичных сигналов в левое поле зрения. Наоборот, при подаче зрительных стимулов в виде лиц и абстрактных фигур правое полушарие распознавало их лучше, чем левое. Количественные показатели этих асимметрий сильно варьировали в зависимости от пола, а также от гормонального статуса, меняясь у женщин в соответствии с фазами менструального цикла. Авторы показали, что латерализация с возрастом снижается у мужчин и увеличивается у женщин, что связано, вероятно, с уменьшением уровня прогестерона у женщин после менопаузы (Güntürkün, Hausmann, 2003). Обнаружены биоритмические изменения асимметрии содержания лютеинизирующего гормона в гипоталамусе крыс линии Вистар. У большинства крыс явно преобладал уровень выделения гормона из правой доли, по сравнению с левой. У крыс альбиносов наблюдалась противоположная тенденция. Кроме того, выявлено, что доминирующая половина гипоталамуса по выделению гормона менялась каждые 24 часа, а при односторонней кастрации и воздействии холода, происходило нарушение распределения лютеинизирующего гормона в двух половинах гипоталамуса (Bakalkin et al., 1984).

Одним из примеров попеременной активации полушарий является, так называемое соревнование сетчаток. Когда на оба глаза подаются разные изображения, которые по очереди появляются в сознании испытуемого. Существует несколько теорий о том, как это происходит. По одной из них, контроль за переключением осуществляют клетки, расположенные в правой фронтопариетальной области. По другой концепции - подобное переключение осуществляется на уровне мозгового ствола. Эксперименты, поставленные на испытуемых с рассечением мозолистого тела, показали сохранность соревнования сетчаток и подтвердили наличие триггерного механизма переключения на уровне среднего мозга (Miller et al., 2000; O'Shea, Corballis, 2003; Берлов, 2004).

Путем психологического и энцефалографического тестирования исследовался ультрарадианный ритм изменения активности полушарий у человека и животных. Эндогенное изменение право- и левополушарной доминантности осуществлялось с периодом от 25 до 300 мин, наиболее часто с периодом 90-200 мин в состоянии бодрствования и примерно с периодом в 100 мин в течение сна. Латерализация ЭЭГ активности в течение сна коррелировала с REM-NREM циклом сна. Латерализация ультрарадианных ритмов ЭЭГ активности в период бодрствования коррелировала с полушарной доминантностью, определяемой по психологическим тестам и назальным ритмом (заложенность ноздри). Ритм играл существенную роль при решении когнитивных задач, процессов памяти, зрительной перцепции, деятельности и настроения (Shannahoff-Khalsa, 1993).

У животных также имеет место биоритмическое колебание латерализации при сне. Ярким примером является чередование сноподобной активности в правом и левом полушарии у дельфинов, позволяющее предположить существование однополушарного сна у этих животных (Мухометов, Супин, 1978).

Морфологическим субстратом биоритмической активности возможно является несколько образований, в том числе кора, межполушарные связи, ряд подкорковых образований, из которых в настоящее время выделяют гипоталамус и некоторые образования ствола и среднего мозга. Существенную роль в межполушарных биоритмических процессах играют комиссуральные связи, которые, являются по преимуществу тормозными. В связи с этим, состояние одинаковой активности обоих полушарий будет неустойчивым, поскольку даже небольшое увеличение активности в одном из полушарий приведет к торможению работы нервных клеток в симметричном участке другого полушария, что в свою очередь ослабит

тормозные процессы в первом полушарии и т.д. Чередование активностей наступает, по-видимому, при изменении в деятельности подкорковых активизирующих систем в, частности, на диэнцефальном уровне, когда изменение нейрогормональной активности в одной из половин гипоталамуса запускает каскад изменений, приводящий к смене левополушарной активации. Можно предположить, что существует определенная конкуренция между структурами стволовой ретикулярной формации и левого полушария с диэнцефальными образованиями и правым полушарными образованиями, выражающаяся в устойчивом доминировании полушарий. На это указывают тормозные связи, существующие между полушариями. Кроме того, интерес представляет сообщение о наличии триггерных систем, которые могут переключать активность полушарий.

На изменение латерализации влияют и внешние факторы, в частности, смена освещенности в разное время суток, причем увеличение освещенности сопровождается ростом активности некоторых образований левого полушария, а ее снижение – правого. Возможно, это связано с естественной активностью стволовой ретикулярной формации в цикле сон-бодрствование. Исследовалась пептидазная активность в правых и левых половинах сетчатки, а также в обеих половинах переднего гипоталамуса. Выяснилось, что если наблюдается ритмическое (12-ти часовое) чередование освещенности и темноты, то в светлое время более высокая активность наблюдается в левых частях сетчатки и гипоталамуса, а в темное время – чаще в правых. Если подобный ритм нарушен, например, животные все время находились в темноте или на свету, то асимметричного распределения пептидазной активности не наблюдается (Ramírez et al., 1992). Близкие результаты получены при изучении межполушарных отношений в течение рабочей смены. В утренние часы, по показателям УПП, наблюдалась преобладающая активность левого полушария, в вечерние – правого (Фокин, Пономарева, 2003).

Течение биоритмов нарушается при различных заболеваниях головного мозга. Это проявляется особенно наглядно при маниакально-депрессивном психозе и некоторых других заболеваниях (см. ниже).

Таким образом, в норме существует ритмические изменения ФМА, по крайней мере, для некоторых видов специализированной деятельности: распознавание образов, соревнование сетчаток. Биоритмическая активность существует и для неспецифических модулирующих влияний, вероятно тесно связанных с ритмической продукцией ряда гормонов, в первую очередь стероидных. Кроме того, на межполушарные отношения также может оказывать влияние суточный ритм освещенности.

Патофизиология ФМА и межполушарных отношений.

При различных заболеваниях головного мозга может наблюдаться недостаточное функционирование правого или левого полушария, а также межполушарного взаимодействия. Это может быть следствием генетической неразвитости тех или иных морфологических образований, локальных поражений мозга, нарушений мозгового кровообращения, стресса и т.п. Как писали (Crow et al., 2002) гены асимметрии и психозов часто одни и те же. В зависимости от конкретного вида неврологического дефицита наблюдается проявление симптоматики характерной для того или иного заболевания.

В этой связи показателен патогенез ряда симптомов, сопровождающих шизофрению. Выяснилось, что одним из основных факторов изучаемой патологии является функциональная недостаточность правого полушария мозга. Данная функциональная недостаточность серьезным образом влияет на способность организма к адаптации, т.к. не даёт возможность нормальным образом воспринимать и дифференцировать информацию непосредственно перед её реализацией; нарушает способность строить ассоциативные связи и сокращает возможность творческой деятельности. В условиях недостаточности правого происходит гиперактивация левого полушария, для компенсации данного дефекта. В итоге, благодаря активации левого полушария наблюдается ряд «положительных» симптомов, способствующих нормализации умственной деятельности. Таким образом, можно говорить, что когнитивные нарушения при шизофрении связаны со столкновением или конкуренцией двух процессов, происходящих в левом полушарии: обработкой информации, как типично левополушарной функцией, и креативной деятельности, как функции правого полушария. В этом случае ни один из этих процессов не исполняется совершенным образом, что приводит к нарушению полноценной мозговой деятельности, даже при компенсаторной гиперактивации левого полушария (Rotenberg, 1994).

Вместе с тем морфологические, биохимические и другие методики выявляют нарушения, относящиеся лобной и височной области левого полушария, также как ряду подкорковых образований (миндалина, гиппокамп) этого же полушария (Arnold, Trojanowski, 1996). Кроме того, у больных шизофренией увеличена плотность мозолистого тела, с этим вероятно связано нарушение полушарного взаимодействия. Так, была проанализирована височно-затылочная структурная асимметрия, играющая существенную роль в модуляции языковых процессов. Для исследования

были взяты пациенты с хронической формой шизофрении и недавно заболевшие этой болезнью, все данные сравнивались с показаниями здоровых людей. Было показано, что в группе пациентов с хронической шизофренией, по сравнению с контрольной группой, межполушарное взаимодействие было существенно затруднено. Исследователи склонны объяснять многие симптомы, свойственные данному заболеванию, отсутствием нормального межполушарного взаимодействия (Joseph, 1985).

С другой стороны, имеются данные, что гиперактивность правого полушария приводит к чрезмерной интраверсии и аутизму. (Gruzelier, 1999). Эти представления подтверждаются в другой работе, где методом МРТ исследовались волюметрические показатели коры больших полушарий у мальчиков 5-11 лет с диагнозом аутизм и нарушением речевого развития. Эти данные сопоставлялись с контрольной группой здоровых испытуемых аналогичного возраста. Отдельно определяли количество белого и серого вещества. Количественные показатели коры больших полушарий были более асимметричными в группах больных детей, чем здоровых. Асимметрия носила правополушарный характер, т.е. все волюметрические показатели были выше справа. Наибольшие различия наблюдались в областях коры, осуществляющих речевые функции (Herbert et al., 2006).

При маниакально-депрессивном психозе патология ФМА проявляется в виде нарушения нормального переключения активности с одного полушария на другое. Как было сказано выше, переключение полушарной активации может происходить либо под влиянием биоритмов, либо при определенной нагрузке носящей стрессовый характер. По-видимому, нарушение этого механизма переключения происходит при маниакально-депрессивном психозе. John D. Pettigrew et al. (1998) предположили, что появление маниакально-депрессивного синдрома сопряжено с генетической предрасположенностью к медленному межполушарному переключению, когда возбуждение «застаивается» в каком-либо полушарии мозга. Таким образом, данная гипотеза помогает объяснить некоторые клинические проявления данного синдрома: попеременное застаивание возбуждения то в левом (мания), то в правом (депрессия) полушариях мозга. Исследования показали статистически достоверные изменения в показателях перцептивной деятельности при «соперничестве сетчаток», когда происходит произвольное переключение внимания с одного глаза на другой, в группе с маниакально-депрессивным синдромом, по сравнению со здоровыми. Так, частота переключения была значительно ниже в группе у пациентов с маниакально-депрессивным синдромом. Авторы делают вывод о высокой функциональной значимости изначального уровня, на-

следственно закреплённого, межполушарного переключения в развитии маниакально-депрессивного синдрома.

У больных деменциями альцгеймеровского типа также происходит нарушение межполушарного переключения. При деменциях альцгеймеровского типа знак межполушарной разности УПП сохранялся после гипервентиляции в 100% случаев. Легкий звуковой стресс оставлял неизменным знак межполушарной разности постоянных потенциалов. При этом у клинически здоровых родственников больных болезнью Альцгеймера гипервентиляция меняла знак межполушарного градиента в 44% случаев, что соответствует норме. Последовательные измерения, выполненные с интервалом в несколько дней, показали, что стабильная разность УПП у больных болезнью Альцгеймера сохраняется в 85% случаев, тогда как у здоровых людей этот показатель существенно ниже (Фокин, Пономарева, 2003).

Болезнь Альцгеймера проявляется не только в поражении серого, но и белого вещества головного мозга, в том числе атрофии мозолистого тела. Уменьшение размеров мозолистого тела может приводить к снижению межполушарных взаимодействий и являться причиной ухудшения когнитивных реакций. Показано, что при БА снижена межполушарная когерентность, в особенности в альфа-диапазоне (Wada et al., 1998; Пономарева с соавт., 2007) и снижение когерентности в альфа-диапазоне коррелирует с повреждением мозолистого тела (Pogarell et al., 2005) (Рис. 14.3).

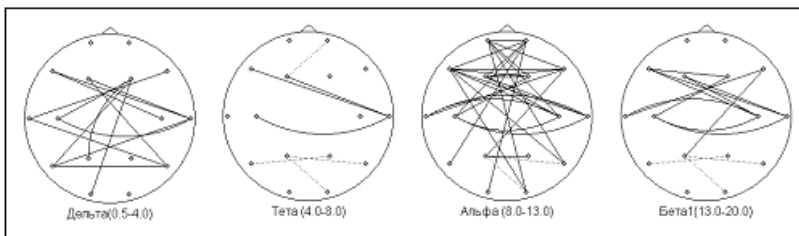


Рис. 14.3. Различия между межполушарной когерентностью ЭЭГ у больных БА и возрастной нормой (Пономарева с соавт., 2007).

Линии соответствуют показателям когерентности, имеющим достоверно более низкие (сплошные линии) или высокие (пунктир) значения при БА по сравнению с нормой

Было изучено функционирование мозолистого тела с помощью метода дихотического прослушивания. Исследовались 25 пациентов с болезнью Альцгеймера, 20 здоровых людей и 20 человек, жалующихся на память. В группе с больных болезнью Альцгеймера выявлено снижение функцио-

нирования, увеличение слуховой асимметрии и уменьшение размеров мозолистого тела, по сравнению со здоровыми пациентами. В группе здоровых пожилых людей наблюдалась отрицательная корреляция между размером мозолистого тела и слуховой асимметрией, особенно в передней и задней части мозолистого тела. У больных болезнью Альцгеймера отсутствовала количественная взаимосвязь между атрофией мозолистого тела и слуховой асимметрией. При экспериментах некоторые пациенты с болезнью Альцгеймера имели затруднения с концентрацией внимания на левое ухо, что, возможно, говорит о наличии также патологического очага во фронтальной области коры больших полушарий (Gootjes et al., 2006).

При тяжёлых депрессивных состояниях методами нейровизуализации можно обнаружить межполушарные различия в активности префронтальных областей головного мозга. С помощью метода транскраниальной магнитной стимуляции исследовали межполушарные различия в двигательной возбудимости головного мозга. Выявлено, что при данной патологии двигательные функции левого полушария заметно снижены, по сравнению с правым (Maeda et al., 2000).

Генетические нарушения, приводящие к патологии межполушарной асимметрии, могут быть сцеплены с генами, обуславливающими эндогенные психические расстройства. Геномные исследования аутизма, дефицита внимания при гиперактивности, дислексии предполагают наличие такого генетического перекрытия. Атипичная ФМА, отсутствие левополушарной доминантности для языка может влиять на фенотип из-за генов локализованных в области перекрытия. Анализ сцеплений показал, что атипичная ФМА обусловлена генами, находящимися в зоне риска указанных выше заболеваний. В этом регионе находятся гены шизофрении и биполярных расстройств. Атипичная ФМА связана с определенными аспектами креативности, такие рискованные гены могут усиливать гены креативности (Smalley et al., 2005).

Стресс различного происхождения может также провоцировать психические нарушения, связанные с расстройством ФМА. Предварительные исследования выявили связь между алекситимией (сниженной способностью или затрудненностью в вербализации эмоциональных состояний) и дефицитом межполушарного взаимодействия у ветеранов войны во Вьетнаме с посттравматическим синдромом. Для выявления связи между алекситимией и нарушением межполушарного взаимодействия было проведено исследование на доклинических случаях. Действенность межполушарной передачи была оценена на алекситимических и неалекситимических праворуких мужчинах, необученных студентах университета с ис-

пользованием тактильного локализационного задания. В результате, неалекситимические испытуемые были значительно эффективнее в межполушарной передаче информации, чем алекситимические. Это свидетельствует о дефиците межполушарного взаимодействия при алекситимии и дает основания предполагать, что алекситимический когнитивный стиль связан с плохой интеграцией информационных процессов двух полушарий (Parker et al., 1999).

Умеренное правополушарное доминирование при стрессе может играть роль некоторого защитного механизма. В статье (Schore, 2002) приводится ряд данных относительно формирования посттравматического стресса у детей и взрослых. Известно, что посттравматический стресс может характеризоваться рядом психических нарушений особенно у детей. Посттравматический стресс у детей чаще всего проявляется эпизодами перевозбуждения, затрагивающих вегетативную нервную систему, лимбическую систему и правое полушарие головного мозга. Кроме того, данные эпизоды отрицательно сказываются на развитии вышеназванных структур. В тоже время умеренная активация правого полушария играет роль защитного механизма для психики ребёнка и способствует снижению общего стресса. Таким образом, правое полушарие играет определенную роль в защите нервной системы и остального организма ребёнка при посттравматическом стрессе. В тоже время перевозбуждение правого полушария может служить причиной задержки психического развития, поэтому необходимо рано начинать мероприятия по комплексной антистрессовой терапии, чтобы не усугубить имеющееся состояние и не привести к замедлению умственного и физического развития ребёнка.

У взрослых людей чрезмерная активация правого полушария может сопровождаться деструктивными психическими нарушениями. Так у заключенных, находящихся на грани суицида, наблюдались стойкие изменения межполушарных отношений, связанные, прежде всего, с нарушением деятельности правого полушария, а также с аномальным распределением нейромедиаторов в обоих полушариях (Weinberg, 2000).

При анализе ЭЭГ у лиц с тревожными опасениями и беспокойством был обнаружен эффект левополушарного доминирования активности во фронтальных отделах коры. Исследовали ЭЭГ студентов с различными уровнями личностной тревожности при восприятии угрожающих зрительных стимулов. У лиц высоко тревожных результаты анализа тета-ритма указывают также на большую по сравнению с нетревожными субъектами левополушарную активность в лобных отделах коры (Афтанас, Павлов, 2003).

В работе Свидерской (2001) показано, что у испытуемых с высоким уровнем тревожности доминирование КОГ и спектральной мощности некоторых высокочастотных составляющих отмечалось в теменно-височных областях правого и левого полушария.

У коматозных больных анализировались показатели когерентности ЭЭГ правого и левого полушарий в процессе угнетения и восстановления сознания. Восстановление сознания и формирование высших психических функций отражается в динамике межполушарной асимметрии, оцениваемой с помощью когерентности, характеризующейся сменой правополушарной активации корковых связей с постепенным доминированием кортикофугальных влияний, особенно в лобных областях левого полушария (Добронравова, 2001).

При локальных поражениях головного мозга ФМА меняется в зависимости от локализации очага поражения, при этом многие функции, свойственные доминантному или субдоминантному полушарию трансформируются из-за неврологического дефицита и последующих компенсаторных изменений. Психоневрологическая симптоматика при локальных поражениях головного мозга изучена довольно подробно (Доброхотова, Брагина, 1977; Брагина, Доброхотова, 1981 и др.), однако какие отношения устанавливаются между полушариями в процессе восстановления и реабилитации не совсем понятны. Например, после повреждения лобно-височных отделов левого полушария и нарушения речевых функций процесс реабилитации происходит при активном участии правого полушария. Какое полушарие в этом случае становится доминантным, если учесть, что при обширных инсультах речевые нарушения происходят одновременно с парезом или пlegией ведущей руки? В настоящее время известно, что при локальных поражениях левого полушария снижается скорость переработки информации. А.Д. Владимиров и Т.В. Тимофеева (1986) сравнивали в экспериментальных условиях время реакции выбора на предъявление зрительных и слуховых стимулов у здоровых испытуемых и испытуемых с локальными правополушарными и левополушарными очагами. Выявлено, что время реакции выбора и его разброс значимо выше в поражённом полушарии, по сравнению со здоровым полушарием и по сравнению со здоровыми испытуемыми, причём как для зрительной модальности, так и для слуховой. Таким образом, локальные поражения головного мозга могут привести к радикальной смене доминантного полушария и серьезным изменениям межполушарного взаимодействия. Неудивительно, что при подобных нарушениях наблюдаются и значитель-

ные психические изменения личности. Однако дальнейший анализ этого вопроса выходит за рамки данной публикации.

Существенную роль в организации межполушарных отношений играет фактор полушарной гемодинамики. Естественно, что от этого зависит нормальное функционирование нейронов. При критическом снижении уровня кровотока в различных областях головного мозга происходят существенные изменения ФМА. При этом надо учитывать, что полушарная гемодинамика в правом и левом полушариях в значительной мере взаимосвязана.

Исследования еще 70-х годов 20 века показали влияние ФМА на латерализацию иммунных расстройств, проявляющихся в герпетических высыпаниях и раке молочной железы на определенных сторонах тела. Изучение плоскоклеточного рака на голове и шее обнаружили взаимосвязь с доминирующей рукой. Исследования показали, что у праворуких преобладает плоскоклеточный рак на правой стороне указанного региона, а у леворуких на левой стороне. Причём, частота встречаемости рака у леворуких была в несколько раз выше, чем у праворуких. Данные результаты дают возможность предположить генетическую сцепленность предрасположенности к заболеванию с доминирующим полушарием мозга (Dane et al., 2005).

Таким образом, нарушения ФМА в результате локальных поражений головного мозга, генетического дефекта, стресса и многих других факторов приводят к стойким нарушениям психики и, как правило, сопровождаются определенным неврологическим дефицитом. Поэтому оценка ФМА здоровых людей, относящихся к группам риска по психической или нервной патологии, может играть определенную диагностическую роль для профилактики и этих заболеваний.

Заключение

Центральная организация ФМА содержит как жесткие, так и подвижные компоненты. С одной стороны, в коре головного мозга имеется некоторая стабильная схема, определяющая латерализацию речевых, моторных и некоторых других функций, с другой стороны, подкорковые системы активации коры, а также гормональные влияния, обладают асимметричным влиянием на правое и левое полушарие. В этом случае происходит взаимодействие между специализированными нервными центрами (речевыми, моторными и другими) и модулирующими подкорковыми

системами. Результат такого взаимодействия определяет все множество межполушарных отношений, которым соответствует множество состояний головного мозга, определяющих его функциональные возможности.

Смена полушарной активации наиболее заметно происходит при изменении функционального состояния, когда наблюдается переход от спокойного состояния к стрессу. Наиболее часто в этом случае наблюдается переход от левополушарной к правополушарной активации. В некоторых случаях переход осуществляется, наоборот, от правополушарной к левополушарной доминирующей активации. Возможность перехода, вероятно, определяется ресурсными возможностями полушария и осуществляется при недостаточности энергетических резервов.

Несомненно, что на формирование ФМА оказывают влияние наследственные факторы. Однако, имеющиеся в настоящее время, генетические модели не внесли решающего вклада в понимание наследственного механизма латерализации мозга. Возможно потому, что в этих моделях рассматривается в качестве передаваемых генетическим путем признаков, главным образом, рукость, признак, который сам по себе может быть вторичным, например, по отношению к речевым центрам или к асимметрии распределения рецепторов к некоторым гормонам и т.п. При этом молекулярно-генетические исследования слишком немногочисленны, чтобы с их помощью можно было понять генетический механизм наследования ФМА.

Более успешными стоит признать исследования гендерных характеристик латерализации, которые, выявили значимые различия в организации ФМА мужчин и женщин. По совокупности данных женский мозг менее латерализован. При этом латерализация мозга женщин в сравнении с мозгом мужчин по локализации речевых центров и по асимметрии рук обладает принципиальным сходством.

Запрограммированные изменения ФМА происходят в детском возрасте при формировании латерализации, а также в пожилом и старческом возрастах при ее инволюции. Существенную роль в динамике ФМА играют гормональные изменения, происходящие в эти периоды в организме человека. Кроме генетических факторов на организацию ФМА существенное влияние оказывает окружающая среда, социокультурные факторы, а также специальное обучение.

В норме существуют периодические изменения ФМА, по крайней мере, для некоторых видов специализированной деятельности: распознавание образов, соревнование сетчаток. Биоритмическая активность существует и для неспецифических модулирующих влияний, вероятно тесно

связанных с ритмической продукцией ряда гормонов. Кроме того, некоторые циркадианные ритмы, например освещенность, также могут оказывать синхронизирующее влияние на межполушарные отношения.

Стационарная ФМА обусловлена, в первую очередь, морфологическими различиями в речевых и двигательных и других областях коры. Определенный вклад в создание устойчивой латерализации вносят комиссуральные системы. Выявленные различия в работе симметричных подкорковых образованиях, вероятно, играют определенную роль в создании асимметрии модулирующих влияний на кору головного мозга.

Серьезные метаболические различия в работе правого и левого полушария, позволяют предполагать, что наиболее интенсивный обмен веществ происходит в корковых структурах левого полушария, что поддерживает классические представления о доминантном левом полушарии у правшей. Вместе с тем изучение биохимической латерализации показало ее гетерогенность в обоих полушариях, кроме того, отсутствует единый вектор асимметрии активных компонентов биохимических процессов в коре и подкорке.

Сложная гетерогенная структура ФМА направлена на создание оптимальных условий для выполнения центральной нервной системой ее задач. Нарушения в организации ФМА сопряжены со многими нервными и психическими заболеваниями, поэтому оценка текущего состояния ФМА может быть полезна для профилактики и лечения этих болезней.

Таким образом, факторы стационарной латерализации, формируют в онтогенезе специализированные структурно-функциональные образования правого и левого полушария. Эта специализация не носит в большинстве случаев абсолютного характера, многие функции симметричных нервных центров взаимозаменяемы. После формирования морфологической структуры ФМА роль стационарных факторов латерализации снижается, поскольку мало зависит от влияний окружающей среды и внутренних процессов. Решающая роль в управлении симметричными нервными центрами переходит к динамической организации функциональной асимметрии, которая включается при изменении функционального состояния для адекватного соответствия деятельности головного мозга новым условиям. При этом зависимость полушарной активации от текущего функционального состояния, т.е. от ресурсного состояния полушария, не всегда благоприятно сказывается на решении конкретных задач, стоящих перед человеком, например при работе в условиях стресса. Поэтому текущая оценка ФМА является необходимым условием для оптимизации работы мозга.

Глава 15

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И НЕЗАВЕРШЕННАЯ АДАПТАЦИЯ

В.П. Леутин, Е.И. Николаева, Е. В. Фомина

Функциональная асимметрия и адаптация к природным условиям среды

Термин «адаптация» применяется к широкому кругу явлений. С позиции теории эволюции (Дарвин, 1953), адаптация – это механизм, который лежит в основе освоения растениями и животными новых мест обитания и обеспечивает выживание в конкурентной борьбе. Для большинства физиологов адаптация – это частное явление приспособления к конкретным условиям существования (Лебединский, 1956). Психологи используют его для определения интеллекта. В этом случае под адаптацией понимается приспособление к постоянно меняющимся социальным и психологическим условиям с применением разнообразных знаний и умений (Дружинин, 1999).

Суть любой адаптирующейся системы заключается в способности корректировать свои реакции согласно изменениям воздействующего стимула на основе имеющегося опыта, а также накопления и хранения вновь поступающей информации. Именно поэтому приспособление опирается на механизмы памяти. В филогенетическом аспекте высшей ступенью адаптации животных является способность к обучению (Ушаков, 1978).

Адаптированность в привычных условиях среды характеризуется преобладанием в поведении стереотипных действий. Они позволяют организму сокращать время на идентификацию воспринятых ранее объектов, оценивать их значимость и отвечать, не тратя дополнительных ресурсов. Стереотипы создаются под некоторый набор перцептивных гипотез – наиболее вероятных ожиданий (Krechevsky, 1932), сформированных в процессе предшествующего опыта, многократно апробированных и подтвердивших свою эффективность.

Например, ежедневный выход на работу не требует от человека дополнительного времени на прокладывание нового маршрута. Он даже не думает о том, что делает, когда ноги несут его к остановке, руки расплачиваются с кондуктором, и осознанные решения он начинает принимать, уже оказавшись на рабочем месте. Часто трудно вспомнить, как выглядел транспорт, на котором ехал, кто находился рядом, каким запахом обладал воздух, которым дышал все это время. При этом можно решать важные задачи, необходимые для работы, или мечтать о предстоящем отпуске.

Подобное поведение выгодно тем, что экономит энергию и время при выполнении привычных действий, направляя ресурсы на освоение новых задач. Недостатком его является то, что человек не замечает множества деталей, не соответствующих принятым в конкретный момент гипотезам. Это препятствует своевременной замене неэффективных гипотез, когда в среде начинаются новые процессы. В привычных действиях человек не сверяет реальный образ действительности с тем, что есть в его памяти, он соотносит со следом памяти лишь наиболее ярко бросающиеся в глаза детали, по которым и опознает привычные объекты. Ответственность за стереотипное поведение, согласно современным данным (Goldberg, Costa, 1981; Леутин, Николаева, 2005), принимает на себя левое полушарие. Это не означает, что правое полушарие не включено в деятельность. Оно воспринимает информацию, но к исполнению направляется лишь то, что представлено в левом полушарии. Правополушарные решения представлены в виде безотчетных эмоций, тогда как левополушарные – в виде конкретных осознанных вербальных высказываний. Однако разные люди в неодинаковой мере доверяют тем и другим.

Старая гипотеза работает до тех пор, пока ошибки от ее применения не приведут к существенным последствиям для организма. Смена гипотез редко происходит без эмоций. Часто поводом для их смены служат болезненные события: денежная реформа, ведущая к утрате средств, обман друга, развод и т.д. Признаки приближающихся изменений обычно присутствуют значительно раньше самих изменений, но, пребывая в рамках привычных гипотез, человек не учитывает и даже отвергает их. Их улавливают те, кого потом называют провидцами. С точки зрения психофизиологии, эти люди в привычных условиях в большей мере доверяют исчерпывающим данным правого полушария, предлагаемым в виде эмоциональных переживаний. Они не опираются на словесные интерпретации этих переживаний, предлагаемые левым полушарием. Ценой утраты эмоциональной стабильности они приобретают возможность предвидения. Лишь редким людям удается находиться на тонкой грани между эмоцио-

нальной устойчивостью и чувствительностью, которая обеспечивается балансом активностей левого и правого полушарий.

При попадании в новые условия или при внезапном изменении среды обитания из-за природных или социальных катаклизмов необходима существенная коррекция поведения человека, экстренное формирование комплекса новых гипотез, описывающих как саму среду, так и способы поведения в ней. Будучи многократно проверенными, эти гипотезы вновь обретут привычный статус, вновь будут соответствовать лишь наиболее значимой части необходимой информации. Есть люди, часто и легко расстающиеся с гипотезами, легко отзывающиеся на малейшие изменения в окружающем, но есть и такие, кто, сформировав свои представления в юности, не расстаются с ними всю оставшуюся жизнь.

Следовательно, обыденные условия забирают меньше ресурсов у человека при выполнении им стереотипных действий, тогда как процесс адаптации требует пересмотра значимости привычных явлений и создания новых способов реагирования. С этой точки зрения роль полушарий в филогенезе и онтогенезе определяется их возможностями варьировать способы решения задач, которые ставятся средой, и сохранять их в памяти.

Многообразии природных факторов и умение человека жить в них свидетельствуют о наличии как специфических, так и общих механизмов адаптации. Реальность существования универсальных механизмов вытекает из широчайших возможностей приспособляться к условиям, с которыми не встречался ранее ни данный организм, ни даже представители вида в целом (Леутин, Николаева, 1988).

Результаты экспедиционных исследований в районах Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока свидетельствуют о том, что адаптационные перестройки затрагивают наиболее общие механизмы регуляции центральной нервной системы, которые контролируют восприятие, память, эмоции, стратегию переработки мозгом информации. Эффективность адаптации определяется сопряженной работой обоих полушарий мозга, активность которых зависит от времени, прошедшего с начала адаптивных перестроек.

В ранние сроки экстренной адаптации резко улучшается запоминание новой и эмоциогенной информации на фоне ухудшения припоминания нейтральной (Рис. 15.1, 15.2). Следовательно, первой психофизиологической реакцией на изменение потока информации является активная селекция новых, необычных, высоко значимых стимулов эмоциогенными структурами мозга. В более поздние сроки адаптации человека (11-21

дни) выявлено улучшение запоминания сигнальной информации, то есть информации, предшествующей экологически значимым воздействиям. Эти процессы подтверждены как для вербальной, так и для невербальной (тоны) информации (Леутин, 1998).

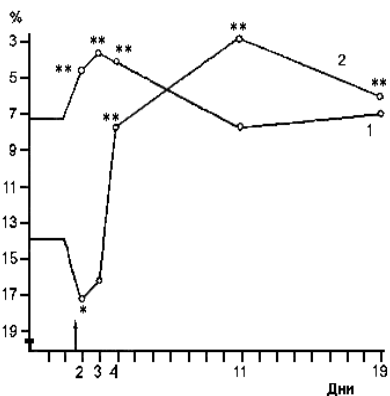


Рис. 15.1. Изменение запоминания человеком биологически значимой и нейтральной информации в процессе адаптации к муссонному океаническому климату Камчатки после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из 11 чел.). 1 – точность воспроизведения длительности гудков, сопровождаемых при обучении неизбежным ударом тока; 2 – при отсутствии удара тока; штриховая линия – исходные средние значения точности воспроизведения гудков. Одна звездочка – $p < 0,05$, две – $p < 0,01$. По оси ординат – относительное отклонение среднего значения (%), по оси абсцисс – обследования в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 19-й дни адаптации на Камчатке (пос. Паратунка) (после стрелки).

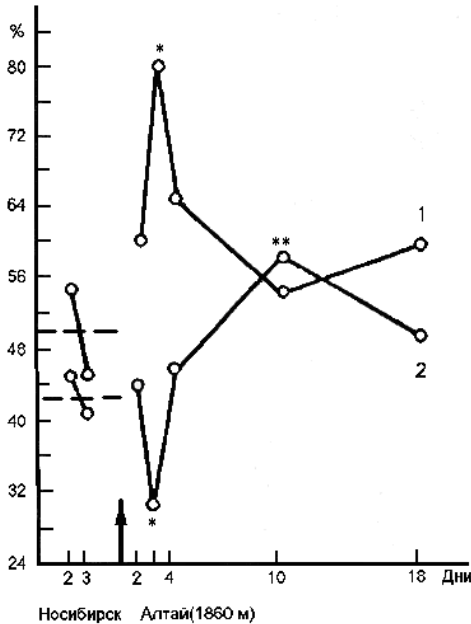


Рис. 15.2. Динамика воспроизведения необычной и сигнальной информации в процессе адаптации к среднегорью Южного Алтая (1860 м над ур. моря) (пос. Рахмановские Ключи) (средние значения по группе, состоящей из 10 человек). 1 – процент воспроизведения необычной вербальной информации, 2 – процент воспроизведения слов, предшествующих эмоциогенным. По оси ординат – воспроизведение слов (в %), по оси абсцисс – 2-я и 3-я регистрации в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 18-й дни адаптации (после стрелки). Звездочки: статистически существенные отличия по сравнению с данными обследования в исходных условиях; одна звездочка – с уровнем значимости $p < 0,05$, две – $p < 0,01$.

При этом обнаружен особый тип взаимодействия полушарий мозга при восприятии слов. Известно, что в норме для любых вербальных стимулов, будь то слова, цифры, слоги, характерен «эффект правого уха» (Kimura, 1961). Нами показано, что улучшение воспроизведения необычных слов на начальных этапах адаптации происходит практически исключительно за счет лучшего припоминания слов, услышанных правым ухом (переработанных в левом полушарии) (рис. 15.3), а несколько позднее эффективное запоминание эмоциональных слов или гудков, сопровождаемых ударом тока (рис. 15.4) – за счет левого уха (правого полушария). Итак, в первые дни пребывания в новой среде отмечена выраженная селекция двух типов информации: необычной и эмоциональной. Первая осуществляется благодаря активации левого полушария, вторая – правого

(Леутин и др., 1989). Известно, что правое полушарие в норме быстрее опознает слова с высокой частотой встречаемости в речи, левое – с низкой (Marshall, 1973). Воспроизведение необычных слов на фоне других зависит, безусловно, от типа и состояния внимания. Осознанное, произвольное внимание обеспечивается механизмами левого полушария (Watson, 1978). Следовательно, в процессе адаптации полнее используются возможности каждого полушария. Это явление называется принципом максимума: он предполагает в каждом виде деятельности эффективное использование того полушария, которое соответствует типу перерабатываемой информации.

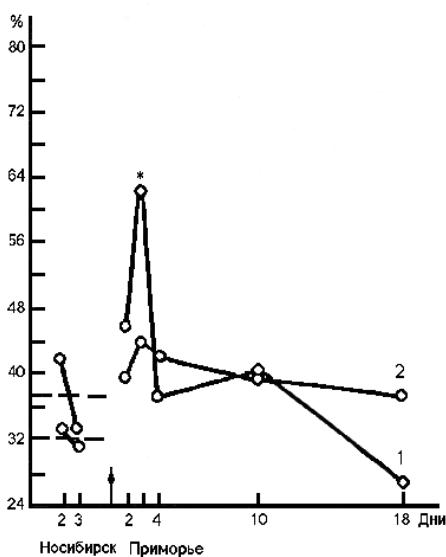


Рис. 15.3. Динамика воспроизведения необычных слов при попеременном моноауральном предъявлении в процессе адаптации к муссонному климату Приморья после трансмеридионального перелета в бухте Шамори (средние значения по группе, состоящей из 6 человек). 1 – воспроизведение необычных слов, прослушанных правым ухом, 2 – воспроизведение слов, прослушанных левым ухом. Остальные обозначения см. рис. 15.2.

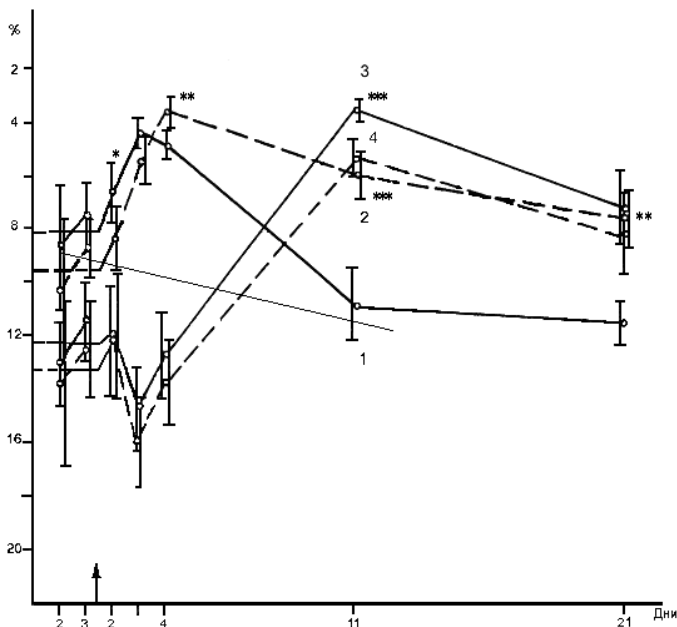


Рис. 15.4. Изменение запоминания человеком длительности индифферентных и биологически значимых звуковых стимулов в процессе адаптации к муссонному климату Приморья после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из восьми человек). Точность воспроизведения длительности гудков, сопровождаемых в процедуре обучения неизбежным ударом тока:

1 – восприятие звука правым ухом; 2 – левым.

Точность воспроизведения длительности гудков, не сопровождаемых в процедуре обучения неизбежным ударом тока:

3 – восприятие звука правым ухом; 4 – левым.

Штриховая линия – исходные значения точности воспроизведения звуков в фоне; вертикальные черточки – 5 %-ные доверительные интервалы экспериментальных точек.

* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$. По оси ординат – относительные отклонения среднего значения в процентах; по оси абсцисс – регистрация в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 21-й дни адаптации на морской базе «Витязь» ДВНЦ.

Таким образом, последовательность событий в процессе адаптации можно представить следующим образом. В привычных условиях обитания последовательность регуляторных воздействий осуществляется под эгидой левого полушария. Его мобилизация при резком сдвиге параметров среды позволяет определить степень новизны, предопределяющей несоответствие ей имеющихся программ поведения. Межполушарное взаимодействие меняется благодаря перераспределению активности, которая производится мозолистым телом. Встает вопрос о необходимости фор-

мирования новых, более адекватных изменившимся условиям последовательностей.

Правое полушарие регулирует деятельность эндокринных желез и иммунитета (Абрамов, Абрамова, 1996; Gerendai, Halasz, 1997). Оно в значительно меньшей степени подвержено влиянию корректирующих обратных связей, более автономно, чем левое (Костандов, 1988), с ним связана оценка неопределенности среды и прогноз маловероятных событий (Мерсон, 1986). Активация правого полушария в процессе приспособления к новым условиям среды отмечается при самых разных экспериментальных парадигмах (Леутин, Николаева, 1988; Вольф, 1991; Фокин, Пономарева, 2004).

Вычленение неучтенных ранее значимых параметров происходит путем расширения диапазона значимости стимулов и селекции эмоциональной и необычной информации. В этом случае вновь целостно пересматривается вся информация, поступающая в мозг, и на ее основе создается новая последовательность реагирования, которая в дальнейшем будет осуществляться под контролем левого полушария. Ранее нами было продемонстрировано облегчение межполушарного переноса (Леутин, 1998). Известно, что именно мозолистое тело обеспечивает непротиворечивость информации, поступающей в каждое полушарие (Ottoson, 1987). Следовательно, это облегчение движения информации из полушария в полушарие указывает на замену старых стереотипов на новые.

Зафиксированное нами позднее улучшение фиксации и воспроизведения тех стимулов, которые предшествуют экологически значимой информации и заблаговременно сигнализируют о ней, обеспечивает опережающее отражение (Анохин, 1968), создает условие для устойчивого воспроизведения нового функционального стереотипа (Леутин, Николаева, 1988; Леутин, 1998).

Таким образом, значимость для организма информации определяет очередность ее переработки в процессе адаптации на фоне инверсии привычных межполушарных отношений.

Активация полушарий мозга в процессе адаптации осуществляется поочередно. Первоначально необычные признаки, новизну сигнала выделяют структуры левого полушария; затем эмоциогенная информация, отличающаяся высокой значимостью на основании учета прошлого опыта, выявляется преимущественно структурами правого полушария. Латеральные особенности процессов переработки сигналов, отличающихся необычностью и эмоциогенностью, и экстренность процессов адаптации приводят к усилению взаимодействия полушарий мозга в новых услови-

ях. И, наконец, вновь устанавливается привычное доминирование левого полушария.

Обнаруженные закономерности универсальны, т.к. проявляются при переработке информации, относящейся как к первой, так и ко второй сигнальным системам и свойственны адаптации человека в различных климатогеографических условиях.

Изменение кровотока в полушариях мозга левшей и правшей при гипоксии

Биологическую организацию лево- и праворуких индивидуумов не следует рассматривать как зеркальные отображения. Более того, большая часть людей фактически является смешаннорукими, то есть часть действий они выполняют одной рукой, другую часть – второй. Полярные типы (левый и правый) встречаются существенно реже, чем это представляется большинству.

Результаты многочисленных исследований и клинические данные указывают на большую, чем у правшей, билатеральность представительства функций левшей и амбидекстров. Столь существенные отличия в функциональной организации мозга людей с разными латеральными фенотипами не могут не проявиться в процессе адаптации организма к изменившимся условиям окружающей среды, поскольку именно функциональная асимметрия мозга является решающим фактором, обеспечивающим адаптацию человека в новых климатогеографических условиях.

В лабораторных условиях было проведено исследование скорости линейного кровотока при гипоксии методом транскраниальной доплерографии у испытуемых абсолютных правшей и левшей. Выбор такой экспериментальной пробы обусловлен тем, что в регионах, где достаточно часто возникают гипоксические состояния: гипоксическая гипоксия в горах и «холодовая» гипоксия в Заполярье, – выявлено накопление синистральных лиц.

Синистральность (*sinistrum*, лат. – левый), или левосторонность, может быть оценена с помощью профиля функциональной сенсомоторной асимметрии. Подобный профиль определяет, сколько левых и правых признаков представлено в сенсорной и моторной сфере испытуемых. Такой профиль включает определение ведущих руки, ноги, глаза, уха. Левый профиль описывает людей, у которых все эти показатели левые (то есть ведущие левая нога, рука, глаз, ухо). Правый профиль определяют у

человека, который имеет все правые показатели (или любые три из них), симметричный – у кого все показатели (или три из них) симметричные. Однако большая часть людей имеет смешанный профиль, то есть у них отмечаются разнообразные сочетания левых и правых показателей (например, правая ведущая рука, левая нога, симметричное ухо, левый глаз).

В норме у людей с правым профилем функциональной сенсомоторной асимметрии линейная скорость артериального кровотока в левом полушарии выше (Рис. 15.5). У испытуемых с левым и симметричным профилями не было отличий между полушариями по этому параметру (Рис. 15.5), что свидетельствовало о включенности обоих полушарий у них в регуляцию процессов жизнедеятельности.

В экспериментальных условиях, когда добровольцы дышали несколько минут газовой смесью, содержащей всего 10% кислорода и 90% азота, происходило увеличение линейного кровотока в обоих полушариях у всех обследованных, хотя у испытуемых с левым профилем сдвиги в каждом полушарии были более выражены (Рис.15.5).

Повышение объема мозгового кровотока при дыхании гипоксической смесью, содержащей 8,9 % кислорода, было отмечено и другими авторами (Сороко, Димаров, 1994). Ранее более выраженная, чем у праворуких, реакция мозгового кровотока у леворуких юношей 16–17 лет на локальную статическую нагрузку была выявлена методом фокусированной импедансной плетизмографии (Безобразова, Догадкина, 1988). В исследовании динамики спонтанной ЭЭГ молодых испытуемых при непрерывном вдыхании в течение 30 мин. гипоксической смеси с 10%-м содержанием кислорода, было выявлено, что механизмы, направленные на компенсацию гипоксического воздействия, в большей степени выражены в правом полушарии (Александров с соавт., 2001). При длительном вдыхании газовой смеси, приводящем к падению оксигенации артериальной крови до 80%, линейная скорость кровотока в левом полушарии у испытуемых с правым профилем снижалась, что не отмечалось у имеющих левый профиль (Рис. 15.5) (Леутин и др., 2004).

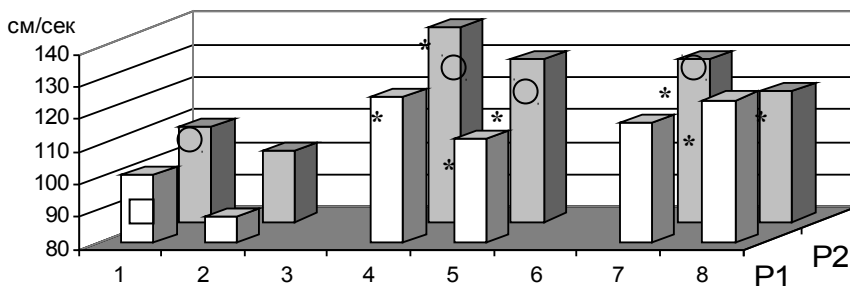


Рис. 15.5. Билатеральные изменения максимальной систолической скорости кровотока в средних мозговых артериях у 9 правшей и 9 левшей (средние значения).

А – исходное состояние – (1 – левое, 2 – правое полушарие), Б – дыхание газовой смесью, 85 % оксигенации (4 – левое, 5 – правое полушарие), В – дыхание газовой смесью, 80% оксигенации (7 – левое, 8 – правое полушарие). Квадрат – достоверность различий с уровнем значимости $p < 0,05$ между полушариями; звездочка – достоверность различий с уровнем значимости $p < 0,05$ между исходными показателями и данными, полученными при гипоксии; кружок – достоверность межгрупповых различий с уровнем значимости $p < 0,05$ (усредненные значения по группам, состоящим из девяти испытуемых). P₁ – правши, P₂ – левши.

Известно, что линейная скорость кровотока на уровне начальных сегментов виллизиева круга отражает динамику объемного мозгового кровотока (Агаджанова и др., 1998). Большая линейная скорость кровотока в правом полушарии у лиц с левым профилем по сравнению с теми, у кого правый профиль, по-видимому, свидетельствует о большей эффективности у них системы обеспечения метаболических процессов в этом полушарии. Более эффективная мозговая гемодинамика при левом профиле проявляется в том, что при углублении гипоксии и падении оксигенации артериальной крови до 80 % у таких испытуемых не происходит снижения кровоснабжения левого полушария мозга.

Анализ ЭЭГ испытуемых с неодинаковыми латеральными признаками в разных экспериментальных ситуациях выявил у них принципиальные различия в направленности изменений биоэлектрической картины полушарий мозга: праворуким испытуемым был присущ реципрокный характер изменения активности альфа- и тета-диапазонов, а леворуким – синфазный (Жаворонкова, 2001). И в наших исследованиях выявляется

подобная закономерность: синфазное нарастание линейной скорости кровотока в полушариях мозга у испытуемых с левым профилем и реципрокное при усугублении гипоксии – у испытуемых с правым профилем.

При длительных воздействиях у людей с правым профилем функциональной сенсомоторной асимметрии вся нагрузка ложится на правое полушарие. В различных исследованиях выявилось, что при утомлении фокус максимальной активности на ЭЭГ сдвигается в правое полушарие (Кураев и др., 2004). Возможно, что различие людей с левым и правым профилями обусловлено распределением активности полушарий. У людей с левым или симметричным профилем нагрузка равномерно делится между полушариями в любой деятельности, поэтому активация правого полушария в процессе адаптации не приводит к срыву центральных механизмов вегетативной регуляции. У лиц с правым профилем действует правило максимума (в большей мере участвует полушарие, тип переработки информации в котором максимально соответствует задаче). Поэтому при экстренной адаптации вслед за краткосрочной активацией левого полушария для выявления новых признаков в среде на более продолжительное время включаются структуры правого полушария. Как следствие при длительных воздействиях происходит срыв вегетативной регуляции.

Можно предполагать, что именно особенности мозгового кровообращения у людей с левым профилем при гипоксии обуславливают их толерантность к адаптационным нарушениям в экстремальных климатогеографических условиях. Этот тезис могут подтвердить данные, полученные при обследовании коренного населения, живущего в условиях, где суровость климата создает постоянную нагрузку на механизмы адаптации.

Связь латеральных показателей в сенсорной и моторной сферах с особенностями адаптации к сибирскому Северу и высокогорью

Первое предположение о различиях полушарного доминирования у представителей разных культур сделал Р. Орнштейн в 1972 году (Ornstein, 1972). Он полагал, основываясь на данных того времени, что представители западной цивилизации обладают доминантным левым полушарием, тогда как традиционные восточные общества (особенно те, которые занимаются йогой и медитацией) имеют более активным правое. Эта гипотеза была подтверждена позднее для коренных жителей Чукотки (Rotenberg, 1993; Rotenberg, Arshavsky, 1991, 1997), у которых выявлено преобладание ЭЭГ-активности правого полушария. В.И. Хаснулин с соавторами

(1983) показали, что среди мигрантов на сибирский Север существенно больше амбидекстров и левшей, чем среди жителей умеренного климата. Преобладали синистральные лица и среди долган, нганасан, ненцев, энцев, жителей Чукотки (Аршавский, 1988), Тувы (Леутин и др., 1996; Леутин и др., 1999), обитателей высокогорных районов Алтая (Ъжикова, 2000), Кыргызстана (Тыналиева, 2003).

Нами был показан высокий процент левых признаков среди коренных жителей севера Тюменской области – селькупов (Рис. 15.6). Латеральный эффект сочетался с весьма специфическими особенностями, отличающими эффективную адаптацию к Северу, закрепленную во многих поколениях. У селькупов с левым или симметричным профилями функциональной сенсомоторной асимметрии отмечен более низкий уровень кортизола в плазме крови по сравнению с теми, кто имел правый или смешанный профиль (Рис. 15.7). Уровень инсулина в плазме крови всех селькупов оказался сниженным по сравнению с данными региональной нормы жителей г. Новосибирска. Несколько выше по сравнению с показателями других групп оказался уровень инсулина в группе лиц с преобладанием праволатеральных показателей (Рис. 15.8).

Известно, что кортизол и инсулин находятся в реципрокных отношениях. Повышение уровня кортизола в плазме крови при стрессе сопровождается в норме снижением инсулина. Однако в некоторых случаях подобный уровень взаимодействия этих гормонов нарушается, отражая нарушение гормональной регуляции и напряжение работы гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Именно такое нарушение типично для людей с правым профилем, длительное время проживающим в условиях Севера. Оно получило название «полярного метаболического типа» (Панин, 1978). Однако для левопрофильных местных жителей подобных изменений в гормональной регуляции не было отмечено. Только эндокринные показатели коренных жителей Севера с правым профилем характеризуют напряжение их гипофизарно-надпочечниковой системы (Леутин, 1998).

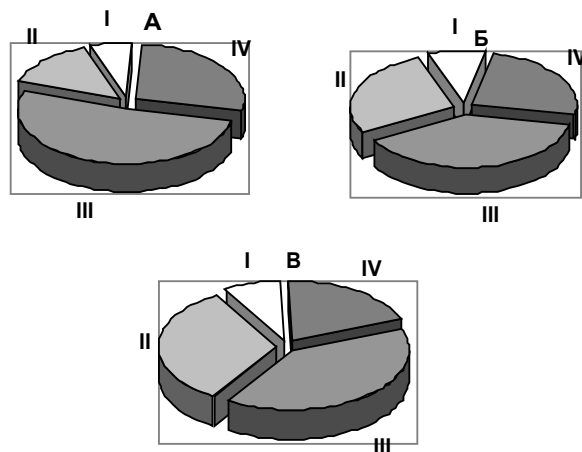


Рис. 15.6. Распределение лиц с различными типами функциональной асимметрии мозга и частота встречаемости артериальной гипертензии

А – жители умеренных широт, 258 человек – г. Новосибирск (контроль); Б – вахтовые рабочие (Сургут – Саратов, 306 человек); В – северные селькупы (113 человек, п. Ратта); I – лица с преобладанием левосторонних показателей; II – амбидекстры; III – лица со смешанными показателями функциональной асимметрии; IV – лица с преобладанием праволатеральных показателей. * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$; критерий χ^2 , уровень значимости по отношению к контрольной группе (г. Новосибирск). Площадь секторов пропорциональна частоте артериальной гипертензии.

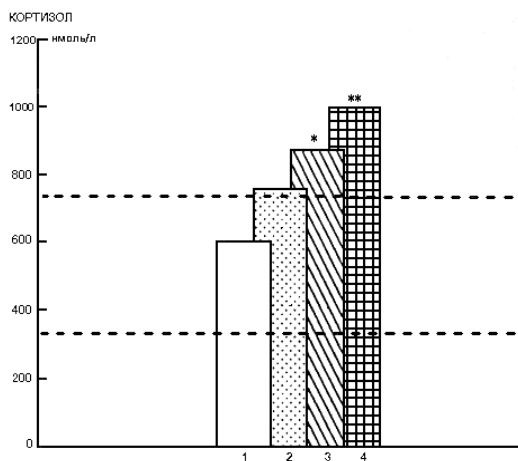


Рис. 15.7. Уровень кортизола в плазме крови у северных селькупов с различным типом функциональной асимметрии мозга.

1 – лица с преобладанием левосторонних показателей; 2 – амбидекстры; 3 – лица со смешанными показателями функциональной асимметрии; 4 – лица с преобладанием праволатеральных показателей. Пунктирной линией отмечены границы колебаний уровня гормонов для жителей умеренных широт. Остальные обозначения те же, что на рис. 15.6.

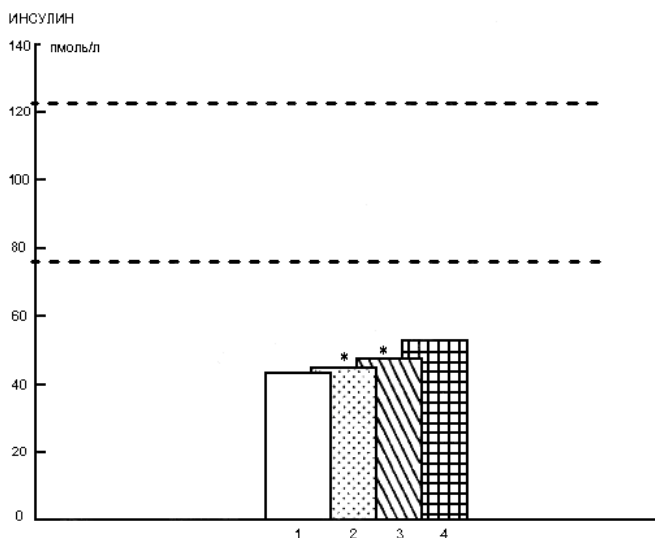


Рис. 15.8. Уровень инсулина в плазме крови у северных селькупов с различным типом функциональной асимметрии

* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$ (критерий Манна-Уитни) – уровень значимости по отношению к группе с преобладанием левосторонних показателей сенсомоторной асимметрии. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.6.

Особенность быта жителей Севера предполагает необходимость эффективной ориентации в пространстве, без которой невозможно выживание в подобных условиях. Часто встречающееся в популярной литературе указание на то, что леворукие люди плохо ориентируются в пространстве, можно считать, по меньшей мере, недоказанным. Обычно, высказывающие эти представления ссылаются на то, что леворукие «плохо различают левое и правое». Мы полагаем, что они не плохо различают левое и правое, а с трудом вербализуют собственные пространственные ощущения в соответствующие термины в лабораторных экспериментах. Безусловно, вербализация более легко дается людям с доминирующим левым полушарием. Необходимы дополнительные исследования, в которых можно было бы разграничить действительную ориентацию в пространстве и перевод понимания пространства в общепринятые термины.

Более того, эти указания преимущественно касаются того, как обозначают пространство дети. В настоящее время известно, что у леворуких детей процесс вербализации идет несколько медленнее, чем у праворуких. Это можно объяснить следующим образом. При рождении у мальчиков

более зрелым оказывается правое полушарие. Затем активно развивающееся в процессе освоения речи левое полушарие постепенно подавляет активность правого. У леворуких детей созревание центральной комиссуры, передающей подавляющее воздействие – мозолистого тела – идет более медленно, что и приводит к более длительному периоду превалирования правого полушария, а, следовательно, лучшему освоению пространства и худшим возможностям передавать это в слове.

Гелиогеофизические факторы высоких широт предъявляют к организму человека чрезвычайно жесткие требования. Успешно адаптироваться в этих условиях могут люди, обладающие специфическим набором психофизиологических особенностей. По-видимому, этот набор есть у людей с левым и симметричным профилями, у которых полушария мозга характеризуются меньшей степенью специализации, чем у людей с правым профилем (Брагина и др., 1976; Леутин и др., 2002). Возможно, что у последних пребывание в столь жестких условиях ведет к постоянной стимуляции высшего центра вегетативной регуляции, расположенного в правом полушарии (Болдырева, 2004). Следствием этого будет как высокий уровень кортизола, так и спектр психосоматических расстройств, им обусловленный (Николаева, 2003).

Именно поэтому люди с правым профилем с большей вероятностью страдают ишемической болезнью сердца и ее последствие – инфаркт миокарда – у них встречается чаще (Nikolaeva et al., 1993). У людей с левым профилем функциональной сенсомоторной асимметрии даже в условиях умеренного климата, напротив, выявлено как снижение уровня кортизола, так и меньшая вероятность возникновения инфаркта миокарда, более высокие показатели антиоксидантной защиты (Николаева и др., 1997). Даже у левопалых самок мышей пролиферация лимфоцитов, более интенсивна, а у самцов выше активность клеток-киллеров, хотя у разных линий мышей состояние иммунной системы различно (Neveu, 1993).

Мы оценили распространенность левых и правых латеральных признаков среди людей, приехавших на сибирский Север из мест с умеренным климатом для работы вахтовым методом (Леутин, Николаева, 1985, 1988), который заключается в том, что люди работают 14 дней непрерывно в Заполярье, а затем на 14 дней улетают домой (в климатические условия средней полосы России). Подобный труд сопряжен с необходимостью частой смены климатических зон (два раза в месяц), нарушением суточного режима, сдвигом поясного времени. У части рабочих это приводит к повышению артериального давления, нарушению работы сердечно-сосудистой системы.

Нами показано, что болезненные процессы чаще выявляются у людей с правым профилем функциональной сенсомоторной асимметрии. Латеральные признаки рабочих, первый год трудящихся на Севере, не отличались от средних показателей в европейской части России. Но среди рабочих, трудящихся на вахте более 7 лет, число лиц с левым и симметричным профилем возросло настолько, что не отличалось от распределения этого признака у коренных жителей сибирского Севера. Постепенный отбор людей, наиболее устойчивых к действию климатических факторов и условий труда, приводит к тому, что среди вахтовых рабочих накапливаются люди с синистральными признаками (Леутин, Николаева, 1985). Повидимому, концентрация левшей и амбидекстров в северных регионах и среди вахтовых рабочих заполярья является следствием их большей приспособляемости при экстремальной адаптации. Это не согласуется с отдельными данными о лучшей адаптации праворуких людей, правда, полученных в европейской части России (Драганова, Сычов, 2003).

Левое полушарие в три раза чаще имеет знаки эпи-активности даже в случае поражении правого полушария (Болдырева, 2004). Возможно, левое полушарие как более специализированное, характеризуется и большей чувствительностью к различного рода воздействиям. Особенности ветвления артерий правой и левой полушарий мозга таковы, что обеспечивают большую вероятность попадания микротромбов в левое полушарие (Maupard, Hughes, 1984, цит. по Болдыревой, 2004). Было показано, что у больных с левополушарным поражением мозга вследствие инсульта несколько чаще выявлялось двустороннее снижение церебрального кровотока, которое могло вызывать нарушения познавательных процессов (Mogi et al., 1994; цит. по Боголепова, 2004).

Следовательно, особенность мозговых событий у людей с левым и симметричным профилями функциональной сенсомоторной асимметрии в процессе адаптации в экстремальных климатических условиях обеспечивает большую приспособляемость по сравнению с теми, кто имеет правый профиль, для проживания в экстремальных климатических условиях. У них адаптация достигается за счет синфазной, одновременной мобилизации обоих полушарий. Правопрофильные лица отличаются иной стратегией адаптации, при которой активируется то одно, то другое полушарие, обеспечивая эффективную адаптацию в субэкстремальных условиях.

Центральные механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга

Механизмы стресса лежат в основе любых адаптивных перестроек, но не каждая стрессовая ситуация ведет к адаптивным перестройкам. Системный принцип реагирования предполагает, что все виды приспособительной деятельности физиологических систем и целостного организма осуществляются иерархически организованными динамическими объединениями, включающими отдельные элементы одного или разных органов.

В общей теории адаптации В.И. Медведева (1998) формулируется представление о поиске организмом оптимальных вариантов гомеостатического регулирования при действии новых факторов для создания адекватной программы уравнивания всех звеньев внешней и внутренней среды. Эта программа включает и программу максимум, при которой включенные в нее элементы отвечают чрезмерной реакцией. Автор рассматривает адаптацию как процесс формирования системы, характеризующейся новыми свойствами, которыми не обладает ни один из ее элементов. Наиболее сложная ситуация возникает в тех случаях, когда при действии природного фактора требования обеспечения деятельности не совпадают с требованиями сохранения гомеостаза. Так, например, высокая температура окружающей среды требует снижения мышечной нагрузки, а трудовая деятельность – ее увеличения.

Мы полагаем, что адаптация в широком смысле этого слова является также процессом научения, вернее переучивания, адекватно реагировать в изменившейся среде для сохранения гомеостаза. Однако от классических форм научения адаптация отличается императивностью, крайне сжатыми сроками, которые определяются градиентом изменений окружающей среды и функциональными возможностями организма. Именно поэтому при смене окружающей среды формируется адаптационная доминанта, которая направляет активный поиск организмом в новых условиях биологически целесообразных реакций.

Изменение памяти и эмоций осуществляется на фоне сдвигов взаимодействия полушарий мозга, что обеспечивает оптимизацию переработки резко возросшего потока сигналов. На это же направлена активация мозга, проявляющаяся в возрастании времени бодрствования и произвольной двигательной активности. Подобную активацию можно охарактеризовать как чрезмерную («программа максимум», по В.И. Медведеву, 1998). Она обеспечивается импульсацией из восходящей ретикулярной формации за счет резкого возрастания потока сенсорной информации. Продолжая ра-

ботать в рамках прежних стереотипов, фиксированных в левом полушарии, мозг активно вычленяет из внешней среды необычные стимулы.

Чрезвычайная активация коры больших полушарий обуславливает мощное тормозное влияние на ретикулярную формацию ствола, что, в свою очередь, приводит к уменьшению ее восходящих активирующих влияний. Кроме того, ретикулярная формация имеет собственные коллатерали, обеспечивающие снижение активности нейронов, проецирующихся в таламические ядра. Это реализует угнетающее воздействие ретикулофугальной импульсации на таламические структуры и, соответственно, вызывает снижение уровня активации коры (Леутин, 1998).

Между двумя активирующими системами – ретикулярной формацией и лимбической системой – существуют реципрокные отношения. Они, согласно А. Роуттенбергу (Routtenberg, 1968), представляют собой своеобразную саморегулирующуюся систему, главным звеном которой является гипоталамус. В отличие от активации ретикулярной формации ствола мозга активация гиппокампа приводит не к ослаблению, а к усилению синхронизации биопотенциалов коры.

Активация ряда образований лимбической системы оказывает на структуры мозга других уровней влияние, противодействующее активации. Раздражение медиального и базального амигдалоидных отделов, пирiformной коры и лобной орбитальной коры вызывает синхронизацию ЭЭГ. Влияние этих отделов лимбической системы осуществляется через гипногенный лимбико-среднемозговой круг, который с помощью нисходящей системы холинергических образований взаимодействует с синхронизирующими механизмами заднего ствола и понтийным центром быстрого сна (Леутин, 1998).

Изменение внешней стимуляции и возбуждения рецепторов из внутренней среды организма вызывает появление в ЦНС очага повышенной возбудимости. Формирование такого очага происходит на 3-й день в субэкстремальных условиях. К этому дню накапливаются гормональные и метаболические сдвиги в организме, достаточные для возникновения доминирующей мотивации. Мобилизация сменяется относительным снижением спонтанной двигательной активности, времени бодрствования, реакции активации на ЭЭГ, замедлением реакций, то есть обнаруживаются поведенческие и электрофизиологические признаки торможения. На этом фоне активируется селекция эмоциональной информации. После возникновения очага повышенной возбудимости и проявления признаков торможения в ЦНС, которое, согласно представлениям А.А. Ухтомского (1966), следует расценивать как сопряженное, очаг повышенной возбудимости

может сохраняться в зависимости от экстремальности среды от нескольких часов до нескольких суток.

Активная роль в организации процесса суммации в доминантном очаге принадлежит сопряженному торможению. Умеренное снижение тонуса коры в субэкстремальных условиях приводит к снятию ее тормозных влияний на функции лимбической системы. Возрастают ориентировочные рефлексы, расширяется диапазон сигналов, воспринимаемых как эмоциональные, улучшается формирование следа памяти на новые и эмоциональные стимулы. Переработка информации сопровождается лишь кратковременными процессами активации без устойчивого сдвига функционального состояния мозга. Известно существование обратной U-образной зависимости между уровнем активации и эффективностью процессов памяти. Снижение влияний восходящей неспецифической активирующей системы обуславливает ухудшение запоминания индифферентной информации. Это и обеспечивает активацию селекции высоко значимых сигналов в процессах памяти в ранние сроки адаптации. Влияние ретикулярной формации ствола мозга на кору больших полушарий имеет тонический, длительный характер, в то время как воздействие неспецифических ядер таламуса является фазическим, кратковременным и может носить локальный характер. Особенно это касается ядер ретикулярного комплекса, роль которого заключается в избирательной активации одних участков коры с одновременным торможением других (Леутин, 1998).

Известно, что на первых этапах выработки условный рефлекс образуется раньше, оказывается более прочным и часто определяется быстрее в правом полушарии. Только после стабилизации он упрочивается в левом полушарии. Перенос рефлекса происходит во время самого процесса обучения (Бианки, 1985).

При умеренной адаптации исходные полушарные соотношения инвертируются. В изменившихся условиях в левом полушарии активируется сбор необычной, новой информации. Неэффективность прежних стереотипов в новых условиях снижает качество адаптации, что включает механизмы правого полушария, осуществляющие гештальтный (целостный) анализ информации и активацию дивергентного мышления. Параллельные селекция эмоционально значимых сигналов и комбинаторная творческая активность являются базой создания новых программ, обеспечивающие соответствие поведения и функционирования организма новым условиям. Все эти процессы происходят на фоне облегчения межполушарного переноса информации.

В дальнейшем процессе адаптации нарастание возбуждения структур, регулирующих активность лимбической системы, усиливается настолько, что восходящие влияния захватывают ретикулярную формацию. Учитывая реципрокные связи между корой, с одной стороны, и гиппокампом, миндалиной и гипоталамусом – с другой, можно полагать, что именно гипоталамус ответственен за активирующие влияния не только на структуры и ядра таламуса, но и на нижнюю часть ствола мозга, а также на ретикулярную формацию среднего мозга. При этом более тесные функциональные взаимосвязи со специфическими и активирующими системами мозга средних структур выявлены в левом полушарии. Активация коры, проявляющаяся электрическими реакциями мозга и улучшением воспроизведения сигнальной информации, приводит к усилению ипсилатеральных тормозных влияний на лимбические структуры.

Большая выраженность этих влияний в доминантном полушарии, то есть более эффективная функция самоподавления подкорковых процессов, обуславливает инверсию исходных латеральных соотношений эмоциональной памяти. Иными словами, инверсия исходной функциональной асимметрии мозга является парциальной, затрагивающей лишь процессы переработки информации эмоциогенных сигналов и возникающей как следствие асимметричности нисходящих влияний на ипсилатерально расположенные структуры (Леутин, 1998).

В процессе становления временной связи происходит закономерное возрастание уровня активации мозга (Ливанов, 1972). Это выявлено по показателям активности нервных клеток коры больших полушарий, ретикулярной формации, лимбической системы и гипоталамуса при выработке пищевых и оборонительных классических и инструментальных рефлексов. Поэтому позднее в субэкстремальных условиях регистрируется умеренное возбуждение мозга, характеризующаяся одновременным возрастанием реакции активации на ЭЭГ, увеличением времени бодрствования, нарастанием произвольной двигательной активности, амплитуды спонтанных КГР, сокращением латентных периодов реакций, что свидетельствует об оптимальности достигнутого уровня корковой активации для фиксации следов сигнальной информации, то есть той, которая предшествует значимой.

Адаптивное поведение основано на способности организма прогнозировать вероятность событий и менять ее вслед за сдвигами параметров среды. Согласно концепции П.В. Симонова (1998, 1999), такие качества сигнала, как новизна, эмоциогенность и сигнальность, определяют преимущественное включение той или иной структуры в его обработку.

Внешние и внутренние стимулы при попадании в новую среду активируют мотивационные структуры гипоталамуса, который, в свою очередь, возбуждает гиппокамп, воспринимающий широкий круг новых стимулов и обуславливающий возможности суммации.

Выделение доминирующей мотивации связано с другой структурой – миндалевидным комплексом. При этом в ранние сроки адаптации новые стимулы различной модальности перерабатываются преимущественно левым полушарием, а эмоциональная оценка при сопоставлении с энграммами, извлеченными из памяти, на основе доминирующей мотивации осуществляется структурами правого полушария. Возможность первоочередного удовлетворения актуальной мотивации трансформирует внешний информационный поток и приводит к активации временной связи на сигналы с высокой вероятностью подкрепления, что обусловлено деятельностью передних отделов новой коры левого полушария. Замыкание временных связей на основе разрешения доминанты вызывает закономерные изменения состояния в мотивационном центре. В итоге вновь восстанавливается приоритет левого полушария в предвидении текущих нужд организма в традиционной среде.

Построение такой упрощенной схемы функционирования мозговых образований в ранние сроки адаптации представляется правомочным. Формирование доминанты, приводя к созданию вектора поведения, устраняет избыточные функциональные связи и сокращает излишние степени свободы. Следовательно, в основе функционирования механизмов экстренной психофизиологической адаптации лежит принцип доминанты, обуславливающий вертикальную и горизонтальную интеграцию системы связанных между собой центров, которая определяет характер ответных реакций организма на внешние и внутренние раздражения. Вектор рефлекторного поведения субъекта в окружающей среде формируется кольцевыми корково-подкорковыми взаимодействиями, заключающимися в оперативной отрицательной и опосредованной межполушарными отношениями положительной обратными связями. Этим обстоятельством определяется фазность процессов экстренной адаптации, а выраженность и длительность фаз задаются величиной градиента потока информации при экстренной смене условий существования и эффективностью обработки высокозначимых сигналов механизмами памяти (Леутин, 1998). Подобный волновой характер изменений патологических процессов выявлен при световой стимуляции отдельно правого или левого полушария мозга (Чуприков, Палиенко, 2004).

Мозг животных и человека – это уникальный прибор, оценивающий вероятность возникновения событий и обучающийся в условиях меняющейся вероятности этих событий. Правое полушарие в этом случае ориентируется на события малой вероятности, левое – высокой. Обыденные условия требуют стереотипных действий от человека, тогда как процесс адаптации – пересмотра значимости привычных явлений и создания новых способов реагирования. С этой точки зрения роль полушарий в филогенезе и онтогенезе определяется их возможностями варьировать способы решения задач в зависимости от условий, в которых оказался человек, и сохранять их в памяти.

Люди с левым и симметричным профилем в этом случае будут эффективны при постоянных изменениях среды в рамках экстремальности. В комфортных климатогеографических условиях, в стереотипной среде, преимущество получают правопрофильные индивиды.

Для человека европейской популяции технологичность производственной деятельности, комфортный климат, успешная изоляция от катастрофических природных воздействий благоприятствовали в целом доминированию людей со стереотипной, легко прогнозируемой деятельностью. Обитатели Крайнего Севера и высокогорья, занятые до сих пор кочевым скотоводством, выживая в экстремальных условиях, зависят от изменчивой суровой погоды, что требует иной обработки информации, а значит и других взаимоотношений между полушариями мозга.

В последние десятилетия человек столь активно воздействует на климат и на окружающую его информационную среду, что в ближайшем будущем можно предвидеть изменение распределения латерального фенотипа и в регионах с субэкстремальными условиями существования. Подтверждением этому предположению может быть факт роста синистральных признаков в популяции на протяжении 20 столетия (Brackenbrige, 1981; Leiber, Axelrod, 1981).

С психологической точки зрения, адаптация в новых условиях выглядит как творческий процесс по формированию новой стратегии поведения при участии структур правого полушария. Она опирается на возможность правого полушария оценивать неопределенность среды, прогнозировать маловероятные события на основе гештальтного восприятия. Затем эта стратегия стереотипизируется и регулярно воспроизводится структурами левого полушария. В норме редко наблюдается исключительно процесс приспособления или состояние адаптированности. Многообразие факторов, воздействующих на организм, требует участия стратегии обоих полушарий.

По-видимому, в основе распределения функций между полушариями лежит принцип экономии энергетических ресурсов активационных механизмов мозга (Русалова, 2004). Все, что может быть реализовано с меньшими энергетическими затратами, реализуется левым полушарием. Повышение затрат ведет к активации левого полушария. Но, однако, когда оно не справляется на этом уровне, вновь подключается правое полушарие, использующее в данном случае подчиненную ему эмоциональную сферу для создания принципиально новых возможностей, которые затем будут эксплуатироваться левым полушарием на более низком уровне активационных возможностей.

Проблема незавершенной адаптации

Физиологические изменения при адаптации специфичны для условий, в которых она происходит, и направлены на более эффективное выполнение организмом физиологических и психологических функций, возложенных на него временем и обстоятельствами. Возможности человека необычайно широки. В критических состояниях, проблемных для выживания, возникают изменения, повышающие устойчивость организма. Они описываются в рамках общего адаптационного синдрома.

Критические моменты в жизни – это время подключения скрытых резервов. Люди осваивают Северный полюс, продвигаясь во льдах при длительных низких температурах, они поднимаются на горы Антарктиды, где температура достигает 60 градусов ниже нуля по Цельсию, они опускаются с аквалангом на глубины более 600 м. Пожарные и спасатели ежедневно подвергаются риску и должны в короткие сроки решать проблемные задачи, требующие быстрой реакции и мобилизации.

Способы реагирования организма на экстремальную нагрузку могут быть различными. В определенных условиях организм переходит на новый уровень функционирования, характеризующийся гипермобилизацией функционального состояния. Эта гипермобилизация проявляется в существенном увеличении работоспособности и повышении вероятности выживания. При этом гомеостаз смещается на иной уровень. Например, при тепловом стрессе ректальная температура растет до 38,74 градусов на фоне повышения большинства показателей физической и умственной работоспособности на 15% и более. Явление гипермобилизации проявляется чаще у тренированных людей и нередко у нетренированных в необычных условиях, обеспечивая благоприятный исход из критической ситуации (Жуков, 1996).

Даже при непродолжительном воздействии экстремальных раздражителей поведение человека резко изменяется. Влияние гипоксии глубокой степени на психологический облик и поведение человека можно проследить по записям аэронавтов, покорявших значительные высоты на воздушных шарах. Так, Гей-Люссак, поднимавшийся в 1803 году на высоту 7000 м, отмечал трудности концентрации внимания при считывании шкал приборов и проведении элементарных подсчетов. Изменение физиологического состояния заключалось в учащении сердцебиения и углублении дыхания. В более позднем полете Робертсон и Лоест отмечали колебания эмоционального состояния, что проявилось вначале в общем беспокойстве, а затем в возникновении апатии, которая привела к потере интереса к исследованию, хотя именно оно и было целью длительно готовившегося полета (Тиссандье, Фламарион, 1899).

У аэронавтов воздушного шара «Зенит», совершивших свой первый полет в 1876 году (Франция) по предложению П. Бэра, на первый план выступали изменения психического облика и потеря критического отношения к собственному состоянию, что привело к неадекватному поведению участников полета. Один из аэронавтов продолжал сбрасывать оставшийся в гондole балласт (заставляя тем самым шар подниматься вверх), когда его товарищи уже находились без сознания. Из-за чрезмерной слабости они не смогли дотянуться до кислородного шланга, что привело к гибели двух участников полета. Оставшийся в живых Г. Тиссандье впоследствии сообщил, что на высоте 8000 м не мог говорить и потерял сознание. Некритическое отношение к окружающей обстановке и собственному состоянию при пребывании испытуемых в барокамере на значительных «высотах» отмечалось многократно (Холдэн, Пристли, 1937).

Яркие примеры изменений психических процессов и поведения человека дает альпинистская практика. Психический облик на высоте 4000 м упрощается, в поведении выявляется некоторый примитивизм (Сиротинин, 1949), показана повышенная утомляемость, некритическая оценка времени и пространства (Бяков, 1961), ухудшение памяти. Часты случаи, когда на высотах 7000 м и более группа забывает на биваках важные предметы снаряжения и продукты питания. При этом альпинистские навыки и связанная с ними привычная деятельность сохраняются на достаточно высоком уровне (Ward, 1975). И.А. Черепов (1940) описывает состояние ледникового утомления, или глетчерной усталости. Это явление обнаруживается в снежном высокогорье, в ледниковых цирках с застойным влажным воздухом, особенно в солнечные дни с ярким светом и высокой температурой. В такой ситуации на человека внезапно надвигается

усталость, умственная и физическая пассивность, инертность, полное безразличие ко всему, стремление лежать неподвижно.

Нарушение психических процессов описал Р. Бирд (Byrd, 1938), в одиночестве зимовавший на изолированной арктической станции. На психическом состоянии отражались не только суровые природные условия, одиночество, но и хроническая интоксикация угарным газом из-за неисправности газовой горелки, которая была единственным источником тепла и света. Он отмечал субъективную тяжесть тех усилий, которые требовались для поддержания жизни, апатию на фоне резкого усиления воображения.

Восстанавливая в памяти обстоятельства и события, приведшие к несчастному случаю в экстремальных условиях, пострадавшие часто вспоминают о своеобразном провале в мышлении и удивляются явной нелогичности, парадоксальности своего поведения (Штрюмер, 1972). Все эти данные свидетельствуют о чрезмерной активации правого полушария и подавлении активности левого.

Срывы процесса адаптации протекают преимущественно по типу невротических реакций. Они обнаруживаются и на арктических и полярных станциях (Сороко, 1984). Подобные изменения связаны с нарушением сна, депрессивными и ипохондрическими состояниями. Отмечается, что функциональные расстройства ЦНС составляют подавляющее большинство нервно-психических расстройств, а в структуре общей заболеваемости они приобретают существенный удельный вес. Так называемый «субневротический синдром», или «синдром психоэмоционального напряжения» отмечен у 70% сотрудников труднодоступных станций, а невротические нарушения – у каждого пятого. Ведущими в структуре невротических заболеваний являются неврастенические расстройства в виде астенического, астено-депрессивного или гиперстенического синдрома, расстройства с истерическим рисунком поведения, вегетодистонии (Матусов, 1979). Многие формы невротического поведения связаны также с чрезмерной активацией правого полушария.

Невозможность адаптироваться к чрезвычайным условиям жизни и труда создает, с точки зрения В.П. Леутина (2000), феномен незавершенной адаптации. Впервые представления о компромиссных формах адаптивных реакций при противоречивых физиологических требованиях были высказаны В.И. Медведевым (Медведев, 1982; Медведев и др., 1984). Они послужили толчком для развития концепции «незавершенной адаптации». Основным условием завершения в организме процесса приспособления к воздействию внешнего фактора является возвращение па-

раметров гомеостатических систем к исходному уровню либо стабилизация их на новом уровне. Состояние незавершенной адаптации формируется при попадании организма в особую информационную среду, где либо действие стрессора чрезмерно, либо возвращение в привычные условия происходит слишком быстро, и организм не успевает адаптироваться (например, при дальних перелетах несколько раз в месяц). В этом случае полноценная адаптация, при которой временное возбуждение правого полушария сменяется активацией левого, не наступает.

В регионах с экстремальным климатом, где гелиофизические факторы среды отличаются не только жесткостью, но и огромным диапазоном изменчивости, у части коренных жителей совершенная адаптация либо не достигается вовсе, либо сохраняется непродолжительное время (Леутин, 1998). Однако в тех случаях, когда экологические условия неблагоприятны вследствие техногенных загрязнений, возможно возникновение незавершенной адаптации и в условиях с умеренным климатом. Таким образом, незавершенная адаптация может быть присуща значительной части населения нашей страны.

Признаками незавершенной адаптации в этом случае являются параметры, свойственные началу процесса физиологической адаптации, в норме ограниченные во времени. При феномене незавершенной адаптации они сохраняются месяцы и годы. К ним относятся: активация селекции слабо эмоциональной информации в процессах памяти, тревожность, инверсия полушарного доминирования, достигающий верхней границы нормы уровень кортикостероидов, нарушение межсистемных и внутрисистемных взаимодействий, повышение реактивности центров регуляции дыхания и кровообращения, снижение эффективности мышечной деятельности, чрезмерная утомляемость. Возможно, именно незавершенная адаптация лежит в основе невротических заболеваний, психосоматической патологии, аддитивного поведения в таких специальных условиях среды.

Гипоксические состояния мозга закономерно возникают при нарушении адаптации не только к внешнесредовым, но и социальным воздействиям. При неврозах гипоксия мозга имеет циркуляторный механизм, поскольку обусловлена резким снижением локального мозгового кровообращения и, как следствие, недостаточной доставкой кислорода к работающим клеткам головного мозга.

Для изучения этих механизмов нами была разработана экспериментальная модель незавершенной адаптации с использованием прерывистой нормобарической гипоксии: пятиминутное вдыхание через маску при

нормобарии газовой смеси, содержащей 10% кислорода и 90% азота, прерывалось интервалами по три минуты. Таких циклов в течение сеанса было шесть. Вдыхание газовой смеси со сниженным наполовину содержанием кислорода у большинства испытуемых влечет за собой достаточно быстрое падение оксигенации артериальной крови до 75–80 %, что соответствует высотам 5500–6000 м над уровнем моря. Поскольку не известны поселения людей, постоянно проживающих в горах выше 4500–5000 м, можно полагать, что полноценная долговременная адаптация к гипоксии такой выраженности невозможна (Агаджанян, Торшин, 1994). Снятие маски приводит к скачкообразному нарастанию оксигенации и изменению сердечного ритма (Рис. 15.9).

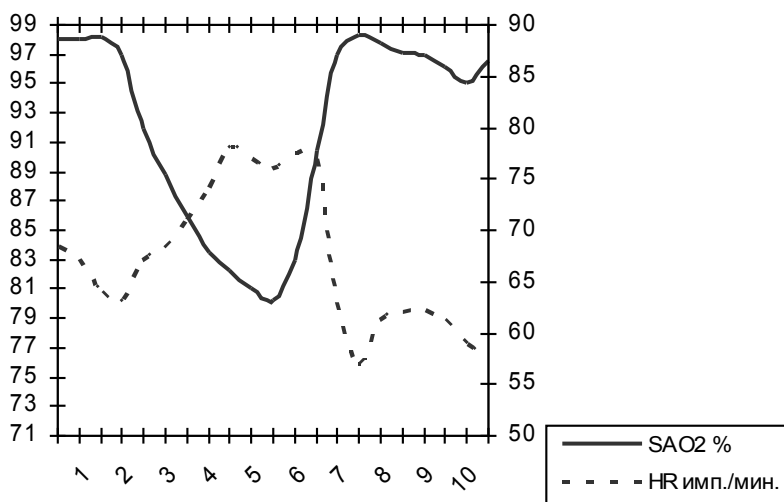


Рис. 15.9 Изменение значений сатурации крови и частоты сердечных сокращений в процессе одного цикла ПНГ.

По оси абсцисс – время проведения цикла ПНГ в мин.

Стрелка – снятие маски на 5-й минуте сеанса ПНГ.

По оси ординат: слева – насыщение крови кислородом, (%); справа – частота сердечных сокращений в имп./мин.

В исходном состоянии структура корреляционных связей ЭЭГ показывает большую вовлеченность левого полушария мозга в процессы центральной регуляции дыхания. При этом альфа-активность ЭЭГ левого полушария положительно связана с гиперкапнической вентиляторной чувствительностью дыхательного центра и коэффициентом использования

кислорода, а тета-активность – отрицательно с минутным объемом дыхания и скоростью выделения CO_2 . Бета-диапазон ЭЭГ представлен симметричными связями с показателями гиперкапнического вентиляторного порога, концентрацией CO_2 в крови и объемом потребляемого кислорода.

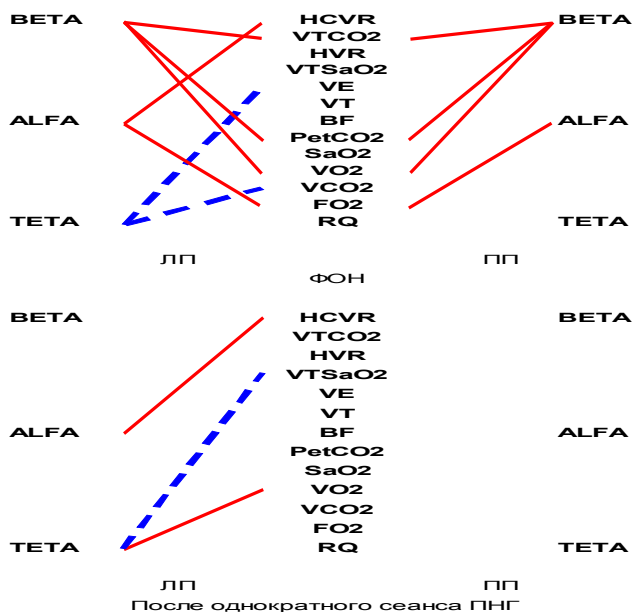


Рис. 15.10. Изменение корреляционных связей между данными суммарного спектра мощности ЭЭГ, параметрами газообмена и легочной вентиляции после проведения однократного сеанса ПНГ (средние значения по 17 испытуемым).

Обозначения:

ЛП – левое полушарие. ПП – правое полушарие.

HCVR – (л/мин)/мм рт. ст. – гиперкапническая вентиляторная реакция;

HVR – (л/мин)/%SaO₂ – гипоксическая вентиляторная реакция;

VTSaO₂ – % – гипоксический вентиляторный порог;

VTCO₂ – мм рт. ст. – гиперкапнический вентиляторный порог;

VE – л/мин – объем легочной вентиляции;

PetCO₂ – мм рт. ст. – парциальное давление CO_2 в конечной порции выдыхаемого воздуха

VT – л – объем одного вдоха;

SaO₂ – % – насыщение крови кислородом;

BF – имп./мин. – частота дыхания;

VO₂ – (мл/мин.)/кг – общее потребление кислорода;

VCO₂ – мл/мин. – объем выделенного углекислого газа.

FO₂ – % – коэффициент использования кислорода;

RQ – усл.ед. – дыхательный коэффициент;

Сплошная линия – статистически значимые ($p < 0,05$) положительные корреляционные связи.

Штриховая линия – статистически значимые ($p < 0,05$) отрицательные корреляционные связи.

Однократный сеанс прерывистой нормобарической гипоксии (ПНГ) приводит к сохраняющемуся более 1 часа нарушению газового гомеостаза, разрушению симметричной вовлеченности бета-активности в регуляцию функции внешнего дыхания и усилению роли среднемозговых структур левого полушария в перестройке паттерна дыхания из-за недостатка кислорода (Леутин и др., 2002). Об этом свидетельствует положительная корреляция спектра мощности альфа-ритма с показателями гиперкапнической чувствительности, тета-ритма – с показателями общего потребления кислорода и отрицательная корреляции – с величиной гипоксического вентиляторного порога. В целом резко уменьшается количество значимых связей в бета-, альфа- и тета-диапазонах ЭЭГ с показателями регуляции дыхания (Рис. 15.10). Можно предполагать, что оптимизация управления дыханием нарушается, поскольку кооперация подкорковых процессов в затылочной, височной и теменных областях левого полушария падает, о чем свидетельствует снижение когерентности между этими зонами мозга. Следует добавить, что статистически существенных корреляций изменения уровня когерентности и показателей газового гомеостаза и дыхания не выявлено (Рис. 15.11).

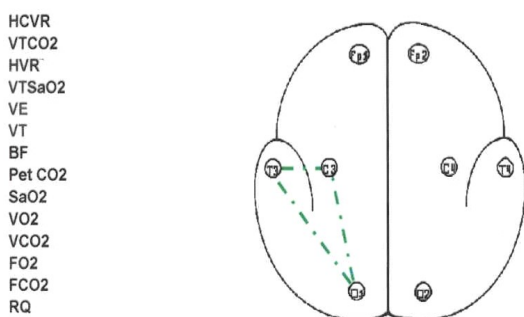


Рис. 15.11. Изменение когерентности по сравнению с фоновыми значениями после проведения однократного сеанса ПНГ. Показатели газообмена и дыхания те же, что на Рис 15.10, штрихпунктирная линия – значимое снижение когерентности. Усредненные значения по 17 испытуемым.

Полученные результаты указывают на то, что уже после однократного сеанса прерывистой нормобарической гипоксии возникает переходной режим с экзальтацией левополушарного контроля функции внешнего дыхания.

В эксперименте с 20-кратным применением прерывистой нормобарической гипоксии принимали участие 5 практически здоровых добровольцев мужчин 17–28 лет. Весь курс состоял из 20 ежедневных (кроме выходных) процедур. Многократное повторение сеансов прерывистой нормобарической гипоксии приводит к стойкому изменению структуры корреляционных связей между показателями газообмена и данными спектра мощности ЭЭГ.

Возникает инверсия полушарного доминирования в контроле функции внешнего дыхания и газообмена (Леутин и др., 1999). После 10 сеансов в целом резко уменьшается количество значимых связей бета-, альфа- и тета-активности ЭЭГ левого полушария с показателями регуляции дыхания. Сохраняются лишь положительная корреляция бета-активности с показателями гипоксической чувствительности дыхательного центра, величиной порога на гипоксический стимул и отрицательная корреляция с объёмом выдыхаемого CO_2 . После 20 сеансов прерывистой нормобарической гипоксии, кроме положительной корреляции бета-активности правого полушария с концентрацией CO_2 в конечной порции выдыхаемого воздуха, выявлены положительная корреляция альфа-активности ЭЭГ обоих полушарий с концентрацией CO_2 в выдыхаемом воздухе и отрицательная – тета-активности каждого полушария с показателями частоты дыхания (Рис. 15.12).

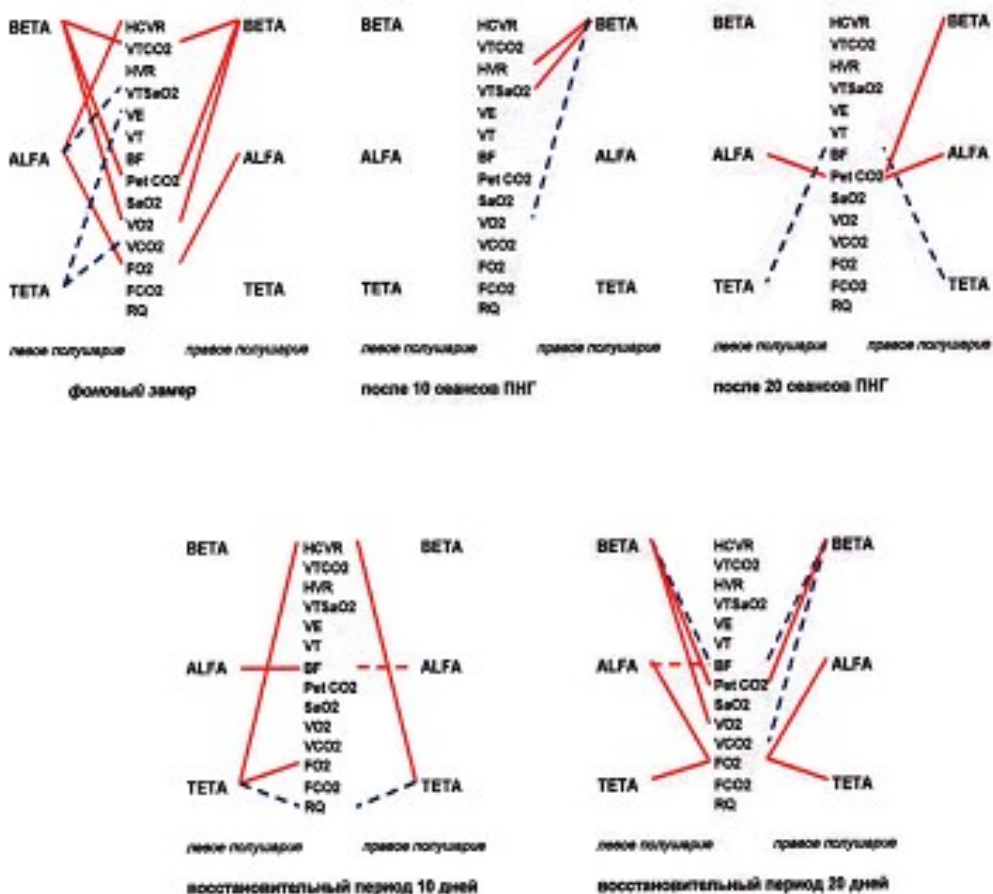


Рис 15.12. Структура корреляционных связей между показателями газообмена и суммарной мощности ЭЭГ при длительной ПНГ (20 дней – ПНГ и 20дней – восстановительный период). Средние значения по 5 испытуемым.

Сплошная линия – статистически значимые ($p < 0,05$) положительные корреляционные связи.

Штриховая линия – статистически значимые ($p < 0,05$) отрицательные корреляционные связи. Обозначения см. на рис. 9.

Поддержание адекватного уровня легочной вентиляции при прерывистой нормобарической гипоксии осуществляется за счет повышения гипоксической и гиперкапнической вентиляторной чувствительности дыхательного центра (рис. 15.13).

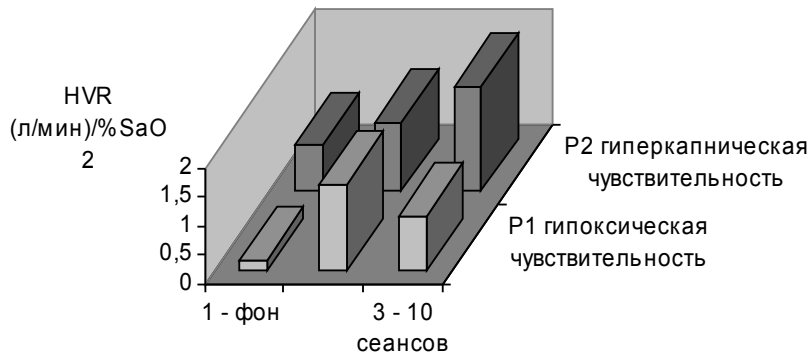


Рис. 15.13. Изменение гипоксической и гиперкапнической чувствительности дыхательного центра после проведения 5 и 10 сеансов ПНГ (средние значения по 9 испытуемым).

По оси абсцисс – замеры в фоне, после 5 и 10 сеансов ПНГ

По оси ординат – гипоксическая и гиперкапническая чувствительность дыхательного центра. (* $p < 0,05$).

Эти изменения сопряжены с возрастанием гипоксического вентиляторного порога, что отражает нарастание толерантности к недостатку кислорода во вдыхаемой газовой смеси, и снижением порога гиперкапнической вентиляторной реакции, которое обусловлено вымыванием CO_2 из крови при нарастании вентиляции легких (таблица 15.1).

Таблица 15.1. Показатели внешнего дыхания и газообмена у испытуемых (n=5) при повторной нормобарической гипоксии (ПНГ), в 11-й, 21-й дни ПНГ и в 31-й и 41-й дни в восстановительном периоде

Дни	Фон	11	21	31	41
Показатели					
Гиперкапническая вентиляторная реакция, HCVR, (л/мин)/мм рт.ст.	1,41±0,10	3,44±0,20***	3,61±0,44*	2,43±0,20*	1,94±0,31
Вентиляторный порог CO ₂ , VT CO ₂ , мм рт.ст.	51±0,64	43±2,3*	41±2,4*	48±2,7	48±1,4
Гипоксическая вентиляторная реакция, HVR, (л/мин)/% SaO ₂	0,67±0,18	1,27±0,32*	1,93±0,56*	0,94±0,54	2,11±0,52*
Эффективность использования кислорода FO ₂ , %	3,33±0,19	3,30±0,24	3,98±0,15**	3,63±0,17	3,72±0,25

Примечания: * – p<0,05; ** – p<0,01; *** – p<0,001 – достоверность отличий от исходных значений в абсолютных величинах.

Первоначально наибольшая вовлеченность правого полушария в перестройку функционального состояния мозга, судя по изменению корреляционных связей и среднего уровня когерентности после 10 сеансов прерывистой нормобарической гипоксии, выявляется в бета-диапазоне. Формирование главного узла переработки информации свидетельствует о подключении подкорковых образований в исследуемый процесс и отражает влияния восходящей активирующей системы, в латеральных зонах которой и расположены структуры дыхательного центра. Рост когерентности во всех отведениях правого полушария и левой окципитальной зоны отражает нарастание центральных влияний в процессе нейрогуморальной регуляции дыхательного центра (рис. 15.14).

В дальнейшем наиболее существенные изменения проявляются в диапазоне альфа-ритма: снижение когерентности в правом полушарии сопряжено с нарастанием когерентности альфа-ритма в левом полушарии (рис. 15.14). По-видимому, в регуляцию газообмена и дыхания включаются структуры переднего мозга, о чём свидетельствует нарастание кооперации в альфа-диапазоне левого полушария и её значимой корреляции с показателями газообмена, в частности, контролем газового состава по CO₂.

Высокая когерентность и синфазность активности разных корковых зон на одной общей частоте является наиболее существенным условием их функционального взаимодействия. В процессе формирования новых состояний особая роль принадлежит лобным отделам. Известно, что они выступают в роли пусковых структур, определяющих готовность центральной нервной системы к функционированию в экстремальных условиях (Лурия, 1973; Батуев, 1991). При этом лобные доли вовлечены в совместную деятельность с теменными отделами, которые регулируют процессы биологической, висцеральной адаптации. Инверсия полушарного доминирования и вовлечение лобно-теменных долей в межполушарную интеграцию являются основным электрофизиологическим паттерном при прерывистой нормобарической гипоксии (рис. 15.14) (Леутин и др., 2004).

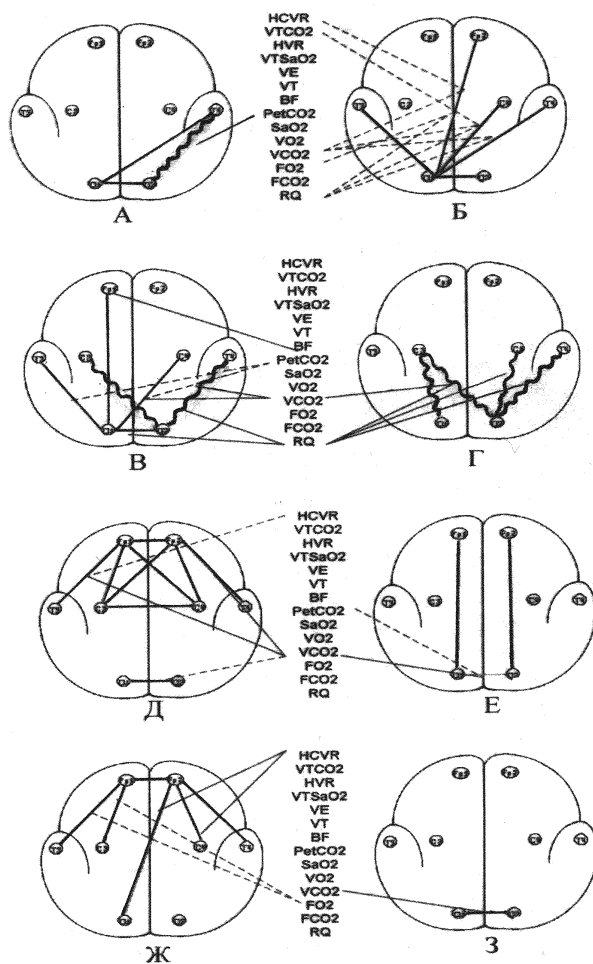


Рис. 14. Структура когерентности и изменение корреляционных связей между средними уровнями когерентности (альфа- и бета-диапазоны) и показателями дыхания и газообмена в процессе 20-дневной ПНГ и 20 дней восстановления. Средние значения по 5 испытуемым. Обозначения:

Размещение электродов и структура значений в:

Альфа диапазоне

А – после 10 сеансов ПНГ,

В – после 20 сеансов ПНГ

Д – восстановительный период – 10 дней,

Ж – восстановительный период – 20 дней.

Бета диапазоне**Б** – после 10 сеансов ПНГ,**Г** – после 20 сеансов ПНГ**Е** – восстановительный период -10 дней,**З** – восстановительный период 20 дней.**Сплошная линия** – значимые положительные корреляционные связи; $p < 0,05$ **штриховая линия** – значимые отрицательные корреляционные связи; $p < 0,05$

Показатели дыхания и газообмена те же, что и на рис 10.

Сплошная толстая линия – рост когерентности $p < 0,05$ Волнистая линия – снижение когерентности $p < 0,05$

Судя по изменениям чувствительности дыхательного центра и показателям ЭЭГ, прерывистая нормобарическая гипоксия не формирует собственно адаптацию к гипоксии, а обеспечивает готовность к внезапному попаданию организма в среду с недостатком кислорода. Полученная перестройка регуляции дыхания оказывается весьма устойчивой. Прекращение сеансов прерывистой нормобарической гипоксии даже после 20 дней не приводит к возвращению к фоновому состоянию измененной нейродинамики, ее связям с показателями дыхания и газообмена. Усиление длиннодистантных внутрислошарных связей в бета-диапазоне и межполушарных гетеролатеральных связей в альфа-диапазоне свидетельствует об интенсификации ассоциативных процессов через 10 и 20 дней после отмены сеансов. Подобные изменения наблюдаются и при решении творческих задач (Razumnikova, 2000). Возрастание корпоративности фронтальных, темпоральных и центральных областей в диапазоне альфа-активности каждого полушария наблюдается при реализации нового сформированного стереотипа (Афтанас, 2000).

Таким образом, регуляция газового гомеостаза организма при дозированной гипоксии осуществляется через поэтапную централизацию регуляторных механизмов, направленную на сохранение функции отдельных звеньев системы кислородного обеспечения в условиях систематического нарушения внутренней среды организма. Она охватывает фазу разрушения старых межсистемных взаимодействий, а также фазу перестройки центральных процессов регуляции и межсистемной координации дыхания и кровообращения. Изменение структуры афферентных информационных потоков, по-видимому, играет важную роль в перестройке паттерна дыхания. Анализ наших результатов и сопоставление с литературными данными позволяет полагать, что прерывистая нормобарическая гипоксия порождает состояние, которое характеризуется централизацией регуляторных механизмов кислородного обеспечения организма, вовлечением в

процесс регуляции газообмена правого полушария мозга и изменением структуры афферентных информационных потоков.

Функциональная асимметрия мозга и предикторы успешности в спорте высших достижений

В настоящее время не вызывает сомнений неразрывная связь функциональной асимметрии мозга и адаптационных возможностей человека. Оказалось, что в экстремальных регионах планеты преимущество получают синистральные лица – люди с левым и симметричным профилями, которые вследствие этого накапливаются в Заполярье, высокогорных районах, в регионах с экстремальным климатом. Выяснены и физиологические механизмы этого явления – иной, более надёжный процесс регуляции транспорта кислорода, что особенно важно в тех случаях, когда организм испытывает гипоксические состояния (Леутин и др., 2004).

В спорте высших достижений организм спортсмена, с одной стороны, безусловно, должен эффективно справляться с периодически возникающей «гипоксией нагрузки» (Колчинская, 1993), с другой, чтобы добиться победы, должен проявлять максимальную быстроту реагирования. Можно предполагать, что такие специфические требования предрасполагают к отбору среди спортсменов лиц с определённым набором психофизиологических показателей в отношении латерального фенотипа. Была предпринята попытка выявления связи особенностей латерального фенотипа спортсменов высшей квалификации с быстротой их реагирования при специфических физических нагрузках.

Оценка их профиля была дополнена экспериментальными пробами по выявлению асимметрии критической частоты слияния мельканий (КЧСМ), критической частоты различения мельканий (КЧРМ), теппинг-тестом, времени простых двигательных реакций на латерализованные световые и звуковые раздражители, прямой и перекрестной, и реакцией выбора. Тестирование проводилось непосредственно в спортивных сооружениях до и после специфической физической нагрузки. Всего обследовано 254 спортсмена (123 юноши и 131 девушка): перворазрядники, кандидаты в мастера спорта, мастера спорта, мастера спорта международного класса и заслуженные мастера спорта. Среди них были призёры и участники Олимпийских игр по плаванию, художественной гимнастике и боксу, а также чемпионы Мира по плаванию и тяжелой атлетике. Студенты

Омского государственного университета (101 юноша и 85 девушек) составили контрольную группу.

Было выделено девять латеральных фенотипов с градуально нарастающей праволатеральностью сенсомоторных асимметрий: 1) абсолютно леволатеральный, ведущая левая рука, левый глаз и левое ухо – ЛЛЛ, 2) преимущественно леволатеральный с ведущим правым ухом – ЛЛП, 3) преимущественно леволатеральный с ведущим правым глазом – ЛПЛ, 4) леволатеральный в моторной сфере с правыми сенсорными асимметриями – ЛПП, 5) амбидекстральный с различными сочетаниями сенсорных асимметрий – А, 6) праволатеральный в моторной сфере с левосторонними сенсорными асимметриями – ПЛЛ, 7) преимущественно праволатеральный с ведущим левым глазом – ПЛП, 8) преимущественно праволатеральный с ведущим левым ухом – ППЛ, 9) абсолютно праволатеральный – ППП.

Юноши с абсолютно леволатеральным фенотипом среди спортсменов составили 6%, а среди студентов университета таковых не было обнаружено (Рис. 15.15А, Б).

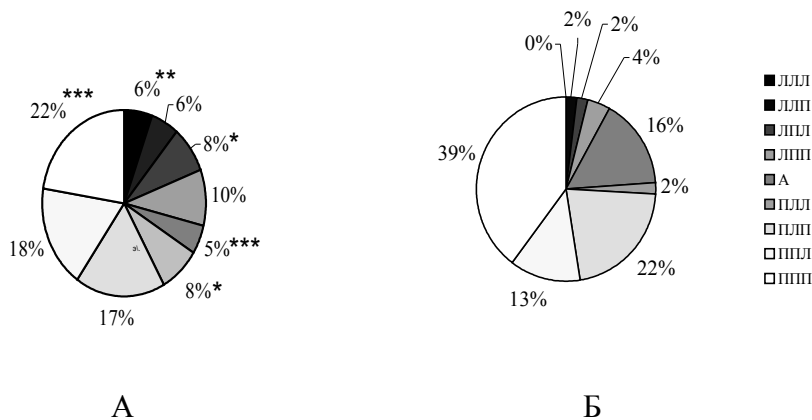


Рис. 15.15. Отличия в структуре распределения частоты встречаемости латеральных фенотипов юношей, не занимающихся спортом профессионально, от фенотипов высококвалифицированных спортсменов.

А – студенты ОмГУ, 101 человек (контроль), Б – высококвалифицированные спортсмены, 123 человека. Одна звездочка – $p < 0,05$, две звездочки – $p < 0,01$, три звездочки – $p < 0,001$ (отличие по секторам от контрольных данных).

Следует отметить высокую частоту встречаемости праворуких спортсменов с левыми сенсорными асимметриями. Юноши с абсолютно праволатеральным фенотипом, напротив, среди спортсменов встречались значительно реже, чем среди студентов университета. Отмечено также уменьшение доли амбидекстров в выборке спортсменов. Таким образом, среди спортсменов в целом чаще встречаются признаки синистральности.

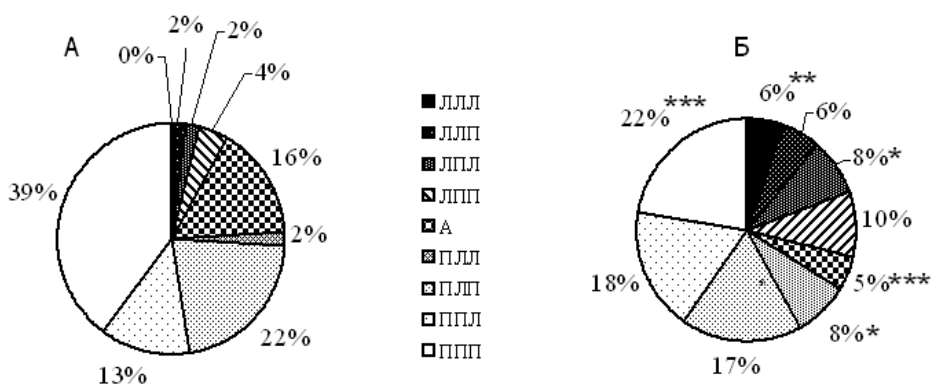


Рис. 15.16. Отличия в структуре распределения частоты встречаемости латеральных фенотипов девушек, не занимающихся спортом профессионально, от фенотипов высококвалифицированных спортсменок.

А – студенты ОмГУ, 85 человек (контроль), Б – высококвалифицированные спортсменки, 131 человек. Одна звездочка – $p < 0,05$, две звездочки – $p < 0,01$ (отличие по секторам от контрольных данных).

Девушки с абсолютно леволатеральным фенотипом отсутствовали как в группе спортсменок, так и в группе студенток университета (рис. 15.16). Так же как и у юношей, у профессиональных спортсменок по сравнению с девушками, не занимающимися спортом профессионально, чаще выявляются признаки синистральности.

Регистрация времени простых сенсомоторных реакций на зрительные и слуховые раздражители показала, что минимальное время реакции наблюдается в группе с латеральным фенотипом ПЛП, то есть в группе праволатеральных юношей в моторной и слуховой сфере, но с ведущим левым глазом. Наибольшее время реакции выявлено в группе с фенотипом ЛЛЛ, то есть преимущественно леволатеральных с ведущим правым глазом.

У девушек выявлены наиболее быстрые сенсомоторные реакции в группе с праволатеральной моторной сферой и леволатеральными сенсор-

ными предпочтениями (ПЛЛ). Наибольшее время сенсомоторных реакций выявлено в группе амбидекстров.

Исследования перекрестной двигательной реакции на звук показало, что наименьшее время как до, так и после нагрузки отмечено в группе спортсменов-юношей ПЛП, праволатеральных с левым ведущим глазом. Эта группа превосходит по скорости реагирования правой рукой на звуковой сигнал, предъявляемый на левый сенсорный вход группы праворуких и леворуких спортсменов с парциальным сенсорным доминированием, а также лиц абсолютно праволатеральных (ППП). Спортсмены с фенотипом ПЛП после нагрузки выявляют большую скорость перекрестной реакции не только на звуковой, но и на световой сигнал. У высококвалифицированных с абсолютной праволатеральностью и праворуких спортсменов с ведущим левым глазом наблюдалась более высокая по сравнению с другими группами функциональная лабильность нервной системы по показателям КЧРМ и теппинг-теста.

Распределение частот встречаемости латеральных фенотипов девушек отличается от аналогичного распределения юношей. В выборке высококвалифицированных спортсменок отсутствовали девушки с абсолютно леволатеральным фенотипом. Исследование времени сенсомоторных простых и перекрестных реакций продемонстрировало преимущество праворуких девушек с левыми сенсорными асимметриями. Также в лучшую сторону отличается у них функциональная лабильность зрительной сенсорной системы и нервно-мышечного аппарата.

Сравнение латеральных фенотипов высококвалифицированных спортсменов с фенотипами сверстников, не занимающихся спортом профессионально, указывают на значительное накопление признаков синистральности как в моторной, так и в сенсорной сферах. Анализ прямых и перекрестных сенсомоторных реакций выявил, что праволатеральный фенотип с левым ведущим глазом у юношей и сочетание праворукости с левыми сенсорными асимметриями у девушек обеспечивает благоприятные предпосылки для формирования и реализации моторных программ в многоуровневой системе организации движений. Моторный ответ, контролируемый структурами левого полушария, оказывается наиболее быстрым, по-видимому, за счет тесной связи левой гемисферы с восходящей активирующей системой мозга (Леутин, Николаева, 2005). Такая связь наиболее выражена именно у правой (Каменская и др., 1978). Гендерные различия, выявленные нами, вероятно, обусловлены морфофункциональными особенностями асимметрии женского мозга (Вольф, 2000; Разумникова, 2004).

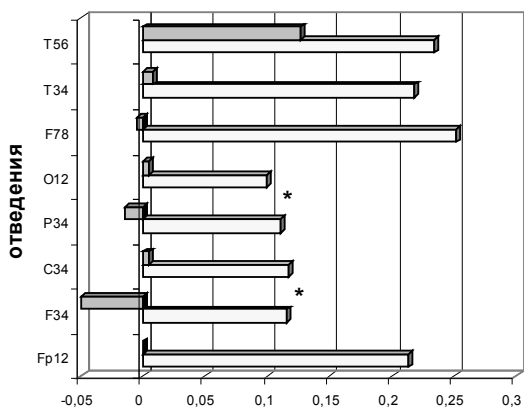
Уменьшение доли лиц с абсолютно праволатеральным фенотипом у спортсменов по сравнению со сверстниками, не занимающимися спортом, по-видимому, указывает на преимущество в адаптации к спортивной нагрузке у юношей с признаками синистральности. Инверсия полушарного доминирования, закономерно возникающая при незавершенной адаптации, обуславливает готовность организма к эффективному преодолению гипоксических состояний (Леутин и др., 2004). Увеличение левосторонних предпочтений, отмеченное нами у спортсменов, согласуется с данными о накоплении синистральных лиц в регионах, где высока вероятность возникновения гипоксических состояний, например, гипоксической гипоксии в горах или холодовой гипоксии на Севере (Аршавский, 1988; Тыналиева, 2005; Хаснулин, 1983).

С помощью компьютерного комплекса «Нейрон-Спектр» анализировалась частотно-пространственная организация биоэлектрической активности головного мозга у представителей спортивной элиты. Обследование проведено на 13 пловцах перед выступлением на чемпионате России и чемпионате Европы. Регистрация ЭЭГ (16 стандартных отведений монополярно, по системе «10-20») проводилась в состоянии покоя до тренировки и непосредственно после выполнения спортивной нагрузки. Анализировались частотные диапазоны: дельта- (0,5-4 Гц), тета- (4-8 Гц), альфа- (8-13 Гц), бета- низкочастотный (13-21 Гц), бета- высокой частоты (21-33 Гц). Продолжительность регистрации составляла 60 с, эпохи анализа – по 4 с, частота квантования – 256 Гц. Спектр мощности ЭЭГ вычислялся методом быстрого преобразования Фурье. Массивы полученных оценок абсолютной мощности процессов подвергались нормализации посредством преобразования $Y = \log X$, асимметрия мощности вычислялась как разность логарифмов абсолютной мощности правого и левого полушария.

Оценка рейтинга спортсменов проведена на основе выступления на чемпионатах России и Европы. Спортсмены, занявшие призовые места, были объединены в группу призеров (5 человек), остальные образовали группу участников (8 человек).

Значимые различия призеров и участников в асимметрии мощности бета₁-диапазона отмечены для средне-фронтальной и теменной области, где у призеров отмечается правосторонняя асимметрия до спортивной нагрузки. После нагрузки различия в асимметрии мощности бета₁-диапазона зарегистрированы в теменной области и в области центральной борозды, где выявлена правосторонняя асимметрия у призеров и левосторонняя асимметрия у участников соревнований ($p < 0,05$).

А



Б

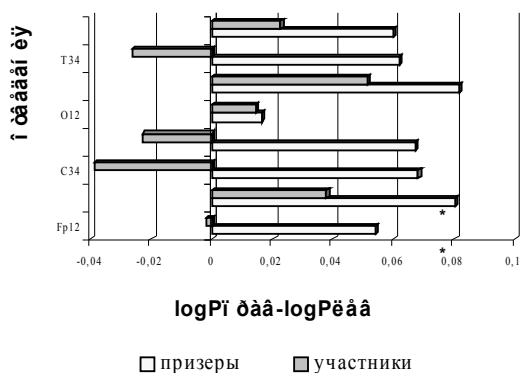
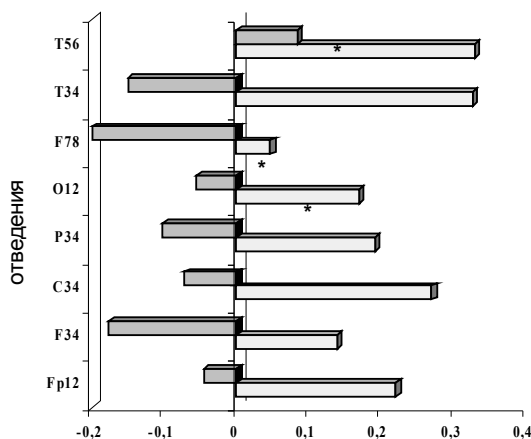


Рис. 15.17. Региональные значения асимметрии мощности β_1 -диапазона ($\log P_{\text{прав}} - \log P_{\text{лев}}$), до (А) и после (Б) спортивной нагрузки: различия призеров и участников соревнований * – $p < 0,05$.

Что же касается асимметрии мощности бета2-диапазона, то она выявляется в области центральной борозды, теменной и передневисочной области в правом полушарии у призеров, в то время как у участников прева-лировала левосторонняя асимметрия.

А



Б

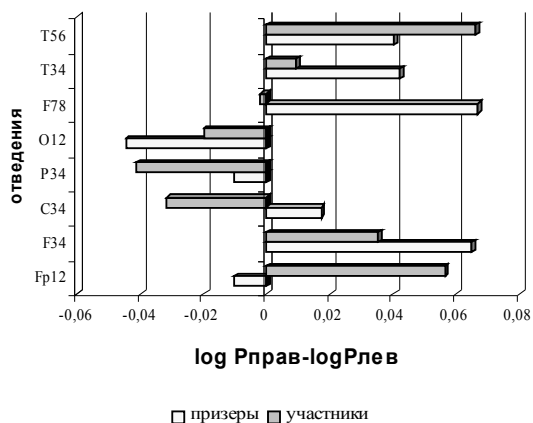


Рис. 15.18. Региональные значения асимметрии мощности β_2 -диапазона ($\log P_{\text{прав}} - \log P_{\text{лев}}$), до (А) и после (Б) спортивной нагрузки: различия между призерами и участниками соревнований, * – $p < 0,05$.

Анализ спектра мощности у призеров и участников соревнования до нагрузки выявил различия только в альфа-диапазоне: она выше у участников соревнований во всех областях, кроме передневисочной и фронтальной (лобной и латеральной) областей правого полушария. После нагрузки мощности альфа-диапазона у призеров соревнований ниже, чем у участников в центральной, теменной и височной областях левого полушария, а также в теменной и затылочной областях правого полушария. Призеры

соревнований отличаются более низким показателем мощности тета-диапазона по сравнению с участниками в теменной, затылочной и височной областях.

До спортивной нагрузки призеры соревнований по сравнению с участниками отличались более низкими значениями доминирующей частоты дельта-диапазона в лобно-полюсном, центральном, окципитальном и латерально-фронтальном отведениях левого полушария, а также в среднем и латерально-фронтальных отведениях правого полушария. После нагрузки различий доминирующей частоты в дельта-диапазоне у призеров и участников соревнований не зарегистрировано. В тета-диапазоне призеры также отличались более низкими показателями доминирующей частоты по сравнению с участниками соревнований. До нагрузки различия зарегистрированы для средне-фронтального и окципитального отведения левого полушария, а также для латерально-фронтального отведения правого полушария. После нагрузки различий в доминирующей частоте не выявлено.

Призеры отличаются более высокой частотой бета1-диапазона в лобно-полюсном, центральном, париетальном и височном отведениях правого полушария по сравнению с участниками соревнований до нагрузки. После нагрузки в бета1-диапазоне различия по доминирующей частоте между призерами и участниками сохраняются только для правого полушария в центральном и передне-височном отведениях. В бета2-диапазоне призеры также отличаются более высокими показателями доминирующей частоты по сравнению с участниками, но значимые различия зарегистрированы только до нагрузки в центральном и окципитальном отведениях правого полушария.

Наиболее успешные в соревновательной деятельности спортсмены отличаются от менее успешных мозаичной правосторонней асимметрией мощности β_1 и β_2 -диапазонов. Необходимо обратить внимание, что различия в асимметрии характерны для областей активно вовлеченных в реализацию моторных программ: так, правая теменная область вовлечена в процессы пространственного гнозиса, постцентральный отдел коры активно задействован в протекание произвольных движений, зависящих от исходных кинестетических афферентаций (Лурия, 2004). Зоны теменной коры, являющиеся, как известно, зоной общей чувствительности, и отвечающие за комплекс кожных и кинестетических ощущений, играют ведущую роль в обеспечении успешности спортивной деятельности. Отметим, что по мере профессионального совершенствования у пловцов формируется особый комплекс кинестетических ощущений, сопутствующих спор-

тивному мастерству, это так называемое «чувство воды», характерное для спортивной элиты.

Известно, что постцентральные зоны мозговой коры оказывают нарастающее, модулирующее влияние на зоны коры, являющиеся началом двигательного пирамидного пути, в то время как премоторные отделы коры являются аппаратом, приспособленным для интеграции эфферентных двигательных импульсов (Бернштейн, 1966). Роль премоторных отделов коры, обеспечивающих формирование двигательного навыка, в процессе спортивного совершенствования трудно переоценить. Таким образом, призеры отличались от участников соревнований латерализацией более высокой активности областей, ответственных за реализацию моторных программ, у призеров это были области правого полушария, а у участников соревнований – левого.

Снижение амплитуды альфа-диапазона рассматривается обычно как показатель усиления таламокортикальных связей (Petsih, 1998). Увеличение уровня активации коры сопровождается уплощением кривой ЭЭГ, то есть снижением ее амплитуды, а развитие тормозных состояний сопровождается высокоамплитудной активностью. Исходя из этого, можно говорить о более высоком уровне активации, характерном для призеров соревнований.

Индивидуальные особенности δ -, θ -, α - ритма ЭЭГ отражают не столько функционирование отдельных структур мозга, сколько характер регуляторных процессов, обеспечивающих координацию корково-подкорковых взаимодействий. Выявленные в нашем исследовании различия спектральных характеристик ЭЭГ спортсменов с различной успешностью спортивной деятельности можно объяснить различной степенью выраженности восходящих влияний на кору со стороны лимбико-ретикулярных структур. Влияния такого рода выражаются в более низкой мощности θ - и α - диапазонов после воздействия спортивной нагрузки.

Согласно современным электрофизиологическим исследованиям мощность медленноволновых диапазонов отрицательно связана с показателем шкалы ценности цели в мотивации достижения, другими словами, чем ниже мощность медленноволновых диапазонов, тем выше цель ставит индивид, и наоборот лица с высокой мощностью медленноволновых диапазонов стремятся к достижению легко доступной цели (Русалов и др., 2002). Выявленные различия биоэлектрической активности коры головного мозга призеров соревнований по сравнению с участниками отражают особенности мотивации спортсменов, достигающих высоких спортивных результатов.

Использование индивидуально-типологической классификации с выделением девяти латеральных фенотипов с учётом мануального доминирования и ведущих глаза и уха позволяет прогнозировать успешность профессиональной деятельности, сопряженной с интенсивными физическими нагрузками, нервно-эмоциональным напряжением и необходимостью быстроты реагирования.

Современный спорт высоких достижений предъявляет организму спортсменов чрезвычайные требования. Победить может лишь тот, кто обладает высокими скоростными качествами, которые следует проявлять зачастую на фоне выраженной «гипоксии нагрузки». Оптимальное функционирование полушарий мозга по правилу максимума возможно лишь при максимальной вовлеченности в специфическую деятельность каждого полушария. Мозаичная активация полушарий головного мозга состоит в том, что правое полушарие обеспечивает адекватные потребностям спортивной нагрузки гомеостатические перестройки, благодаря тесной связи с диэнцефальными структурами мозга, а левое – играет ведущую роль в реализации моторных программ. При этом интеграция поведенческих реакций достигается за счет высокой скорости межполушарного взаимодействия. Это обеспечивает максимальную мобилизацию резервов организма. Выявление особенностей функциональной асимметрии мозга наиболее успешных в соревновательной деятельности спортсменов актуально для разработки новых высоких технологий в спорте.

Глава 16

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ПОЛИМОРФИЗМА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

В. Аршавский

Функциональная межполушарная асимметрия, выстраивая две принципиально различные картины мира, является единственной уникальной особенностью деятельности мозга человека, не имеющей аналогов в животном мире, что не укладывается в общепринятую картину филогенеза.

В процессе антропогенеза произошел качественный скачок, в результате которого возникла функциональная специализация полушарий, превратившая человека в интеллектуальное, цивилизованное создание.

С одной стороны, в результате такой дифференциации функций полушарий у человека открылись возможности для качественного изменения способности к организации многозначного контекста, развитие ее до степени пространственно-образного мышления. Этот тип восприятия и переработки информации, составляющий универсалию человеческого мышления, позволяет строить картину мира выработанным в филогенезе естественным "эмпирическим" путем, что является необходимым инструментом повседневной жизни и лежит в основе свойственного только человеку художественного творчества, т.е. способности отражать мир в искусстве. И эта форма мышления на основе пространственно-образного типа переработки информации закрепилась за структурами правого полушария большого мозга, работающего по голографическому принципу, создающая из отдельных частей целостное восприятие мира, отраженное в метафорическом, индуктивном мышлении. С другой стороны, в результате такой дифференциации открылись возможности для качественного изменения способности к организации однозначного контекста, развитие их до степени логико-вербального мышления. Этот тип восприятия и переработки информации позволяет строить картину мира выработанным в онтогенезе под влиянием социального окружения искусственным "теоретическим" путем, что также является инструментом повседневной жизни и лежит в основе свойственного только человеку научного, изобретательского творчества, т.е. способности отражать мир в формуле. И эта форма

мышления на основе логико-вербального типа переработки информации закрепились за структурами левого полушария большого мозга, в которых локализованы центры речи, работающего как компьютерная часть мозга, вычлняя из целого отдельные детали и на их основе формируя логическую схему мира, отраженную в редукционистском, дедуктивном мышлении. Однако, мир, сведенный к формуле, превратился бы в хаос. Культуре однозначности формул противостоит многообразие мира. И только совместная работа этих типов мышления, возникающих в результате такой функциональной дифференциации полушарий большого мозга, открывает широкие возможности для творчества (а не только для рутинной работы), как научного, так и художественного (Sperry, 1974; Лурия, Симерницкая, 1975; Зенков, 1978; Иванов, 1978; Ротенберг, Аршавский, 1984; Zenkov, 1985; Popper, Eccles, 1985; Тульвисте, 1988; Ротенберг, 1989; Сперри, 1994; Деглин, 1996; Аршавский, 1997).

Человек выделился из мира животных и превратился в *Homo Sapiens*, *Homo Humanus et Homo Liberus* только потому, что с появлением асимметрии типов полушарного реагирования возникли огромные потенциальные возможности, как для развития логико-вербального мышления и речи, так и для образного мышления, которые приобрели характер творческой активности, не только художественной, но и научной, изобретательской. Такое разделение функций полушарий мозга дало толчок к развитию качественно новых личностных системных представлений и интерпретаций окружающего мира «Во-первых, эту структуру можно считать инструментом (как неосознанной, так и осознанной, разумной) мыслительной деятельности человека. Во-вторых, ее продуктом является сам язык. Еще одним, не менее важным результатом ее влияния оказывается преобразующее воздействие человека на его среду обитания. Благодаря своему интеллекту и его продукту — системному представлению действительности — человек обладает способностью обнаруживать у окружающих его предметов новые функции и устанавливать между ними новые отношения. Поэтому он постоянно «открывает» новые возможности изменять свое окружение в желательном ему направлении и создает новые орудия для осуществления этих изменений» (Кошелев, 2006). Именно поэтому говорить о какой-то иерархии между типами мышления принципиально неверно. Новая идея возникает как образ, как "озарение". Но если для художественного творчества такого озарения часто оказывается достаточным, то для научного творчества необходимо его логическое завершение, формализация. (Адамар, 1970; Яглом, 1983; Ротенберг, 1980, 1987, 1989; Болотовский, Левин, Миллер, Суворов, 1992; Симонов, 1993;

Rotenberg, Arshavsky, 1995, 1997; Аршавский, 1997, 1999, 2000, 2001). Такая специализация функций полушарий большого мозга человека сделала возможным с одной стороны, перевести в формулу открытую однажды человеком естественную закономерность природы, а с другой - услышанную или увиденную однажды красоту природы перевести в живописную картину, скульптуру, музыку, поэзию. Только в таком виде это может сделать их доступными для всех людей и быть передано потомству. И такая двойственная природа человеческого сознания, возникшая в палеолитические времена, характерна и для человека нашего времени. Думается, что для изобретения каменного топора необходимо было не меньше творческой активности, чем для создания атомного реактора или расчетов полетов в космос. Мышление первобытного человека едва ли чем-либо существенным отличается от мышления современного человека. Исследователи первобытной культуры Л.Штейнберг и Э. Тейлор еще в 30-х годах прошлого века отмечали, что первобытный человек был наблюдателен и логически рассудителен; он не все знал, но если заблуждался, то с помощью той самой логики, которой пользуемся и мы в повседневной жизни, зачастую так же заблуждаясь. Конкретно-образная и абстрактно-логическая ветви мыслительной деятельности появились в раннем палеолите и формировались вместе с возникновением межполушарной асимметрии. И та и другая формы мышления использовались для выражения удивительно стойкой системы представлений, возникающих на основе взаимодействия двух различных моделей мира.

Представления о двойственной природе человеческого сознания, пожалуй, впервые были высказаны А. Ухтомским еще в его первых трудах, посвященных разработке учения о доминанте и хронотопе, но особенно четко были очерчены в письмах (опубликованных, и еще не опубликованных) своим ближайшим ученикам (цит. по Аршавский, 2002). Он обозначил эту проблему как беседу с "двойником", находя аналогии в эпизодах разговоров Ивана Карамазова с дьяволом. Люди "... не могут освободиться от своего двойника... Один требует бытия, смысла, другой - красоты. Там где эти требования продолжают, продолжается жизнь, и где эти требования прекращаются, прекращается жизнь". "Разница между искусственно-абстрактным изложением мысли и передачей мысли в ее натуральном движении - это та же разница, что есть между формальной и диалектической логикой".

Человек как бы обладает двойной сущностью, двумя типами сознания. Свою одинаковость, общность с другими людьми он утверждает с помощью языка однозначных абстрактных, логических построений - искусст-

венных моделей жизни. Свою особость от других людей он утверждает с помощью многозначного, противоречивого языка образов, отраженных в искусстве и более адекватных жизни (Лотман, 1997).

В осуществлении любого вида сложной психической деятельности принимают участие оба полушария мозга, не дублируя друг друга, а обеспечивая разные (и всегда необходимые) стороны этой деятельности, внося в ее течение свой самостоятельный фактор. Правое полушарие с раннего детства связывает человека с внешним миром. Левое полушарие обеспечивает человеку быстрое вхождение в общество, где он живет, обуславливает те культурно-исторические программы поведения, которые общество вводит в человека и которые человек сам активно усваивает.

Прежде всего, это отражается в формировании мыслительной деятельности и структуры речи на всех уровнях языка (фонетическом, морфологическом, синтаксическом и семантическом). Левое полушарие не только владеет языком - совершенным аппаратом для коммуникации, но и способно к построению рациональной модели мира; правое полушарие не только осуществляет рецепцию внешнего мира и строит чувственную, иконическую его модель, но и включает ее в цепь речевых процессов.

Основу такого разделения составляет специфика восприятия знаков и знаковых систем, которые использует и самостоятельно интерпретирует правое или левое полушарие большого мозга человека. Слово - знак, но и изображение предмета тоже знак. Для правого полушария это естественные, нативные знаки, для левого полушария - искусственные, артифицированные. Правое полушарие оперирует иконическими, иероглифическими знаками или образами, берущими свое начало в естественных, природных знаковых системах. Оно обеспечивает те формы психической деятельности, которые основаны на восприятии естественных знаков и их интерпретации. Левое полушарие оперирует словами и символическими, искусственно созданными человеком знаковыми системами. Оно обеспечивает те формы психической деятельности, которые основаны на восприятии искусственных знаков и их интерпретации. Сущность функциональной асимметрии следует искать в позиции каждого полушария, разделенных природой, как самостоятельных интерпретаторов знаков.

Но и само сознание слагается и осуществляется в знаковом материале. Мысль возникает в правом полушарии в виде интуиции, догадки, т.е. образа. Но, только пройдя путь из правого полушария в левое, мысль переводится в слова, раскрывается для самого индивида и становится пригод-

ной для сообщения другим людям. Как отмечал Л. Выготский "Мысль не выражается, но завершается в слове".

Таким образом, заложенный природой фундаментальный принцип функциональной межполушарной асимметрии человека определяется семантическими характеристиками, связанными с эволюцией образа и слова от знака естественного к знаку искусственному. Эта закономерность прослеживается и в онтогенезе каждого человека, и в филогенезе человека как вида (антропогенезе), и в развитии культуры человеческого общества в целом. (Балонов, Деглин, Черниговская, 1985; Chernigovskaja, Deglin, 1986; Ротенберг, 1989; Деглин, Черниговская, 1990; Аршавский, Ротенберг, 1991; Черниговская, 1993; Аршавский, Курсулис, 1994; Деглин, 1996; Аршавский, 1997, 1999, 2001).

В онтогенезе: ранние этапы индивидуального развития человека связаны с восприятием и анализом естественных природных знаковых систем, и лишь в подростковом возрасте формируется в полной мере восприятие и интерпретация искусственных знаковых систем. В антропогенезе: ранние этапы психической деятельности человека как вида основаны на использовании в качестве знаков природных объектов, поздние этапы - на использовании специально созданных искусственных знаковых систем. В культуре человеческого общества: человек является биологическим видом, который благодаря функциональной асимметрии мозга смог через творческую активность выделиться из животного мира, создав цивилизацию, основанную на качественном отборе искусственных знаковых систем и использовании искусственных орудий труда для освобождения из-под безраздельной власти стихийных сил естественной природы. Достижения цивилизации сохраняются и развиваются из поколения в поколение не генетическим путем, а в результате культуральной преемственности, передающейся устной и письменной речью.

Два полушария большого мозга человека представляют собой две подсистемы, оперирующие разным языком и по-разному контактирующие с миром, но только во взаимодействии, комплиментарно дополняя друг друга, они создают единую интегративную систему целостной активной психической деятельности (Bever, 1975; Omstein, 1977; Hudson, 1977; Levy, 1982; Restian, 1983; Ананьев, 1980; Ten Hauten, 1980; Beaumont, Young, McManus, 1984; Galluscio, Kuehner, Van Buskirk, 1984). Дифференциация функций закрепляется в мозгу каждого индивида в виде биологических предпосылок к развитию обоих типов мышления порознь в правом и левом полушариях. Но реализоваться эти морфофункциональные предпосылки, эти генетически закрепленные потенциальные воз-

возможности могут только в процессе онтогенеза благодаря социальному общению и обучению.

Чувства и мысли представляют собой сложный итог культуры. Н. Бор отмечал, что "характеристики людей, обладающих сознанием, и человеческие культуры представляют целостность, отражение которой требует типично дополнительного способа описания. Здесь полностью проявляется принцип П.Кюри "асимметрия творит явление". Одна модель возникает в головном мозгу в результате непосредственной перцепции окружающего мира, вторая – в результате абстрактных мыслительных построений. Но по принципу дополненности эти качественно различные модели отражают эволюцию представлений о структуре мира, месте в пространстве и времени всего сущего в нем, в том числе и самого мыслящего субъекта. Не есть ли это достаточно яркое проявление принципа синергетики?

Каждый тип организации контекстуальной связи, воспроизводящий принципиально различные модели мира, имеет свои преимущества и свои ограничения. И, в идеале, каждый индивид должен был бы иметь одинаковые потенциальные способности включать в переработку информации функциональные системы либо левого, либо правого полушария, в зависимости от требований конкретной среды и ситуации, создавая необходимые предпосылки для успешной психической адаптации организма в различных условиях среды обитания. Однако в реальной действительности в процессе восприятия и переработки информации имеет место относительное функциональное доминирование одного из полушарий, определяющее тип мышления, характерный для каждого индивида (Аршавский, 1988, 1997, 1999, 2001).

Именно это относительное доминирование одного из полушарий в процессе восприятия и переработки информации делает насущным изучение вопроса о характере адаптации индивидов с различным типом полушарного реагирования и характере адаптации отдельных популяций, обитающих в регионах с неодинаковой экологической средой, требующей преимущественного участия либо пространственно-образного, либо логико-вербального типа переработки информации.

Этническая история и современная демографическая структура основных масс населения Северо-востока России и Балтии (как коренного, так и пришлого, формировавшегося за счет интенсивной миграции в основном из Центральных районов России), а также систематические и достаточно полные данные о характере психической и психофизиологической адаптации этих контингентов населения (Денисова, 1977; Короленко,

1978; Диков, 1979; Гуревич, 1980; Березин, 1988; Gimbutiene, 1994) позволили предположить, что эти регионы являются идеальным полем для проведения исследований особенностей межполушарной асимметрии у лиц, отличающихся характером психофизиологической адаптации.

Количественные показатели материала

Количество обследованных здоровых представителей коренного и пришлого населения в Центральных (г. Москва, г. Новосибирск) и Северо-Восточных (г. Магадан, Магаданская и Камчатская области, Чукотская и Корякская автономные республики) регионах России и в Латвии приведено в табл. 16.1.

Таблица 16.1. Количество обследованных здоровых индивидов.

Состав группы	Всего	Пол		Возраст испытуемых (лет)				
		Жен.	Муж.	6-9	10-14	15-20	21-50	Старше 50
Коренные жители центральных регионов России	138	97	41	-	-	23	115	-
В т.ч.: жители Москвы	72	58	14	-	-	-	72	-
Жители других городов	66	39	27	-	-	23	43	-
Коренные жители «титulyных» наций Северо-востока России	1186	704	482	178	220	549	187	52
В т.ч.: эскимосы	38	26	12	1	10	23	4	-
чукчи береговые	167	100	67	22	25	63	46	11
чукчи оленные	170	102	68	18	29	84	25	14
коряки	222	116	106	41	50	92	27	12
эвены	224	140	84	50	60	81	23	10
юхагиры	10	6	4	5	-	3	2	-
чуванцы	15	7	8	-	15	-	-	-
якуты	121	97	24	-	-	101	20	-
ительмены	90	47	43	-	-	51	34	5
метисы	129	63	66	41	31	51	6	-
Коренные жители «нетитulyных» наций Северо-востока России	551	334	217	65	73	193	189	31
Мигранты 1-го поколения на Северо-восток России	526	223	303	8	73	192	228	25
В т.ч. проживающие: более 10 лет	108	45	63	-	31	23	43	11
4-10 лет	286	123	163	5	40	143	89	9
1-3 года	57	32	25	1	2	24	25	5
вновь прибывшие	75	23	52	2	-	2	71	-
Коренные жители «титulyных» наций Латвии (латыши,)	107	65	41	6	49	23	29	-
Коренные жители «нетитulyных» наций Латвии	199	114	85	20	83	38	58	-
Мигранты 1-го поколения в Латвию	122	78	44	18	38	34	32	-
Всего	2829	1616	1213	295	536	1052	838	108

Количество исследованных во вспомогательных школах детей с диагнозом олигофрения в стадии дебильности приведено в табл. 16.2 (данные получены совместно с детским психоневрологом Л.П.Калачевой).

Таблица 16.2. **Количество исследованных во вспомогательных школах детей с диагнозом "олигофрения в стадии дебильности".**

Группы	Всего	Пол		Возраст испытуемых (лет)		
		Жен.	Муж.	6-9	10-14	15-20
Коренные жители Северо-востока России	207	90	117	40	105	62
Мигранты Северо-востока России	76	25	51	11	53	12
Коренные жители Латвии	25	11	14	9	16	
Всего	308	126	182	60	174	74

Примечание: диагноз выставлен на медико-педагогических комиссиях.

Количество исследованных больных различными заболеваниями приведено в табл. 16.3 (данные по нарушениям ритма сердца получены совместно с сотрудником 1 ММИ В.С.Ротенбергом, по хроническому алкоголизму и психозам — с сотрудником 1 ММИ Е.Д.Соколовой, сотрудником ИБПС ДВО АН СССР М.М.Этлсом и главным психиатром Магаданской области В.Ф.Калачевым).

Таблица 16.3. Количество исследованных больных.

Заболевание	Группа	Всего	Пол	
			Жен.	Муж.
Психосоматозы и невротические расстройства	Коренные жители Центральных регионов России	62	37	25
	Коренные жители Центральных регионов России, лечащиеся в санаториях Латвии	93	52	41
	Коренные жители Северо-востока России	106	43	63
	Мигранты 1-го поколения на Северо-восток России	135	75	60
	Коренные жители Латвии	52	21	31
	Мигранты 1-го поколения в Латвии	101	43	58
Неврологические заболевания	Мигранты 1-го поколения на Северо-востоке России	156	-	156
Хронический алкоголизм без психотической	Коренные жители Северо-востока России	44	19	25
	Мигранты 1-го поколения на Северо-восток России	54	24	30
Эндогенные и алкогольные психозы	Коренные жители Северо-востока России	45	28	17
	Мигранты 1-го поколения на Северо-востоке России	84	45	39
Всего		932	387	534

Примечание: диагностика проведена врачами Московского института кардиологии, 1-го ММИ, Новосибирского института терапии, Магаданской областной больницы, Магаданской областной психиатрической больницы, Магаданского областного диспансера профпатологии, Билибинской районной больницы (Магаданская обл.), санаториев "Латвия" и "Химик" в Латвии.

Результаты проведенных исследований содержатся в четырех монографиях (Ротенберг, Аршавский, 1984; Аршавский, 1988, 2000, 2001) и нескольких журнальных статьях (основные из которых: Ротенберг, Аршавский, 1984; Rotenberg, Arshavsky, 1979, 1988, 1991, 1995 1997; Аршавский, Ротенберг, 1989, 1991; Аршавский, 1988, 1993, 1997, 1998, 1999; Аршавский, Соловенчук, 1989).

Электроэнцефалографические характеристики типов полушарного реагирования

Электрофизиологические различия активности правого и левого полушарий коры головного мозга исследовались давно и различными методами, однако, до настоящего времени из-за значительного многообразия методических подходов адекватных электрофизиологических исследований особенностей межполушарной асимметрии у лиц, отличающихся характером психофизиологической адаптации к окружающей среде, не проводилось.

Вследствие "переливов" разных форм электрической активности из одного полушария в другое не удается установить характерных межполушарных различий в фоновой ЭЭГ без четко стандартизированных методов статистической обработки, а методика вызванных потенциалов отражает не столько процессы переработки сложной информации, сколько процессы восприятия и первичного анализа сигналов.

Симметричные точки коры двух полушарий в их электрическом проявлении выглядят очень похожими, и изменения частотно-амплитудной характеристики биопотенциалов отмечаются только во фронтально-окципитальном направлении (Русинов, 1973). В то же время при состояниях, в которых бесспорно доминирует образный тип переработки информации (галлюцинации, эпилептические ауры, гипноз, медитация, тренировки по различным системам релаксации, истерическая спячка, проночные состояния и т. д.), как правило, отмечается симметричная инверсия альфа-ритма: имеется в виду появление альфа ритма в лобных и центральных отведениях обоих полушарий более высокой или равной амплитуды, чем в затылочных отведениях (Сергеев, Павлова, Романенко, 1968; Русинов, 1973). Однако еще В. Пенфилд и Г. Джаспер (Пенфилд, Джаспер, 1958) отмечали, что у 10 - 15% здоровых испытуемых может обнаруживаться асимметрия по альфа-ритму: амплитуда альфа-волн и альфа-индекс в левом полушарии меньше, чем в правом. Дальнейшие ис-

следования показали, что десинхронизация левого полушария, особенно речевых зон теменной и височной областей коры, сильнее выражена в активном состоянии мозга, а при утомлении альфа-ритм превалирует в левом полушарии. Были показаны различия в изменении альфа-ритма в левом и правом полушариях при вербальных и невербальных нагрузках (Galin, Ornstein, 1972; Grabow, Aronson, Greene, 1979; Willis, Wheafy, Mitchell, 1979; Irmis, Sanska, 1980; Хомская, 1980; Левчук, Снейне, 1983; Гомон, Мачинска, 1984; Орбачевская, Сербиенко, 1985).

Метод выявления пространственной синхронизации биопотенциалов (метод топограмм) основан на том факте, что при перестройке взаимосвязей между нейронными ансамблями коры возникают серьезные изменения на уровне корреляций ЭЭГ в разных точках. Иными словами, корреляционный анализ позволяет установить степень статистической связи между пространственно удаленными участками электрической активности мозга и тем самым получить данные о топологии активности определенных структур. Усиление пространственной синхронизации биопотенциалов, отводимых от различных точек коры, отражает вовлечение определенных церебральных структур в систему, ответственную за осуществление какой-либо определенной функции, направленной на переработку той или иной информации (Монахов, 1963; Гаврилова, 1970; Ливанов, 1972, 1989; Гофман, 1972; Сологуб, 1973; Лазарев, Свидерская, Хомская, 1977; Шеповальников, Цицерошин, Апанасионок, 1979; Королькова, Труш, 1980; Colter, Shaw, 1982).

Кривая биопотенциалов задается аналитическим процессом с ограниченной первой производной, а взаимосвязь изменений первой производной биопотенциалов различных участков мозга характеризуется корреляционными функциями типа затухающего косинуса. Проводился корреляционный анализ первой производной ЭЭГ, где коэффициент корреляции вычислялся по косинусоидальной формуле С. Бернштейна (Бернштейн, 1946): $r = -\cos(m/n)\pi$, где m - количество совпадающих по направлению фаз; n — количество измерений, производимых с интервалом квантования 50 мс (Бернштейн, Старостин, Аршавский, 1984; Аршавский, 2000, 2001.)

В спокойном состоянии у здоровых людей сильных корреляционных связей, между далеко отстоящими друг от друга точками коры не обнаруживается, и они возникают только при соответствующих нагрузках. Чем активнее субъект вовлечен в деятельность, тем резче выявляется межполушарная асимметрия и процессом синхронизации охватывается либо левое, либо правое полушарие в зависимости от типа предъявляемой

задачи (Генкин, 1962; Монахов, 1963; Гофман, 1972; Сологуб, 1973; Щепланова, 1990).

При анализе пространственной синхронизации биопотенциалов использовался метод корреляционного анализа первой производной ЭЭГ, предложенный Е.Б.Сологуб (Сологуб, 1973). Однако этот метод, несмотря на значительную информативность, является крайне трудоемким и малопроизводительным. Нами предложен специальный прибор для статистического анализа ЭЭГ, а в дальнейшем - специальная компьютерная программа, позволяющая непосредственно во время записи биопотенциалов выйти на все параметры ЭЭГ отдельно в правой и левой гемисферах (Бернштейн, Старостин, Аршавский, 1984; Аршавский, 2000, 2001).

В наших исследованиях запись ЭЭГ производится на стационарных и портативных полиграфах, имеющих полосу пропускания 0,3—80 Гц. Отведение биопотенциалов осуществляется с использованием усредненного электрода, сопротивление которого заведомо (на порядок) больше сопротивления любого активного электрода, не превышающего 20 кОм. Усредненный электрод накладывается на наименее электрически активную область по средней линии головы над слуховыми проходами. Активные электроды накладываются по международной схеме 10/20 на проекции затылочных, теменных, центральных, височных и лобных отделов коры в симметричных точках левого и правого полушария.

Критерием оценки доминирующего типа реагирования служило появление сильных корреляций первой производной ЭЭГ между всеми отведениями ЭЭГ (усредненный коэффициент $r \geq 0,7$) того или иного полушария при нагрузках, адресованных преимущественно правой или левой гемисферам (рис. 16.1).

В качестве нагрузок на ту или иную гемисферу использовались применяемые в психологии методы, связанные решением задач логического и образного характера. Нагрузки, адресованные преимущественно левой гемисфере, связаны с решением в уме последовательного ряда математических задач, адекватных возрасту и образованию испытуемых. Нагрузки для правой гемисферы заключались в представлении зрительного образа с последующим описанием цвета и композиции картины, предварительно экспонированной в течение 30с.

Для предъявления логических и образных заданий использовался также тахистоскоп ТИ-2-82. Тахистоскопическая методика признана наиболее валидной и надежной в качестве теста на определение доминантности полушарий (Berrini, Sala, Delia, Spinnker, Sterzi, Vallar, 1982; Hines, Sawyer, Dura, Gilchrist, Czerwmski, 1984; Коновалов, Отмахова, 1984; Ар-

шавский, 1988. 2001; Аршавский, Ротенберг, 1989; Kimura, 1993). С помощью этих тестов было установлено, что сложные тексты и цифры легче опознаются при предъявлении в правое поле зрения (т.е. в левое полушарие), а изобразительный материал — в левое поле зрения (т.е. в правое полушарие).

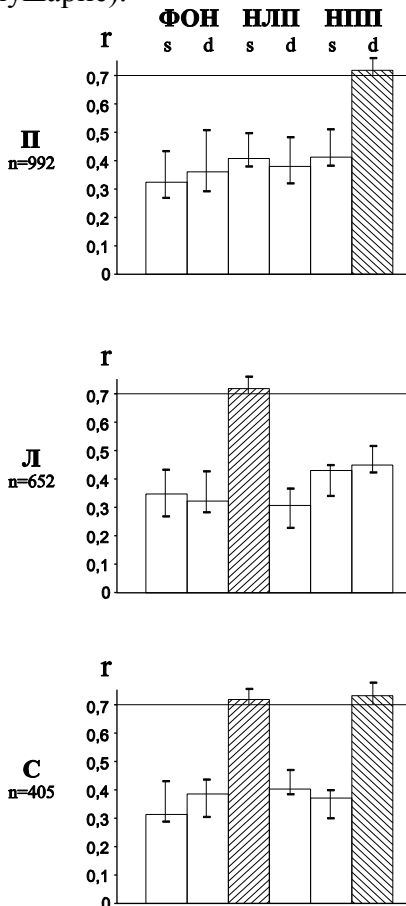


Рис. 16.1. Изменение коэффициента корреляции (r) первой производной ЭЭГ в левой (s) и правой (d) гемисферах при нагрузках на левое (НЛП) и правое (НПП) полушарие у лиц с различным типом полушарного реагирования: П - правополушарный, Л - левополушарный, С - смешанный. Штриховкой обозначены сильные корреляции. n - число испытуемых.

Степень отношения испытуемого к выполнению предъявляемой задачи контролировалась по изменению частоты сокращений сердца, просчитываемой по I стандартному отделению ЭКГ, записанной на полиграфе.

Этот метод дал возможность четко дифференцировать три фенотипа по преимущественному восприятию и переработке информации в гемисферах головного мозга, что позволяет говорить о психофизиологическом полиморфизме в популяциях.

К лицам с доминированием правополушарного типа переработки информации были отнесены те, которые на нагрузки, адресованные правому полушарию, отвечали тенденцией к появлению сильных корреляционных связей ($r > 0,7$) в правой гемисфере, а на нагрузки, адресованные левому полушарию, усиления корреляционных связей ни в правой, ни в левой гемисферах не отмечалось.

К лицам с доминированием левополушарного типа отнесены те, которые на нагрузки для левого полушария отвечали появлением сильных корреляционных связей в левой гемисфере, а на нагрузки для правого полушария усиления корреляционных связей ни в правой, ни в левой гемисферах не наблюдалось.

К лицам со смешанным типом реагирования отнесены те, которые отвечали появлением сильных корреляций либо в правом, либо в левом полушарии, в зависимости от того, какой из гемисфер адресована функциональная проба.

В выявленных группах с различным типом полушарного реагирования отмечается неодинаковая представленность индивидов, имеющих инверсию альфа-ритма в ЭЭГ (табл. 16.4). Среди индивидов, отнесенных к правополушарному типу, лиц с инверсией альфа-ритма достоверно больше, чем среди индивидов с левополушарным и смешанным типами ($P < 0,01$).

Исследование характера десинхронизации ЭЭГ (по показаниям альфа-индекса) у лиц с различным типом полушарного реагирования выявило отсутствие прямой зависимости между активацией мозга и степенью вовлеченности корковых структур в осуществление психических функций (табл. 16.4).

Таблица 16.4 Процентная представленность лиц с инверсией альфа-ритма и альфа-индекс в левой (s) и правой (d) гемисферах при нагрузке на левое (НЛП) и правое (НПП) полушарие у индивидов с различным типом полушарного реагирования

Тип реагирования	n	% лиц с инверсией альфа-ритма	Альфа-индекс					
			ФОН		НЛП		НПП	
			s	d	S	d	s	d
правополушарный	722	85	49±1,1	54±1,1	40±1,1	43±1,2	50±1,1	53±1,0
левополушарный	494	41	54±0,9	54±0,9	51±1,0	52±1,0	48±1,0	46±1,0
смешанный	17	53	55±1,0	55±1,0	51±1,0	51±1,0	54±0,9	53±1,1

У индивидов, отнесенных к правополушарному типу реагирования, уже в фоне отмечается выраженная тенденция к активации структур левого полушария ($P>0,05$). Представление зрительного образа сопровождается усилением пространственной синхронизации биопотенциалов в правой гемисфере, и это сочетается с более низким уровнем активации этого полушария. Напротив, нагрузки, связанные с решением логических задач, не приводят к усилению пространственной синхронизации ни в левой, ни в правой гемисфере, но вызывают значительную активацию обоих полушарий ($P<0,01$).

У индивидов, отнесенных к левополушарному типу переработки информации, при решении образных задач корреляционные связи биопотенциалов между различными точками правой и левой гемисфер сохраняются так же, как и в фоне на уровне слабых корреляций, однако при этом отмечаются значительные активационные сдвиги на ЭЭГ в обеих гемисферах - альфа-индекс снижается ($P<0,01$). В то же время при решении логических задач не отмечается электроэнцефалографической активации ни левого, ни правого полушарий, и на этом фоне появляются сильные корреляционные связи биопотенциалов в левой гемисфере.

У индивидов, отнесенных к смешанному типу реагирования, при решении логических задач отмечается усиление пространственной синхронизации биопотенциалов в левой гемисфере, а при заданиях, связанных с представлением зрительного образа, - в правой гемисфере; при этом выраженных активационных сдвигов не отмечается при обоих типах нагрузок ($P>0,05$).

Изменение уровня постоянного потенциала мозга позволяет проследить снижение его величины при вовлечении в процесс выполнения тех или иных физических и умственных заданий или при сенсорных воздействиях на определенные структуры коры большого мозга. Это снижение величины постоянного потенциала часто коррелирует с увеличением уровня пространственной синхронизации биопотенциалов в тех же вовлеченных в процесс отделах коры (Фокин с соавт., 1986). Уровень постоянного потенциала мозга регистрировался электрометром 2517м с помощью стабильных хлорсеребряных электродов ЭВЛ-1МЗ, приложенных к коже в проекциях соответствующих областей коры. Поскольку уровень постоянного потенциала является нестабильной величиной при данной форме регистрации, то просчитывалась разница между фоновым показателем, который принимался за 0, и потенциалом, регистрируемым после выполнения испытуемым определенной функциональной пробы или определенного воздействия - ΔmV .

Исследование постоянного потенциала мозга у индивидов с различными типами полушарного реагирования выявило различия при нагрузках на правую и левую гемисферы (табл. 16.5).

Таблица 16.5. Снижение уровня постоянного потенциала коры (ΔmV) в левой (s) и правой (d) гемисферах при нагрузках на левое (НЛП) и правое (НПП) полушарие у лиц с различным типом полушарного реагирования

Тип реагирования	n	НЛП		НПП	
		s	d	s	d
правополушарный	26	0	0	0	-9±0,5
левополушарный	47	-7±0,3	0	0	0
смешанный	8	-6±0,7	0	0	-5±0,8

Примечание: за «0» принимается средний фоновый показатель

У индивидов с правополушарным типом реагирования при НПП отмечается снижение уровня постоянного потенциала в правой гемисфере, а при НЛП значительных изменений ни в правом, ни в левом полушарии не выявлено. У индивидов с левополушарным типом при НЛП уровень постоянного потенциала снижался в левой гемисфере, а при НПП изменений ни в правом, ни в левом полушарии не отмечено. У индивидов со смешанным типом снижение постоянного потенциала отмечается либо в левой, либо в правой гемисферах в зависимости от модальности заданий, предъявляемых тому или иному полушарию ($p < 0,05$).

Дисперсионный и корреляционный анализ (проведенный совместно с Г.И. Солимовской) альфа-индекса и коэффициента корреляции в одной и той же гемисфере показал отсутствие зависимости между электрофизиологическими показателями, чем, очевидно, и объясняются часто встречающиеся в литературе противоречия. Взаимосвязь и взаимовлияние выявлены лишь у лиц со смешанным типом при нагрузках, как на левое, так и на правое полушарие.

Высокий уровень активации коры можно рассматривать как попытку компенсации относительной функциональной недостаточности систем правополушарного мышления у преимущественно левополушарных индивидов и систем левополушарного мышления у преимущественно правополушарных индивидов. Более высокая активация, особенно левого полушария, отмечается у этих лиц в процессе приспособления к требованиям "левополушарно ориентированной" среды и выполнения заданий, требующих активного включения левой гемисферы.

Полученные данные помогают объяснить соотношения между функциональными возможностями мозга и уровнем церебральной активации. Наши данные согласуются с представлением некоторых авторов о двух возможных механизмах функциональной межполушарной асимметрии: за счет изменения уровня бдительности (*arousal*) и за счет изменения стиля в процессе переработки информации (*processing style*) (Kinsbourne, 1970, 1972; Rebert, Mahoney, 1978; Allard, Bryden, 1979; Goidstein, Mum, 1982; Спрингер, Дейч, 1983; Moore, 1987; Потенберг, 1989). Коррелятом уровня бдительности является, по-видимому, неспецифическая активация, выражающаяся в снижении альфа-индекса, а коррелятом стиля переработки информации может быть усиление пространственной синхронизации, отражающей способность гемисферы к оперированию той или иной информацией.

Оба механизма могут выступать как взаимно дополнительные. В тех случаях, когда функциональные возможности определенных отделов коры достаточны для выполнения предъявляемых задач, неспецифической активации не требуется. Если стиль функционирования гемисферы не соответствует характеру предъявляемых задач, необходима дополнительная неспецифическая активация, и она выражена тем больше, чем в меньшей степени эта система приспособлена к стоящей перед ней задаче. Таким образом, стратегия, которую избирает мозг испытуемого при решении определенных задач, имеет существенное значение в электрофизиологическом выражении асимметрии.

Из сказанного отнюдь не следует, что индивиды с преимущественно правополушарным типом не способны ориентироваться в чисто логической ситуации, а индивиды с преимущественно левополушарным типом лишены способности образно воспринимать окружающий мир. Они это осуществляют ничуть не хуже, чем те, которые наделены специфическими способностями. Но механизмы этих решений иные, несколько более длительные, связанные с вовлечением в процесс решения задачи не только специфических полушарных структур коры, но и неспецифических стволовых образований мозга, активирующих всю кору целиком. Эти факты являются убедительным свидетельством в пользу комплиментарного принципа формирования функциональной межполушарной асимметрии (Ротенберг, Аршавский, 1982; Rotenberg, Arshavsky, 1988, 1991, 1995, 1997; Аршавский, Ротенберг, 1989; Аршавский, 2001).

Сенсомоторные пробы и психологические тесты

Некоторые авторы отмечали особенности выполнения различных по модальности психологических тестов (также как и неодинаковый характер изменения ЭЭГ при решении этих задач) у лиц, имеющих преимущественно право- или левосторонний сенсомоторный профиль (Глезерман, 1982; Nachshon, Dermo, Aurand, 1983; Umitta, Rizzolatti, Anzola, Luppino, Porro, 1985).

Все испытуемые лица заполняли анкету на правшество-левшество (по признаку устойчивого предпочтения в работе инструментами, письме и рисовании правой или левой руки). Каждый испытуемый выполнял 10 проб Бермана: на ведущую руку, ногу, глаз, ухо, по результатам которых рассчитывался коэффициент асимметрии (Kds) (Доброхотова, Брагина, 1977):

Нами установлено, что преобладание того или иного сенсомоторного профиля не обнаруживает четкого соответствия электрофизиологическим данным (табл. 16.6).

Таблица 16.6. **Процентное соотношение различных сенсомоторных профилей у лиц с различным типом полушарного реагирования.**

Тип реагирования	n	Сенсомоторный профиль		
		правосторонний (Kds от 1 до 0,1)	левосторонний (Kds от -0,1 до 1)	симметричный (Kds=0)
правополушарный	962	43	51	6
левополушарный	551	52	43	5
смешанный	354	49	40	11

У индивидов с правополушарным типом реагирования отмечается некоторое преобладание левосторонних профилей; у индивидов с левополушарным и смешанным типами - правосторонних. Однако эти различия не достоверны ($p > 0,1$), и соответствие показателей пространственной синхронизации ЭЭГ данного индивида с преобладанием соответствующего профиля отмечается далеко не всегда.

Эти сенсомоторные пробы, однако, достаточно четко совпадают с данными анкеты на право- леворукость (73,2%) и, скорее всего, отражают не столько тип полушарного реагирования, сколько право- или левостороннее сенсорное и моторное предпочтение.

Группа испытуемых была протестирована с помощью психологического опросника Бензигер (Carter, 1996), который позволяет выявить предпочтение левой или правой гемисферы.

Исследование типа полушарного реагирования с помощью теста Бензигер выявило значительную, но недостаточно достоверную тенденцию совпадения с электрофизиологическими данными (табл. 16.7).

Таблица 16.7. Соотношение типов полушарного реагирования, выявленных по ЭЭГ и по тесту Бензигер.

Тип реагирования по ЭЭГ (n=527)	n по данным ЭЭГ	n по данным теста Бензигер	Kd/s по тесту Бензигер	% различий данных ЭЭГ и теста Бензигер
правополушарный	347	382	1,4±0,3	+10,1
левополушарный	124	83	0,7±0,1	-30,3
смешанный	56	62	0	+10,7

Очевидно, что различия в выявлении типов полушарного реагирования по тесту Бензигер и по данным ЭЭГ происходит за счет увеличения правополушарного и смешанного типов и значительного занижения левополушарного типа. Совпадение же результатов теста Бензигер с данными сенсомоторных проб отмечается лишь в 47,8%, а с анкетированием на право- леворукость - в 42,4% случаев.

Все испытуемые выполняли корректурные тесты, требующие применения либо логических, либо пространственно-образных навыков. Тесты, требующие применения счетно-логических операций, состояли из арифметического теста, корректурной пробы Иванова-Смоленского, построенной по принципу выделения групп буквенных символов, аналогичных словарным. Графический тест Равена также можно рассматривать как решение чисто логических задач в их графическом выражении. Тесты, требующие применения пространственно-образной ориентировки, состояли из корректурных таблиц, построенных по принципу буквенных символов, корректурных проб с квадратами Бехнера. Однако, следует отметить, что в настоящее время не существует твердо установленных "чистых" правополушарных или левополушарных тестов, и можно говорить лишь об относительной преимущественности, которая далеко не всегда коррелирует с доминирующим типом переработки информации (Zenhausen, Nickel, 1979; Хомская, 1980; Giannini, Bamnger, Leiselle, 1984).

Корректурные тесты, требующие преимущественно участия либо пространственно-образного, либо логического мышления, и тест Равена с неодинаковой успешностью выполняются лицами, имеющими различный тип полушарного реагирования (табл. 16.8).

Таблица 16.8. **Успешное выполнение психологических тестов (%) лицами с различным типом полушарного реагирования.**

Тип реагирования	n	Тест Равена	Корректирующая таблица		
			буквосочетаний	букв	Квадратов Бехнера
правополушарный	555	61,0	71,8	88,1	93,7
левополушарный	430	73,3	94,9	69,4	75,6
смешанный	277	76,7	89,7	89,2	92,1

Корректирующие пробы, требующие большего применения логических операций, а также графический тест Равена, успешнее решаются индивидами левополушарного и смешанного типов реагирования, чем правополушарного. Корректирующие пробы, требующие большего участия пространственно-образного восприятия, лучше выполняют лица правополушарного и смешанного типов реагирования ($p < 0,01$).

Таким образом, методом корреляционного анализа ЭЭГ установлен четко определенный полиморфизм межполушарных отношений, представленный тремя типами полушарного реагирования. Каждый из этих типов характеризуется выраженной спецификой восприятия и переработки информации, что, по-видимому, определяет интегральные психологические и поведенческие характеристики индивида, а возможно, и популяционные различия.

Полиморфизм межполушарной асимметрии. Типы полушарного реагирования у правшей и левшей

Любую популяционную группу людей, представленных в основном праворукими индивидами, составляет и определенный процент леворуких.

Психическая деятельность левшей выявляет сложную и отличную от психики правшей картину, а в некоторых случаях как бы демонстрирует "зеркальную" ее сторону (Доброхотова, Брагина, 1993, 1994). Эти особенности психики иногда связывают с иным типом межполушарной асимметрии у левшей. Остановимся лишь на сравнении встречаемости частот типов полушарного реагирования праворуких и леворуких здоровых (без выраженной клинической картины) индивидов в популяциях коренных жителей Центральных районов России, коренных жителей и мигрантов первого поколения Северо-востока России и коренных жителей и мигран-

тов Латвии. Всего исследовано 2829 человек, в том числе 2482 правшей и 347 левшей, что составляет 12,3%.

Анализ этих данных показывает следующее (Аршавский, 1998). Среди взрослых коренных жителей Северо-востока России и Латвии левшей как минимум в 2,0, а среди мигрантов в эти регионы в 1,6 раза больше, чем среди коренных жителей Центральных районов России. Среди взрослых коренных жителей Северо-востока России и Латвии левшей в 1,2 раза больше, чем среди взрослых мигрантов в эти регионы. Встречаемость левшей среди детей коренных жителей Северо-востока России и Латвии такая же, как и среди мигрантов в 1,4 раза больше, чем среди взрослых. Среди детей мигрантов Северо-востока России и Латвии левшей в 1,8 раза больше, чем среди взрослых. Уменьшение встречаемости частот левшей среди взрослых во всех исследуемых популяциях очевидно связано с "педагогическими" попытками "исправить необычные привычки" детей.

Различия встречаемости частот типов полушарного реагирования у правшей и левшей (табл. 16.9) недостоверны ($P > 0,05$).

Таблица 16.9. Встречаемость правшей и левшей в различных популяционных группах; различия встречаемости частот типов полушарного реагирования у левшей по сравнению с правшами.

Популяционная группа	Встречаемость				Типы полушарного реагирования	Различия встречаемости частот типов полушарного реагирования у левшей (по сравнению с правшами)
	правшей		левшей			
	n	%	n	%		
Взрослые (старше 15 лет)						
Коренные жители Центральных регионов России	129	93,5	9	6,5	правополушарный левополушарный	+0,03 -0,15 +0,12
Коренные жители Северо-востока России и Латвии	1192	88,4	157	11,6	правополушарный левополушарный смешанный	+0,03 -0,05 +0,02
Мигранты Северо-востока России и Латвии	439	90,8	44	9,2	правополушарный левополушарный	+0,04 -0,06 +0,02
Дети (6 – 14 лет)						
Коренные жители Северо-востока России и Латвии	582	83,9	112	16,1	правополушарный левополушарный смешанный	+0,06 -0,09 +0,03
Мигранты Северо-Востока России и Латвии	115	83,9	22	16,1	правополушарный левополушарный смешанный	+0,07 -0,10 +0,03

Однако у левшей выявляется закономерная тенденция, больше выраженная у детей во всех группах: увеличение встречаемости частот право-

полушарного и смешанного типов, за счет снижения встречаемости частот левополушарного типа реагирования.

Эти данные несколько расходятся с имеющимися в литературе сообщениями (Жаворонкова, Болдырева, Доброхотова, 1982), очевидно в связи с различными методическими подходами выявления корреляционных зависимостей биопотенциалов в правой и левой гемисферах коры больших полушарий головного мозга.

Учитывая недостоверность различий в распределении встречаемости частот типов полушарного реагирования у правой и левой, последующее изложение материала будет представлено без учета этого фактора.

Распределение типов полушарного реагирования, выявленных по электрофизиологическим данным в анализируемых выборках, сравнивалось по критерию χ^2 ; в ряде случаев использован показатель сходства, (R), изменяющийся от 0 до максимального значения, равного 1, и его стандартная ошибка ($\pm SR$). Гетерогенность частот распределения типов полушарного реагирования внутри суммарной выборки по серии параметров анализировалась через коэффициент взаимной сопряженности (K – по Чупрову); при обнаружении гетерогенности проводилось попарное сравнение всех классов (Животовский, 1982).

Электрофизиологический анализ, проведенный среди различных групп населения проживающих в исследуемых регионах, выявил четкий полиморфизм типов полушарного реагирования (Аршавский в.В. 1988, 1993, 2001), (Табл. 16.10). Распределение встречаемости частот фенотипов (f) и характер наследования типов полушарного реагирования проанализированы на основе современных популяционно-генетических методов (Животовский, 1982).

Таблица 16.10. Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределение встречаемости частот) среди жителей Центральных регионов России, Северо-востока России и Латвии. (Здесь и далее в таблицах указаны первые две или три округленные цифры после запятой показателя встречаемости частот соответствующих типов реагирования.)

Тип полушарного реагирования	Центральные регионы России	Северо-восток России	Латвия
	n=138	n=1966	n=428
правополушарный	0,17	0,55	0,51
левополушарный	0,72	0,29	0,36
смешанный	0,11	0,16	0,13

Такое распределение представленности типов реагирования не может не вызвать удивления в связи с тем, что, по многим литературным данным, полученным различными психологическими методами, подавляющее большинство (до 85%) здоровых людей для переработки информации активнее используют функциональные структуры левого полушария, а правополушарных индивидов меньшинство (Gazzaniga, 1970; Мосидзе, 1983; Спрингер, Дейч, 1983). Последнее отмечается и у жителей Центральных районов России, по сравнению с которыми население Северо-востока России и Латвии выявляют достоверные различия. Это показывает тест на гетерогенность между этими группами $\chi^2=82,43$; $p<0,001$.

Анализ причин приведших к появлению в различных регионах столь необычного распределения частот встречаемости типов полушарного реагирования приведен далее в этом разделе и в разделе, где будут рассмотрены вопросы миграционного поведения.

Возрастные и половые различия

Многочисленные данные, полученные в основном различными психологическими методами, не дают единого представления о сроках формирования межполушарных различий. Большинство авторов считает, что латерализация начинается у ребенка с периода овладения языком, но до наступления половой зрелости не завершается (Bryson, Mononen, 1980; Lewandowski, 1982; Geschwind, 1984; Фарбер, Алферова, Бетелева, 1985; Айрапетьянц, 1987). На ранних этапах онтогенеза отмечается превалирование образного типа мышления, связанного с активностью правого полушария. И это закономерно, ибо целостное непосредственное восприятие мира, ощущение неразрывной слитности с ним является необходимым и первоочередным условием взаимодействия со средой, и преодоления ее. Поэтому оно должно предшествовать любому анализу, связанному с активностью левого полушария. Необходимость в последнем возникает у ребенка с его социализацией (Мешкова, 1982; Маньковский, Полухов, Белоног, 1984).

Очевидно, электрофизиологические межполушарные различия не сформированы сразу после рождения, а отмечается их становление в процессе постнатального онтогенеза (Табл. 16.11).

Таблица 16.11. **Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределение встречаемости частот – f) у жителей Северо-востока России и Латвии в различные возрастные периоды**

Регионы	Тип полушарного реагирования	Возраст (лет)				
		6-9	10-15	15-20	20-50	Старше 50
		n=149	n=336	n=832	n=530	n=108
Северо-восток России	правополушарный	0,73	0,52	0,46	0,42	0,67
	левополушарный	0,10	0,31	0,31	0,38	0,23
	смешанный	0,17	0,17	0,23	0,20	0,10
		n=32	n=120	n=81	n=93	-
Латвия	правополушарный	0,68	0,55	0,48	0,45	-
	левополушарный	0,19	0,28	0,38	0,42	-
	смешанный	0,13	0,17	0,14	0,13	-

Исследование возрастных изменений полиморфизма типов полушарного реагирования в популяциях коренного и пришлого населения показало, что среди детей младших возрастных групп доминируют индивиды с правополушарным типом. Анализ различий по типам реагирования показал, что эта группа достоверно отличается от всех остальных ($p < 0,01$).

Однако эти возрастные изменения, как станет ясно из последующего изложения, в значительной степени зависят от популяционной принадлежности испытуемых. Уже и в возрасте до 10 лет у пришлого населения больше лиц левополушарного типа и меньше - правополушарного, чем у коренного населения. В возрасте 10-15 лет у представителей пришлого населения отмечается инверсия правополушарного типа реагирования в преобладающий левополушарный тип ($\chi^2 = 28,55$, $P < 0,001$). У большинства представителей коренного населения такой резкой инверсии не происходит. Именно с этого возраста и устанавливаются отмеченные выше межполушарные различия у коренного и пришлого населения. Внутри популяций эти возрастные группы не различимы между собой ($p > 0,5$).

В пожилом возрасте, когда происходит пересмотр жизненных установок и взглядов, связанный с активным мыслительным процессом, направленным на познание смысла собственного существования, отмечается выраженная инверсия этой закономерности. Это отражается в росте встречаемости частот правополушарного и снижении - левополушарного типа реагирования, что может быть связано с началом развивающихся геронтологических процессов, отражающихся в притуплении логического и некотором оживлении образного мышления.

Попарное сравнение распределения встречаемости частот типов полушарного реагирования (табл. 16.12) выявило высокую степень достоверности отличий группы детей 6—9 лет от испытуемых других возрастных групп. Между возрастными группами старше 10 лет достоверные различия или не выявляются, или они не столь высоки.

Таблица 16.12. Попарное сравнение (по критерию χ^2) распределения частот типов полушарного реагирования в различных возрастных группах.

Возраст, (лет)	10-14	15-20	Старше 20
6-9	38,83***	58,42***	74,54***
10-14	-	5,06	7,70*
15-20	-	-	7,10*

* $P < 0,05$; *** $P < 0,001$

Таким образом, в онтогенезе четко прослеживается смена отношений между исходным восприятием мира преимущественно структурами правого полушария и становлением доминирования левого, которое с началом развития геронтологических процессов вновь сменяется некоторым превалированием правой гемисферы. Однако этот переход едва ли осуществляется через смешанный тип, поскольку встречаемость частот этого типа полушарного реагирования с незначительными колебаниями одинакова во всех возрастных группах. Эти данные показывают, что окончательный тип межполушарных отношений устанавливается не к периоду полового созревания, а примерно к десятилетнему возрасту. Именно в этом возрастном периоде происходит окончательное становление типа полушарного реагирования индивида, определяющего структуру полиморфизма типов полушарного реагирования в различных популяции.

Данные психологических исследований, полученные разнообразными методами, не позволяют сделать какого-либо определенного вывода о половых различиях типов полушарного реагирования. Большинство исследователей склоняются к точке зрения, что среди женщин больше лиц с правополушарным типом, чем среди мужчин (Coetheart, Hull, Slater, 1975; Smith, Ketterer, 1982; Ernest, 1983; Hirschman, 1983).

В наших исследованиях во всех группах выявился достаточно четкий половой диморфизм в распределении частот типов полушарного реагирования (Табл. 16.13).

Таблица 16.13. Половой диморфизм распределения встречаемости частот (f) типов полушарного реагирования у жителей Центральных регионов России, Северо-востока России и Латвии

Пол	Тип полушарного реагирования	Регионы		
		Центральные регионы России	Северо-восток России	Латвия
		n=97	n=1023	n=258
женский	правополушарный	0,20	0,54	0,59
	левополушарный	0,68	0,24	0,26
	смешанный	0,12	0,22	0,15
		n=41	n=893	n=170
мужской	правополушарный	0,11	0,44	0,47
	левополушарный	0,79	0,38	0,42
	смешанный	0,10	0,18	0,11

Среди женщин в любой популяционной группе (как с преобладающим количеством правополушарных, так и левополушарных индивидов) встречаемость правополушарного типа реагирования несколько выше ($\chi^2=21,16; p<0,05$), чем среди мужчин, у которых встречаемость частот левополушарного типа несколько выше, чем у женщин ($\chi^2=29,77; p<0,05$). Попарное сравнение распределения частот (табл. 16.14) выявило как у мужчин, так и у женщин отмеченные выше возрастные закономерности.

Таблица 16.14. Попарное сравнение (по критерию χ^2) распределения частот типов полушарного реагирования у женщин и мужчин в различных возрастных группах.

Пол	Возраст (лет)	10-14	15-20	Старше 20
женский	6-9	12,22*	25,40**	22,08**
	10-14	-	3,48	2,61
	15-20	-	-	3,73
мужской	6-9	29,96**	42,57***	53,97***
	10-14	-	1,95	6,10*
	15-20	-	-	1,40

*** P<0,001, ** P<0,01, * P<0,05

Очевидно, несколько большая представленность левополушарного типа реагирования у мужчин и правополушарного у женщин может иметь определенный биологический смысл (Геодакян, 1992). Однако следует отметить, что это лишь выраженная, но не всегда достоверная тенденция,

скорее всего связанная с тем, что у женщин мозговые структуры окончательно созревают быстрее, чем у мужчин.

Особенности полиморфизма типов полушарного реагирования у коренного и пришлого населения

Миграционные процессы, связанные с активным переселением достаточно больших групп людей из привычных для них регионов, характеризующихся определенными культурными, этническими, социальными и природными факторами среды обитания, в которых происходило формирование психического статуса индивида, в другие регионы с совершенно непохожими факторами среды могут оказывать значительное влияние на всю структуру психологического профиля различных популяций.

Можно полагать, что у индивидов, формирующихся в условиях различной среды обитания, по-разному выражены возможности функциональных систем правого и левого полушарий. Приведем данные отдельно для Северо-восточного региона России и Латвии.

Электрофизиологический анализ выявил среди представителей различных популяций Северо-востока России неодинаковую представленность лиц с различным типом полушарного реагирования (Табл. 16.15).

Таблица 16.15. **Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределения встречаемости частот (f) среди взрослых (старше 15 лет)) жителей Северо-востока России - представителей коренного населения "титulyных" наций, коренного населения "нетитulyных" наций и мигрантов 1-го поколения.**

Тип полушарного реагирования	Жители Северо-востока России		
	Коренное население		Мигранты 1-го поколения
	«титulyных» наций	«нетитulyных» наций	
	n=783	n=413	n=445
правополушарный	0,63	0,58	0,25
левополушарный	0,13	0,27	0,62
смешанный	0,24	0,15	0,13

Среди мигрантов 1-го поколения преобладают лица с левополушарным типом реагирования, а среди представителей коренного населения, относящихся как к "титulyным", так и "нетитulyным" нациям - с правополушарным. ($\chi^2=96,57$; $p<0,001$). Лиц со смешанным типом реагирования среди представителей аборигенного населения также достоверно

больше, чем среди коренных жителей "нетитульных" наций и мигрантов 1-го поколения (анализ этого преобладания будет дан ниже).

Такие же закономерности полиморфизма типов полушарного реагирования выявлены среди различных популяционных групп жителей Латвии.

Коренные жители - представители как "титульных", так и "нетитульных" наций в распределении встречаемости частот типов полушарного реагирования выявляют доминирование правополушарного типа за счет снижения левополушарного. Мигранты 1-го поколения выявляют иной характер полиморфизма - преобладание левополушарного типа реагирования, за счет снижения правополушарного ($p < 0,01$) (Табл. 16.16).

Таблица 16.16. Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределения встречаемости частот среди взрослых (старше 15 лет) жителей Латвии - представителей коренного населения "титульных" наций, коренного населения "нетитульных" наций и мигрантов 1-го поколения

Тип полушарного	Жители Латвии		
	Коренное население		Мигранты 1-го поколения
	«титульных» наций	«нетитульных» наций	
	n=38	n=61	n=66
правополушарный	0,58	0,49	0,27
левополушарный	0,33	0,39	0,63
смешанный	0,09	0,12	0,10

Выявляются такие же как и на Северо-востоке России возрастные и половые закономерности.

Межполушарная асимметрия и проблема художественного творчества

Тип полушарного реагирования в существенной степени может определить интересы и способности индивида (Gazzaniga, 1970; Hudson, 1977; Иванов, 1978; Annett, Kilshaw, 1982).

Еще задолго до открытия феномена функциональной межполушарной асимметрии И.М.Сеченов, а затем И.П.Павлов выделяли психологические типы людей, различающихся по художественному или мыслительному складу характера.

Творческая активность является самостоятельной внутренней потребностью личности и отражает ее первичный свободный потенциал (Am-

мон, 1973). Творчество есть наиболее естественная форма реализации потребности в поисковой активности (Ротенберг, Аршавский, 1984).

Можно утверждать, что в основе любого творчества (и художественного, и научного) лежат взаимодополняющие отношения между двумя типами восприятия и переработки информации, позволяющие субъекту осуществлять поисковую активность в соответствующих условиях среды обитания. Для творческого акта решающее значение имеет правополушарное мышление, создающее специфический пространственно-образный контекст, позволяющий видеть действительность во всей ее сложности и многогранности. Однако, это только первый этап творческого процесса, этап инсайта. Для того чтобы результаты деятельности пространственно-образного мышления превратились из "вещи в себе" в "вещь для нас", их необходимо проанализировать, критически оценить и организовать в некую систему, что невозможно без участия логико-вербального мышления, обеспечивающего направленность творческой активности и ограничение ее потенциальной хаотичности (Ротенберг, 1982).

В этой связи можно проанализировать особенности творчества современных художников. Не говоря уже о высокой образности классического искусства прошлого, современное авангардистское искусство также имеет четкую дихотомию от чрезвычайно насыщенной образности - правополушарности (М. Шагал, Д. Какабадзе, ранний абстракционизм В. Кандинского), до чрезвычайной абстрактности - левополушарности (Л. Малевич, поздний В. Кандинский). Список настоящих художников и той и другой направленности можно бесконечно продолжать. Однако, не выходит из этого плана и так называемое "искусство" соцреализма, парадное "искусство" приспособленчества, где, в силу исключительно социальных причин, совершенно отсутствуют какие-либо элементы творчества. Это "искусство" можно рассматривать как чисто "левополушарное" в самом плохом его выражении.

Можно предполагать, что в популяциях с преимущественно правополушарным типом реагирования должно быть значительно больше лиц, склонных к различным видам художественного творчества, в то время как в популяциях с преимущественно левополушарным типом - к научно-изобретательскому творчеству.

Необычайно высокий процент одаренных художников в странах Балтии и их творчество общеизвестно. Известны также знаменитые праздники песни, когда, кажется, поет весь народ, забыв о трудностях и горестях

повседневной жизни. Поэтому на особенности художественного творчества коренных народов Латвии останавливаться не будем.

Значительно менее известно художественное творчество народностей Севера.

Художественная сторона песенно-танцевального искусства коренного аборигенного населения Северо-востока России исследована мало, и касается в основном ритуально-мистических его сторон. Но с появлением чукотско-эскимосского ансамбля "Эргирон" стали очевидны необычайные художественные способности народов Севера и в этой области искусства. Такой пластики, в которой отражается полное слияние с живой природой, едва ли можно встретить в тех имитациях, которые предлагают нам знаменитые коллективы из Центральных районов России.

Способности к оригинальному художественному творчеству выражены чрезвычайно у коренного аборигенного населения Северо-востока России, о чем свидетельствует очень высокий процент художественно одаренных личностей в этих популяциях. Даже беглый анализ показывает, что среди коренных жителей Чукотки процент художественно одаренных личностей выше, чем среди жителей Центральных районов России. Только знаменитых художников, уникальные работы которых находятся в музеях и на выставках (к сожалению, крайне редких), в регионе проживает 0,7-0,8% от всей популяции коренных жителей Чукотки, что очевидно значительно выше, чем в европейских регионах. А уж менее "знаменитыми", но художественно одаренными являются практически все представители популяции коренных аборигенных народов Севера, находящихся в весьма неблагоприятной демографической ситуации и в условиях нарушенного культурно-хозяйственного уклада и экологического дисбаланса региона. Чрезвычайно высокий творческий потенциал северных народов отмечался многими исследователями (Богораз, 1934-1939; Меновщиков, 1961; Сергеев, 1970; Богатырев, 1971).

Исследование очень небольшой группы художников-косторезов Чукотки (Уэленские художественные мастерские) из семи человек (четыре женщины, трое мужчин) показало, что они являются лицами с резко выраженным правополушарным типом реагирования. По электрофизиологическим данным шесть из них оказались индивидами с правополушарным типом и один со смешанным (Аршавский, 1988, 2001).

В связи с этими выявленными фактами представляет интерес проанализировать особенности художественного творчества коренных жителей Северо-востока России.

Искусство Чукотки связано с художественной обработкой кости, которая в настоящее время проявляется в двух видах: резьба (скульптура) и гравировка по клыку моржа в неяркой цветовой гамме.

В этих видах художественного творчества отражается мироощущение всех северных народов, чья жизнь неотделима от природы и традиционного культурно-хозяйственного уклада (охота на морского зверя и оленеводство) и тесно связана с фольклором. Вместе с тем, фантастика здесь чаще уступает место реальному изображению жизненных ситуаций, т.е. художественная культура полностью соответствует основам культурно-хозяйственного уклада (Сергеев, 1970; Леонтьев, 1973).

Гравировка по клыку, несмотря на часто встречающиеся фольклорные мотивы, это по существу изобразительный рассказ о жизни северных народов. Реальная основа сказок является характерной чертой чукотско-эскимосского изобразительного творчества. И фольклор и гравировка несут в себе наблюдения реальной жизни, насыщенной эпизодами, происходящими в окружающей повседневности. Это искусство отражает полную связь фольклора, реальной жизни и художественного творчества. Узорами индивидуального творчества художник как бы расцветчивает фольклорные произведения. Выбирая из текста сказок определенные эпизоды и сохраняя главную сюжетную линию, художник становится создателем нового варианта сказки, участвует в продолжающемся процессе устного народного творчества (Богатырев, 1971; Митлянская, Карахан, 1987).

Традиции свободного рассказа в творчестве художников восходят к глубокой древности. Наскальные рисунки, показывают общность петрографов с современной резьбой по кости и гравюрами (Диков, 1979).

В то же время в северном художественном творчестве отражена и философия народа - совмещение реальной действительности и религиозных представлений (вера в родственную связь человека и животных, отсутствие четкой грани между жизнью и смертью, религиозно-мистические ритуалы и т.д.) (Богораз, 1934-1939; Шуберт, 1935; Меновщиков, 1961).

Несмотря на чрезвычайно выраженную конкретную структуру картины, художник, схватывая образ целиком, отказывается от излишней детализации. Человек для него не индивид, а член коллектива - типичный житель Чукотки, животные — типичные представители чукотской фауны, пейзаж — типичный пейзаж тундры.

Целостность композиции создает динамичность. Способность к исключительно образному импровизированному рисунку, чрезвычайно выраженная у эскимосов и чукчей, эвенов и коряков, приводит к тому, что,

повторяя одну и ту же тему, мастер каждый раз сочиняет новую композицию, связанную с непосредственным восприятием ежедневных наблюдений жизни природы и общества. Место, время и пространство в сказочном содержании гравюры не отделено от сюжета, где происходят события, создают динамичность, действенность образной композиции.

Такое понимание пространства вообще характерно для азиатского искусства, где конкретное содержание сюжета лишь является частью пространства. Для гравюр, а особенно для скульптуры, пространством является все окружающее. Это отличает чукотско-эскимосское искусство от традиционного европейского и сближает его с японской, китайской и, возможно, особенно с иранской миниатюрой. Выражение понятия динамического пространства достигается двумя путями: освещением поверхности и цветом. Именно это характерно для северной гравюры.

Это, прежде всего, относится к настоящему современному чукотско-эскимосскому искусству. Оно уходит к древним корням, и возродилось в начале XIX века. Многие сведения почерпнуты из разговоров с художниками Уэленских художественных мастерских и долгих, задушевных бесед с замечательной чукотской поэтессой Антониной Кымытваль и исследователями современной социальной структуры Чукотки Виталием Задориным и Александром Вольфсоном.

Сказанное является отражением того, что чрезвычайно выраженная творческая поисковая активность художников Чукотки связана с их исключительной доминантностью пространственно-образного (правополушарного) мышления, характерного для популяции в целом.

Генетические механизмы

Изучение генетики поведения человека основывается на анализе дискретных и наследственно детерминированных признаков, ассоциируемых с теми или иными особенностями психологических характеристик индивида, а также на анализе ряда количественных психологических признаков в семьях и у близнецов.

К настоящему времени изучены особенности поведения человека при различных геномных, хромосомных и точных мутациях; показана наследуемость интеллекта. Установлено также, что индивидуальные особенности электроэнцефалограммы отражают специфику функционирования головного мозга, и эти особенности ЭЭГ в значительной степени наследственно обусловлены (Vogd, 1970; Мешкова, 1976, 1978).

Косвенные методы оценки типа полушарного реагирования, основывающиеся на определении профиля межполушарной асимметрии по ведущим сенсомоторным признакам, только в какой-то мере выявляют особенности межполушарных отношений, и генетический анализ этих особенностей дал достаточно противоречивые результаты. Они не дают четкого представления о том, наследуется ли межполушарная асимметрия и каким путем. Одни авторы утверждают возможность наследования и правополушарности, и левополушарности, другие считают, что наследуется только доминантность левого полушария. Дебатируется также вопрос о ядерном и цитоплазматическом характере наследования. Однако установка генетических моделей методически сложна, и часто их невозможно проверить соответствующим образом (Annett, 1964; Dryden, 1975).

Тем не менее, возникает вопрос, обусловлен ли характер доминирования одного из полушарий биологически, или межполушарная асимметрия является фактором социального общения? Альтернативная постановка этого сложного вопроса и однозначный ответ на него представляется ошибочным. Бесспорно, без выраженной биологически обусловленной предпосылки было бы невозможно формирование функциональной межполушарной асимметрии. Иными словами сам феномен межполушарной асимметрии является признаком видовым, закрепленным в генотипе человека, и отличающим его от всех других биологических объектов. Но для того, чтобы эти предпосылки могли реализоваться, необходимо своевременное и интенсивное социальное общение. То есть тип полушарного реагирования является признаком фенотипическим и индивидуальным.

Если характер социальных контактов имеет столь большое значение, то можно предполагать, что способность к воспроизведению левополушарного типа реагирования обусловлена, в основном, механизмами культуральной преемственности или социального наследования, в то время как в наследовании правополушарного типа реагирования может иметь значение генетический механизм (Давиденков, 1947; Дубинин, Шевченко, 1976; Clare, Stanley, 1979; Глезерман, 1982; Bateson, 1984; Эрман, Парсонс, 1984; Пузырев, Абанина, Назаренко, Лемза, Острцова, Галактионов, Панфилов, Салюков, 1985; Эфраимсон, 1995).

Межэтнические различия

Аборигенное население Северо-востока составляют различные этнические группы, отличающиеся друг от друга особенностями культурно-

хозяйственного уклада, характером расселения и производственной деятельности. И если экологические факторы, опосредованные через образ жизни людей, будут влиять на особенности распределения частот фенотипов, то мы вправе ожидать межполушарных различий фенотипических структур в популяциях этих групп коренных жителей региона (Соловенчук, 1984, 1984; Соловенчук, Гельфгат, 1985; Соловенчук, Глушенко, 1985).

Электрофизиологические исследования выявили неодинаковый полиморфизм типов полушарного реагирования среди различных этнических групп коренного населения, проживающего на Чукотке и Камчатке (Соловенчук, Аршавский, 1988; Аршавский, Соловенчук, 1989; Аршавский, 1988, 2001) (Табл. 16.17).

Таблица 16.17. Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределения встречаемости частот среди представителей различных этнических групп аборигенного населения Севере Востока. (испытуемые старше 10 лет)

Тип полушарного реагирования	Эскимосы	Чукчи береговые	Чукчи оленные	Эвены	Коряки	Чуванцы	Якуты колымские	Ительмены
	n=37	n=145	n=152	n=174	n=181	n=15	n=121	n=90
правополушарный	0,57	0,54	0,76	0,70	0,72	0,67	0,13	0,22
левополушарный	0,19	0,25	0,13	0,15	0,16	0,13	0,19	0,23
смешанный	0,24	0,21	0,11	0,15	0,12	0,20	0,68	0,55

Исследование распределения частот фенотипов в популяциях аборигенного населения показало, что во всех этнических группах (кроме колымских якутов и ительменов) преобладает правополушарный фенотип.

Это согласуется с литературными данными, в которых утверждается, что этот тип характерен для популяций, менее приобщенных к научно-техническому прогрессу. Действительно, до социально-экономических преобразований коренное население было минимально приобщено к достижениям научно-технического прогресса. Однако такое одностороннее утверждение можно подвергнуть сомнению и здесь надо искать иное объ-

яснение.

По соотношению фенотипов эскимосы очень близки к береговым чукчам и эти две этнические группы существенно отличаются от оленных чукчей, коряков и эвенов, которые имеют сходное распределение фенотипов. Отличие эскимосов и береговых чукчей от остальных этнических групп обусловлено повышением у них встречаемости частот левополушарного и смешанного типов за счет снижения правополушарного.

В таблице 16.18 приведены результаты попарного сравнения основных параметров критерия идентичности популяций коренного населения между собой и по отношению к пришлому населению Колымы. Как видно, эскимосы и береговые чукчи, не различаясь между собой, достоверно отличаются от остальных этнических групп, которые также практически не различаются между собой. Все популяции коренного населения достоверно отличаются от пришлого, но эскимосы и береговые чукчи фенотипически ближе к пришлым по сравнению с оленными чукчами, коряками и эвенами.

Таблица 16.18. Попарное сравнение фенотипических различий по критерию сходства (R_{+SR}) между этническими группами лиц старше 10 лет.

Группы сравнения	Эскимосы	Береговые чукчи	Оленные чукчи	Коряки	Эвены
Береговые чукчи	0,9972± 0,0068	—	—	—	—
Оленные чукчи	0,9786± 0,0189 ***	0,9755± 0,0127 **	—	—	—
Коряки	0,9836± 0,0162**	0,9834± 0,0101*	0,9992± 0,0023	—	—
Эвены	0,9902± 0,125*	0,9887± 0,0091	0,9985± 0,0030	0,9978± 0,0035	—
Пришлое население	0,9331± 0,0303***	0,9560± 0,0134**	0,8901± 0,0203***	0,9113± 0,0171***	0,9073± 0,0178***

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Степень фенотипических различий межполушарных особенностей между популяциями коренного населения согласуется с данными о степени генетических различий между ними. Генетические дистанции, оцененные по 17 полиморфным локусам, возрастают в направлении эскимосы — береговые чукчи — оленные чукчи — коряки — эвены. При этом степень генетических различий положительно коррелирует с географиче-

скими расстояниями между местами расселения популяций, а также с демографическими различиями, отражающими степень экологического несходства популяций (Соловенчук, 1984). Некоторое несоответствие в выраженности степени различий между популяциями по фенотипам полушарного реагирования и генотипом биохимических полиморфных белковых локусов может быть обусловлено тем, что первые согласуются в основном с типом культурно-хозяйственной деятельности и отражают особенности психической адаптации, а вторые отражают особенности экологии и адаптации каждой популяции в целом. Нами действительно не отмечено корреляции фенотипических различий по межполушарным отношениям со степенью генетических и демографических различий между популяциями ($R=0,231$ и $0,371$ соответственно; $p>0,1$ в обоих случаях).

Несколько иную картину полиморфизма типов полушарного реагирования выявили колымские якуты и ительмены Камчатки (Табл. 16.17).

Исследование группы якутов показало, что значительное большинство испытуемых имели смешанный тип полушарного реагирования, поскольку при нагрузках на правое полушарие они отвечали усилением корреляционных связей в правой гемисфере (как представители аборигенного населения), а при нагрузках на левое полушарие — усилением корреляционных связей в левой гемисфере (как представители пришлого населения). Следует отметить, что эта группа исследовалась не непосредственно в поселках Якутии, а в г. Магадан и состояла из студентов.

Группа ительменов также оказалась в основном представлена лицами со смешанным типом реагирования. (Различия между группами якутов и ительменов не достоверны - $p>0,05$. Различия между всеми другими группами высоко достоверны — $p<0,001$; χ^2 между группами пришлых и якутов — 194,11, между группами якутов и аборигенов палеазиатских этносов — 233,62).

Исследования межэтнических различий фенотипического полиморфизма типов полушарного реагирования среди коренных жителей Северо-востока России, принадлежащих к “нетитульным” нациям, и среди пришлого населения не проводились.

Исследования, проведенные в Латвии, так же не учитывали межэтнических различий в полиморфизме типов полушарного реагирования среди коренных жителей, принадлежащих как к “титульным” нациям (латыши, латгальцы), так и к “нетитульным” нациям и среди мигрантов 1-го поколения. Все представители последних двух групп могли быть описаны термином “русские”, поскольку именно русский язык являлся для них объединяющим началом — языком межнационального общения.

Исключение здесь составляют рижские евреи (дети старших классов еврейской средней школы), исследованные не электрофизиологическим методом, а с помощью теста Бензигер. В этой группе в структуре полиморфизма встречаемости частот типов полушарного реагирования выявлена чрезвычайно высокая представленность смешанного фенотипа по сравнению с другими группами коренных жителей Латвии (табл. 16.19).

Таблица 16.19. Распределение встречаемости частот типов полушарного реагирования, выявленных с помощью теста Бензигер, у жителей Латвии (испытуемые старше 15 лет)

Популяционная группа	n	Тип полушарного реагирования		
		правополушарный	левополушарный	смешанный
Коренные жители	148	0,59*	0,23	0,18
в том числе рижские евреи	49	0,27	0,17	0,56*

* $P < 0,05$

Следует только напомнить, что тест Бензигер дает определенное завышение встречаемости частот правополушарного и смешанного фенотипов и занижение левополушарного.

Исследование семей

Для анализа соотношений роли генотипа и среды в формировании типа переработки информации и характера наследования типа полушарного реагирования обследованы семьи, в которых учтен хотя бы один из родителей (273 потомка), в их числе семьи, где учтены оба родителя (69 потомков) (Соловенчук, Аршавский, 1988; Аршавский, Соловенчук, 1989; Аршавский, 1988, 2001). Количество исследованных семей коренного и пришлого населения приведено в табл. 16.20.

Таблица 16.20. Количество обследованных семей на Северо-востоке России

Группы семей	Всего семей - п	в т.ч. семьи		Матери	Отцы	Возраст детей (лет)		
		полные	неполные			6-9	10-14	15-20
Коренные жители	121	35	86	108	48	77	82	86
Некоренные жители	14	7	7	13	8	5	15	8
Всего семей	135	42	93	121	6	82	97	94

Сходство тех или иных параметров может определяться большой общностью средовых факторов в семье, поэтому для анализа отбирались такие семьи, где родители, в силу производственной необходимости, значительную часть времени проводили в оленеводческих бригадах, а дети обучались в школах-интернатах.

Электрофизиологический анализ показывает, что и по отцовской (коэффициент взаимной сопряженности $K=0,347$), и особенно по материнской линии ($K=0,501$) имеется выраженная направленность к передаче по наследству типа полушарного реагирования ($p<0,01$), которая более четко прослеживается в наследуемости правополушарного и смешанного типов и в меньшей степени – левополушарного. В таблицах 16.21 и 16.22 приведены частоты фенотипов межполушарных взаимоотношений у детей в зависимости от фенотипа одного или обоих родителей. При этом учитывались потомки старше 10 лет, что обусловлено временем окончательного становления типа полушарного реагирования.

Таблица 16.21. **Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределение встречаемости частот среди детей старше 10 лет, матери и отцы которых имеют различный тип полушарного реагирования)**

Фенотип родителей	n родителей	Фенотип детей					
		правополушарный		левополушарный		смешанный	
		n		n		n	
правополушарный							
у матерей	58	44	0,666	5	0,063	11	0,271
у отцов	23	15	0,624	6	0,125	10	0,250
левополушарный							
у матерей	25	11	0,306	14	0,429	10	0,265
у отцов	13	5	0,375	7	0,292	7	0,333
смешанный							
у матерей	15	7	0,333	9	0,111	12	0,558
у отцов	11	4	0,317	4	0,182	10	0,501

Таблица 16.22. Полиморфизм типов полушарного реагирования (распределение встречаемости частот среди детей старше 10 лет, родители которых имеют одинаковый или различный тип полушарного реагирования)

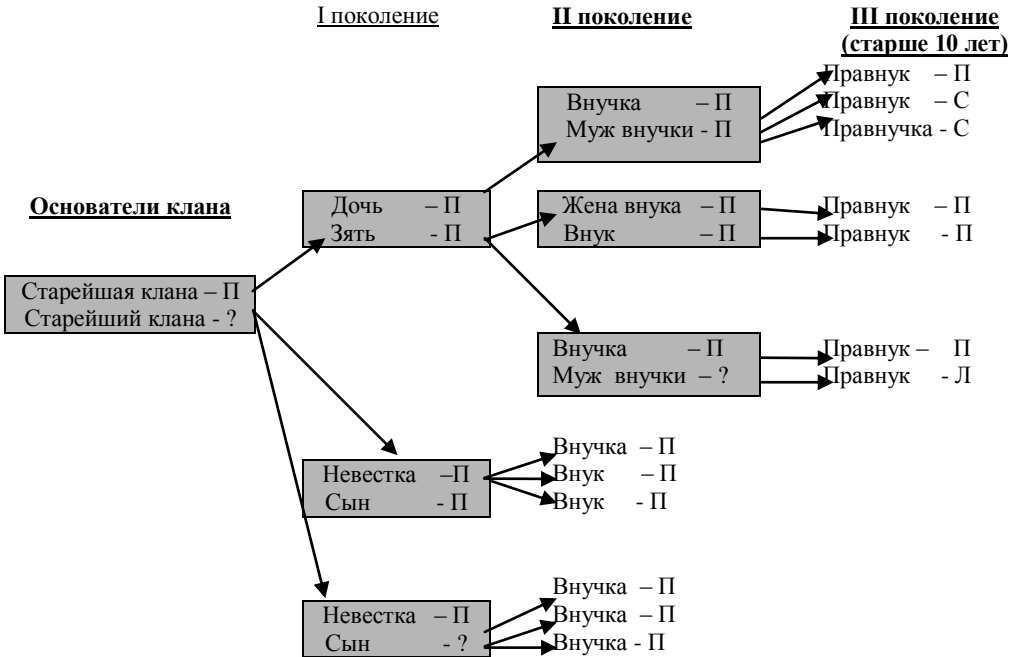
Фенотип родителей: матери (вверху) отцы (внизу)	n родителей их пар	Фенотип детей					
		правополушарный		левополушарный		смешанный	
		n		n		n	
Правополушарный правополушарный	8	6	0,786	1	0,071	2	0,143
левополушарный левополушарный	4	3	0,332	2	0,222	4	0,447
смешанный смешанный	7	2	0,338	1	0,081	4	0,581
Правополушарный левополушарный	3	2	0,330	3	0,341	3	0,329
левополушарный правополушарный	2	1	0,502	1	0,250	1	0,251
смешанный правополушарный	5	4	0,421	3	0,097	5	0,497
смешанный левополушарный	2	2	0,249	2	0,250	4	0,502
правополушарный смешанный	3	1	0,330	2	0,341	1	0,329
левополушарный смешанный	1	1	0,251	1	0,502	1	0,249

Проводилось три типа сопоставлений: мать — потомки; отец — потомки; родители — потомки. Такой отдельный анализ целесообразен из тех соображений, что если средовые факторы способствуют большей представленности левополушарности, то в силу особенностей образа

жизни коренного населения этот признак будет больше передаваться по отцовской линии, но, поскольку дети больше контактируют с матерью, то “социальное наследование” правополушарности должно иметь больший удельный вес по материнской линии. Из данных, приведенных в таблицах, видно, что во всех трех типах сопоставлений прослеживается четкое влияние семейных факторов.

Анализ коэффициентов взаимной сопряженности показал значительное сходство в моделях родители — потомки (χ^2 мать - потомки - 44,297, отец - потомки - 11,22, родители - потомки - 52,160; $P < 0,025 - 0,005$). Из приведенных значений χ^2 видно, что коэффициент взаимной сопряженности выше в сопоставлении мать—дети, чем отец—дети. Поскольку значение χ^2 прямо зависит от количества обследованных, это может объясняться большим количеством пар матери — дети. Во избежание такого влияния число детей из семей, где обследованы матери, стандартизировано по числу детей в семьях, где обследованы отцы. После стандартизации χ^2 составил 22,160 и 11,220 в семьях, где обследованы соответственно матери и отцы. Большая наследуемость типа межполушарных взаимоотношений по материнской линии может объясняться тем, что у женщин языковые и пространственные способности более билатерализованы, чем у мужчин, а также большим сходством средовых факторов у матерей с детьми, чем у отцов и детей. Таким образом, данные о семьях подтверждают очень большую роль генетического фактора в становлении типа полушарных взаимоотношений.

Приведем данные генеалогического древа одного семейного клана (эвены).



Примечание: в рамках: сверху — матери, снизу — отцы.

Буквами обозначен тип полушарного реагирования:

П — правополушарный, Л — левополушарный, С — смешанный; ? — неисследованный родитель.

Можно сделать достаточно определенный вывод о прямом наследовании правополушарного типа реагирования (в I и II поколениях – 100%, в III поколении – 57,1%). В III поколении отмечается расщепление типов полушарного реагирования.

Появление среди семи правнуков (одна девочка, шесть мальчиков) двух индивидов со смешанным типом (28,6%) и одного — с левополушарного (14,3%) может объясняться либо типом межполушарной асимметрии необследованных родителей и прародителей (отца, прадеда), либо полом испытуемых (из двух индивидов со смешанным типом одна девочка и один мальчик, а индивид с левополушарным типом - мальчик), либо изменением социальных условий в регионе (система раннего воспитания и школьного образования).

Проявление левополушарности у детей правополушарных родителей, равно как и правополушарности у детей левополушарных родителей, может указывать на влияние средовых факторов в становлении того или иного фенотипа, но при этом необходимо иметь в виду более сложный механизм наследования.

Из данных таблиц 16.21 и 16.22 видно также, что смешанный тип полушарного реагирования не является каким-либо мало дифференцированным фенотипом, а представляет собой самостоятельный наследуемый тип. О самостоятельном характере наследования смешанного типа говорит и распределение типов полушарного реагирования у метисов, один из родителей которых был европейцем. Эти испытуемые идентифицировали себя с аборигенным населением. Перераспределение типов полушарного реагирования идет не за счет увеличения индивидов со смешанным типом, а за счет изменения соотношений между правополушарным и левополушарным типами реагирования.

Вряд ли однолокусная или двухлокусная модели наследования типа межполушарных отношений, которые оценивались по руке индивидов, имеют реальную основу (Annett, 1964; Levy, 1980), тем более что тип руки не отражает тип полушарного реагирования. Значительная часть левшей являются таковыми в силу незначительных травм головного мозга на стадии раннего онтогенеза (Vafcan, Dibb, 1973; Спрингер, Дейч, 1983; Доброхотова, Брагина, 1994). Кроме того, диагностика руки вызывает ряд затруднений, поскольку часть индивидов не может быть четко отнесена к право- или леворуким. Не получено также никаких подтверждений в пользу гипотезы о цитоплазматической наследственности в проявлении межполушарной асимметрии (Annett, 1964).

Более реалистичским подходом к наследованию типа руки может быть гипотеза о наличии гена “правого сдвига”, которым обладает большая часть людей. При отсутствии этого гена индивид может стать левшой или правой в зависимости от факторов внешней среды (Morgan, 1977).

Исследование близнецов

Среди исследованных сорока пар близнецов (27 пар дизиготных и 13 пар монозиготных) оказались индивиды, представленные всеми тремя типами полушарного реагирования. У пар монозиготных близнецов отмечено 100% совпадений типа полушарного реагирования; у дизиготных близнецов такое совпадение отмечалось только в 43% случаев. Исследование сенсомоторных проб у близнецов также выявило неодинаковое их совпадение у моно- и дизиготных близнецов. У остальных исследованных пар дизиготных близнецов тип полушарного реагирования не совпадал ($p > 0,1$) (табл. 16.23).

Таблица 16.23. Процент внутрипарного сходства типов полушарного реагирования и ведущих сенсомоторных признаков у близнецов

Близнецы	n пар близнецов	% сходства типов полушарного реагирования	% сходства сенсомоторных проб
Монозиготные	13	100	0
Дизиготные, совпадающие по типу полушарного реагирования	12	43	57
Дизиготные, несовпадающие по типу полушарного реагирования	15	46	49

В парах монозиготных близнецов по всем сенсорным и моторным признакам отмечалась полная (100%) инверсия ведущих признаков, у дизиготных — лишь 53%, причем она несколько больше выражена у совпадающих по типу полушарного реагирования пар и менее отчетливо — у несовпадающих (в обоих случаях различия недостоверны — $p > 0,1$). О близнецах. Это очень интересные и не очень понятные факты. Тип полушарного реагирования по ЭЭГ у монозиготов во всех исследуемых случаях совпадает, а по сенсорным и моторным ведущим признакам ни в одном случае совпадения не было. Если у одного близнеца, какой либо признак правосторонний, (например ведущая рука), то у другого он обязательно левосторонний и наоборот. И так по всем ведущим признакам. Учитывая это, едва ли можно объяснить имеющиеся в литературе данные (Collins, 1977; Мешкова, 1976, 1978, 1985) об отсутствии различий по внутрипарному сходству моно- и дизиготных близнецов.

Проведенный генетический анализ позволяет заключить, что тип полушарного реагирования является фенотипом с высоким уровнем наследуемости и может быть использован в популяционных исследованиях как интегральный маркер, отражающий психофизиологическую специфичность индивида и конкретной популяции в целом.

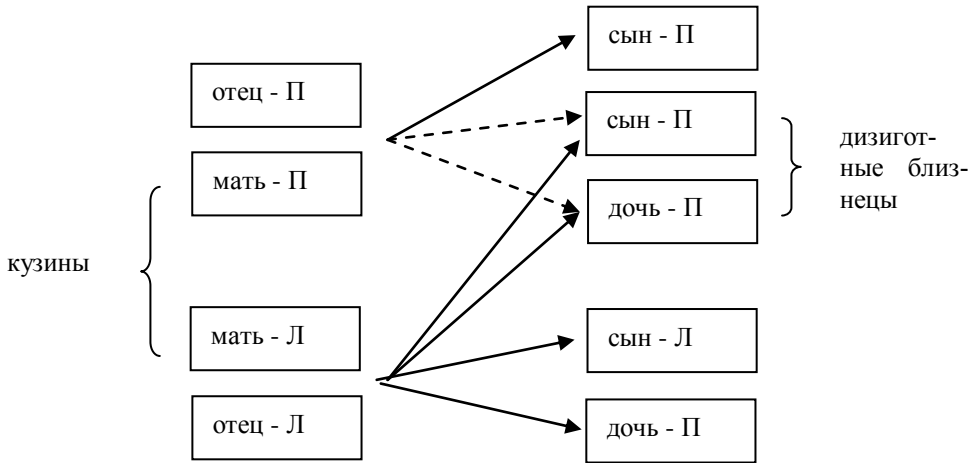
Исследование семей и близнецов подтверждают значительную роль генетических факторов в становлении типа полушарного реагирования. Наши данные пока не позволяют сделать окончательный вывод о типе наследования.

Однако к концу XX века все больше накапливается данных, которые,

не отвергая значение нервных сетей в функционировании нервной системы, все более определенно утверждают, что индивидуальные нейроны, составляющие нервные сети включенные в познавательные процессы мозга, являются значительно более сложными элементами и их деятельность не ограничивается генерацией электрических потенциалов и их передачей, но они несут специфические, генетически predetermined функции. Это, прежде всего, относится к определенной локализации центров речи и особенностям межполушарной асимметрии в различных популяциях человека (Аршавский, 2003, 2005).

Вероятно, мы имеем дело с полигенным признаком, в котором не только генетический механизм, но и культуральная преемственность имеет существенное значение.

Проведение “чистого” эксперимента, позволяющего более или менее убедительно ответить на этот вопрос, представляется крайне затруднительным. Помимо естественных трудностей подбора соответствующего материала, необходимо учитывать целый комплекс искусственных факторов, связанных с этическими моментами, сохранением семейных тайн, психологическими проблемами, преодолением бюрократических и правоохранительных препон. Все же одно такое исследование нам удалось провести. Биологические родители, лишённые в судебном порядке родительских прав, были вынуждены отдать своих малолетних детей – dizygotic близнецов – в семью своих родственников, у которых позднее родился еще один ребенок. Приемные дети (о чем они и не подозревали) воспитывались вместе с биологическим ребенком приемных родителей, а своих биологических родителей и их детей, родившихся позже, воспринимали лишь как изредка заходящих в гости родственников. У родителей и детей (старше 10 лет) выявлено следующее распределение типов полушарного реагирования.



Примечание: Сплошными стрелками соединены биологические родители и дети; пунктирными стрелками – приемные родители и дети. Буквами обозначен тип полушарного реагирования: П – правополушарный, Л – левополушарный

Приведенное наблюдение может указывать на значительную роль фактора культуральной преемственности в наследовании типов полушарного реагирования.

Механизмы культуральной преемственности

Человек это такой биологический вид, который выделился из животного мира, создав культуру, являющуюся результатом интеллекта. Культура развивается и сохраняется в поколениях не генетическим путем, а в результате культуральной преемственности, передающейся устной и письменной речью. Культура вырабатывает общественное сознание, которое наследуется последующими поколениями и формирует психологические особенности популяции гораздо более эффективно, чем генетические факторы, определяющие психологический статус индивида.

Векторная направленность полушарного доминирования может быть обусловлена культурными и этнопсихологическими особенностями среды обитания, и среда способствует закреплению этих особенностей по меха-

низму группового отбора или преемственности, что и обеспечивает удовлетворительную психическую адаптацию.

Ясно, что представители различных этнических групп неодинаково используют функциональные способности левого и правого полушарий для восприятия и переработки информации, и каждый индивид может быть оценен по преимущественному использованию этих способностей. Отсюда и обнаруживается специфика межполушарных отношений у представителей определенных этнических культур (Давиденков, 1947; Bogen, Desare, Ten Hauten, Marsh, 1972; Bafcan, Dibb, 1973; Zook, Dwyer, 1976; Ten Hauten, Hynd, Teeter, Stewart, 1980; Эрман, Парсонс, 1984; Moss, Davidson, Saron, 1985).

Результаты проведенных исследований (Аршавский, 1988, 2001) позволяют сделать вывод о том, что доминирующие способы переработки информации у коренного и пришлого населения Северо-востока России различны. Коренные аборигенные народности, формирование психической деятельности которых происходило в условиях, требующих быстрого осознания всех аспектов ситуации и четкой пространственной ориентировки, обнаруживают большие возможности включения и использования функциональных систем правого полушария, связанного с образным типом переработки информации.

Различия встречаемости частот фенотипов полушарного реагирования у этнических групп Северо-востока России хорошо согласуется с несходством культурно-хозяйственного уклада в изученных популяциях, что может быть подтверждением экологической обусловленности частот фенотипов. Эскимосы и береговые чукчи являются представителями культурно-хозяйственного уклада охотников на морского зверя, а остальные группы представляют собой в основном оленеводов. Охота на моржей и, особенно на китов всегда была коллективной, где успех целиком зависел от слаженного взаимодействия целой группы, а, следовательно, межличностные взаимоотношения имели жизненно важное значение, что могло способствовать большей вербализации функций мозга. Оленеводство же, а еще в недавней истории охота на дикого оленя, было занятием семейным, где важнее ориентация на местности и одномоментный охват всех существенных связей. Косвенным подтверждением сказанного может являться и характер расселения изученных этнических групп. Если морские охотники издревле жили в коллективных поселениях, то стойбища кочевников-олeneводоов были представлены преимущественно семьями.

Исследования, проведенные в Латвии, также выявили очень высокую представленность правополушарного фенотипа среди коренного населе-

ния, относящегося к “титульным” нациям. (Возможно, это относится и к другим народам Балтии, как балтской, так финно-угорской группы). Здесь нужно рассмотреть некоторые аспекты культуры. Одина из причин этой психофизиологической особенности может быть связана с тем, что латышский народ до сих пор не утратил связи с землей, преданности ей, что и служит своеобразным демпфером урбанистической направленности развития европейской цивилизации. К этому следует добавить относительно позднее утверждение в полном объеме христианства со значительным сохранением языческих корней. Замечательный праздник Лиго остается более близким народной душе, чем Рождество и Пасха и до сих пор является центральным праздником года латышей. Следствием такого типа мышления является и особое отношение латышей к своему фольклору, который не устарел, а представляет органическую часть повседневной жизни народа, мироощущения, мотивов и типов поведения. Здесь особенно надо отметить дайны – очень короткие песни, выражающие настроение, раздумье, мечту. Практически у каждого латыша своя песня – дайна. Здесь и такая черта характера, которая определяется как *latviešu sīkstums* (способность выстоять, упорство в борьбе), очень бережное отношение к традиционной форме и чрезвычайно высокая представленность художников (имеется в виду не только художественное творчество, но и отношение к любому труду как к творчеству). Все это свидетельствует о таком типе мышления, который оперирует не столько словами, сколько образами. Подобное восприятие мира в наши дни несколько необычно для народов европейской культуры – они это в значительной мере просто утратили.

У пришлого населения, как на Северо-востоке России, так и в Латвии, формирование психической деятельности которого происходило в Центральных районах России, т.е. в условиях, требующих активного включения логического анализа, в процессе постнатального онтогенеза обнаруживаются большие возможности включения и использования функциональных систем левого полушария, связанного с вербальным типом переработки информации, в то время как образный, правополушарный тип организации контекста у них выражен значительно слабее.

Столь значительные различия во встречаемости частот типов полушарного реагирования между коренным и пришлым населением могут объясняться тем, что коренное население, сравнительно недавно приобретенное к достижениям научно-технического прогресса, на протяжении всей предшествующей истории развития представляло собой тип цивилизации, максимально использующий пространственно-образный тип восприятия и переработки информации. Левополушарный же тип преобладает в популяциях с высоким уровнем социально-экономических отношений.

Тип полушарного реагирования для любой популяции всегда является признаком полиморфным. Когда мы говорим, что для той или иной группы характерен определенный тип переработки информации, то имеем в

виду отнюдь не абсолютное, а лишь статистическое преобладание индивидов с правополушарным или левополушарным фенотипом.

Именно полиморфизм психофизиологической структуры популяции является основой высоких потенциальных возможностей эффективной творческой деятельности и психической адаптации ее индивидов. Здесь мы имеем дело с общебиологическим законом, действующим на любом уровне организации системы – чем выше полиморфизм, тем надежнее популяционная структура, в том числе и структура этноса. Игнорирование этого закона чревато и губительно для личности, популяции, этноса и человечества в целом.

Более того, в любой популяции имеется какое то (как правило, небольшое) число индивидов с наиболее адаптивным смешанным типом полушарного реагирования, у которых одинаково легко включается тот или иной тип переработки информации, в зависимости от характера задачи, предлагаемой конкретной ситуацией. Выявлены и целые популяции, в которых преобладает встречаемость частот смешанного фенотипа. Это выходцы из совершенно иной социальной среды, имеющие многовековые традиционные связи с европейской цивилизацией, но не утратившие этнической самобытности. На Северо-востоке России такими популяциями являются колымские якуты, которым европейская культура ненасильственно в течение трехсот лет прививалась через христианство, и ительмены Камчатки, представляющие собой потомков исторической смеси коренных камчадалов с русскими колонизаторами-казаками.

В Латвии популяцией со смешанным типом реагирования, очевидно, является группа рижских евреев, что возможно связано с традициями семейно-религиозного еврейского воспитания. Система образования в традиционном еврействе диаметрально противоположна как европейской, условно обозначаемой "западной", школе, активно развивающей творческие возможности логико-вербального, научного, изобретательского мышления (но тормозящей образное), так и разнообразным "восточным" школам, активно развивающим творческие возможности пространственно-образного, художественного мышления (но не способствующим развитию логического). Высокий уровень поисковой активности, чему способствует система воспитания и образования в еврейской религиозной школе, формирует гибкий и многозначный тип мышления, - наиболее адаптивный смешанный тип полушарного реагирования (Аршавский, Ротенберг, Рутман, 1988).

Несмотря на принципиально различные механизмы становления и закрепления смешанного типа у представителей этих популяций, причины этого феномена можно проследить в особенностях культур и в системе воспитания внутри этих групп. Преобладание в популяции смешанного типа реагирования делает эти народы наиболее адаптированными и жизнеспособными в любых условиях среды обитания, о чем свидетельствует как древняя, так и современная история их развития.

Таким образом, у представителей определенных популяций, из поколения в поколение подверженных воздействию определенных факторов среды, в процессе группового отбора, по механизмам культуральной преемственности и наследования, а также вследствие самых ранних и продолжительных контактов с родителями, формируется и закрепляется такой тип восприятия и переработки информации, обусловленный межполушарной асимметрией мозга, который обеспечивает оптимальное проявление поисковой активности и функционирование субъекта и популяции в целом применительно к условиям данной среды и типу культурно-хозяйственного уклада и деятельности.

В наследовании типов полушарного реагирования, наряду с генетическими факторами, решающая роль принадлежит культуральной преемственности в организации поведения, направленного на сохранение целостности всех тех качеств, которые составляют глубинную сущность мироощущения, форму человечности, ценностный ориентир конкретной популяционной группы. Эта преемственность передается в самом раннем детстве, что называется, “с молоком матери”. В этот критический период правополушарность родителей (особенно матери) “как ключ” подходит “к замку” правополушарного доминирования ребенка и может закреплять его.

Иными словами, характерный для популяционной группы тип восприятия и переработки информации, обусловленный функциональным относительным доминированием правого или левого полушария мозга, преимущественная картина мира, выстраиваемая ее носителями, формируется и закрепляется на основе группового отбора и преемственности культурного наследия.

Такой подход согласуется с представлениями Л. Выготского (1933, 1983) о том, что сложные психические процессы формируются в ходе исторически обусловленных видов практической и теоретической деятельности и изменяются по мере осуществления этой деятельности.

Некоторые педагогические проблемы

Обучение восприятию мира с помощью логической модели не должно мешать исходной способности воспринимать мир с помощью образной модели. Задача педагогики в том и состоит, чтобы добиться максимального развития у ребенка логического мышления при минимальном ограничении и даже дальнейшем углублении образного типа мышления. Такая

направленность образования была бы идеальной. Однако, поскольку наше современное общество, с его стремлением к максимальной урбанизации и отрыву от земных корней, построено в основном на восприятии рациональной, логической информации, то и существующая система образования строится, в основном, на восприятии логических схем обучения, рассчитанных на активизацию преимущественно структур левого полушария. Способности к образному мышлению и организации многозначного контекста существующей системой образования не только не стимулируются, но и активно подавляются. Упор в системе современного европейского образования на приобретение вербальных навыков и развитие аналитического мышления обуславливает пренебрежение к развитию важных невербальных способностей (Bmmback, Staton, 1982; Pappas, 1983; Стоуне, 1984; Аршавский, 1988, 2001; Аршавский, Ротенберг, 1991, 1991; Виллар, 1988).

Изложенные выше факты о принципиальных различиях в полиморфизме фенотипов полушарного реагирования в популяциях, где доминируют индивиды с правополушарным или левополушарным типами совершенно в иной плоскости заостряют эту педагогическую проблему.

С точки зрения особенностей преимущественного типа восприятия мира преподавание в средней школе, основанное на традиционных европейских методах со значительным приматом логико-вербальных способов обучения, для лиц с доминирующим пространственно-образным типом переработки информации не является адекватным. Об этом, прежде всего, свидетельствует анализ успеваемости детей с различным типом реагирования, проведенный отдельно по гуманитарным и точным предметам.

Из данных табл. 16.24 видно, что индивиды с левополушарным типом более успешно осваивают точные науки, а с правополушарным - успешнее справляются с гуманитарными предметами ($\chi^2=30,52$; $P<0,001$). Наибольших успехов по всем предметам достигают индивиды со смешанным типом реагирования, которых, к сожалению, мало среди всех исследуемых популяций.

Таблица 16.24. Успеваемость детей старших классов в зависимости от типа полушарного реагирования.

Тип реагирования	n	Учебные предметы	Хорошая успеваемость (%)
правополушарный	187	точные	37
		гуманитарные	71
левополушарный	96	точные	79
		гуманитарные	50
смешанный	51	точные	70
		гуманитарные	76

Примечание: точные предметы - математика, физика, химия; гуманитарные предметы - география, история, литература

Выбор высшего образования так же связан с типом полушарного реагирования индивида (табл. 16.25).

Таблица 16.25. Процентная представленность индивидов с различным типом полушарного реагирования среди студентов факультетов точных и гуманитарных наук

Тип реагирования	% обучающихся на факультетах			
	Магаданский университет		Латвийский университет	
	физико-математический	биологический, педагогический	физико-математический	биологический, педагогический, психологический
	n=85	n=108	n=25	n=63
правополушар-	38	54	36	59
левополушар-	51	33	52	36
смешанный	11	13	12	9

Роль отмеченных различий в проявлениях межполушарной асимметрии необходимо учитывать в процессе обучения.

В то же время, развитие методов преподавания в школе шло в направлении разработок и построения логических схем обучения, требующих активного участия в переработке информации систем левого полушария. Пожалуй, наиболее законченное выражение эта направленность получила в методике преподавания физики, и даже некоторых гуманитарных дис-

циplin, по системе «опорных знаков», разработанной В.Шаталовым (Шаталов, Шейман, 1978). В ее основе лежит построение функциональных схем и взаимосвязей между функциональными блоками. Эта методика возможно полезна для индивидов с доминирующим левополушарным типом переработки информации.

Если же у ребенка образный тип мышления закрепляется, и он просто не в состоянии воспринять эти логические схемы, тогда он с первых школьных лет оказывается в условиях фактической дискриминации по сравнению с детьми, у которых доминирует логический тип мышления. Однако способности к образному мышлению, к организации многозначного контекста существующей системой образования не только не стимулируются, но даже подавляются. Даже уроки литературы основаны на формально-логическом анализе произведений мировой культуры, что в конечном итоге у многих детей отбивает интерес к чтению. Введение повсеместно таких методик едва ли будет способствовать достижению гармоничного развития психики, что в конечном итоге может привести к обеднению творческих возможностей индивида, повышению риска развития состояния «обученной беспомощности» (Seligman, 1975) и нарушению психической адаптации ребенка.

Совершенно очевидно, что методики преподавания должны способствовать развитию логико-вербального мышления не путем его непосредственной активации, а через активацию образного мышления. Дети, особенно те, у которых преобладает образный тип переработки информации, должны ставиться в условия, провоцирующие "открытия" (что неизбежно связано с активацией образного мышления). Они должны проходить в своем познании естественный путь от "озарения" - через эксперимент - к формулированию закона. Такая психофизиологически обоснованная система образования обеспечила бы усвоение логически строгих законов "точных" и естественных наук, однозначных связей между предметами и явлениями, и тем самым способствовала бы развитию вербально-знакового мышления. С другой стороны, такая педагогическая система не вызывала бы отвращения к гуманитарным дисциплинам, поскольку при этом не подавляются, а напротив, обогащаются возможности образного мышления, необходимого не только для полноценного эстетического развития, но и для любого активного творчества (Фейгенберг, 1981; Ротенберг, 1982).

Педагогическая наука и практика должны быть направлены на поиск и апробацию новых методов преподавания, основанных на максимальном использовании возможностей образного типа переработки информации.

Пока таких методов немного, однако, они имеются даже для преподавания точных наук. Так московский педагог Л.Нотов (Нотов, 1971) в противовес методу «опорных знаков» В.Шаталова разработал метод преподавания физики, в основе которого лежит не изучение абстрактных физических формул с последующей экспериментальной демонстрацией (как правило, редкой и не очень убедительной), а напротив - постановка самими учениками элементарного, красивого и увлекательного эксперимента, почти не требующего дополнительных материальных затрат, по результатам которого дети сами выводят основные физические закономерности.

Разработка подобных методов преподавания для большинства, а возможно и для всех школьных предметов будет целесообразна, так как у всех детей до определенного возраста образное мышление преобладает над логическим. Даже овладение такой чисто "левополушарной" функцией, как чтение, на начальных этапах обучения требует активного участия образного типа восприятия мира (Sadick, Ginsburg, 1978; Helliger, Webster, 1979; Kerr, Foulkes, 1981).

Но придумывать и реально претворять в жизнь такие методы хлопотно и далеко не всякому педагогу под силу. Очевидно, дело здесь не только в низком профессионализме педагогов. Многие из них могут искренне считать, что дети с доминирующим образным типом мышления являются не особым природным ресурсом человечества, не богатством человеческого вида, а ошибкой природы. Такой подход не только не гуманен, но и расточителен, поскольку подавление возможностей образного мышления обедняет популяцию (и человечество в целом), нарушая принцип дополнительности.

Из всего вышесказанного следует, как существенно с самых ранних лет правильно строить воспитание и обучение, ориентируя их на развитие образного мышления, что бы впоследствии оно не оказалось скованным рассудочными рамками. Но для этого надо, прежде всего, переориентировать методики школьного образования, направив их на максимальное использование способности образного мышления детей, необходимого для любой творческой активности.

Между тем для появления новых школьных методик и программ необходимо, прежде всего, изменить принципиальное отношение к иному типу мышления как к "ненормальному", исключить расовый по существу подход, прикрывающийся демагогическими заклипаниями о равенстве. Этот подход, не желающий учитывать естественных различий между популяционными группами, не позволяет многим их представителям максимально использовать свои способности. И в конечном итоге у многих из них развивается "обученная беспомощность", они не видят никаких перспектив для своего естественного развития и не в состоянии выдержать конкуренции со сверстниками, искусственно поставленными в более выгодные условия.

Это, прежде всего, относится к детям коренных народностей Севера, у которых доминирует образный правополушарный фенотип, вынужденных к тому же обучаться не на родном, а на русском языке. В результате этого они с первых школьных лет ставятся в менее выгодные условия по сравнению с детьми пришлого населения.

Аналогичная ситуация может сложиться в Латвии с реализацией недостаточно продуманного и в значительной степени политизированного закона о безотлагательном переводе преподавания различных специальных точных и гуманитарных дисциплин в школах национальных меньшинств с родного на государственный язык с самого раннего школьного возраста.

Международное законодательство не случайно настаивает на праве детей получать образование на родном языке, особенно в основной школе (Мангли, 1999; Ставенагин, 1999). Преподавание в раннем возрасте школьных дисциплин не на родном языке не только малоэффективно, но и опасно для нормального психического развития ребенка. Возникает проблема "молчащего ребенка" - глубинная (правополушарная) мысль не получает логического завершения в поверхностном речевом (левополушарном) мышлении. Ребенок не может понять себя, раскрыть и реализовать свой творческий потенциал, а тем более донести его до преподавателя. В результате может развиваться "педагогическая запущенность" - база для гипердиагностики умственной отсталости, формирования "обученной беспомощности" и высокого риска возникновения лингвopsихозов, неврозов и психосоматических расстройств.

О так называемой умственной отсталости детей

В прямой связи с общими педагогическими вопросами находится проблема умственной отсталости детей.

Очень высокий удельный вес олигофрении, как среди детей коренных народностей, так и среди детей пришлого населения, делает исключительно актуальной задачу исследования структуры и этиопатогенеза интеллектуальной недостаточности. Постановка этой задачи обусловлена также и низким уровнем социально-трудовой адаптации этих детей, оканчивающих вспомогательные школы.

Вопрос о границах олигофрении является дискуссионным. Некоторые авторы чрезвычайно расширяют понятие олигофрении, относя сюда любое отклонение умственного развития, в том числе и некоторые нормальные варианты интеллекта, формирующиеся под влиянием наследственности или экзогенных факторов в пубертатном периоде (Jerois, 1959). Другие справедливо ратуют за резкое сужение понятия олигофрении, относя к ней лишь те формы общего психического недоразвития и отсутствие прогрессивности, в клинике которых ведущим признаком является не-

достаточность познавательной деятельности. В первую очередь из этой группы должны быть исключены интеллектуальные нарушения, в основе которых лежит только замедление темпа умственного развития в связи с неблагоприятными условиями воспитания (Сухарева, 1964).

Именно в контексте наших представлений об особенностях межполушарной асимметрии у коренного и пришлого населения Северо-востока России совместно с детским психоневрологом Л.П. Калачовой проведено клиническое, патопсихологическое и электрофизиологическое обследование учащихся вспомогательных школ, имеющих диагноз, закрепленный на медико-педагогических комиссиях, «олигофрения в стадии дебильности» (Аршавский, Калачева, 1983).

Патопсихологические методы оценки умственного развития детей отбирались с учетом преимущественного тестирования логико-вербальной или пространственно-образной сферы. Помимо общепринятых методик, используемых в работе медико-педагогических комиссий, для исследования основных психических процессов использовались невербальные методики, адресованные преимущественно правому полушарию. Они позволяют судить не только об актуальном уровне развития психики, обусловленном, помимо биологических предпосылок, образованием и воспитанием, но и о потенциальных возможностях ее развития.

Знакомство с семейным анамнезом и ранним развитием по данным протоколов медико-педагогических комиссий и личных дел, а также личных бесед, выявляют наличие факторов, отрицательно влияющих на психическое развитие большинства обследованных детей. Этими факторами являются алкоголизм родителей, стойкие нарушения семейно-культурных связей, обусловленные сиротством, обучением в интернатах и длительной (до 1,5 лет и более) госпитализацией в лечебных учреждениях.

Эти неблагоприятные факторы выявлены у значительной части детей коренного, и заметно реже встречаются у детей пришлого населения (по всем исследуемым факторам, кроме сиротства). В связи с длительным воспитанием вне семьи около половины исследуемых детей коренного населения не знает родного языка, а другая половина знает язык очень плохо, в пределах элементарной бытовой речи.

Затруднения вербализации чаще отмечаются у детей коренного населения, воспитывающихся в условиях семейно-культурной депривации, когда уже с раннего возраста выявляется речевое недоразвитие, связанное с незнанием, как родного, так и русского языка. Последующее обучение во вспомогательных школах только стабилизирует интеллектуальную недостаточность и способствует развитию "обученной беспомощности".

Результаты исследований позволили выделять две группы среди детей, как коренного, так и пришлого населения. Первую группу составили лица, достаточно успешно справлявшиеся с патопсихологическими тестами, связанными с решением пространственно-образных или логико-вербальных задач. Во вторую, составившую 40% всех исследованных, вошли дети, давшие низкий результат при выполнении и логических, и образных заданий (табл. 15.26).

Таблица 15.26. **Процентная представленность детей коренного и пришлого населения I и II групп, успешно справляющихся с патопсихологическими тестами.**

Группа	n	% детей коренного населения	% детей пришлого населения	% детей успешно выполнивших тесты	
				логико-вербальные	пространственно-образные
I	171	68*	41	43	71*
II	112	32	59*	1	3

* $P < 0,01$, $\chi^2 = 22,02$; $P < 0,01$.

Здесь следует отметить, что среди детей, отнесенных к I группе, 27% достаточно хорошо успевали по "точным" предметам и 60% — по гуманитарным; успеваемость детей, отнесенных ко II группе, была крайне низкой ($P < 0,01$).

Достоверные различия обусловлены преобладанием детей II группы среди пришлого населения и I группы — среди аборигенов.

Патопсихологические исследования показали, что интеллектуальная недостаточность у детей I группы проявляется в более низком объеме знаний и представлений при наличии сохранных основных предпосылок интеллекта. В структуру интеллектуальной недостаточности входит относительно бедная, неразвитая речь, бедность интеллектуальных установок личности, недостаточность сформированного абстрактно-логического мышления, но при этом отмечается хорошо развитый пространственно-образный тип мышления.

Судя по результатам обследования детей I группы, здесь можно говорить не об олигофрении, а о той или иной степени педагогической запущенности, в развитии которой решающую роль играют семейно-культурная депривация (тесно связанная с алкоголизмом родителей) и недостаточная сформированность лексико-грамматической стороны речи на фоне бедного словарного запаса. Таким образом, высокий риск разви-

тия вторичной интеллектуальной недостаточности в результате неправильных форм воспитания и обучения обусловлен исключительно социально.

Большинство авторов, исследовавших ЭЭГ при олигофрении, отмечают, что у умственно отсталых детей на фоне высокоамплитудной медленной активности и слабой сформированности альфа-ритма выявляется более низкий уровень средней когерентности потенциалов различных областей коры преимущественно правого полушария, и эти изменения коррелируют со степенью задержки психического развития (Генкина, 1979; Фишман, Труш, Марковская, 1983; Шахова, Бияшева, 1983).

Наши электрофизиологические исследования выявили, что дети, отнесенные к I группе, на соответствующие нагрузки отвечают характерными реакциями полушарий. Совсем иная и однотипная картина отмечается у детей, отнесенных ко II группе. У этих детей вообще не отмечается никакого усиления пространственной синхронизации биопотенциалов ни в левой, ни в правой гемисферах при любых видах нагрузок. Такой тип реагирования мы назвали нулевым, что, очевидно, и может являться характерным электрофизиологическим признаком олигофрении. Значения коэффициентов корреляции первой производной ЭЭГ у детей с правополушарным и нулевым типами реагирования приведены на рис. 16.2.

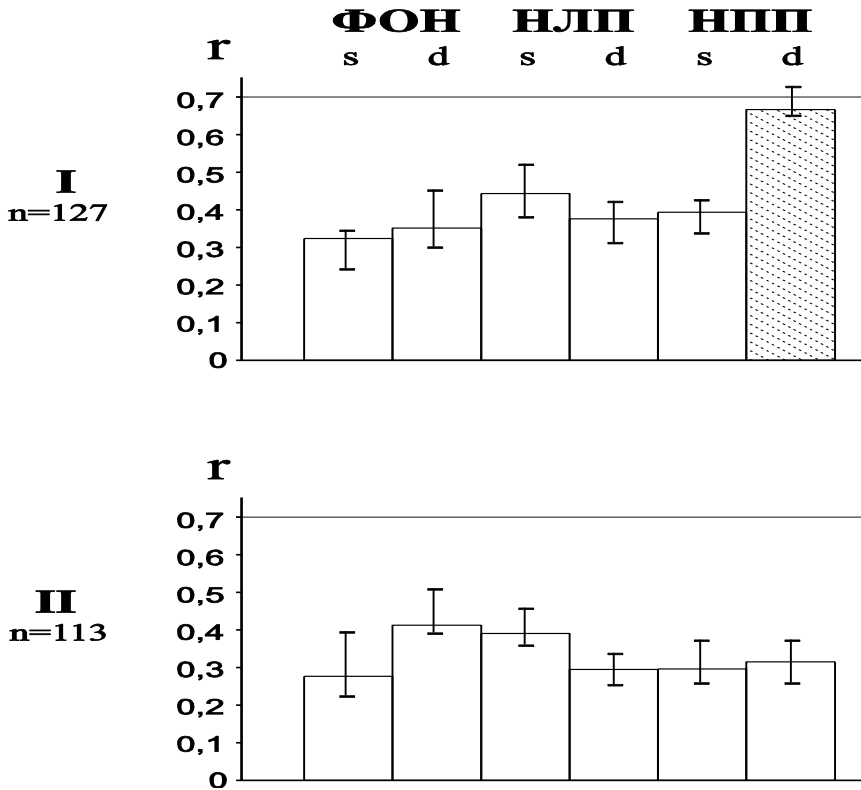


Рис. 16.2. Изменение коэффициента корреляции (r) первой производной ЭЭГ в левой (s) и правой (d) гемисферах при нагрузках на левое (НЛП) и правое (НПП) полушарие у детей с диагнозом «олигофрения» в стадии дебильности, относящихся к индивидам с правополушарным (I) и нулевым (II) типами полушарного реагирования.

Подавляющее большинство детей I группы относится к правополушарному типу реагирования, и лишь незначительная часть — к левополушарному и даже смешанному типам (Табл. 16.27). Характерным для ЭЭГ этих детей является и инверсия альфа-ритма (86%).

Среди индивидов с нулевым типом, характерным в основном для детей II группы, в ЭЭГ сохраняется нехарактерная для данного возраста медленная активность, что достоверно ($P < 0,01$) отличает их от детей I группы. Это может указывать на задержку формирования "взрослой" ЭЭГ или на наличие органического поражения мозга у этих детей.

Таблица 16.27. Процент детей, сохранивших в ЭЭГ медленную активность и полиморфизм типов полушарного реагирования. Распределение встречаемости частот (f) среди детей коренного и пришлого населения Северо-востока России с диагнозом «олигофрения в стадии дебильности», обучающихся во вспомогательных школах-интернатах старше 10 лет

Тип полушарного реагирования	% детей, сохранивших в ЭЭГ медленную активность	распределение встречаемости частот (f)	
		Коренное население n=208	Пришлого население n=76
правополушарный	15	0,51	0,29
левополушарный	2	0,06	0,12
смешанный	0	0,09	-
нулевой	83	0,34	0,59

Сопоставление встречаемости частот типов полушарного реагирования показало, что между детьми коренного и пришлого населения отмечаются достоверные различия ($\chi^2=16,45$; $p<0,001$): среди детей пришлого населения доминируют индивиды с нулевым типом реагирования, а среди детей коренного населения — индивиды с правополушарным типом. Наши данные свидетельствуют о том, что у 52% исследуемых детей мог бы быть снят диагноз олигофрении. Причем среди представителей коренного населения таких детей значительно больше (62%), чем среди пришлого (24%) (различия достоверны - $p<0,01$).

Таким образом, полученные данные говорят о реальной и значительной гипердиагностике олигофрении, особенно среди детей коренного населения. За проявление умственной отсталости здесь часто могут приниматься резко выраженные формы образного типа переработки информации, особенно в тех случаях, когда такой доминирующий тип формируется на фоне значительной педагогической запущенности, развивающейся в условиях семейно-культурной депривации. Необходимо отметить, что у этих детей длительно сохраняется чрезвычайно высокая художественная творческая активность.

В результате физиологически необоснованных методов отбора, во вспомогательные школы очень часто поступают психически здоровые дети, способные обучаться в нормальных средних школах.

Однако реальная попытка такого перевода встретила затруднения. Лишь 17% детей пришлого населения и 4% детей коренного населения удалось в буквальном смысле слова втолкнуть в обычные школы, преодолевая противодействие бюрократов от педагогики и учителей, у кото-

рых нет ни навыка, ни желания, ни интереса заниматься этими детьми. И не исключено, что у них впереди снова медико-педагогические комиссии, на которых в условиях Севера, как правило, отсутствует детский психоневролог (там его просто нет), но зато присутствуют "грозные дяди и тети" - "взрослые" психиатры, не имеющие представления об особенностях детского мышления. Дело здесь не в отсутствии способностей у детей, а в системе традиционных методов преподавания, которые затрудняют успешное усвоение материала детьми с доминирующим пространственно-образным типом переработки информации. А ведь как эти дети рисуют, как выразительны и насыщены их рисунки, каким конкретно-образным содержанием наполнены их первые опыты резьбы (к сожалению, редко по кости, а чаще по случайным деревяшкам).

Действительно, эти дети не находят в традиционной школе своей экологической ниши, поскольку вся система образования направлена на развитие только одного типа личностей. А что касается иных, то гораздо проще необычных детей записать в "ненормальные". И вот собирается медико-педагогическая комиссия, и ребенок, психически совершенно здоровый ребенок, направляется во вспомогательную школу.

Несоответствие типа полушарного реагирования установкам традиционной педагогики способствует развитию у значительной части детей с правополушарным типом реагирования (особенно у детей коренного населения, воспитанных в рамках иной культурно-хозяйственной структуры) состояния "обученной беспомощности", которое в конечном итоге приводит значительную часть психически здоровых индивидов во вспомогательные школы с необоснованным диагнозом "олигофрения в стадии дебильности".

Однако ясно, что эти дети не больные, а психически здоровые, и страдают они лишь в силу социальных причин. И здесь вина врачей, психофизиологов, педагогов, а если быть честным, вина всего общества (Аршавский, Ротенберг, 1991).

Возможно, сказанное относится к вспомогательным школам не только Севера, но и других регионов России, а также Балтии, где удельный вес олигофрении значительно выше общеевропейских показателей.

Исследование небольшой группы детей в одной из вспомогательных школ Латвии (Рига) (Аршавский, 2003) выявило те же закономерности. Встречаемость частот типов полушарного реагирования распределилось следующим образом: правополушарный - 0,60, левополушарный - 0,08, смешанный - 0,04, нулевой - 0,28. Вероятно, здесь так же имеет место ги-

пердиагностика олигофрении, за которую часто принимают резко выраженный правополушарный тип реагирования.

Следует также отметить чрезвычайно высокую образную насыщенность художественного творчества этих детей. Читая книгу М. Костенецкой «Не страшно ли тебе, яблоня, ночью в саду» (Костенецкая, 1989), посвященную этим детям, рассматривая их рисунки, вникая в письма и сочинения, соглашаешься с фразой автора, которая полностью отражает положение дел: - "Нет, нет, эти шедевры не могли создать больные дети!". Надо полагать, что это здоровые дети, но с резко выраженным образным типом мышления. А учиться в обычной школе они не могут потому, что нет к ним правильного, адекватного, психофизиологически обоснованного подхода. Способность таких детей не отделять себя от природы (отсюда и "яблоня - мой верный друг", и бережное, преданное, священноязыческое к ней отношение), их доброта, трудолюбие и уход в себя, в свое творчество - вот и все, что они могут противопоставить грозному, рациональному, эгоистическому окружению.

Но и среди "больших" народов, когда рациональное устройство жизни становится "необходимым и выгодным", равнодушие к судьбе таких маленьких членов общества повсеместно. И вместо того, чтобы активно развивать природные задатки, добиваться через эти способности полного и гармоничного развития детей, мы с чувством облегчения заталкиваем их в школы для дебилов и забываем о них.

В одном из документов (рекомендаций) Первых международных Сахаровских чтений (Первые международные Сахаровские чтения 1991) была отмечена правовая недопустимость расширенного манипулирования (злоупотребления) диагнозом "умственная отсталость" детей, особенно в детских домах и вспомогательных школах.

Межполушарная асимметрия и психическая адаптация

Вопрос о функциональном взаимодействии полушарий головного мозга в процессе адаптации изучен совершенно недостаточно, хотя уже неоднократно и даже определенно высказывалась мысль, что одно из важных условий приспособления человека к постоянно усложняющимся условиям внешней среды, есть появление в эволюции дифференциации полушарий. Способность человека как вида приспособлять среду обитания к своим нуждам и потребностям, связана с усложнением и специализацией нейрофизиологических механизмов мозга. В самом факте не одинакового восприятия потока сенсорной информации и характера ее переработки в правом и левом полушария головного мозга кроется специализированный вклад этих нейрофизиологических структур в приспособительные возможности человека к существованию в различных социально-

экологических условиях. Особенности асимметрии мозга определяются различия в стратегии адаптационного поведения, его срыва и появления заболеваний. Нарушение адаптации происходит в результате несоответствия между нейropsychологическими и соматическими возможностями организма тем требованиям, которые предъявляет среда обитания к индивидууму. В этом смысле межполушарная асимметрия может рассматриваться как своеобразное отражение принципа дополнительности, связанного с негэнтропийной направленностью эволюции (Казначеев, Чуприков, 1976; Мосидзе, 1983; McLaughlin, Dean, 1983).

Выяснение вопроса о том, какую роль играет каждое полушарие в осуществлении не только специфических, но и неспецифических для него функций, может иметь решающее значение для понимания механизма адаптации в самом общем смысле этого слова. Оба полушария неравноценны в регуляции адаптационного поведения в регионах с различной средой обитания, особенности которой определяются как природными, так и социальными факторами. В ряде работ показано, что в экстремальных условиях среды более успешно адаптируются лица, у которых происходит активация структур правого полушария (Reeves, 1983; Колышкин, 1983; Колодынский, 1984; Geschwind, 1984; Степанов, 1988).

Активное и пассивное поведение и уровень тревоги

При оценке особенностей личности и актуального психического состояния с помощью методик ТАТ и ММР1 между представителями коренного и пришлого населения Северо-востока России (Березин, Варрик, Горелова, 1976; Березин, 1988) обнаружены определенные различия. Для представителей пришлого населения была характерна бóльшая активность, существенно бóльшая суммарная мотивация достижения цели, бóльшая экстравертированность и эмоциональность со склонностью фиксировать внимание на ситуациях, вызывающих отрицательные эмоции, бóльшая ригидность аффекта. В повышении уровня тревоги при нарушениях адаптации ведущую роль у них играли недостаточная способность расценивать ситуацию как удовлетворительную и отрицательная реакция на новые впечатления и ситуации. Для представителей аборигенного населения была характерна меньшая активность, более низкая суммарная мотивация достижения цели, бóльшая сдержанность, тенденция реагировать на различные аспекты ситуации, менее непосредственно выражая свои эмоции. В повышении уровня тревоги при нарушениях адаптации

более значимы для них были напряженность неудовлетворенных потребностей и затруднения в логическом анализе.

Высокий уровень суммарной мотивации достижения цели является выражением потребности в поисковой активности.

Как видно из табл. 16.28 у индивидов с левополушарным фенотипом отмечается более высокий показатель суммарной мотивации достижения цели, чем у лиц с правополушарным и смешанным типами полушарного реагирования ($P < 0,01$).

Таблица 16.28. Суммарная мотивация достижения цели у индивидов с различным типом полушарного реагирования, проживающих на Северо-востоке России (испытуемые старше 15 лет).

Группы		n	Тип полушарного реагирования		
			правополушарный	левополушарный	смешанный
Жители Северо-востока России		123	8,18±0,10	9,88±0,16	8,97±0,07
В т.ч.	коренные	71	7,81±0,09	8,75±0,24	8,32±0,07
	пришлые	52	9,35±0,21	10,31±0,15	9,45±0,08

Это увеличение суммарной мотивации особенно характерно для представителей пришлого населения (Березин, Аршавский, Ланеев, Ротенберг, Рашидов, 1980).

Если индивид способен активировать механизмы реализации в поведении потребности в активном поиске, то тревога не должна возникать. Напротив, если условия не позволяют реализовать потребность в поисковой активности, то в результате отказа от поиска должен возникать высокий уровень тревоги.

Для определения уровня тревоги на первых этапах работы использовались данные методики многостороннего исследования личности (ММРІ) в модификации Ф.Б.Березина (Березин, Мирошников, Рожанец, 1976).

При исследовании встречаемости частот фенотипа видно, что во всех трех группах обследованных выявляются четкие различия у адаптированных и неадаптированных по уровню тревоги индивидов (табл. 16.29).

Таблица 16.29. Встречаемость частот фенотипов полушарного реагирования у лиц адаптированных (верхняя строчка) и неадаптированных (нижняя строчка) по уровню тревоги на шкалах ММРІ (испытуемые старше 15 лет)

Группа	n	Фенотип полушарного реагирования f					
		%	правополу-	%	левополу-	%	смешанный
Коренные жители Центральных районов России	72	22	0,070±0,039	64	0,837±0,056	80	0,093±0,044
		78	0,276±0,083*	36	0,690±0,086	20	0,039±0,034
Коренные жители Северо-востока Рос- сии	712	67	0,632±0,024	49	0,159±0,018	92	0,209±0,020
		33	0,550±0,036	51	0,366±0,035* **	8	0,084±0,020**
Пришлые жители Северо-востока Рос- сии	445	70	0,459±0,030	29	0,316±0,028	86	0,224±0,025
		30	0,204±0,025** *	71	0,725±0,026* **	14	0,037±0,012** *

*P<0,005**P<0,001,***P<0,0005

У жителей Центральных районов России среди неадаптированных по уровню тревоги повышается встречаемость частот правополушарного фенотипа за счет снижения встречаемости частот левополушарного и смешанного. У пришлых и коренных жителей Северо-востока России среди неадаптированных по уровню тревоги, наоборот, снижается встречаемость частот правополушарного фенотипа за счет повышения встречаемости левополушарного. Встречаемость частот смешанного фенотипа выше у адаптированных по уровню тревоги во всех трех группах.

По нашим данным, у тех лиц, которые по результатам ММРІ обнаруживают повышение уровня тревоги, асимметрия по альфа-индексу при нагрузках, адекватных для типа полушарного реагирования данного индивида (нагрузки на правое полушарие - НПП - для индивидов с правополушарным фенотипом, или нагрузки на левое полушарие - НЛП - для индивидов с левополушарным), сглаживается, а активационные сдвиги в обеих гемисферах при нагрузках неадекватных (НЛП для индивидов с правополушарным фенотипом, или НПП для индивидов с левополушарным) усиливаются (Березин, Аршавский, Ланеев, Ротенберг, Рашидов, 1980).

Помимо этого, у части испытуемых проведена запись электромиограммы (ЭМГ) артикуляционных мышц (круглая мышца рта). Регистрация проводилась на одном из каналов полиграфа. ЭМГ — один из надежных показателей уровня тревоги и эмоционального возбуждения. Наиболее стабильным критерием высокого уровня тревоги является увеличение площади пачки ЭМГ артикуляционных мышц (определяемой планимет-

рически) при произнесении эмоционально значимых в данной ситуации слов (Волынкина, Замаховер, Тимофеева, 1971; Крауклис, 1973; Аршавский, Асланов, Ротенберг, 1982; Sirota, Schwartz, 1982).

По показателям ЭМГ (табл. 16.30), среди населения Северо-востока России высокий уровень тревоги (сохранение на исходном уровне или увеличение площади пачки) более характерен для индивидов с левополушарным типом реагирования, в то время как у жителей Центральных районов России это более характерно для индивидов с правополушарным типом.

Таблица 16.30. Изменение площади пачки ЭМГ (мм²) артикуляционных мышц при произнесении эмоционально значимых слов в начале (верхняя строка) и в конце (нижняя строка) исследования у индивидов с различным фенотипом полушарного реагирования (испытуемые старше 15 лет)

Группы жителей	n	Фенотип		
		Правополушарный	Левополушарный	Смешанный
Центральных районов России	72	856±5,6	864±5,5	853±П,16
		858±55,6	749±20,9*	837±1П,9
Северо-востока России	71	848±10,1	857±14,0	830±10,0
		701±22,3*	990±42,4**	670±45,4*

Примечание. Более четкие различия: * - при низком уровне тревоги; ** - при высоком уровне тревоги по шкалам ММР1

В связи с громоздкостью теста ММР1 и записи ЭМГ, в дальнейшем мы стали использовать тест Спилбергера в модификации Ю.Л.Ханина (Ханин, 1976).

По тесту Спилбергера также выявляется неодинаковый уровень тревоги у лиц с различным типом полушарного реагирования, проживающих в различных регионах России и в Латвии (табл. 16.31) (Аршавский, 2001).

Адаптированными по уровню тревоги в Центральных районах России являются преимущественно индивиды с левополушарным и смешанным фенотипами, а на Северо-востоке России и в Латвии - с правополушарным и смешанным. Нормальный или даже повышенный уровень реактивной тревоги (РТ) у них сочетается с низким уровнем конституционально-личностной тревожности (ЛТ), что характерно для продуктивной тревоги, связанной с поиском пути выхода из необычной конфликтной ситуации.

Таблица 16.31. Уровень тревоги (по тесту Спилбергера) и тип ее компенсации (по тесту Люшера и тесту свободного выбора запахов) у лиц с различным типом полушарного реагирования, исследованных в различных регионах России и в Латвии (испытуемые старше 15 лет)

Регионы исследования	n	Тип реагирования	Уровень тревоги (баллы)		Преимущественный тип компенсации тревоги (% испытуемых)		
			РТ	ЛТ	активный	пассивный	смешанный
Центральные районы России	13	Правополушарный	45,7+-3,4*	52,2+-4,1**	21,9	49,8*	28,3
	63	Левополушарный	43,2+-2,7*	38,6+-2,8	51,6*	28,6	19,8
	9	Смешанный	31,4+-4,2	35,1+-5,4	57,5*	23,2	19,3
Северо-восток России	112	Правополушарный	42,7+-2,4	37,3+-2,9	53,4*	25,8	20,8
	83	Левополушарный	47,1+-3,7**	54,3+-4,6**	23,3	47,6*	29,1
	36	Смешанный	33,5+-4,1	35,6+-4,9	58,9*	19,8	21,3
Латвия	86	Правополушарный	38,6+-2,4	36,4+-3,1	56,2*	23,7	20,1
	65	Левополушарный	47,8+-3,9	53,1+-4,2**	21,7	49,5*	28,8
	19	Смешанный	32,9+-4,9	33,0+-5,7	61,7*	21,2	17,1

*P<0.05, **P<0.01.

С некоторой натяжкой уровень тревоги можно выявлять по тесту Люшера – тест свободного выбора цвета, а так же, построенному по аналогии с тестом Люшера, по тесту свободного выбора запаха. Выбор преимущественно отвергаемых цветов и соответствующих им запахов соотносится с высоким или низким уровнем реактивной тревоги (РТ), что свя-

зано с наличием или отсутствием психологического конфликта. Выбор преимущественно предпочитаемых цветов и соответствующих им запахов соотносится с высоким или низким уровнем личностной тревожности (ЛТ), что характеризует активные (связанные с мотивацией достижения цели) или пассивные (связанные с мотивацией избегания неуспеха) формы поведения и типы компенсации тревоги (Собчик, 1990; Аршавский, Гольдштейн, 1990, 1994). Однако, совпадение уровня тревоги, выявленной по методике Спилбергера и по тесту Люшера, или по тесту свободного выбора запахов составляет не более 32,5%.

Все же надо отметить, что адаптированные индивиды преимущественно выбирают активный тип компенсации, а неадаптированные - пассивный тип компенсации ЛТ (табл. 16.31).

Несмотря на значительную ослабленность сигнального значения запахов в жизни современного человека, который сохранил лишь их гигиеническую личностную оценку, и известную утрату обонятельным анализатором своей первостепенной адаптационной роли, в некоторых популяциях, где доминирует правополушарный образный тип переработки информации, эта функция обоняния выражена достаточно отчетливо. В процессе психической адаптации этих людей запахи могут иметь выраженное сигнальное значение.

В качестве иллюстрации приведем следующее наблюдение. На Чукотке в школах-интернатах и даже чаще во вспомогательных школах (т.е. с диагнозом "олигофрения в стадии дебильности") дети часто весной начинают испытывать какую-то неопределенную тревогу и, становясь на лыжи, убегают на свое родное стойбище, находящееся за несколько десятков, а иногда и сотню и более километров от поселка, где расположена школа. На вопрос: "Как же можно ориентироваться в заснеженной, совершенно однообразной (не то, что летом!) тундре?", как правило, следовал стереотипный ответ: "Ведь тундра пахнет!" (Вот тебе и дебил! – это к проблеме гипердиагностики олигофрении среди детей аборигенного населения Севера).

Утрату основной массой индивидов с левополушарным типом реагирования обонятельного фактора в адаптации едва ли можно рассматривать как положительный момент. Тревога, которая может при этом развиться, является моментом повышенного риска возникновения психосоматических заболеваний и неврозов, что определяет необходимость своеобразной обонятельной "коррекции" в экологии человека.

Однако тип компенсации тревоги далеко не полностью отражает тип поведения, направленного на преодоление неблагоприятных, конфликтных факторов среды, вызывающих эту тревогу.

До недавнего времени прямого объективного метода, с помощью которого можно было бы определить уровень поисковой активности (активного поведения) или, напротив, уровень отказа от поиска (пассивного

поведения), не существовало. В 1996 г. А. Венгер и В. Ротенберг предложили специальный опросник "Ситуация" - тест BASE (Behavioral Attitudes and Search Evaluation — поведенческая позиция и оценка уровня поисковой активности), с помощью которого достаточно надежно выявляется уровень поисковой активности конкретного индивида (Rotenberg, Kutsay, Venger, 1988; Venger, Rotenberg, Desiatnikova, 1996).

Результаты прямого определения типа поведения по прожективному тесту "Ситуация" приведены в табл. 16.32 (данные получены совместно с И.А.Казановской).

Таблица 16.32. Процентная представленность индивидов, исследованных в Латвии, с различным типом полушарного реагирования, выбирающих различный тип поведения по тесту "Ситуация" (испытуемые старше 10 лет)

Тип реагирования	n	Тип поведения			
		активный	пассивный	стереотипный	хаотичный
правополушарный	29	62,1*	6,9	17,2	13,8
левополушарный	17	-	29,4	47,1*	23,5
смешанный	9	77,8*	-	22,2	-

*P<0,01

Из данных таблицы видно, что индивиды с правополушарным фенотипом в "правополушарно ориентированной" среде, характерной для Латвии, достоверно чаще выбирают активную форму поведения, направленную на преодоление конфликтной ситуации, после успешного осуществления которого уровень тревоги снижается. Индивиды с левополушарным типом переработки информации выбирают одну из форм пассивного, чаще всего стереотипного, поведения, после успешной или неуспешной реализации которой высокий уровень тревоги сохраняется (Казановская, Аршавский, 1998).

Сопоставление результатов исследования суммарной мотивации достижения цели, уровня тревоги и его компенсации, а также типа поискового поведения позволяют сделать следующие предположения. В "левополушарно ориентированной" среде Центральных регионов России многие индивиды с правополушарным фенотипом, а в "правополушарно ориентированной" среде Северо-востока России и Латвии - с левополушарным, имеют большую потребность в поисковой активности и высокую суммарную мотивацию, но, не имея возможности ее реализовать в активном поведении, они реагируют на эту ситуацию отказом от поиска, в результате чего у них возникает высокий уровень невротической тревоги. Эти

фенотипы полушарного реагирования в указанных регионах менее адаптивны. Напротив, индивиды с левополушарным фенотипом в Центральном регионе и с правополушарным - на Северо-востоке России и в Латвии имеют возможность реализации поиска в активном поведении, и тревога, если она возникает, носит продуктивный характер. Эти фенотипы в указанных регионах являются более адаптивными. Наиболее адаптивным в условиях любого региона является смешанный фенотип (Rotenberg, Arshavsky, 1988, 1991; Аршавский, 1988, 2001; Аршавский, Гельфгат, Ротенберг, Соловечук, 1989).

Адаптационные механизмы сна

Изменение структуры сна является тонким индикатором не только степени психической адаптированности, но и способом, с помощью которого достигается адаптация. Структура сна, прежде всего, зависит от типа реагирования на необычную ситуацию. Если это реагирование включает компоненты поисковой активности, направленной на изменение ситуации при отсутствии возможности достаточно определенно прогнозировать результат, отмечается снижение потребности в быстром сне, что проявляется удлинением латентного периода первого эпизода быстрого сна и уменьшением представленности этой фазы, связанной со сновиденческой активностью. Если же поведение характеризуется отказом от поиска, несмотря на субъективную неудовлетворенность ситуацией, то возникающее при этом эмоциональное напряжение приводит к повышению потребности в быстром сне, в котором осуществляется поиск на образном уровне сновидений, что приводит к компенсации состояния отказа от поиска в период бодрствования. Изменение структуры сна в зависимости от типа поведения субъекта в условиях стрессовой ситуации является важным адаптационным моментом. Однако на этапе декомпенсации представленность быстрого сна уменьшается, несмотря на повышенную потребность в нем (Ротенберг, 1982; Аршавский, Асланов, Ротенберг, 1982; Ротенберг, Аршавский, 1984).

За последние годы получены некоторые прямые доказательства важной роли правого полушария в происхождении сновидений. На ЭЭГ во время быстрого сна на фоне уменьшения физиологической связи между полушариями регистрируется более высокая активность правого полушария (Greenberg, Pillard, Peariman, 1972; Hartmalm, 1973; Cohen, 1977; Lavie, Tzisinsky, Epstein, Frooman, 1983; Vanquet, 1983; Benoit, 1984; Her-

man, 1984; Mum, Stefanini, Bonanni, Gei, Navona, Denoth, 1984; Angeleri, Scarpino, Signorino, 1984; Bertini, Violani, 1984; Gaillard, Lanrian, Le, 1984). Можно думать, что спецификой компенсаторной поисковой активности в сновидениях является максимальное использование возможностей образного типа переработки информации для преодоления состояния отказа от поиска в поведении. При этом показано, что компенсаторная активность в сновидениях осуществляется именно в первых эпизодах быстрого сна, а не на протяжении всего сна (Ротенберг, 1982).

У части испытуемых проведена запись ночного сна. Запись электрофизиологических показателей (ЭЭГ в затылочных и лобных отведенных правой и левой гемисферы, ЭОГ, ЭМГ мышц диафрагмы рта, ЭКГ, КГР) производилась в течение всей ночи после ночи адаптации. Стадии сна определялись по международной классификации. Вычислялся индекс R/Δ — отношение длительности быстрого сна в первых и последних циклах к длительности дельта-сна в тех же циклах (Ротенберг, 1982).

По изменению структуры сна выделено несколько групп испытуемых: имеющих нормальную длительность быстрого сна, с увеличенной длительностью быстрого сна, с уменьшенной длительностью быстрого сна (рис. 16.3).

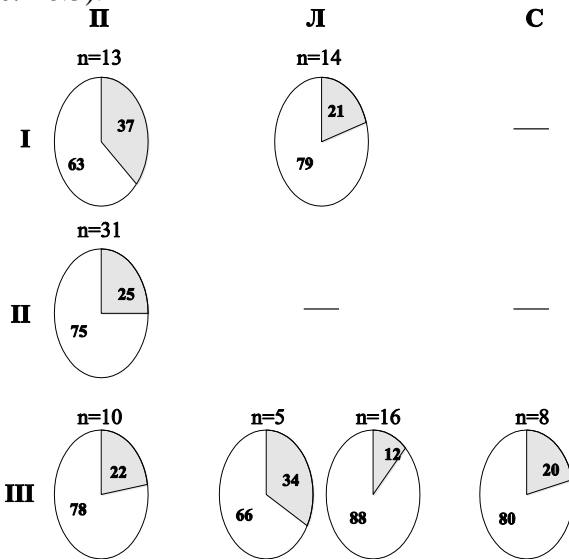


Рис. 16.3. Процентная представленность медленного (белый сектор) и быстрого (выделенный сектор) сна в структуре общей длительности сна у лиц с различным типом полушарного реагирования (П - правополушарный, Л - левополушарный, С - смешанный) среди коренных жителей Центральных районов (I), коренного (II) и пришлого (III) населения Северо-востока России (испытуемые старше 15 лет).

Исследованные в Центральных регионах России (Москва) испытуемые, отнесенные к индивидам с левополушарным фенотипом, имели нормальную длительность быстрого сна, в то время как у лиц с правополушарным фенотипом отмечалось увеличение длительности этой фазы сна. Напротив, исследованные на Северо-востоке России испытуемые с правополушарным и смешанным фенотипами имели нормальную длительность быстрого сна, в то время как с левополушарным фенотипом - выявляли изменение длительности этой фазы сна: у меньшей части исследованных в сторону увеличения, а у большей — в сторону уменьшения общей длительности быстрого сна.

Изменение длительности быстрого сна идет за счет редукции или увеличения в первых циклах сна. Об этом свидетельствует уменьшение или увеличение индекса R/ Δ в I и II циклах и отсутствие изменения этого показателя в III и IV циклах (табл. 16.33).

Таблица 16.33. Изменение общей длительности быстрого сна и индекс R/ Δ в I-II и III-IV циклах ночного сна у лиц с различным типом полушарного реагирования (испытуемые старше 15 лет).

Группы жителей	n	Тип реагирования	Адаптация по уровню тревоги	Общая длительность быстрого сна (мин)	Индекс R/ Δ в циклах сна		
					I-II	III-IV	
Центральных районов России	14	левополушарный	адаптированные	87,5 \pm 10,6	0,52 \pm 0,02	0,51 \pm 0,02	
	13	правополушарный	неадаптированные	154,3 \pm 14,4	0,73 \pm 0,03	0,55 \pm 0,03	
Северо-восток России	аборигены	31	правополушарный	адаптированные	110,2 \pm 6,2	0,51 \pm 0,04	0,57 \pm 0,03
		пришлые	10	правополушарный	адаптированные	98,1 \pm 12,9	0,54 \pm 0,01
	8		смешанный	адаптированные	89,4 \pm 9,6	0,55 \pm 0,02	0,57 \pm 0,01
	5		левополушарный	адаптированные	155,2 \pm 14,7	0,71 \pm 0,05	0,59 \pm 0,01
	16		левополушарный	неадаптированные	54,9 \pm 2,6	0,46 \pm 0,01	0,58 \pm 0,03

Различий в пространственной синхронизации биопотенциалов по циклам и стадиям сна у испытуемых с неодинаковым типом полушарного реагирования не обнаружено. В первых стадиях медленного сна всех его циклов она усиливается в обеих гемисферах. В быстром сне пространственная синхронизация биопотенциалов выше в правом полушарии в первых циклах ($\chi^2 = 18,18$, $p < 0,01$), а в левом — в последних циклах сна ($\chi^2 = 30,19$; $p < 0,001$) (рис. 16.4).

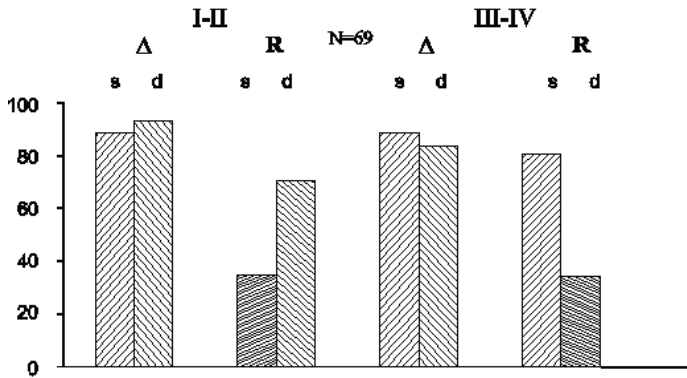


Рис. 16.4. Процент испытуемых, выявивших сильные корреляции в левой (s) и правой (d) гемисферах в глубоком медленном (Δ) и быстром (R) сне в I-II и III-IV циклах сна (испытуемые старше 15 лет).

В значительной степени изменение структуры сна связано с уровнем тревоги и выраженностью суммарной мотивации достижения цели (табл. 16.34).

Таблица 16.34. Суммарная мотивация достижения цели, процент неадаптированных по шкалам тревоги ММРІ и площадь пачки ЭМГ при произнесении эмоционально значимых слов до и после ночного сна у лиц с различным типом полушарного реагирования (испытуемые старше 15 лет)

Группы жителей	n	Тип реагирования	Суммарная мотивация достижения цели	% неадаптированных		Площадь пачки ЭМГ (мм ²)		
				до сна	после сна	до сна	после сна	
Центральных районов России	14	левополушарный	8,6±0,3	0	0	855±11,8	549±22,4	
	13	правополушарный	9,9±0,3	100	15	931±25,2	780±38,2	
Северо-востока России	Аборигены	31	правополушарный	7,8±0,1	0	0	880±3,6	574±8,2
		Пришлые	21	левополушарный	10,4±0,3	81	57	943±25,2
	10		правополушарный	9,6±0,3	0	0	841±18,6	583±11,3
	8	смешанный	8,6±0,4	0	0	888±10,1	631±30,9	

Индивиды с правополушарным и смешанным типами реагирования (представители как коренного, так и пришлого населения Северо-востока России), характеризующиеся нормальным уровнем тревоги по шкалам ММРІ как до, так и после сна достоверно ($P < 0,001$) уменьшали после сна площадь пачки ЭМГ и имели низкий показатель суммарной мотивации достижения цели; у них отмечалась нормальная длительность быстрого сна. Процент общей длительности быстрого сна у них такой же, как и у левополушарных индивидов, исследованных в Центральных районах России (во всех случаях $P > 0,1$). У представителей пришлого населения с левополушарным типом реагирования, имеющих высокий показатель суммарной мотивации достижения цели и высокий исходный уровень тревоги, отмечалась измененная структура ночного сна. У незначительной части этих индивидов общая длительность быстрого сна достоверно увеличена ($P < 0,01$). После такого сна показатели тревоги по шкалам ММРІ и по ЭМГ достоверно снижались ($P < 0,01$). Такой тип реагирования характерен для лиц с высоким уровнем тревоги, исследованных в Центральных районах России и отнесенных к индивидам с правополушарным типом. Большая же часть индивидов с левополушарным типом реагирования имела совсем иной характер изменения структуры сна. Вместо ожидаемого увеличения длительности быстрого сна у этой группы испытуемых отмечается его достоверное укорочение ($P < 0,01$). При этом важно отметить, что как электромиографические показатели, так и данные ММРІ свидетельствовали о сохранении у них высокого уровня тревоги (Arshavsky, Rotenberg, 1978; Rotenberg, Archavsky, 1979; Березин, Аршавский, Горелова, Ротенберг, 1979; Ротенберг, Аршавский, 1984; Аршавский, 1988, 2001).

Следовательно, переработка конфликтной информации на правополушарном уровне сновидной активности осуществляется в основном в первых циклах быстрого сна. Увеличение быстрого сна в этих циклах у индивидов с правополушарным фенотипом, исследованных в Москве, и у небольшой части представителей пришлого населения Северо-востока России с левополушарным типом реагирования очевидно и способствует уменьшению уровня тревоги после сна. У большинства представителей пришлого населения с левополушарным фенотипом имеет место редукция быстрого сна за счет именно этих первых циклов. Поэтому можно предполагать, что переработка конфликтной информации на образном правополушарном уровне сновидений у них нарушена, в результате чего сохраняется высокая тревога после сна. Индивиды с левополушарным

фенотипом составляют основную массу переселившегося в регион населения, и это обстоятельство должно быть принято во внимание как один из важных моментов, способствующих срыву адаптационных возможностей мигрантов 1-го поколения.

В различных регионах России с неодинаковой экологической средой обитания механизмы поискового поведения по-разному реализуются у индивидов с различными типами полушарного реагирования.

В условиях Центральных регионов с неэкстремальной средой обитания активные формы поведения более характерны для индивидов с левополушарным и смешанным типом реагирования. Индивиды с правополушарным типом испытывают затруднения в реализации активного поведения. Если и адаптируется какая то часть этих индивидов, то лишь благодаря своим высоким интеллектуальным способностям, своему таланту. Возникающий при этом высокий уровень тревоги у большинства из них снижается компенсаторным механизмом быстрого сна. В условиях Северо-Восточного региона с экстремальной средой обитания активные формы поведения более характерны для индивидов с правополушарным и смешанным типами реагирования. Индивиды с левополушарным типом не могут в полной мере реализовать активное поведение, несмотря на еще большую потребность в нем. Но лишь небольшая часть из них включает компенсаторные механизмы быстрого сна. У основной же массы индивидов с левополушарным типом этот компенсаторный механизм нарушен. При этом отмечается не увеличение общей длительности быстрого сна, как следовало бы ожидать, а напротив, ее сокращение, т.е. фактически происходит частичная депривация этих стадий сна. В результате этого высокий уровень тревоги, с которым субъект "входит" в сон, не снижается после него.

Таким образом, отсутствие возможности реализовать активное поведение и нарушение механизмов компенсации поведенческого отказа от поиска в быстром сне создают условия для сохранения высокого уровня тревоги, в результате чего у этих индивидов возникает высокий риск нарушения психической адаптации.

Анализ, проведенный через 3 года на горном предприятии, где проводились обязательные медицинские обследования, показал, что клинически очерченные формы нарушения адаптации имели лица с левополушарным типом реагирования, у которых на фоне высокой мотивации достижения цели и высокого уровня тревоги не увеличивалась, а снижалась общая длительность быстрого сна. Среди этих лиц отмечался высокий процент обратной миграции. В то же время у индивидов с правополушар-

ным и смешанным типами реагирования и с левополушарным типом, но отвечающих увеличением общей длительности быстрого сна, после которого тревога снижалась, заболевания были крайне редки, а миграционная активность низкой. Обратная миграция в группах неадаптированных по уровню тревоги индивидов составила 31,2%, а адаптированных - 4,3% ($P < 0,01$).

Несоответствие условий среды тем, в которых происходил формирование особенностей межполушарных отношений и преобладающего способа переработки информации, приводит к напряжению основных механизмов поисковой активности и повышению риска нарушения психической адаптации. Доминирование левополушарного типа реагирования среди пришлого населения Северо-востока России может создать условия для формирования тупиковых конфликтов, при которых возможности для поисковой активности ограничены и легко возникает состояние отказа от поиска. Напротив, правополушарный тип переработки информации открывает новые неожиданные, нетривиальные подходы и возможности для поиска, как в бодрствовании, так и во время быстрого сна.

Механизмы миграционного отбора как фактор популяционной адаптации

Лучшая адаптированность к условиям Северо-востока России и Латвии индивидов с правополушарным типом реагирования по сравнению с левополушарным заставляет предположить направленную избирательность миграционного поведения.

В наших исследованиях, прежде всего, обращает на себя внимание то обстоятельство, что среди представителей пришлого населения на Северо-востоке России индивидов с преобладающим правополушарным типом переработки информации в 2-3 раза больше, чем в центральных районах России, где число субъектов с таким типом реагирования около 15%.

Встречаемость частот фенотипов межполушарных различий у пришлого населения Северо-востока достоверно отличается от таковой у жителей Центральных районов России и ближе к встречаемости частот коренных жителей Северо-Восточного региона (табл. 16.35).

Таблица 16.35. Встречаемость частот фенотипов полушарного реагирования (f) и попарная оценка по показателю сходства, критерию идентичности и усредненному показателю численности у коренного и пришлого населения Северо-востока и у жителей Центральных районов России (испытуемые старше 15 лет)

Группы	n	Фенотип		
		правополушарный	левополушарный	смешанный
А. Коренные жители Северо-востока	906	0,676	0,173	0,151
Б. Пришлые население Северо-востока	445	0,333	0,532	0,135
В. Коренные жители Центральных районов	138	0,153	0,778	0,069
Попарное сравнение групп по параметрам сходства (R+SR)				
		А-Б	А-В	Б-В
		0,9207±0,0104 ***	0,7906±0,0379 **	0,9655±0,0161

** P<0,001, *** P<0,005.

При этом в популяции пришлых жителей Северо-востока снижается встречаемость частот левополушарного типа реагирования и возрастает правополушарного и смешанного фенотипов. По стандартизированному по численности критерию идентичности (Ist) видно, что пришлые жители фенотипически ближе к коренным жителям региона по сравнению с жителями Центральных районов России (Аршавский, Ротенберг, 1983; Аршавский, 1988, 2001).

Если экологические факторы, опосредованные через образ жизни людей, будут влиять на особенности распределения частот фенотипов, то мы должны ожидать различий встречаемости частот в группах пришлого населения с различной длительностью проживания в условиях Севера (табл. 16.36).

Таблица 16.36. Встречаемость частот фенотипов полушарного реагирования (f) в группах пришлых жителей с различным сроком проживания на Севере, коренного населения Северо-востока и жителей Центральных регионов России (испытуемые старше 15 лет).

Группы		Сроки проживания на Севере	n	Фенотип		
				правополушарный	левополушарный	смешанный
Пришлое население Северо-востока	вновь прибыв-	53	0,248	0,628 **	0,124	
	1-3 года	43	0,316	0,566 *	0,128	
	4-10 лет	261	0,352	0,509	0,139	
	свыше 10	88	0,419	0,429	0,152	
Коренные жители	Северо-вос-	906	0,676 **	0,173	0,151	
	Центральных регио-	138	0,153	0,778 **	0,069	

* P<0,05, ** P<0,01

Как видно из данных таблицы, по мере увеличения длительности проживания в регионе возрастает в основном встречаемость частот правополушарного и незначительно смешанного фенотипа за счет уменьшения встречаемости частот левополушарного. Это приводит к тому, что лица, длительно проживающие в регионе, фенотипически удаляются от жителей Центральных районов и приближаются к коренному населению Северо-востока России.

В табл. 16.37 приведены основные параметры критерия соответствия для обследованных групп пришлого населения Северо-востока.

Таблица 16.37. **Попарное сравнение фенотипических различий (по критерию сходства $R \pm SR$) между группами мигрантов 1-го поколения с различными сроками проживания на Севере, жителей Центральных регионов и коренного населения Северо-востока России (испытуемые старше 15 лет)**

Группы сравнения		Мигранты 1-го поколения (сроки проживания на Севере)				Жители Централь-ных ре-гионов Рос-сии
		вновь при-бывшие	1-3 года	4-10 лет	свыше 10 лет	
Мигран-ты 1-го поколе-ния (сро-ки про-живания на Севе-ре)	1-3 года	0,9973±0,00 39	—	—	—	—
	4-10 лет	0,9922±0,00 81 *	0,9990±0 ,0025	—	—	—
	свыше 10 лет	0,9787±0,01 17 **	0,9904±0 ,0065 **	0,9967±0,0 049	—	—
Жители Централь-ных регионов Рос-сии		0,9863±0,01 21 **	0,9740±0 ,0150 **	0,9663±0,0 196 **	0,9333±0 ,0248 ***	—
Коренное населе-ние Северо-Востока России		0,8758±0,02 31 ***	0,9067±0 ,0149 ***	0,9294±0,0 191 ***	0,9561±0 ,0120 ***	0,7905±0,034 9 ***

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

Из таблицы видно, что уже группа вновь прибывших достоверно отличается от жителей Центральных регионов России. Это говорит о том, что уже само прибытие людей на Северо-восток сопряжено с определенным самоотбором. Стандартизованные значения критерия идентичности (Ist) четко демонстрируют фенотипическое удаление пришлого населения по мере увеличения длительности проживания в условиях Севера от жителей Центральных регионов и приближение к коренным жителям региона Северо-востока. Поскольку не отмечено возрастных изменений фенотипов после 15-летнего возраста и установлена их генетическая и культуральная наследуемость, то динамика типов полушарного реагирования не может быть объяснена иначе, как избирательной миграцией по отношению к этим фенотипам.

Нами обследовались здоровые лица, и, следовательно, есть все основания предполагать сопряженность отмеченной динамики с процессом адаптации популяции к новым условиям среды обитания.

Распределение частот фенотипов в зависимости от адаптированности к окружающей среде (табл. 16.38) хорошо объясняет причину различий встречаемости частот между жителями Центральных районов, мигрантами 1-го поколения, а также между пришлым населением и коренными жителями Северо-востока России. Степень различия между адаптированными и неадаптированными, оцененная по критерию идентичности, максимальна у мигрантов и значимо меньшая у жителей Центральных регионов и у коренных жителей Северо-востока.

Таблица 16.38. Встречаемость частот фенотипов полушарного реагирования (f) у лиц адаптированных (верхняя строка) и неадаптированных (нижняя строка) по шкалам тревоги ММРІ у коренных жителей, мигрантов 1-го поколения Северо-востока и коренных жителей Центральных районов России старше 15 лет.

Группа	n	Встречаемость частот фенотипов полушарного реагирования (f)		
		правополушар-	левополушар-	смешанный
Коренные жители Северо-востока	409	0,632±0,024	0,159±0,018	0,209±0,020
		0,366±0,036 **	0,550±0,035 ***	0,084±0,060 *
Мигранты 1-го поколения Северо-востока	351	0,459±0,030	0,316±0,028	0,224±0,025
		0,204±0,025 **	0,758±0,026 ***	0,037±0,012 *
Коренные жители Центральных районов	58	0,070±0,039	0,837±0,056	0,093±0,044
		0,276±0,083 **	0,690±0,086 **	0,039±0,034

* P<0,05, ** P<0,001, *** P<0,005

Наибольший процент неадаптированных лиц отмечается среди левополушарных индивидов коренного населения, а также пришлых, проживающих в этом регионе свыше 3 лет (P<0,01).

Субъективная оценка мигрантами удовлетворенностью жизнью на Севере-Востоке России свидетельствует о том, что индивиды с левополушарным фенотипом не удовлетворены жизнью в регионе (79%), в то время как с правополушарным и смешанным фенотипами вполне удовлетворены переселением на Север (неудовлетворенных соответственно 23 и 18% ; - P<0,01).

Высокий уровень тревоги и неудовлетворенность жизнью на Северо-востоке России, а также непосредственное нарушение адаптации, выражающиеся в появлении различных заболеваний (об этом подробнее в ниже), может быть причиной стремления к обратной миграции (Табл. 16.39).

Таблица 16.39. Процентная представленность лиц с различным типом полушарного реагирования среди лиц пришлого населения Северо-востока России уволившихся и переселившихся в Центральные районы России. (Испытуемые старше 20 лет)

Тип полушарного реагирования	п уволившихся	%
правополушарный	131	12,99
левополушарный		78,62
смешанный		8,39

Из общего количества обследуемых лиц взрослого пришлого населения до достижения 15-летнего стажа работы на Севере, дающего некоторые льготы в пенсионном обеспечении, уволилось и переселилось в Центральные районы России достоверно больше ($p < 0,05$) индивидов с левополушарным типом реагирования.

Попытаемся подытожить сказанное выше о роли миграционной активности в формировании популяционных механизмов психофизиологической адаптации человека в экстремальных и неэкстремальных условиях среды обитания. При этом под экстремальной или неэкстремальной средой надо понимать не столько природные условия, сколько соответствие или несоответствие тем социально-культурным особенностям, в которых происходило формирование психического статуса индивида.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в популяциях, сформированных постоянными жителями в регионах с неэкстремальными условиями среды обитания, и в популяциях, формирующихся в основном за счет интенсивной миграции в регионы с экстремальными условиями, среди адаптированных и неадаптированных по показателям тревоги индивидов неодинаковое соотношение лиц с различным типом полушарного реагирования. У постоянных жителей неэкстремальных регионов среди неадаптированных лиц повышается встречаемость частот правополушарного фенотипа за счет снижения левополушарного и смешанного. У лиц, мигрирующих в экстремальные регионы, среди неадаптированных повышается встречаемость частот левополушарного фенотипа за счет снижения правополушарного и смешанного. Выявленное распределение частот характеризует и саму среду обитания человека. В неэкстремальных регионах она предпочтительнее для лиц с левополушарным типом реагирования, а в экстремальных - с правополушарным.

Такое различие может объясняться тем, что у постоянно живущих в неэкстремальных регионах и у коренных жителей экстремальных регионов адаптация является историческим процессом, в ходе которого чело-

век адаптируется сам и адаптирует среду обитания. Мигрирующее население, имеющее преимущественно логико-вербальную, левополушарную ориентацию, переселяется в среду, ориентированную на иной, преимущественно пространственно-образный, правополушарный тип ее восприятия. Индивиды с левополушарным типом реагирования хуже приспосабливаются к условиям этих регионов и имеют более высокий риск нарушения адаптации.

С увеличением срока проживания на Северо-востоке идет своеобразный отбор на более адаптивный в условиях региона пространственно-образный тип реагирования. Лица с этим типом лучше адаптируются к конкретным эколого-социальным условиям, меньше подвержены риску нарушения психической адаптации и реже покидают регион. Это обстоятельство приводит к накоплению в регионе большого количества лиц с правополушарным типом реагирования.

Сформированный и закрепленный тип полушарного реагирования обеспечивает наиболее оптимальную активную жизнедеятельность отдельного человека и адаптацию популяций, обитающих в различных регионах. У лиц, которым труднее в силу особенностей межполушарной асимметрии проявлять поисковую активность и успешно адаптироваться в среде, ориентированной на иной тип переработки информации, чаще возникает стойкий высокий уровень невротической тревоги, что и способствует селективному выходу этих индивидов в разнообразные формы неврозов и психосоматических заболеваний. Это в большей степени относится не к коренным жителям того или иного региона, составляющим определенную популяцию, а к мигрирующим в эти регионы представителям других популяций, психическая деятельность которых формировалась в условиях иной культуры.

Однако и для коренного населения региона резкое и насильственное вторжение большой массы мигрантов с иным типом полушарного реагирования, приносящих с собой иной тип культуры, является источником сильного психологического напряжения, что также приводит к увеличению риска развития заболеваний, в генезе которых лежит высокий уровень невротической тревоги.

Таким образом, формирование населения на Северо-востоке до сравнительно недавних резких геополитических изменений, происходящих на территории России, было связано с отбором на приживаемость по ряду психофизиологических особенностей индивидов, которые в значительной степени генетически и культурально детерминированы. Популяция мигрантов вновь прибывающих на Северо-восток гетерогенна. Следовало

предполагать, что в конкретных условиях региона более склонны будут оставаться индивиды, психофизиологические особенности которых в наибольшей степени соответствует этим условиям, а индивиды с несоответствующим психофизиологическим профилем в большей степени склонны покидать регион.

Полиморфизм типов полушарного реагирования выступает не столько как фактор индивидуальной адаптации, ограниченной достаточно жесткими рамками "норма-реакция", сколько является фактором группового отбора на поисковую активность (которая в условиях конкретного региона выражается в отборе более адекватного типа полушарного реагирования) и адаптации популяции в целом в регионах с различными условиями среды обитания. Обладающие значительно более широкими адаптационными возможностями популяционные механизмы отбора связаны с миграционными процессами.

Селективная значимость особенностей психофизиологического статуса пришлого населения Северо-востока России коррелирует не только с направленностью изменения психического профиля (Березин, 1988). Такая же корреляция отмечается с характером изменения иммунного гомеостаза по показателям клеточного, гуморального и неспецифического иммунитета (Гельфгат, 1981), с состоянием липидов мембраны эритроцитов, антиоксидантной системы и перекисного окисления липидов (Лапинский, 1986). Эта селективная направленность подтверждается данными исследования генетического полиморфизма, определяемого по комплексу локусов сывороточных и эритроцитарных биохимических систем крови. Селективная роль избирательного миграционного поведения проявляется в параллельном с отмеченным фенотипом снижении генетического разнообразия. В результате этого процесса на более длительный срок проживания в Северо-Восточном регионе остаются лица с определенными генетическими детерминантами (Соловечук, 1984; Аршавский, Гельфгат, Ротенберг, Соловечук, 1989).

Миграционные процессы необходимо рассматривать как элемент адаптации пришлого населения, в результате которого происходит отбор на популяционном уровне индивидов, психофизиологические, иммунные и генетические особенности которых определяют уровень здоровья, опосредованный через механизмы активного поискового поведения в специфических социально-экологических условиях среды обитания. Следовательно, миграция является одним из путей адаптации популяции.

Резкое сокращение, отмечающееся с конца 80-х годов в силу социальных причин обратных миграционных процессов (т.е. отсутствие возмож-

ности покинуть неблагоприятный в адапционном смысле регион), сопровождалось чрезвычайно высоким ростом так называемых "болезней адаптации" - различных психосоматических и невротических заболеваний. На территории Магаданской области (без Чукотской автономной республики) по данным статистического бюро Облздравуправления в 1996 году (по сравнению с 1986 годом) количество заболеваний увеличилось по сердечно-сосудистому нозологическому профилю более чем в 4, а по неинфекционному желудочно-кишечному профилю в 2,8 раза. Конечно, здесь можно проследить и усиление прессинга многих других неблагоприятных факторов. Но думается, что блокирование миграционных процессов является среди них весьма существенным.

О психосоматических заболеваниях, неврозах и хроническом алкоголизме

У лиц с менее адаптированным для данного региона типом полушарного реагирования, в результате нарушения механизмов поискового поведения и высокого уровня тревоги, снижается порог стрессоустойчивости и повышается риск нарушения психической адаптации. В Центральных регионах России это в большей степени свойственно индивидам с преимущественно пространственно-образным типом, а на Северо-востоке России, несмотря на селективную направленность миграционного отбора, - индивидам с преимущественно с логико-вербальным типом, которых в популяции пришлого населения сохраняется относительное большинство. Это и находит свое выражение в более частом проявлении у них клинически очерченных форм нарушения адаптации.

Прежде всего, следует отметить то обстоятельство, что среди индивидов с доминирующим правополушарным типами реагирования больше, чем среди индивидов с левополушарным типом, лиц не предъявлявших соматических жалоб при медицинском обследовании и чувствовавших себя практически здоровыми; не выявлены и объективные медицинские показания (среди правополушарных - 45% обследованных, а среди левополушарных - 32%; $P < 0,01$).

Полиморфизм типов полушарного реагирования у больных различными заболеваниями в Центральных и Северо-Восточных регионах России представлен в табл. 16.40 (Аршавский, 1988, 2001).

Таблица 16.40. Встречаемость частот типов полушарного реагирования (f) и высокий уровень тревоги у больных различными заболеваниями в Центральных регионах и на Северо-востоке России (испытуемые старше 20 лет).

Нозологический профиль	Популяционная группа									
	Мигранты 1-го поколения Северо-востока России					Коренные жители Центральных регионов России				
	n	% неадаптированных по уровню тревоги	f			n	% неадаптированных по уровню тревоги	f		
			П	Л	С			П	Л	С
Сердечно-сосудистые заболевания (пароксизмальная тахикардия, стенокардия, инфаркт миокарда, гипертоническая болезнь)	61	82	0,35	0,56	0,09	62	64	0,63	0,25	0,12
Болезни желудочно-кишечного тракта (язвенная болезнь, гастриты)	43	67	0,30	0,59	0,11	-	-	-	-	-
Простудные заболевания органов дыхания (бронхит, пневмония)	31	34	0,57	0,25	0,18	-	-	-	-	-
Неврологические заболевания травматического генеза; вибрационная болезнь	156	37	0,45	0,41	0,14	-	-	-	-	-

Среди мигрантов 1-го поколения на Северо-востоке России индивидам с левополушарным типом реагирования больше свойственны заболевания, в генезе которых психосоматический компонент, связанный с высо-

ким уровнем тревоги, имеет существенное значение. Это прежде всего болезни сердечно-сосудистой системы ($P < 0,01$) и болезни желудочно-кишечного тракта ($P < 0,05$). Для индивидов с правополушарным типом реагирования больше характерны заболевания органов дыхания, связанные с простудой ($P < 0,05$).

Исследования больных сердечнососудистыми заболеваниями проведенные в Центральных регионах, выявили, что эти болезни больше свойственны лицам с правополушарным типом реагирования, а на Северо-востоке России среди мигрантов 1-го поколения – с левополушарным типом. Различия между больными, исследованными в Центральных районах и на Северо-востоке России, достоверны ($\chi^2 = 12,80$, $P < 0,01$).

Исследования больных - мигрантов 1-го поколения на Северо-востоке России с неврологическими заболеваниями травматического генеза и выраженной вибрационной болезнью (т.е. заболеваний, в генезе которых трудно предположить психосоматический компонент) не выявили преобладания индивидов право- или лево полушарного типов реагирования.

Такие же закономерности среди исследованных больных с различными психосоматическими заболеваниями и невротизмом выявляются в Латвии (табл. 16.41) (Аршавский, 2001)

Таблица 16.41. Процентная представленность исследуемых в Латвии больных психосоматическими заболеваниями и невротизмом, имеющих различный тип полушарного реагирования (по тесту Бензигер) и высокий уровень тревоги (по шкалам РТ - верхняя строка и ЛТ - нижняя строка теста Спилберга) (испытуемые старше 20 лет).

Группа	n	% лиц с различным типом реагирования неадаптированных по шкалам тревоги		
		правополушарный	левополушарный	смешанный
Коренные жители Латвии	52	32	63	5
		29	71	0
Мигранты 1-го поколения в Латвии	135	59	34	7
		67	30	3
Коренные жители Центральных районов России, лечившиеся в санаториях Латвии	44	66	31	3
		61	38	1

Из данных таблицы видно, что невротические и психосоматические заболевания у коренных жителей Латвии более характерны для индивидов с доминирующим левополушарным типом, в то время как у мигрантов 1-го поколения и у коренных жителей Центральных регионов России,

лечащихся в санаториях Латвии, - с доминирующим правополушарным. Такая зависимость достаточно определенно коррелирует с высоким уровнем реактивной тревоги на фоне высокого уровня личностной тревожности, т.е. с тревогой невротического типа.

Представители психосоматического направления в медицине считают, что заболевания этого круга в значительной степени вызваны дефицитом образного типа мышления (Schmidt, 1980; Zikmund, 1982; Ketterer, 1982; Березин, 1988; Рашидов, 1991). Однако, данные, полученные нами при исследовании больных, скорее всего, свидетельствуют не о преобладании у них правополушарного или левополушарного типа реагирования, а о неадекватности возможностей (неадекватных возможностях) полушарий, что и приводит к противоречию с требованиями среды обитания. Можно предполагать, что психосоматические заболевания и неврозы чаще возникают у лиц, которым труднее, в силу особенностей межполушарной асимметрии, адаптироваться к среде, ориентированной на иной тип переработки информации.

Исследования, связанные с изменением межполушарных отношений при алкоголизме, свидетельствуют о том, что при этом заболевании нарушается функция обоих полушарий, но особенно сильно при этом страдает правое полушарие (Арзуманов, Шостакович, 1981; Решикова, 1981).

Проведенные исследования (Аршавский, Калачев, Этлис, 1983) на больных, страдающих хроническим алкоголизмом без психотической симптоматики, выявили, что по сравнению со здоровыми людьми у них отмечается значительное ослабление корреляционных связей при нагрузках, как на левое, так и на правое полушарие. Более того, в этой группе выявляется 13% индивидов, которые вообще на любой из видов нагрузок не дали усиления корреляционных связей ни в левой, ни в правой гемисферах, что характерно для больных с органическим поражением мозга. Эту группу больных мы обозначили как индивидов с нулевым типом реагирования (Табл. 16.42.).

В ЭЭГ этих больных доминирует характерная для органического поражения мозга медленная активность различной частоты и амплитуды, которая иногда имеет более или менее выраженный локальный характер.

Таблица 16.42. **Встречаемость частот фенотипов (f) и процентная представленность неадаптированных по уровню тревоги среди больных хроническим алкоголизмом без психотической симптоматики и с алкогольными психозами мужчин и женщин на Северо-востоке России.**

Популяционная группа	n (муж и жен)	% неадаптированных по уровню тревоги	Тип полушарного реагирования (f)			
			правополушарный	левополушарный	смешанный	нулевой
Аборигены без психотической симптоматики, с алкогольными психозами	44 (25 и 19)	59	0,62	0,22	0,03	0,13
	35 (23 и 12)	18	0,68	0,32	-	-
<u>Мигранты</u> без психотической симптоматики, с алкогольными психозами	54 (39 и 15)	71	0,29	0,57	0,05	0,09
	63 (45 и 18)	21	0,46	0,54	-	-

$p < 0,05$.

У большинства больных алкоголизмом без выраженной психотической симптоматики отмечается акцент на шкалах тревоги и на шкале ММРІ, отражающей реализацию эмоционального напряжения в непосредственном поведении. Среди больных (достоверно чаще у мигрантов 1-го поколения) выявляются различия за счет преобладания лиц с левополушарным типом реагирования, имеющих повышение профиля по шкалам тревоги.

Можно полагать, что высокий уровень тревоги у этих больных связан с психоэмоциональным напряжением и развитие алкоголизма в этом случае является реакцией на стресс, т.е. хронический алкоголизм (особенно у левополушарных индивидов) является своеобразной формой психосоматического проявления (Volbehr, 1980). Во всяком случае, структура полиморфизма типов полушарного реагирования у больных пароксизмальной тахикардией и у больных хроническим алкоголизмом без психотической симптоматики не различается ($\chi^2=2,12$; $p > 0,1$).

У больных, течение алкоголизма которых сопровождается психотической симптоматикой, не выявляется сколько-нибудь значительного количества лиц, имеющих высокий уровень тревоги. Это отличает больных алкогольными психозами от больных хроническим алкоголизмом без психотической симптоматики ($p < 0,05$). Можно думать, что у этих больных в возникновении алкоголизма играют роль не столько стрессорные

механизмы, сколько какие-то иные, возможно связанные с генетической предрасположенностью к тому или иному типу психозов, факторы.

Отметим только одно обстоятельство (Соколова, Аршавский, 1984). Различия межполушарных отношений у больных психозами связаны именно с характером переработки информации (образным при галлюцинаторных синдромах и вербально-логическим при идеаторных), а не с этнической принадлежностью исследуемых лиц.

Для представителей коренного населения Северо-востока России, в популяции которых доминирует пространственно-образный тип переработки информации, характерно преобладание в картине психозов (вне зависимости от нозологии) ярких и четко пространственно локализованных галлюцинаторных, расстройств со слабой выраженностью идеаторной переработки. У представителей пришлого населения Северо-востока России, в популяции которых доминирует логико-вербальный тип переработки информации, характер пространственной синхронизации биопотенциалов находится в связи с выраженностью в картине психоза галлюцинаторного или идеаторного компонентов. При преобладании бредовой симптоматики сильные корреляции устанавливаются в левой гемисфере, но более отчетливо, чем у представителей коренного населения. При выраженной галлюцинаторной симптоматике сильные корреляции устанавливаются в правой гемисфере, но менее отчетливо, чем у представителей коренного населения.

* * *

Приведенные факты свидетельствуют о том, что отсутствие возможности включения механизмов поискового поведения приводит к снижению порога стрессоустойчивости и повышению риска нарушения адаптации. Это и выражается в появлении клинически очерченных форм психосоматических заболеваний, неврозов и алкоголизма, развивающегося как своеобразная форма реакции на стресс. В неэкстремальных регионах такие нарушения адаптации более характерны для индивидов с правополушарным типом реагирования, а в экстремальных регионах — с левополушарным. Это в первую очередь относится к мигрантам 1-го поколения и в значительно меньшей степени к коренному населению этих регионов. Весьма существенно то обстоятельство, что разные формы патологии крайне редко выявляются у индивидов со смешанным типом полушарного реагирования, что может свидетельствовать о больших адаптационных возможностях этих лиц в любой среде обитания.

Можно полагать, что недостаточность образного мышления является не только одним из наиболее ярких проявлений клинически очерченных форм нарушения психической адаптации, но и важным звеном в патогенезе этих заболеваний. Это звено зависит от дефицита эмоционально-чувственных межличностных отношений, и само усугубляет этот дефицит. В этой связи следует отметить, что психотические и психосоматические расстройства нередко чередуются у одного и того же больного (Ammon, 1973). Вслед за выходом из психотического состояния могут возникать психосоматозы, которые в свою очередь могут снова сменяться разнообразными психозами. Сам же характер доминирующего типа переработки информации может определять картину психотической симптоматики.

О позитивном взаимодействии культур

И сказал Иисус Христос:
«... не придет Царствие Божие приметным образом,
И не скажут: "вот, оно здесь", или: "вот, там"
Ибо вот, Царствие Божие внутри вас есть».
Евангелие от Луки. 17,20-21.

Без учета особенностей психофизиологической структурной организации популяций и определяющих ее факторов, в первую очередь связанных с типом полушарного реагирования каждого входящего в нее индивида, подлинное позитивное взаимодействие культур неосуществимо.

Свободный потенциал поисковой творческой активности личности может проявляться слабее или сильнее в зависимости от того, в какой популяции, в какой психологической среде, ориентированной больше на тот или иной тип полушарного реагирования, происходило развитие конкретного индивида.

Особенности развития современной "западной" цивилизации, с ее акцентом на анализ однозначных причинно-следственных связей и устремленностью к активному изменению мира, в относительно большей степени базируются на возможностях логико-знакового мышления и способствуют его развитию. В "левополушарно ориентированной" среде активнее развиваются творческие возможности логико-вербального, научного, изобретательского типа. Однако такой упор на языковое и логическое мышление, обеспечивая максимальное развитие способностей левого полушария, в значительной степени игнорирует возможности правого полушария мозга и приводит к дефициту образного мышления.

Некоторые "восточные" цивилизации, ориентированные скорее на приспособление человека к миру как неизменной данности, чем на приспособление мира к человеку, и преодолевающие внутреннюю противоречивость мира, благодаря неальтернативному подходу, используют в основном возможности образного мышления и способствуют его развитию. В "правополушарно ориентированной" среде активнее развиваются творческие возможности пространственно-образного, художественного типа. Но такой упор на образное мышление, обеспечивая максимальное развитие способностей правого полу-

шария, в значительной степени игнорирует возможности левого полушария мозга и приводит к дефициту логического мышления. Социальные связи в этих культурах являются менее сложными и разветвленными, чем в "западной" культуре (Omstein, 1978). Отсюда проистекает диссоциация между яркой самобытностью в поэзии и других видах искусства, менее социально зависимых, возникающих без посторонних влияний и требующих гораздо меньшей ориентации на уже сложившиеся представления и нормы, и определенной зависимостью в фундаментальной науке. Преодоление такой зависимости связано с ростом самосознания и изменением системы образования.

Нам не известно, какие конкретные факторы природной и социальной среды обусловили в свое время становление межполушарных отношений у большинства представителей каждой данной популяционной группы. Но после того как доминирующий тип мышления уже определился, он, по-видимому, передавался из поколения в поколение по принципу культуральной преемственности, опираясь на функциональные возможности мозга к формированию различных типов полушарного реагирования. Конечно, различия культур не сводятся к особенностям психофизиологических закономерностей, но конкретный механизм, через посредство которого реализуется культуральное наследование, в значительной степени определяется характером межполушарных отношений.

Разумеется, когда мы говорим, что для той или иной культуры характерен преимущественно определенный тип полушарного реагирования, мы имеем в виду отнюдь не абсолютное, а лишь статистическое преобладание индивидов с этими особенностями мировосприятия. В условиях любой культуры можно найти достаточное число людей, отличающихся по типу полушарного реагирования от большинства, но психологические особенности культуры определяются все же большинством популяции.

Выявленные нами факты свидетельствуют о том, что особенности межполушарных отношений у коренного и пришлого населения затрагивают целую гамму проблем медико-биологического и медико-педагогического характера, имеющих решающее значение в организации многих сторон социальной жизни в регионе.

Усиление миграционного потока в отдаленные районы России в связи с необходимостью освоения новых земель до недавнего времени ставило важные задачи адаптации больших масс населения к необычным условиям природной и социальной среды. Это относилось как к популяциям коренных жителей Северо-востока России и Латвии, так и к популяциям пришлого населения, формирующихся в этих регионах за счет миграционных процессов.

В связи с большим и исторически очень быстрым миграционным потоком из Центральной части России уклад жизни коренного аборигенного населения претерпевал значительные изменения. Развитие промышленности, увеличение числа учебных заведений и научных учреждений и вовлечение в науку и производство все большего числа местных коренных жителей "титulyных" наций предъявляло повышенные требования к системам логико-знакового мышления, что создавало значительные трудности для их полноценной психической адаптации.

С другой стороны, представители пришлого населения, в силу недифференцированности миграционного потока, также испытывали затруднения в психической адаптации, связанные с тем, что присущий им тип полушарного реагирования затрудняет реализацию поисковой активности в конкретных условиях данных регионов.

Миграционный отбор лиц, желающих переселиться из Центральной России в другие регионы, должен был быть строго регламентирован, и одно из условий такой регламентации состояло в выборе соответствующего типа полушарного реагирования. Это не

только способствовало бы повышению адаптационных возможностей переселяющихся индивидов и формированию здоровой адаптированной популяции, но и явилось бы важным фактором подлинного взаимодействия культур. Но реально этого не происходило. Постоянный контакт двух неадаптированных групп населения, имеющих различный тип полушарного реагирования, еще более затруднял подлинное взаимодействие культур.

Необходимы были соответствующие коррекционные действия. В частности на Севере с большим трудом, нам удалось добиться частичной отмены обязательного интернирования в садиках и школах всех детей коренного населения, начиная с двухлетнего возраста (т.е. принудительной культурной депривации детей). Мы настаивали на том, что школьное образование должно строиться с учетом преобладающего у детей типа полушарного реагирования. В условиях другой культуры игнорирование этих особенностей в педагогике может вести к завышению числа отстающих учеников и к гипердиагностике умственной отсталости.

На протяжении ряда десятилетий культурная политика в этих регионах строилась так, как будто мировосприятие так называемых "малых" народностей Севера ничем не отличалась от восприятия "больших" народов - жителей европейской части России. По единой стандартной схеме составлялись школьные программы. Без всякого учета национальной психологии и традиций проводилась политика урбанизации. Без ограничения ввозились алкогольные напитки, хотя коренное население этих регионов оказалось генетически очень неустойчиво к действию алкоголя и даже его первый прием является залогом алкоголизма. В результате его спаивание шло гораздо более быстрыми темпами, чем жителей других регионов.

Причисывание под одну гребенку, под один фасон теоретически оправдывалось равенством всех граждан - не только и не столько перед законом, а тем априорно предполагаемым равенством потенциальных психологических возможностей, которое предусматривает устранение и нивелирование всех индивидуальных и этнических различий между людьми. Получалась какая-то тоталитарная однобокость: «Кто там шагает правой?левой!левой!левой!»

Последнее десятилетие в связи с геополитическими изменениями на огромной территории России многие из проблем этих регионов снялись сами собой (в частности проблема миграции), но возникли в еще большем количестве и новом трагическом качестве другие, так же напрямую связанные с проблемой взаимодействия и интеграции культур, формирование которых происходило в различно ориентированных социально-культурных условиях среды обитания.

Развитие пространственно-образного типа переработки информации у "левополушарных" индивидов и логико-вербального типа у "правополушарных" могло бы способствовать лучшему взаимопониманию между представителями различных культур. Способность к такому полифоническому мышлению — биологическое свойство человеческого мозга, обусловленное его структурой и функциональными возможностями. Для подлинного взаимодействия культур, для использования оптимальных возможностей каждой из них и обогащения за счет особенностей другой культуры необходимо учитывать популяционно-этнические особенности мышления и мировосприятия, тесно связанные со спецификой межполушарных отношении. Без учета этих психологических особенностей подлинное взаимопонимание и взаимодействие культур не осуществимо. Часто они не понимают друг друга, поскольку говорят на "разных языках", воспроизводя преимущественно только одну картину мира и не имея возможности воспринять другую,

характерную для иной культуры. И мы забываем о многообразии культур, составляющих единую общечеловеческую культуру.

Однако ясно, что так называемый "западный" тип мышления, всего лишь одна из форм мышления. Снижение, а то и утрата европейцами и другими народами "западной" культуры (кстати, далеко не всеми) способности к образному мышлению едва ли можно рассматривать как прогрессивный фактор. И возможно, именно благодаря ограничению образного мышления данная цивилизация, если срочно не предпринять соответствующие коррекционные меры, является тупиковой ветвью развития.

Современная европейская культура является наследницей еврейской Библии, греческой философии и римского права, соединенных в христианской цивилизации. Здесь, кстати, следует отметить, что и сама христианская цивилизация далеко не однородна и распадается, как минимум, на два типа культуры. Ее "западный" тип больше воспринял идеи апостола Петра, который смотрел на небо, обращаясь к Богу, твердо опираясь на Землю; человек в ней выступает как деятельный практик. Ее "восточный" тип больше склоняется к идеям апостола Иоанна, который смотрел на Землю с высоты божественных небес; человек в ней чаще выступает как созерцатель. Попытки создать единую униатскую христианскую церковь пока существенных результатов не принесли. Но когда сегодня эти христианские принципы предлагаются в качестве глобальных ценностей, следует помнить, что любые иные, условно называемые "восточные" культурные традиции, в принципе тоже достаточно полно отражают мир. Каждая из них выработала свои принципы мышления, свою систему контактов, свои особенности стрессового контроля, позволяющие оптимально проявлять активное поисковое поведение.

Понимание равноправности партнера при взаимодействии культур требует отказа от самосознания единственности своей культурной "нормы". Пока мы воспринимаем "чужое" как чуждое, оно и остается "чужим" и его стремятся подавить или уничтожить.

Резкий дефицит как правополушарного, так и левополушарного типов мышления приводит к нарушению гармоничности совместной работы полушарий, в результате чего возникает грубая неполноценность мыслительных процессов, ведущая к разрушению человеческого сознания. Изолированное функционирование правого полушария в условиях бездействия левого оставляет мысль незавершенной, не придает ей полноценной речевой формы, с помощью которой она может быть передана другим людям. Изолированное функционирование левого полушария в условиях бездействия правого порождает химеры сознания, торжество фикций, не связанных с реальностью и не выверенных практикой повседневной жизни (Hynd, Teeter, Stewart, 1980; Ротенберг, Аршавский, 1984; Чесноков, Ротенберг, 1989; Аршавский, 1988, 1997, 2001; Аршавский, Ротенберг, 1991; Аршавский, Курсулис, 1994; Деглин, 1996). Если такой дефицит интегративной деятельности полушарий большого мозга является результатом органического его поражения - это забота врачей, но если он прививается извращенным общественным сознанием и воспитывается педагогическими усилиями - это или недомыслие, или хуже того - преступление.

Только осознание "расширенного чувства всеобщего и равноценного" способно стать основой глобального мира. Воспитание с детства умения мыслить в разных координатах, дающего принципиально неограниченную возможность улавливать бесконечное многообразие мира, — мощный адаптационный резерв нашего мозга. Развитие пространственно-образного мышления у левополушарных индивидов и логико-вербального - у правополушарных будет способствовать лучшему взаимопониманию между представителями различных культур.

Такого взаимодействия можно добиться разными путями.

Прежде всего, это длительное, терпеливое и ненасильственное проникновение (конвергенция) одной культуры в другую. Мы видим это на примере якутов Сибири, которые в ходе трехсотлетней ненасильственной христианизации приобрели наиболее адаптивный смешанный тип полушарного реагирования. Усвоив основные принципы левополушарного мышления, они сохранили исходные – правополушарные, и активно используют обе эти модели. Это же можно отнести и к коренным жителям Гренландии, куда въезд европейцам всегда был строго регламентирован датским правительством, и где полностью адаптированные эскимосы сохранили свой психологический статус, восприняв значительную необходимую им часть европейской культуры. Но, очевидно, такое возможно только в стране, воспитанной на сказках Г.Х.Андерсена.

Возможно и более быстрое, но ненасильственное, не нарушающее основных механизмов мышления коренного этноса влияние одной культуры на другую.

Ярким примером тому может служить современная специфика японского культурного пути развития, чему, очевидно, способствуют психолингвистические особенности японцев (Hirai, 1974; Hatta, 1979; Kikuchi, 1981; Moss, Davidson, Saron, 1985). В японском языке, помимо иероглифического алфавита, отражающего целостный визуальный смысл образа, центры восприятия которого, в отличие от индоевропейских языковых систем, локализованы в структурах правого полушария мозга, существуют еще две системы слогового алфавита - hiragana и katakana, отражающие фиксированные фонетические, звуковые, логически-формализованные модели, центры восприятия которых, как и для всех других языковых систем, локализованы в структурах левого полушария. Очевидно, в японской культуре доминирует своеобразный смешанный тип полушарного реагирования. Н.Бор считал, что сформулированный им принцип дополнительности уже давно знаком японцам в символах jaṅ и iṅ и реализуется ими в различных сферах культуры, в частности в непротиворечивом существовании двух японских религий - буддизма и синтоизма. Прямая комплиментарность мышления формирует столь характерную для японцев адаптивность, возможность одновременно сохранять старые традиции, шкалу их ценностей, и ориентироваться в меняющихся проблемах современности, что позволило им безболезненно выйти на передовые рубежи развития технической цивилизации.

Другим разительным примером служат эскимосы Аляски – почти вымершая в результате изуверской колонизации популяция коренных жителей, но "ожившая" и успешно развивающаяся в последние десятилетия, когда были отброшены попытки их "американизации" (обучение, лечение, технизация и т.д.).

Это убедительные аргументы в пользу того, что для подлинного взаимодействия культур, для использования оптимальных возможностей каждой из них и обогащения за счет особенностей другой, необходимо учитывать этнические особенности мышления и мировосприятия, тесно связанные со спецификой межполушарных отношений.

Признание естественных и никого не ущемляющих различий между этносами и разработка на этой основе новых социальных, прежде всего педагогических программ может не только приостановить деградацию "малых" народов, но и придать им импульс свободного развития.

Игнорирование различий культур, их особенностей в построении неодинаковых моделей мира, насильственное вторжение одной в другую есть преступление против любой культуры, нарушение прав ее носителей. Такая "экспансия" уменьшает культурный фонд человечества, делая его более тусклым и примитивным, нарушая принцип дополнительности. Помимо моральной порочности, она ведет к отказу от активного поискового по-

ведения, снижая стрессоустойчивость как коренных популяций различных регионов Земли, так и миграционных потоков, что приводит к значительному росту числа заболеваний, в генезе которых лежит высокий уровень тревоги. Но, пожалуй, самым уродливым проявлением этой "экспансии" является та система педагогики, которая приводит значительную часть здоровых, но с "правополушарной" психикой детей в школы для дебилов.

Все это выводит проблему межполушарной асимметрии в область защиты прав человека.

В одном из писем А.А. Ухтомский писал: (Цит. по – Аршавский, 2002). "Не значит ли, что человечество живет при всех разъединениях и противоречиях единым общим телом? Не значит ли, что мы члены и органы какого-то общего тела? И только тогда, когда будем в самом деле вместе, откроется нам совсем в новом свете истина подлинной истории, истина нашего бытия, истина будущего."

Глава 17

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И ЭМОЦИИ

Русалова М.Н., Русалов В.М.

Межполушарное распределение эмоциональной регуляции широко исследуется как в норме, так и в патологии. Однако, несмотря на огромный поток работ, посвященных межполушарной организации эмоций, до настоящего времени не существует однозначных выводов об их межполушарной специализации. В исследовании на здоровых людях, из наблюдений за пациентами с различной локализацией поражений головного мозга, а также на основании фактов, полученных в процессе терапии, сложились довольно противоречивые представления о межполушарном распределении положительных и отрицательных эмоций, при этом предлагаются противоречивые гипотезы о межполушарной специализации для эмоций разного знака (Cacioppo et al., 1979; Heller, Levy, 1981; Курницкая, 1985; Симонов, 1994; Muller et al., 1999 и др.); об отсутствии эмоциональной специфичности полушарий (Gazzaniga, Le Doux, 1978); о преимущественной эмоциональности правого полушария (Ahern, Swartz, 1979; Reuter-Loren, Davidson, 1981; Жирмунская и др., 1982; Tucker, Dawson, 1984; Stenberg, 1992); о вовлечении левого полушария при негативных эмоциях (Kolb, Milner, 1981), а также о том, что в процессах восприятия эмоционально-значимой информации участвуют оба полушария (Костандов, Арзуманов, 1980; Костандов, 1983; Русалова, 1988).

Однако имеющиеся в литературе разногласия по вопросу о локализации механизмов эмоциональных реакций касаются не только левого или правого полушарий мозга как целостных структурных единиц, но и отдельных зон каждого из полушарий.

Асимметрия эмоциональных реакций

Ряд исследователей акцентируют внимание на причастности передних

отделов мозга в генерации эмоций, при этом обнаруживают фронтальные асимметрии для эмоций различного знака.

R.L. Davidson et al. (1999) показали, что при демонстрации фильмов при положительных эмоциях в большей степени активируются левые, а при негативных – правые лобные области коры. A.J. Tomarken, A.D. Keener (1998) считают, что в генерации положительных эмоций участвует преимущественно левая фронтальная область, а отрицательных – правая. В исследовании на больных с реактивной депрессией выявлен фокус устойчивой бета-активности в правой лобной области, что, по мнению авторов, указывает на гиперактивацию зоны, участвующей в регуляции отрицательных эмоций (Стрелец и др., 1997). Показано, что у 10-месячных детей при восприятии лица с выражением радости отмечен фокус активации в левом полушарии. Вкус сладкого сиропа вызывал у младенцев выражение удовольствия и сопровождался активацией ЭЭГ в левой фронтальной области, а раствор лимонной кислоты – выражение неудовольствия и активацию правой фронтальной области (Davidson, Fox, 1982). Предполагается, что знак эмоционального напряжения в исследуемый момент определяется соотношением активности правой и левой фронтальной коры: при преобладающей активности левой фронтальной коры будет доминировать положительный эмоциональный фон, при преобладании правой – негативный (Русалова, 1988; Heller, 1993; Heller, Nitscke, 1997).

Ряд других исследователей не подтверждают связь между характером фронтальных асимметрий и знаком эмоций (Cole, Ray, 1985; Stenberg, 1992). Показано увеличение тета-активности независимо от знака эмоционального возбуждения в правой лобной области, а также обнаружено увеличение правополушарной активации как при отрицательных, так и положительных эмоциях (Schellberg et al., 1990). У детей на фоне положительно окрашенной деятельности тета-активность была сильнее выражена в правой лобной области (Денисова, 1978). По данным Е.А. Жирмунской с соавт. (1982), эмоционально окрашенная деятельность вызывает более генерализованные сдвиги ЭЭГ в правом полушарии, чем в левом. Показано, что для положительных эмоций характерен активационный сдвиг в сторону правого полушария, а для отрицательных – в сторону височных областей левого (Muller et al., 1999)

Наряду с этим делаются попытки создать *обобщающие концепции*, в которых выделяются общие опосредующие факторы, от которых зависит фронтальная эмоциональная асимметрия. Ряд авторов связывают харак-

тер *фронтальной эмоциональной асимметрии мозга с мотивационными системами* (Gray, 1994). В этом случае преобладающая активация *системы приближения* продуцирует положительные эмоции (радость, удовольствие, счастье) и сопровождается активацией левой лобной области, в то время как активация системы *отстранения* от аверсивного источника сопровождается негативными эмоциями (отвращение, страх) (Harmonn, Ray, 1977; Gazzaniga, Le Doux, 1978; Hager, Ekman; 1981; Davidson, Fox, 1982; Dawson, 1984; Davidson, Tomasken, 1989; Reeves et al., 1989; Smith et al., 1989; Tucker, Tomaken, Keener, 1998). В работах (Hagerman et al., 1998; Harmon-Jones, Allen, 1998; Wiedemann et al., 1999) также придается особенно большое значение связи фронтальных асимметрий с мотивациями *приближения и избегания*. Однако такой подход не всегда бывает оправдан. Показано, что отрицательная эмоция гнева, имеющая мотивацию приближения, сопровождалась усилением активации левой лобной области (Blai et al., 1997; Hamon-Jones, Allen, 1998; Русалова, Костюнина, 1999).

В то же время исследователи обращают внимание и на *другие области, коры больших полушарий*, помимо лобных, в организации эмоциональных явлений. Ряд авторов считают, что в регуляцию эмоций важный вклад вносят задние корковые зоны (Афтанас, 1998; Стрелец и др., 1997 и др.) Э.А. Костандовым и Ю.Л. Арзумановым (1980) было показано, что негативные эмоции вовлекают преимущественно затылочные отделы левого полушария. По данным И.В. Курницкой (1985), в организации позитивных эмоций важная роль принадлежит левой задне-ассоциативной зоне коры, а к интеграции эмоций отрицательного знака в большей мере причастна правая лобная область. Преимущественная активация правой теменно-височной области по данным позднего компонента ВП при негативных эмоциях обнаружена в работах (Cacioppo et al., 1996; Kayser et al., 2000). Отрицательно окрашенные аффекты ярости и страха после унилатеральных электросудорожных припадков возникают только при височных позициях электродов и отсутствуют при лобных (Деглин, 1984). У пациентов с психотической депрессией наблюдается повышенная активация правой задне-ассоциативной зоны коры (Курницкая, 1985). Исследования лиц с высоким уровнем тревожности выявило доминирование когерентности и спектральной мощности некоторых высокочастотных составляющих в парието-темпоральной области обоих полушарий (Свидерская, 2001).

Ряд исследователей делают попытку расчленить генерацию эмоцио-

нального возбуждения на несколько стадий, каждая из которых реализуется при участии разных областей коры. По их мнению, в процессе эмоционального реагирования выделяется несколько этапов: восприятие и оценка эмоциональных посылок реализуется в основном задними правополушарными отделами коры (правой височно-теменной областью), тогда как сам процесс переживания эмоций происходит при участии передних отделов коры, причем этот процесс отражается в их асимметричной активации и зависит от знака эмоции (Morgan, 1993). Имеются данные о том, что поражение задних отделов правого полушария преимущественно нарушает оценку знака эмоции, а при патологии передних отделов левого полушария ухудшается дискриминация модальности эмоции (Ольшанский, 1979; Брагина, Доброхотова, 1981; Kinsbourne, 1989; Глозман с соавт., 2000). Показано также, что при поражении задних отделов мозга нарушается восприятие валентности эмоций при общей утрате способности к эмоциональному переживанию (Брагина, Доброхотова, 1981; Kinsbourne, 1989). Восприятие и оценка информационных посылок связана с правой теменно-височной областью, а субъективный процесс переживания эмоций асимметрично реализуется при участии фронтальных областей коры больших полушарий (Davidson et al., 1999). По данным Л.И. Афтанаса (1998), правая окципитально-париентальная область коры принимает участие в идентификации эмоциональных сигналов независимо от их валентности. Предполагается, что первоначальное эмоциональное возбуждение определенной валентности может возникать в миндалине, которая имеет анатомические связи с одной стороны с гипоталамусом, а с другой - с гиппокампом и первичными сенсорными отделами коры. Известно также, что некоторые виды эмоций (например, страх) могут иметь место и в отсутствие коры больших полушарий. Реакция страха, организованная таламусом и амигдалой может возникать у крыс с удаленными зрительными и слуховыми отделами коры. (LeDoux et al., 1977; LeDoux, 1995). В то же время эти представления противоречат потребностно-информационной теории П.В. Симонова, согласно которой информационная оценка, вероятностный прогноз продуцирующие эмоциональное возбуждение, осуществляются передними отделами коры, при этом правая фронтальная кора преимущественно связана с прагматической информацией, приобретенной ранее и хранящейся в памяти, необходимой для удовлетворения потребности, а левая – с имеющейся в данный момент – только что поступившей (Симонов, 1981, 1984).

Интенсивность эмоционального напряжения, независимо от его зна-

ка, связывается с активностью теменно-височных отделов правого полушария, которые, имеют более тесные, чем симметричные отделы левого полушария (в большей степени активируемые десинхронизирующими влияниями со стороны ретикулярной формацией ствола мозга) связи со структурами промежуточного мозга, при этом эта связь не зависит от знака эмоции. Выход эмоционального напряжения на вегетативные функции, по мнению авторов, зависит от активности именно этой области. Соотношение активации фронтальных и задних отделов коры может лежать в основе валентности (знака) переживаемой эмоции (Heller et al., 1993). По мнению А.Р. Лурия, медиобазальные структуры височной коры регулируют аффективную сферу и относятся к энергетическому блоку головного мозга (Лурия, 1973).

С активностью задних отделов мозга ряд исследователей связывают и индивидуальные особенности субъекта. (Levi et al., 1983; Green et al., 1992; Heler, Nitschke, 1987; Papousek, Schulter, 1998).

Несмотря на огромный поток исследований по межполушарной асимметрии эмоций лишь в немногих работах изучаются сопутствующие факторы, которые решающим образом могут влиять на асимметрию биоэлектрических коррелятов исследуемых эмоциональных явлений (следовательно, и на заключение о межполушарной организации эмоций).

D. Nagemann с соавторами (1998) детально исследовали факторы, которые могут оказывать влияние на конечную оценку латерализации эмоций, куда входят: *продолжительность* регистрации биопотенциалов. Показано также, что в зависимости от способа подачи эмоционально значимой информации ЭЭГ корреляты эмоций будут различаться: информация, получаемая из внешней среды, сопровождается асимметричной активацией фронтальных отделов мозга, а извлечение из памяти эмоционально окрашенных образов вызывает активационные сдвиги в центральных или теменно-височных областях (Tucker, Dawson, 1984; Костюнина, 1996). W. Heller обнаружила преобладание активации *левой* передней коры на фоне *высокого эмоционального напряжения* отрицательного знака. Таким образом, обращается внимание не только на знак эмоций, но и на *активационный компонент* эмоционального возбуждения, т.е. *размерность, интенсивность* переживаемой эмоции, что дает в определенной степени возможность объяснить противоречия между результатами исследователей, обнаружившими при депрессиях как снижение активации лобных отделов левого полушария (Martinot et al., 1990; Стрелец с соавт., 1997), так и снижение активации задних отделов правого полушария (Banich et

al., 1992; Henriques, Davidson, 1997), поскольку имеются данные об относительной независимости фронтальных и затылочных асимметрий (Rarousek, Schuller, 1998). В обстоятельном исследовании Л.И. Афтанаса (1998), показано, что ЭЭГ-корреляты экспериментально вызванных эмоций зависят от многих факторов, в том числе и от *степени вовлечения механизмов внимания* в процессы генерации положительных и отрицательных эмоций.

При полном доверии к полученным разными авторами фактам возникает вопрос об истоках противоречивых трактовок о межполушарном распределении знака эмоций.

Уже сам факт противоречивости данных о межполушарной организации положительных и отрицательных эмоций, наряду с прямыми результатами, полученными на расщепленном мозге, свидетельствует, на наш взгляд, о том, что *эмоции, независимо от их знака, могут генерироваться в обоих полушариях мозга*, а разнородность данных может быть обусловлена различиями методических приемов, разной интенсивностью исследуемых эмоций, индивидуальными особенностями исследуемых лиц, а также тем, что разные авторы изучали эмоции не только *разного знака, но и разного класса*. В то же время для эмоционального возбуждения (как и для других активационных процессов мозга) можно выделить, по меньшей мере, две формы эмоциональной активации: *тоническую*, определяющую позитивный или негативный эмоциональный фон индивида, настроение, состояние в исследуемый отрезок времени, и *фазическую* – эмоциональные реакции, процесс, который инициируется поступающей эмоционально значимой информацией. В психологии различают три основных класса эмоциональных явлений: эмоциональные реакции, эмоциональные состояния (фон) и эмоционально-личностные качества.

Анализируя данные литературы, мы пришли к заключению, что относительно постоянная «специализация» левого и правого полушарий в отношении их знака относится не к эмоциям вообще, а к *тоническим* эмоциям, создающим *настроения, состояния*, эмоциональный фон, на который поступает эмоционально значимая информация. При этом полученные результаты довольно сходны: левое полушарие формирует положительные эмоции и позитивное отношение к тестируемым объектам или событиям, правое – отрицательные эмоции и соответственно негативную оценку для тех же самых объектов, таким образом, как остроумно замечают Спрингер и Дейч – два полушария – две души.

Что касается ситуативных эмоций (*эмоциональных реакций* – *фазиче-*

ских эмоций), вызванных эмоционально значимой информацией, то они, независимо от их знака, могут, по-видимому, формироваться как в левом, так и правом полушариях мозга, поэтому разные авторы, в зависимости от условий и методик эксперимента, получают разнородные факты.

К сходным выводам приходит В.Л. Деглин (1984), исследовавший эмоциональные последствия унилатеральных электросудорожных припадков. По его данным, изменения эмоционального поведения после припадков сводится к двум типам: аффективным возбуждениям и сдвигам настроения, при этом ни по частоте возникновения, ни по силе или длительности аффектов существенных различий между правосторонними или левосторонними припадками не наблюдалось. Таким образом, отрицательно заряженные *аффекты* в равной степени могут быть организованы как левым, так и правым полушариями мозга. В то же время *настроения* отчетливо асимметричны: выключение правого полушария сопровождалось гаммой положительных эмоциональных состояний, выключение левого отрицательных, при этом у больных нарастало чувство душевного дискомфорта. Исследование пациентов с расщепленным мозгом также показало, что каждое из полушарий способно давать как негативную, так и позитивную оценку предъявляемым стимулам (Спрингер, Дейч, 1983). По данным Ж.М. Глозман с соавт. (2000), положительную оценку предъявляемым невербализуемым фигурам пациенты давали независимо от стороны поражения.

На основании собственных и литературных данных мы пришли к выводу, что при изучении вопроса о локализации эмоций следует учитывать один из важнейших аспектов работы мозга как целого, а именно *динамический характер организации его активационных механизмов*. В то же время степень или величина активационного влияния, т. е. функциональное состояние мозга, могут быть различными в исследуемый момент, что может в значительной мере объяснить отсутствие совпадения у разных авторов характера корреляций между психическими явлениями и сопровождающими их биоэлектрическими показателями.

Исходя из представления о том, что эмоциональное переживание, как любая форма деятельности, может быть реализована на фоне *различного общего уровня активации мозга в зависимости от степени новизны и сложности эмоционально значимого стимула* (Русалова, 1987, 1988, 1990; Русалова, Костюнина, 1999), мы проводили комплексное исследование, в ходе которого изучали изменение уровня активации при выработке стереотипа разных видов деятельности, в том числе эмоционально-образ-

ной, традиционно относящейся к правому полушарию и речевой, регуляцию которой относят к компетенции левого полушария.

Использовали эмоциогенные стимулы разной модальности: индуцируемые из внешней среды: ожидание болевого стимула (электрокожного раздражения) и извлекаемые из памяти (мысленное представление эмоционально окрашенных образов – (recall generated emotions), имеющих как положительную, так и отрицательную эмоциональную окраску (радость, страх, гнев, печаль). Данная методика подробно описана ранее (Русалова, 1979) и широко используется для изучения эмоций как отечественными, так и зарубежными исследователями (Hager, Ekman, 1981; Taker, Dawson, 1984; Prise et al., 1985; Smith et al., 1989; Сидорова, 2001).

В качестве контроля применяли эмоционально нейтральные пробы: поочередное сжимание кистей правой и левой руки, повторение одного и того же речевого отрывка, решение анаграмм, счет в уме, вспышки света.

Для тестирования функционального состояния, создаваемого эмоциональным напряжением, использовали два общепринятых показателя уровня активации: латентный период компонента Р 300 зрительных ВП и ЭЭГ (доминирующую частоту альфа-ритма). По данным В.С. Русинова (1960) и Е.Н. Соколова (1958, 1960), важнейшим признаком возбуждения мозга является сдвиг ЭЭГ в сторону более высоких частот.

В работе были намеренно использованы дистантно удаленные области (лобные и затылочные отделы левого и правого полушарий мозга), поскольку они отличаются и в отношении источников дистантных влияний на кору головного мозга. В частности, показано, что раздражение нижних отделов ствола у человека вызывает двустороннюю синхронизацию биопотенциалов преимущественно в затылочно-височных и затылочно-теменных областях, тогда как раздражение верхних отделов ствола вызывает двустороннюю синхронизацию биопотенциалов в центральных и лобных отделах коры (Мадорский, 1985). Кроме того, имеются данные, позволяющие рассматривать фронтальные и задние корковые асимметрии как независимые (Henriques, Davidson, 1997).

В настоящей работе мы пользуемся понятием «*фокус максимальной активности*» или «*фокус локальной активации*» (Костандов, 1983; Павлова, Романенко, 1988), которое означает ту из исследуемых областей, где отмечается наиболее высокая частота альфа-ритма или наименее короткий латентный период позднего компонента ВП.

При исследовании зрительных вызванных ответов, (как и в других пробах) испытуемых должны были неоднократно (до 8-10 раз) мысленно

воспроизводить эмоционально значимые события. В процессе повторного мысленного воспроизведения эмоционально окрашенных образов по продолжительности ЛП было выявлено три основных типа испытуемых: 1) у которых ЛП был устойчиво короче в передних отделах мозга; 2) у которых ЛП был устойчиво короче в затылочных отделах; 3) у которых фокус активации перемещался в процессе повторных проб от лобных отделов к затылочным и из левого полушария в правое (испытуемых этого типа было подавляющее большинство).

Таким образом, уже *индивидуальные особенности траектории движения фокуса повышенной активности по коре мозга* могут явиться источником противоречивых данных для вывода о преимущественной «локализации» эмоциональных реакций в различных зонах коры.

Подсчет наиболее коротких ЛП в эмоциональных пробах показал, что из 308 проб (включая запись в фоне), проведенных суммарно для всех испытуемых, в левой лобной области наиболее короткий ЛП наблюдался в 46 случаях, в правой лобной - в 67, в левой затылочной области - в 35, в правой затылочной - в 97 случаях. В остальных случаях наиболее короткие ЛП встречались одновременно в разных зонах в двух или трех отведениях в разных комбинациях.

Таким образом, хотя по числу случаев локализации наименьшего ЛП, т.е. активационного фокуса, обнаружилось отчетливое преобладание правой затылочной области, тем не менее однозначно ответить на вопрос, активируют ли эмоции левое полушарие или правое, передние отделы мозга или задние было бы неправомерно, поскольку область с наиболее коротким ЛП можно было выявить как в передних отделах мозга, так и в задних, как в левом полушарии, так и в правом, что свидетельствует о *динамике локализации активационного фокуса*, а также о том, что преимущественная локализация фокуса в правой затылочной области не может свидетельствовать об «ответственности» этой области за эмоциональное возбуждение, поскольку в процессе повторного воспроизведения как эмоциональных, так и эмоционально нейтральных проб наиболее высокая активация регистрируется в разных отделах коры: как в переднем, так и в заднем квадрантах.

Картина прояснилась только после того, когда данные, по всем отведениям, полученные во всех пробах, были нанесены на схему расположения электродов, составленную для каждого испытуемого отдельно. Оказалось, что у большинства испытуемых ($84 \pm 8\%$; $p < 0,001$) фокус активации в первой пробе выявлялся в лобном отделе левого полушария. Во второй пробе

фокус активации сохранялся в левом полушарии только у 17 испытуемых и перемещался в лобные отделы правого, либо в затылочный отдел левого полушария. Начиная с четвертой или шестой пробы фокус активации смещался в затылочные отделы правого полушария. Следовательно, вызванные мысленным представлением положительные или отрицательные эмоции могут активировать по мере их повторного воспроизведения как передние отделы мозга, так и задние, как левое полушарие, так и правое, если судить по ЛП. Таким образом, в данных исследованиях локализация активационного фокуса зависела не от знака эмоций (положительная или отрицательная), а от *новизны* эмоционально окрашенного задания, формирования стереотипа деятельности, сопровождаемой эмоцией. При смене стереотипа фокус активации снова перемещался у 23 испытуемых ($82 \pm 7\%$; $p < 0,001$) в передние отделы мозга. Сходные результаты были получены и в экспериментах на животных (Симонов с соавт., 1995; Преображенская, 1997).

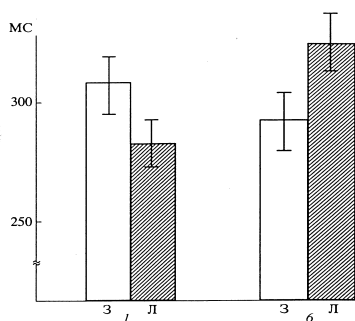


Рис. 17.1. Соотношение ЛП в первой и последней пробах. 1 – левое полушарие, первая проба, 6 – правое полушарие, шестая проба, Л – лобное отведение, З – затылочное отведение.

На рис. 17.1 представлены усредненные для 28 испытуемых значения ЛП в первой и шестой пробах. В первой пробе ЛП короче в лобном отведении левого полушария, а в шестой – в затылочном правого полушария. Таким образом, различная степень напряжения неспецифической активации – максимальная при *новизне* и пониженная в процессе повторения, *привыкания*, явилась решающим фактором локализации зоны повышен-

ной активности в коре головного мозга в эмоциональных пробах. Эти данные согласуются результатами, полученными Л.И. Афтанасом (1998), показавшего важную роль *внимания* в характере межполушарной эмоциональной асимметрии.

В то же время местоположение «фокуса» зависело и от степени *эмоционального напряжения*, т.е. интенсивности лимбической активации: в тех пробах (независимо от порядка), в которых частота сердечного ритма была наиболее высокой, фокус повышенной активности перемещался в передний отдел левого полушария, т.е. в область наиболее высокого активационного напряжения. Эти данные совпадают с наблюдениями Heller, Nitschke (1997), в которых была обнаружена левополушарная активация при сильной негативной эмоции.

ЭЭГ записывали от 12 симметричных точек левого или правого полушарий мозга человека, однако для конечного анализа использовали левые и правые лобные и затылочные отведения. При анализе ЭЭГ для каждого испытуемого в отдельности в каждой пробе и каждом отведении определяли пиковую частоту наиболее выраженного альфа-ритма. Поскольку имела место значительная индивидуальная вариабельность частоты у разных испытуемых и у одного и того же лица в течение опыта, для сопоставления данных, полученных на разных испытуемых, проводили двойное ранжирование альфа-ритма по частоте отдельно для каждого лица по всем пробам сопоставления. Наименьший ранг равнялся 1, он соответствовал самой низкой частоте альфа-ритма. Чем выше был ранг, тем выше была частота максимального пика альфа-ритма у данного испытуемого. Затем полученные значения рангов наносили на схему, согласно отводящим электродам, и проводили статистическую обработку.

На рис. 17.2 приведена динамика ранжированной частоты альфа-ритма в процессе повторных эмоциональных проб. В фоне 1 (перед началом эксперимента) наблюдалась генерализованная активация во всех четырех отведениях: пиковая частота (ранг 10) одинакова в лобных и затылочных отделах правого и левого полушарий мозга, что свидетельствует об общем возбуждении перед началом проб.

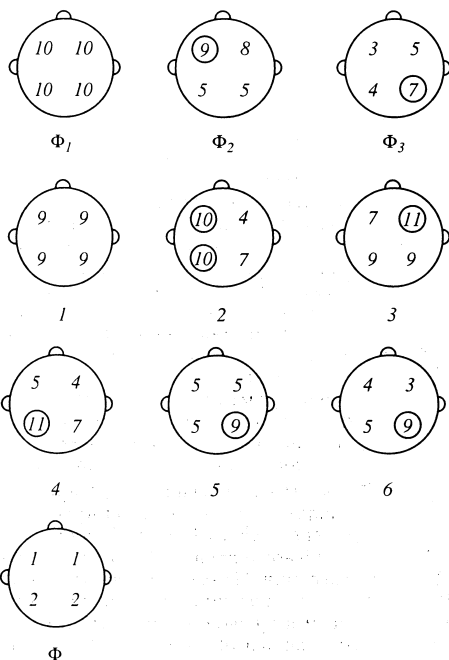


Рис. 17.2. Динамика фокуса локальной активации коры в течение опыта. 1–6 – последовательные эмоциональные пробы. Φ – фон, цифры – ранжированная частота альфа – ритма, кружки – фокус активации в данной пробе.

В фоне 3 фокус активации (ранг 7) перемещался в затылочное отведение правого полушария. В первой эмоциональной пробе также наблюдалась одновременная активация всех исследуемых зон коры, далее отмечалась та же закономерность, что и в опытах с использованием ЛП: перемещение фокуса активации из левого полушария в правое и из лобных отделов в затылочные. Так, во второй эмоциональной пробе высокая активация наблюдалась в передних и задних отделах левого полушария, затем в лобном отделе правого полушария, в затылочном отделе левого полушария и, наконец, в затылочном отделе правого полушария (пробы 5 и 6). В

фоне, зарегистрированном после окончания опыта, наблюдалась самая низкая активация: если в фоне до начала проб наивысшие ранги были 10, 9 и 7, то после окончания опыта (фон 3) – 2.

У некоторых испытуемых после экспериментов отмечалась симметрия фокусов активации (рис. 17.2), существенно отличавшаяся, однако, от той, которая наблюдается в начале опыта: если в фоне и в первых пробах имела место симметрия при высокой активации (по частоте альфа-ритма – ранги 9-10, то после окончания опыта симметрия реализовалась на низком активационном уровне (ранги 1-4). Следовательно, феномен симметрии активности левого и правого полушарий может иметь прямо противоположное значение, отражая как повышенную, так и пониженную активацию мозга. Сходная динамика перемещения фокуса активации имела место и при повторных пробах с ожиданием электрокожного раздражения.

Таким образом, на основании полученных результатов можно сделать следующие выводы: продуцируемые эмоциогенными ситуациями эмоциональные реакции активируют различные полушария и различные зоны мозга в соответствии с уровнем неспецифической активации, вызываемой данной психической деятельностью, (в зависимости от того, является ли она новой или стереотипной), а также от степени эмоционального напряжения.

Для сопоставления исследовали динамику фокуса активации в процессе выполнения заданий, не содержащих выраженной эмоциональной окраски. В разных пробах испытуемые должны были вслух повторять отрывки из знакомого им стихотворения, сжимать кисти правой или левой рук, а также перемножать в уме двузначные числа. С каждым исследуемым было проведено 10—20 проб. ЭЭГ регистрировали по той же схеме, что и в серии с эмоциональными пробами.

Уже визуальное наблюдение на ЭЭГ выявило определенную динамику изменений амплитуды альфа-ритма при повторных пробах: если при первых двух попытках наблюдалась частичная блокада альфа-ритма, то по мере повторения проб характер ЭЭГ менялся: блокада замещалась вспышками веретенообразного хорошо модулированного альфа-ритма, которые затем становились более длительными и слабо модулированными – свидетельство снижения уровня активации мозга (Соколов, 1960; Русалова, 1979; Волынкина, Суворов, 1981 и др.).

Анализ динамики доминирующей частоты альфа-ритма в спектре мощности в исследуемых отведениях показал, что речевая деятельность, если она даже исходно знакома, требует существенно большего времени

для снижения общей активированности мозга. Так, если при мысленном воспроизведении эмоций перемещение фокуса активации в задние отделы может наблюдаться уже в третьей пробе, то для речевой деятельности перемещение активационного фокуса в затылочный отдел правого полушария происходит в среднем к 9-й пробе, что позволяло подробнее проследить динамику миграции фокуса активации.

Динамика фокуса активации на сжимание кистей правой и левой руки была похожей: независимо от того, какой рукой выполнялось задание, фокус активации вначале возникал в левом полушарии (иногда только в одной пробе) и затем перемещался в правое. Подобные результаты были получены Л.А. Жаворонковой (1989). Поскольку эмоциональные пробы проводятся с участием когнитивных компонентов и эмоциональные *реакции*—это всегда *ответ* на значимую информацию, то этим объясняется сходная динамика фокуса активации эмоциональных и нейтральных проб. Обращает на себя внимание также следующий факт: в ходе эксперимента наблюдалось неуклонное снижение частоты доминирующего альфа-ритма, что отчетливо выявлялось в динамике суммарных рангов. Так, на рис. 2 видно, что в фоне 1 сумма рангов для четырех отведений была равна 40, в 1-й пробе – 36, в 6-й – 21, а после окончания опытов – 6. Снижение суммарного ранга наблюдалось у $94\pm 6\%$ испытуемых ($p < 0,001$). Однако, несмотря на отчетливое снижение частоты альфа-ритма в процессе повторных заданий, можно было выделить доминантный фокус активации, в котором частота альфа-ритма и соответствующий ей ранг сохранялись высокими по сравнению с другими отведениями. По мере повторения проб зона повышенной активности сужалась и постепенно перемещалась в затылочные отделы правого полушария.

Эти данные согласуются с положением, согласно которому в организации эмоций участвуют не только подкорковые ядра и архипалеокортекс, но и ряд областей коры больших полушарий лобная, височная, теменная (Blai et al., 1997), височно-теменно-затылочная (Levy, 1983) и в значительной степени могут разрешить противоречия об участии различных зон коры в организации эмоционального ответа, поскольку динамический характер зоны повышенной активности в коре в ответ на эмоциональные послышки нивелируется при статистической обработке (усреднении). Они также согласуются с наблюдениями Л.И. Афтанаса (1998) о важной роли *внимания* в межполушарной организации эмоций.

Таким образом, как по данным параметров ВП, так и ЭЭГ в процессе повторных проб, эмоционально окрашенных (позитивных или негатив-

ных), или не имевших эмоционального содержания, наблюдались сходные изменения динамики биоэлектрической активности. Зона повышенной активности, в которой регистрировался наиболее короткий латентный период ВП или наиболее высокая частота пика в спектре мощности в альфа полосе не оставалась стабильной, а по мере повторения воздействий перемещалась по определенному закону: из лобного отдела левого полушария в затылочные отделы правого. Эти данные подтверждают наблюдения о том, что характер функциональной асимметрии, определяемой по биоэлектрическим показателям, может зависеть от *продолжительности регистрации*: (Hager, Ekman, 1981, Hagemann et al., 1998): он выявляется при исследовании *динамики* локализации зоны повышенной активности и может нивелироваться при обработке, требующей значительного усреднения.

Возникает вопрос, какому функциональному изменению соответствует наблюдаемая траектория миграции фокуса активности? Сама логика эксперимента, т.е. выработка стереотипа, многократное воспроизведение одной и той же деятельности, способствующее угашению ориентировочного рефлекса, свидетельствует о снижении общего уровня активации мозга в процессе повторных проб. Об этом же говорит и сопутствующее снижение суммарного ранга частоты альфа-ритма для всех четырех отведений, т. е. общее замедление альфа-активности, а также данные анализа ЭЭГ. Показано, в частности, что по мере повторных проб снижается коэффициент отношения быстрых колебаний к медленным, а также локализация фокусов мощности медленных (дельта) и быстрых (бета и гамма-частот): если в первых пробах фокус быстрых колебаний отмечен в передних отделах мозга, а медленных – в задних, то по мере привыкания соотношения были обратными.

Таким образом, результаты работы подтвердили ранее полученные факты, что активность передних отделов левого полушария преобладает при реализации более новых и сложных заданий, а также при высоких параметрах эмоционального напряжения независимо от его знака. (Русалова, 1987). Исследование выявило также превалирование активности левого лобного отдела в начале выработки стереотипа и преобладание активности правого полушария при его автоматизации. Эти данные созвучны с представлениями о том, что в некоторых случаях каждое из полушарий не всегда обрабатывает информацию, характерным для него способом, а также, что активация полушарий в том или ином случае может не зависеть от истинных способностей полушария (Levy et al., 1983) В этом плане весьма

показательные данные получены при сравнении результатов тестирования двух испытуемых (рис. 17.3), которым предлагали умножение в уме двухзначных чисел, а также предупреждали, что через 20 секунд после сигнала они получат электрокожное раздражение. Испытуемый М.Р. легко справился с математическим тестом, и в процессе его выполнения фокус активации у него фиксировался в затылочном отделе правого полушария мозга. Однако М.Р. очень волновался, в ожидании болевого раздражения, и это сопровождалось перемещением фокуса в левую фронтальную область и учащением сердечного ритма. В то же время испытуемая Л.Н. не поверила, что будет «удар током» и не ощущала тревоги, что сопровождалось локализацией фокуса активации в правом затылочном отделе коры, и отсутствием значимых изменений частоты сердечных сокращений, но испытывала затруднение в выполнении математического задания, которое вызывало активацию передних отделов левого полушария (Русалова, 1988). Сходные данные были получены Н.Н. Даниловой (1992): как правило, большинство лиц решало арифметические задачи на фоне высокочастотного альфа-ритма, тогда как решение зрительных задач требовало более низкочастотного ритма, однако иногда наблюдалась и противоположная тенденция: решение арифметических задач, как и состояние покоя, наблюдалось на фоне низкочастотного ритма, а зрительных – на фоне высокочастотного.

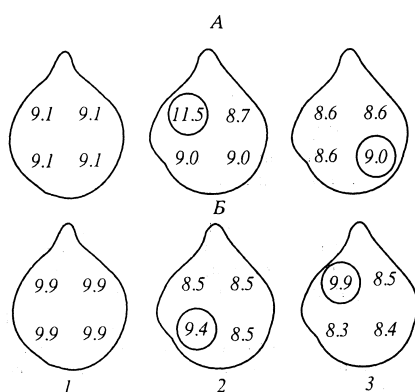


Рис. 17.3. Динамика фокуса активации при ожидании болевого стимула и счете в уме у двух испытуемых (А и Б). Цифры – частота альфа-ритма, кружком обведены фокусы активации. 1 – фон, 2 – ожидание боли, 3 – счет в уме.

На основании собственных, а также полученных другими авторами фактов мы предлагаем схему оценки общего уровня активации мозга в зависимости от локализации фокуса активации в наиболее дистантно удаленных правой и левой лобной и затылочной областях мозга (промежуточные положения фокуса будут соответствовать промежуточным значениям активации) (рис. 17.4).

На этой схеме оба полушария разделены на 4 квадранта в соответствии с общим уровнем активации мозга, причем каждому квадранту присвоен активационный ранг, соответствующий величине энергетической составляющей активации. Наиболее высокий ранг (4) присвоен левому лобному отделу, наименьший – правому затылочному (1).

Согласно этой схеме, наиболее высокий общий уровень активации мозга соответствует преобладанию активности левой лобной области, наименьший – при превалировании активности правой затылочной области коры.

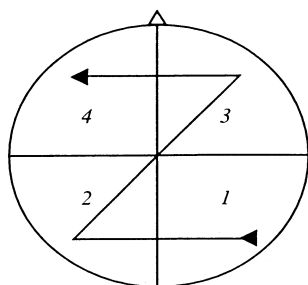


Рис. 17.4. Схема перемещения активационного фокуса по коре больших полушарий, соответствующего повышению общего уровня активации мозга.

1—4 – активационные ранги для каждого из четырех отделов мозга, стрелка указывает на направление увеличения общего активационного уровня.

В соответствии с этим преобладание активности левого полушария в норме у правшей свидетельствует о более высоком общем активационном уровне, чем правого: в этом случае суммарный ранг для левого полушария

будет выше (6), чем для правого (4).

Правомочность такой гипотезы подтверждается собственными и имеющимися в литературе данными (Брагина, Доброхотова, 1981; Деглин, 1984; Мадорский, 1985; Русалова, 1988, 1990). Особенно важны в этом плане результаты, показавшие, что после дачи седативных средств очаг с наиболее высоким уровнем пространственной синхронизации перемещается в затылочные отделы (Асланов с соавт., 1973), и наоборот, прием фенамина приводит к локализации фокуса активации в левых лобных отделах. При успешном решении на эмоциональном фоне простых задач наблюдается повышение активности правой теменно-височной области, при успешном решении сложной задачи, требующей более высокого напряжения, – преобладает активность симметричной области левого полушария (Кайгородова, Поклюхина, 1983). Операторы, быстро и правильно выполняющие задание, имеют фокус активации в лобных отделах мозга, а плохо и медленно – в правой затылочной области коры. Лица с левой лобной локализацией фокуса выявляют более высокий общий уровень активации (Павлова, Романенко, 1988). Более высокому общему уровню функционального состояния, определяемому по числу высоких корреляций, соответствует передне-левое доминирование полушарий, а более низкому – правое (Данилова, 1992). Показано также, что дети, у которых в раннем младенческом возрасте преобладала активность левого полушария, становились более активными в игровых ситуациях и более социальными, чем дети с преобладающей активностью правого полушария (Schmidt, Fox, 1996). Имеются данные о том, что мощность ЭЭГ в левом полушарии у большинства лиц ниже, чем в правом, что свидетельствует о его более высокой активации. Энергетический уровень левого полушария левого полушария должен быть выше уже потому, что оно имеет более тесные связи с десинхронизирующими стволово-ретикулярными системами, чем правое, которое в большей мере активируется лимбической системой (Брагина, Доброхотова, 1981). С другой стороны, при эмоциональном возбуждении обнаружены реципрокные отношения между активностью лимбической системы и фронтальными отделами коры (Drevets et al., 1992; Morgan et al., 1993; Abercrombie et al., 1996; Davidson, Irvin, 1999), что также свидетельствует в пользу меньшей неспецифической активированности правого полушария. Таким образом, локализация фокуса в левых лобных отделах сопровождается более высокими возможностями для интегративной деятельности мозга. Развиваемые нами представления могут отчасти объединить неоднородные факты, полученные разными исследо-

вателями. Так, в работах Э.А. Костандова (1980, 1983), в которых испытуемым предъявляли два вида слов: эмоционально нейтральные и эмоционально окрашенные, имеющие для испытуемых явно неприятный смысл, на фоне негативных эмоций статистически значимо преобладает активность затылочного отдела левого полушария, тогда как в ответ на нейтральное слово фокус локальной активации выявлялся в затылочных отделах правого полушария. В то же время результаты других исследований (Курницкая, 1985 и др.), полученных также с помощью ВП, свидетельствуют, что отрицательные эмоции активируют лобные отделы правого полушария, а положительные эмоции – задние ассоциативные отделы левого полушария. Противоречивые, на первый взгляд, выводы можно объяснить разными активационными уровнями эмоциональных реакций, формируемыми условиями эксперимента. В работах, в которых требуется опознание эмоционально значимого слова, проводится многократное накопление ВП с повторением этого слова, вследствие чего происходит относительная утрата новизны сообщения, и фокус активации «опускается» в затылочные отделы. Поскольку испытуемому предлагают два вида стимулов – эмоционально нейтральные и эмоционально окрашенные слова, левое полушарие активируется более сложным комплексом: когнитивным и эмоциональным (слово + эмоция), тогда как правое полушарие активируется только когнитивной посылкой – предъявлением слова. Обнаружено, что связь между эмоциональной реакцией испытуемого и функциональной межполушарной асимметрией зависит как от методики эксперимента, так и от его продолжительности. При показе эмоционально окрашенных слайдов наибольшее негативное эмоциональное напряжение испытуемые переживали при более высокой активности левой височной области. Поскольку авторы использовали демонстрацию фильмов в течении 8 минут, то в этом случае наступала относительное привыкание и наиболее энергоемкий участок мозга перемещался в височные зоны и затылочные зоны, а наиболее интенсивное эмоциональное напряжения соответствовало его локализации в левом полушарии мозга (Hagemann et al., 1988, 1999, 2001).

В исследовании И.В. Курницкой (1985) испытуемые были заняты более сложной деятельностью (телеигрой), и негативные эмоции, вызванные проигрышем, по свидетельству автора, оказывались сильнее положительных, связанных с выигрышем. Поэтому при проигрыше активировались лобные отделы правого полушария (ранг 3). При положительных эмоциях, связанных с выигрышем, который, по данным самоотчета, вы-

зывал более слабую эмоцию, активировались задне-ассоциативные отделы левого полушария, что, согласно предлагаемой нами схеме, свидетельствует о более низком активационном уровне по сравнению с ситуацией проигрыша (ранг 2). У больных психотической депрессией (Курницкая, 1985) как при проигрыше, так и при выигрыше активировались задние отделы правого полушария (ранг 1), что соответствует общему снижению активационного уровня этих больных, для которых характерны психомоторная заторможенность, понижение частоты альфа-ритма и других показателей бодрствования (Волынкина, Суворов, 1981; Асадова, 1987). При просмотре кинофильмов в ситуации быстро меняющихся сюжетов и активного прогноза событий активируются лобные отделы обоих полушарий (ранги 4 и 3).

Таким образом, полученные нами результаты позволяют прийти к выводу, что здоровый мозг работает *как целое* не только в смысле взаимодействия двух полушарий, но и в плане функционального распределения различных отделов в активационном аспекте, включая при *новых и сложных* заданиях, а также *при более высоком эмоциональном напряжении* преимущественно передние отделы или левое полушарие, а при более *простых и стереотипных* – задние отделы мозга или правое полушарие.

Приведенная на рисунке 17.4 схема дает наглядное представление о закономерной динамике активирования тех или иных областей по мере усложнения выполняемой человеком когнитивной деятельности, на базе которой возникает эмоция.

В то же время обращает на себя внимание тот факт, что при исследовании эмоциональных реакций эмоция возникает не сама по себе, не изолированно, а в составе *когнитивного процесса*. Поэтому динамика «фокуса активации» на эмоциональные послы соответствует динамике «фокуса» на нейтральные стимулы: из фронтального отдела левого полушария в затылочные отделы правого полушария.

Концепция динамики "фокуса активации" в коре головного мозга не противоречит представлению о локализации функций. Однако *любая функция осуществляется во взаимодействии* с множеством других. Как замечают С. Спрингер и Г. Дейч, каждый из исследуемых показателей реализуется при вовлечении многих областей мозга при выполнении даже самых простых заданий. При исследовании локального мозгового кровотока, в проекционных отделах коры – соматосенсорной, зрительной и слуховой – обнаружено два вида метаболической активации (усиления локального мозгового кровотока), а именно: специфический, соответствующий-

щий модальности стимула, и неспецифический, связанный с вниманием к стимулу. Усиление активации, спровоцированное вниманием обнаружено также и в префронтальной коре (Roland et al., 1980; Roland, 1982). Можно допустить, что регистрируемые электрофизиологические сдвиги в ответ на эмоционально окрашенные стимулы в значительной степени обусловлены *участием неспецифической активации*, вызванной ориентировочным рефлексом, который, как было показано Е.Н. Соколовым (1958, 1960), усиливается при усилении интенсивности стимулов, а также на эмоционально-значимые сигналы и угасает при привыкании.

Возникает вопрос, какой физиологический смысл имеет миграция фокуса повышенной активации, по коре из *передних отделов левого полушария в затылочные отделы правого в зависимости от новизны, сложности и интенсивности эмоциогенных стимулов?*

В этом случае, как нам кажется, допустимо привлечь концепцию о двух системах внимания – переднюю и заднюю. *Передняя система внимания*, расположенная в медиальной фронтальной области, ответственна, в частности, за выбор правильных реакций, в то время как *задняя*, пространственно-зрительная система внимания реализует более *простые* задания, при этом она может работать как вместе с передней системой внимания, например в условиях высокой бдительности, так и независимо от нее (Posner, 1995).

Мы полагаем, что перемещение фокуса активации, определяемое в наших исследованиях, вызвано постепенным перемещением фокуса внимания с более *энергоемкого* (передние отделы мозга) на менее *энергоемкий* режим работы (задние отделы мозга). В то же время усиление эмоционального напряжения в какой-либо пробе по ходу эксперимента при повторных стереотипных заданиях, как и усложнение стимула, т.е. когнитивного процесса, соответствующее переходу на более высокий энергетический уровень вызывает смещение фокуса активации в передние отделы мозга. Таким образом, преимущественная локализация передних или задних отделов левого или правого полушарий как в эмоциональных, так и нейтральных пробах зависела как от субъективной *сложности* когнитивного процесса, так от *интенсивности* эмоционального напряжения.

Можно допустить, что в этом случае мы имеем дело с *«фокусами взаимодействия»*, по А.М. Иваницкому (1990), в которых, интегрируются ориентировочные, эмоциональные и когнитивные возбуждения. В то же время интеграция различных функций в единый поведенческий акт может быть реализована на фоне различной энергетической составляющей, т.е.

разного общего активационного уровня, о чем можно судить по перемещению зоны повышенной активности по коре головного мозга с более высокого (передние отделы мозга) на более низкий (затылочные отделы) активационный уровень при повторении (автоматизации) условий эксперимента. Пример, приводимый на рис. 17.2 наглядно иллюстрирует это положение.

Выводы, изложенные выше, в большей степени применимы к исследованиям, в ходе которых изучается *фазический* компонент эмоциональной активации: т.е. там, где имеется *эмоциогенный стимул*, вызывающий эмоциональную *реакцию*, т.е. исследуется влияние эмоционально окрашенных слов, слайдов, кинофильмов, а также ситуаций успеха – неуспеха, выигрыша–проигрыша на активационные показатели правого или левого полушарий мозга: параметры ВП, ЭЭГ, интенсивность кровотока, движения глаз и др. Следовательно, схема на рис. 17.4 в большей мере объединяет результаты исследований *фазических эмоций*, т. е. *эмоциональных реакций*, непосредственно вызванных в эксперименте когнитивными эмоциональными стимулами.

Межполушарная асимметрия эмоциональных состояний

Значительное число работ посвящено изучению относительно длительных и устойчивых *тонических эмоций*, формирующих *настроения*, т. е. *негативного* или *позитивного эмоционального фона*, который определяет оценку окружающей действительности. К таким исследованиям относятся, прежде всего, данные, полученные при органических поражениях либо временном выключении одного из полушарий мозга. Основные факты, полученные в клинике, несмотря на их неоднородность, сводятся к следующему: у больных с поражениями (или временным выключением) левого полушария доминирует негативный эмоциональный фон, у больных с поражением правого – отмечается подъем настроения вплоть до эйфории (Wada, 1949; Alema et al., 1961; Анзимиров и др., 1967; Вейн, Соловьева, 1973; Балонов, Деглин, 1976; Кауфман, 1979; Брагина, Доброхотова, 1981; Филипычева и др., 1982; Деглин, 1984). У больных с реактивной депрессией, т.е. с устойчивым негативным эмоциональным фоном обнаружен фокус повышенной активации по бета 2-ритму в правой лобной области (Стрелец и др., 1997). У высоко тревожной линии крыс выявляется специфический комплекс когерентных структур преимущественно в правом полушарии мозга (Свидерская и др., 2001). Таким образом, по дан-

ным большинства клинических исследований *положительное настроение формируется левым полушарием, а негативное – правым.*

К этой же группе относятся факты, полученные на здоровых и больных исследуемых при изучении позитивной или негативной эмоциональной оценки стимулов, предъявляемых испытуемым отдельно каждому полушарию. Так, показано, что при демонстрации одного и того же фильма отдельно в левое и правое полушария левое дает ему более положительную оценку, чем правое (Dimond et al.). Лица с преобладающей активностью левого полушария более оптимистичны в оценке прогноза эмоционально значимых событий, чем с правосторонней активацией (Drake, 1984). Опознание слайдов с радостными лицами происходит быстрее левым полушарием, а с печальными – правым (Krawford, 1996). Лица, у которых, по данным ЭЭГ (альфа-ритм в теменных отведениях), при прослушивании записанных на магнитофон эмоционально значимых сообщений преобладала активация левого полушария, давали положительную оценку этим сообщениям, а лица с преобладанием активации правого полушария – негативную (Cacioppo, 1996). При предъявлении фотографий с эмоционально нейтральными лицами левому полушарию изображение оценивалось как более приятное, чем при предъявлении их правому (Natale, Gur, 1981). К этой же группе фактов относятся и результаты экспертной оценки фотографий, склеенных из правой и левой половин лица. Показано, что фотографии, составленные из правых половин лица, воспринимаются как более приятные, а из левого – менее привлекательные. У большинства лиц намеренное воспроизведение улыбки легче осуществлялось правой половиной лица (левым полушарием), а гримасы – левой половиной (правым полушарием). Многие испытуемые вообще не могли изобразить гримасу правой половиной лица (Русалова, 1987).

Следует отметить, что межполушарная специализация даже для тонических эмоций, т.е. состояний, настроений выявляется не во всех случаях, а только в определенной их части. Ряд исследователей на основании полученных ими фактов возражают против представления о межполушарной организации эмоций (Kolb, Milner, 1983). В то же время многолетние исследования Е.Д. Хомской с сотрудниками на здоровых и больных с поражениями различных отделов мозга с использованием большого арсенала методических приемов дают основание полагать, что «у правшей левое полушарие «отвечает» за положительные эмоции, а правое – за отрицательные» (Хомская, Батова, 1998).

Мы полагаем, что противоречия по вопросу о межполушарной специа-

лизации *тонических эмоциональных состояний*, эмоционального фона может в определенной степени примирить схема, приведенная на рис. 17.5.

Как и на схеме на рис. 17.4, «локализация» эмоций будет зависеть от общего уровня активации мозга, однако эта зависимость несколько иного плана. Согласно предлагаемой схеме, межполушарная организация отрицательного или положительного эмоционального фона формируется исходным функциональным состоянием, общим активационным уровнем, который может колебаться в широких пределах. Правомочность такого представления может быть обоснована следующими данными.

Как уже говорилось, обращает на себя внимание тот факт, что активационный тонус левого полушария у большинства людей в бодрствующем состоянии в норме превосходит тонус правого (Айрапетянц, 1982; Князева, Волкова, 1982; Шеповальников, Цицерошин, 1982; Щелбанова, 1982) вследствие того, что левое полушарие имеет более выраженные активирующие связи со стволовой ретикулярной формацией, чем правое (Брагина, Доброхотова, 1981; Болдырева, 2000). По данным В.С. Ротенберга и В.В. Аршавского (1982), левополушарная организация контекста требует дополнительных энергетических затрат со стороны ретикулярной формации. Имеются данные, свидетельствующие о большем активирующем вкладе ряда подкорковых структур левого полушария по сравнению с правым. Так, по данным С.В. Мадорского (1985), при поражении правого миндалевидного комплекса у больных преобладают агрессивно-злобные аффекты (активно-оборонительные состояния), а при поражении левого – тревога, страх (пассивно-оборонительное состояние). В межприступных периодах у больных с поражением правого миндалевидного комплекса отмечается повышение фона настроения вплоть до гипоманиакального состояния и эйфории, а также стенические черты личности: увеличение потребности в достижении успеха, стремление к самоутверждению, усиление ряда биологических мотиваций, в том числе повышение либидо, и т. п. У больных с поражением левого миндалевидного комплекса, напротив, наблюдаются астенические явления: более низкий средний показатель гипертимности, снижение импульсивности и либидо, чрезмерная озабоченность своим здоровьем и т. п. Различия в степени активированности таких больных особенно выражены при усилении патологического процесса и после оперативных вмешательств.

Мы полагаем, что асимметрия эмоционального фона, настроения, при выключении или поражении одной из гемисфер определяется различиями

в функциональном состоянии левого и правого полушарий мозга, т.е. степени их активированности. При патологических процессах в правом полушарии реципрокная активация левого полушария, высвобождение его из-под тормозного влияния правого, соответствует повышению активированности левого полушария, его гиперактивации, что порождает улучшение настроения. «Выключение» левого полушария, когда ведущим остается менее активированное правое, соответствует острому снижению функционального состояния мозга и соответствующего ему уровня бодрствования, что приводит к ухудшению настроения. И в данном случае нам созвучны представления В.Л. Деглина, который считает, что улучшение настроения связано с усилением активности таламо-кортикальной системы левого полушария, а его ухудшение – с ее снижением. Откуда следует, что именно левое полушарие ответственно за настроение (Деглин, Николаенко, 1975).

На связь эмоционального фона, настроения с уровнем активации, с функциональным состоянием указывают данные, полученные в условиях клиники (Смирнов, 1976; Бехтерева, 1980). По данным В.М. Смирнова, изменение уровня активации - основное условие формирования различных психических состояний, причем наиболее высокое место на шкале уровней бодрствования занимает *положительный эмоциональный статус*. Показано, что во время сеансов электрической стимуляции ряда подкорковых образований (в том числе мезенцефального отдела ствола мозга и неспецифического отдела таламуса) с больными происходят разительные перемены. Развивающееся активационное состояние снимает вялость, сонливость, апатию, тревожность, подавленное настроение, слабость, раздражительность. Больные становятся веселыми, оживленными, сообщают о приливе бодрости, ясности в голове, улучшении настроения, необычной радости. Эти состояния названные автором *активационными*, сопровождаются обострением работы анализаторных систем, что выражается в более отчетливом и красочном восприятии окружающего наряду с ощущением необыкновенной ясности и легкости в голове. Активационные состояния могут сопровождаться увеличением двигательной активности, повышением побуждения к деятельности, усилением мотивационных компонентов, оживлением речевой составляющей поведения, возрастанием объема памяти, ускорением темпа мышления и ассоциаций. Таким образом, улучшенному настроению соответствует общее повышение активационного уровня. Этим данным соответствуют результаты, полученные на здоровых людях, показавших улучшение процесса восприятия на фоне

положительных эмоций (Русалова, 1979; Шварц, 1947). На фоне положительной эмоции улучшается продуктивность и скорость решения задач (Kavanagh, 1987).

Наряду с данными, полученными при прямом электрическом раздражении, имеются наблюдения (Волынкина, Суворов, 1981), показывающие, что у депрессивных больных улучшение настроения сопровождается активационным сдвигом на ЭЭГ со стороны среднемозговых активирующих систем, стойкая нормализация настроения сочетается с усилением деятельности таламо-кортикальных механизмов. В то же время у больных депрессией наблюдается снижение активности мезенцефалической ретикулярной формации и гипоталамуса, о чем свидетельствуют доминирование в ЭЭГ таких больных монотонного альфа-ритма, сниженного по частоте и амплитуде, большое число медленных колебаний, ослабление блокады альфа-ритма в ответ на ориентировочный раздражитель, почти полное отсутствие реакции усвоения навязанного ритма. Эти данные позволили авторам прийти к выводу о снижении *общего функционального состояния* мозга при патологических депрессиях.

Таким образом, данные с прямым раздражением мозга, наблюдения за депрессивными больными и собственный опыт самонаблюдения свидетельствуют о том, что снижение настроения сочетается с понижением функционального состояния. Здесь имеется в виду эмоциональный настрой, вызванный не информационным, а эндогенным путем. Мотивационно-информационное влияние на настроение, по-видимому, возможно только в определенных пределах функционального состояния мозга, ниже и выше которого (при патологии) информационная коррекция настроения без соответствующего фармакологического вмешательства недостаточно эффективна.

Обобщая данные литературы, мы пришли к выводу, что эмоциональный знак, выявляемый для левого и правого полушарий, и интегральный эффект знака *тонического* эмоционального состояния определяются уровнем общей активированности мозга (Русалова, 1990) На рис. 5 представлена схема континуума эмоционального тона, формируемого левым и правым полушариями мозга в зависимости от общего активационного состояния, в котором мы условно выделяем шесть уровней.

I уровень - отсутствие эмоционального тона в левом и правом полушариях, безразличие; это ряд состояний патологического бодрствования, сопровождающихся эмоциональной тупостью (апатико-абулический синдром). Моделями таких состояний могут служить так называемые *иначе-*

тивационные статусы Подобные состояния вызываемые электрическим раздражением ряда подкорковых структур, являются полярными по отношению к активационным состояниям, их структура определяется снижением уровня бодрствования, уменьшением «энергетической составляющей» (Смирнов, 1976).

Активационные и инактивационные состояния и континиум «сон – бодрствование», по данным В.М. Смирнова, не расположены в одном ряду.

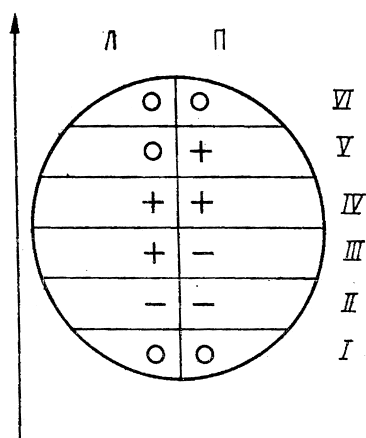


Рис. 17.5. Схема зависимости эмоционального тона, формируемого каждым из полушарий, от общего уровня активации мозга. I-VI – уровни активации, “0” – нейтральный, «+» – положительный, «-» – негативный эмоциональный тон. Объяснение в тексте.

Инактивационные состояния – явно патологические, отличные от начальной стадии нормального сна, хотя и сходные с ним по некоторым проявлениям. Для инактивационных состояний, помимо эмоционального безразличия, характерны переживание тяжести тела, вялости, уменьшение объема мышления и памяти, бедность ассоциаций, снижение речевой инициативы, наблюдается при этом и ряд психотических симптомов.

II уровень—это состояния негативного эмоционального фона, раздражительности, выявляемые в обоих полушариях. Такие состояния характерны для патологических депрессий, поскольку, судя по данным ЭЭГ, при депрессиях установлено снижение мезенцефалической и таламической неспецифической активации в обоих полушариях мозга (Волынкина,

Суворов, 1981). Показано, что у больных депрессией фокус активации в ситуации лабораторной игры по данным ВП не зависит от проигрыша или выигрыша и располагается в затылочных отделах правого полушария (Курницкая, 1987) что, по нашим данным, соответствует наиболее низкому функциональному состоянию коры. К этой же группе состояний можно отнести и патологические аффекты, приступы злости, агрессии, ужаса, наблюдаемые на первых этапах у больных после унилатеральных судорожных припадков до пробуждения сознания не зависят от стороны поражения. Сознание этих больных сужено, контакт с окружающими ограничен, что свидетельствует о сниженном уровне бодрствования (Деглин, 1984). Хотя мы отчетливо осознаем разницу между аффектами и депрессией, однако мы проводим лишь общие различия, поскольку описываемые беспричинные негативные эмоциональные реакции свидетельствуют, на наш взгляд, об исходном преобладании негативного эмоционального фона.

III уровень—это обычный уровень функционального состояния мозга здорового человека, которому соответствует большинство полученных экспериментальных фактов, вследствие чего положительные эмоции связывают с левым полушарием, а отрицательные - с правым. На этом уровне общий эмоциональный фон определяется степенью функционального преобладания левого полушария как более активированного (Смирнов, 1947). При преобладании активационного состояния левого полушария будет доминировать общий позитивный фон, при значительном снижении – негативный. Подобное представление подтверждается рядом прямых и косвенных данных (Асадова, 1987; Heller, 1993). Так, в частности, показано, что лица оптимистического склада более успешно выполняют левополушарные задачи, а пессимистического – правополушарные тесты.

IV уровень (положительный эмоциональный фон в левом и правом полушариях) – это интеграция «настроений», создаваемых левым и правым полушариями, что в норме, по-видимому, может иметь место в отдельных случаях («неисправимый оптимист»). Возможно также, что это и состояние экстаза, в котором присутствует положительный эмоциональный компонент. Этой стадии соответствуют *активационные состояния*, описанные в исследованиях В.М. Смирнова (1976). Картина такого состояния, в котором необычайная легкость ассоциаций, обостренная восприимчивость внешнего мира сочетаются с положительным эмоциональным фоном, необычайной радостью, приведена выше. Сюда относятся, по-видимому, и состояния творческого подъема или вдохновения.

V уровень — теоретически вытекает из гипотезы о связи настроения с уровнем функционального состояния мозга как переходного между стадией V и стадией VI. Такие состояния встречаются в клинической практике и могут быть достигнуты фармакологическим путем (эйфория, вызванная наркотическими средствами).

VI уровень—это *сверхоптимальное* (по терминологии В.М. Смирнова) состояние, достигаемое у некоторых больных высокочастотной (25—50 Гц) стимуляцией подкорковых структур (главным образом ретикулярной формации и неспецифического таламуса), когда оба полушария имеют относительно эмоционально нейтральный фон. В этом состоянии больные эмоционально уравновешены, нет ни эйфории, ни эмоциональной напряженности, но нет и эмоциональной тупости, безразличия. Больные высоко, но адекватно оценивают свои умственные способности, которые (по результатам тестов) увеличиваются на 90—150%. Для подобного состояния характерен высокий уровень словесных обобщений. В сверхоптимальном состоянии больные сосредоточенно спокойны, находятся в высокой мобилизационной готовности к умственной работе, хотя и не проявляют ни излишней инициативы, как это бывает при гипоманиакальном состоянии, ни равнодушного благодушия, свойственного эйфории. Это состояние особой расширенности сознания, когда рациональное познание преобладает над эмоциональным.

В религиозно-мистических сектах (йога, дзен и др.) состояния «просветления», «освобождения от чувств», «высшей мудрости» достигаются системой специальных тренировок, направленных на усиление активации высших ассоциативных отделов мозга. «Сверхоптимальные» состояния более всего соответствуют эффекту действия фенамина и подобных ему стимулирующих препаратов.

Относительно свободные от эмоций сверхоптимальные состояния, по данным В.М. Смирнова отличаются от I уровня, когда налицо эмоциональная тупость. Если на I уровне эмоции отсутствуют, то на VI уровне они приторможены, уравновешены («чувство подчинено разуму»); в стадии I эмоции появляются при повышении уровня бодрствования, в стадии VI — при его снижении. Сверхоптимальные состояния переходят в активационные, которым соответствует *положительный* эмоциональный фон. В то же время и выход из депрессии или патологической апатии сопровождается улучшением настроения, появлением юмора у больных, страдающих эмоциональной тупостью, что является хорошим прогностическим признаком, свидетельствующим об улучшении функционального состоя-

ния. Если на схеме на I уровне эмоции расположены *выше* минимальной активации, то на VI —они *ниже* уровня оптимальной активации.

Таким образом, в большинстве случаев, положительный или отрицательный эмоциональный тон будет определять преобладающая активность левого или правого полушарий мозга, а именно – фронтальной коры, как пункта наиболее высокой активации каждого из полушарий (Русалова, 1988), при этом доминирующая активация левого полушария создает положительный эмоциональный фон, а правого (при снижении активации левого) – отрицательный. К сходному выводу приходят ряд авторов (Heller, 1993; Симонов, 1994; Heller et al., 1997), однако не выделяя при этом фазических и тонических эмоций.

Следует отметить, что концепция связи знака относительно постоянных, тонических эмоций (эмоционального фона каждого из полушарий, к которому адресуется эмоционально-значимая информация) с общим функциональным состоянием мозга не имеет в виду возврат к представлению об эмоции как вершине уровня бодрствования. Как показано исследованиями В.М. Смирнова (1976), вершиной уровня бодрствования являются не эмоции, которые могут возникать у больных до прояснения сознания, а «сверхоптимальные состояния», обеспечивающие максимальную реализацию интеллектуального потенциала. В данной работе речь идет о положительном и негативном эмоциональных фонах, каждому из которых соответствует определенный диапазон функционального состояния. Положительный эмоциональный фон создается на основе информации об относительном биологическом благополучии организма, что достижимо при его оптимальном функциональном состоянии. Поэтому при патологической или терапевтической инактивации правого полушария, когда левое высвобождается из-под его тормозного влияния, уровень активации и, как следствие, формируемый левым полушарием положительный эмоциональный тон не соответствует общему функциональному состоянию, в связи с чем повышенное настроение или эйфория у таких больных противоречит реальной ситуации, их действительному статусу.

Возникает вопрос, почему, если левое полушарие вербализует и осознает ситуацию, то какие в таком случае реальные основания находят больные с тяжелыми органическими нарушениями правого полушария для благодушия и эйфории? Тем более, что при электрической стимуляции подкорковых структур больные способны критически оценивать появившееся веселое настроение, как неадекватное ситуации и связывают его с эффектом стимуляции (Смирнов, 1976). Почему в таком случае отра-

жение в сознании больного с поражением структур правого полушария неблагоприятной для жизни обстановки, иногда уже инвалидности, приводит к хорошему настроению, эйфории, благодущию? Ответ, по-видимому, состоит в том, что положительный или негативный эмоциональный тон у больных с пораженным или временно выключенным правым или левым полушарием, как и при электрической или фармакологической стимуляции эмоциогенных структур мозга, запускается без достаточного учета, а иногда и вопреки информационной значимости внешних и внутренних сигналов. Это положение подтверждает зависимость знака эмоционального фона (помимо информационного влияния) от общего функционального состояния мозга. Вот почему зачастую недостаточно эффективна только информационная коррекция для психотических больных с патологически измененным настроением и эмоциональными расстройствами, эмоциональный фон которых сам оказывает доминирующее влияние на эмоциональную оценку поступающей информации. Соответствие в определенных границах величины и знака эмоций информационно-потребностному возбуждению и является, по-видимому, одним из признаков функции нормального мозга.

Приведенные данные позволяют сделать вывод о том в здоровом мозге при доминировании активации левого (или, точнее, речевого) полушария его тонус, энергетическая составляющая, будут определять общее функциональное состояние мозга и настроение. Если функциональное состояние левого полушария достаточно для активации положительного эмоционального фона, – будет преобладать положительное (хорошее) настроение, если же недостаточно - то будет превалировать негативный эмоциональный фон. Активационный уровень правого полушария недостаточен для формирования оптимистического настроения: известно, что у больных депрессией превалирует активность правого полушария, наряду с высоким содержанием в ЭЭГ медленных волн, которые принято считать признаком снижения функционального состояния.

Тем не менее, роль внешнего информационного компонента и в этом случае остается достаточно высокой (Симонов, 1981, 1994). Известно, что важное для индивида позитивное событие (особенно неожиданное), ситуация успеха улучшают настроение и самочувствие и могут вызвать, длительное устойчивое изменение эмоционального состояния в позитивную сторону, а негативное событие ухудшает настроение и самочувствие вплоть до развития нервного срыва и депрессии.

В этом плане показательны результаты демонстрации фильмов, содер-

жание (информационное влияние) которых вызывает изменение эмоциональных *состояний*, т. е. *настроений*. (Здесь также работает правило, согласно которому преобладание активности левого полушария соответствует позитивному настроению, а правого – негативному). Однако в случае эндогенных или органических нарушений даже мотивационно значимая информация не поднимает устойчиво настроение у больного с патологической депрессией и даже инвалидность не тягостна при эйфории, вызванной поражением соответствующих структур мозга.

Динамическая локализация функций в аспекте взаимодействия полушарий мозга

К вопросу о локализации эмоциональных реакций тесно примыкает проблема межполушарного взаимодействия, а также динамической локализации функций (Медведев, 1989; Ильюченко, 1989; Русалова, 1983, 2004; Фокин, 2003; Hugdahl, 2005 и др.) В книге Н. Gardner (1982), посвященной анализу функциональной асимметрии мозга, особое место уделено проблеме взаимодействия полушарий.

Собственные исследования и данные литературы убеждают нас в том, что динамическая функциональная асимметрия мозга свойственна не только для эмоций и что инверсия межполушарных взаимодействий характерна для большинства исследуемых функций, причем в этом плане также прослеживается роль активационного момента, т.е. наличного функционального состояния мозга.

Асимметрия полушарий мозга человека не есть застывшие функции, приуроченные строго к одному и тому же полушарию, а совместное участие в реализации функций на основе их доминантно-субдоминантных отношений и взаимозамещаемости (Мосидзе, Эрохи, 1986; Вольф, 1997; Невская, Леушина, 1990, 1995; Wolski, 1992; Hellige, 2001; Кураев с соавт., 2004).

Результаты, полученные в условиях подачи стимула с разными физическими характеристиками только в одно из полушарий, или на один глаз, или в одно ухо дают представление только о функциональных возможностях отдельно левого и правого полушарий мозга, но лишь отчасти проясняют реальный механизм *совместной* работы каждого из полушарий, поскольку в реальных условиях в интактный мозг информация не адресуется в *одно* из полушарий. Поэтому экспериментаторы обнаруживают

факты, которые не всегда укладываются в строгую специализацию работы каждого из полушарий.

Так, в работе J. Levy. и С. Trevarthen (1976) было показано, что каждое из полушарий *не всегда выполняет те задания, для которых, как предполагалось, оно было бы более компетентно* (подбор парных предметов либо по внешнему сходству – задача для правого полушария, – либо по их функциональному значению – задача для левого полушария). Это побудило авторов сделать предположение, что активация полушарий может зависеть не только от компетентности полушарий или способа обработки информации, а также и от того, *что* каждое из полушарий считает для себя возможным сделать в данный момент. В работе И.С. Уточкина и А.Н. Гусева (2006) показано, что при решении одной и той же задачи испытуемые со сходными профилями латеральной организации могут демонстрировать различные показатели доминантности, а при изменении условий заданий могут менять исходный паттерн доминантности на противоположный.

Анализируя уровень постоянного потенциала в процессе деятельности у детей с высоким уровнем мотивации достижения успеха, Н.Н. Городенский с соавт. (2003) в процессе тестирования выявили *инверсию* активации полушарий мозга с правого на левое полушарие.

Функциональные различия полушарий являются скорее *количественными*, чем качественными (Bradshaw, Nettleton, 1981). В этом убеждают результаты многочисленных работ, в которых обнаруживается инверсия межполушарных отношений. В частности, в наших исследованиях при предъявлении парных заданий, одно из которых субъективно оценивалось как более легкое, а другое как более трудное, левое полушарие всегда преобладало в более *трудных* заданиях, а правое в более легких, если это даже были вербальные стимулы.

В ряде работ показано, что боковые движения глаз могут быть индикатором доминирования одного из полушарий (Day, 1964; Bakan, 1969, 1971; Galin, Ornstein, 1974). Обнаружено, что при решении пространственных задач или узнавании музыкальных отрывков преобладают левосторонние движения глаз, что, по мнению авторов, соответствует более высокой активации правого полушария, а при вербально-логических заданиях – правосторонние, что свидетельствует о большей активации левого полушария. Однако примерно в половине случаев были получены противоположные данные, в связи с чем некоторые исследователи, не получившие определенных результатов, предположили, что это несоответ-

ствие могло зависеть от условий эксперимента. Так, R.E. Gur с соавторами (1975) показали, что тревога, вызванная присутствием экспериментатора, оказывает существенное влияние на результаты обследования: в присутствии экспериментатора не было обнаружено корреляции между характером вопроса и направлением движения глаз, в то время как в его отсутствие такая корреляция была выражена довольно отчетливо. Таким образом, обусловленные тревогой противоречия при определении доминантности полушарий, свидетельствует об относительности такого показателя, как движения глаз для определения направления асимметрии.

Предполагается, что в некоторых случаях на результаты по определению латерализации может оказывать фактор направленного внимания, благодаря которому происходит как бы подготовка одного из полушарий для облегчения обработки им соответствующей информации (Спрингер, Дейч, 1983).

Характер асимметрии может меняться в зависимости от задачи и характера тестирования в том числе, от таких факторов как продолжительность или интенсивность стимулов, субъективная стратегия, направленность внимания (White et al., 1990).

Большой интерес представляют работы о межполушарном взаимодействии при исследовании творчества. Так, T. Hines (1991) развенчивает миф о причастности только правого полушария к процессам творчества. По его мнению, творческие когнитивные процессы – продукт взаимодействия обоих полушарий мозга. I. Harpaz (1990) сопоставлял по тесту мозговой латерализации доминирование полушария у студентов творческого (65 будущих художников) и нетворческого профиля (119 будущих бухгалтеров). Оказалось, что статистически достоверные различия отсутствуют. H. Gardner (1982) продемонстрировал, что зрительное творчество не привязано строго к определенному полушарию. В процессе рисования общего контура предмета вовлекается преимущественно правое полушарие, а за детали ответственно левое полушарие K.D. Норре (1988) показал участие и взаимодействие обоих полушарий в процессах творчества, при этом символическая и образная информация, возникающая в правом полушарии, передается через *corpus callosum* в левое полушарие. Y.A. Thomas и S.B. Thomas (1983) подчеркивают важность участия обоих полушарий для формирования навыка рисования. Однако, по их мнению, левое полушарие играет более важную роль в этом процессе и может тормозить действие правого полушария, а не наоборот.

Исследование вербальной деятельности также обнаружило сложное взаимодействие полушарий в процессе ее реализации. В обзоре проблемы асимметрии мозга Н. Kenneth and J. Richard (2003), проводится основная мысль, что представление о локализации речи только в левом полушарии, а пространственно-зрительных функций – в правом, является на сегодняшний день не полным или даже ошибочным. Оба полушария участвуют как в осуществлении когнитивных, так и эмоциональных процессов. Асимметрия мозга, рукость и латерализация языка взаимосвязаны сложным образом, и многие факторы (генетические, возрастные, опыт, патология) влияют на их взаимоотношения. Е. Harth, (1999) показал, что человеческий мозг характеризуется сенсорными путями, позволяющими высшим корковым центрам осуществлять контроль над нейрональной активностью на уровне периферических сенсорных областей, что обеспечивает рекурсивное взаимодействие между центральными символами и периферическими образами. Предполагается, что именно этот фундаментальный механизм лежит в основе большинства когнитивных функций. Формирование искусства и языка рассматривается как естественное продолжение этих изначально существующих внутренних процессов, обусловленных у человека функционированием прежде всего увеличенной префронтальной области.

Межполушарные взаимодействия проявляется в таком распространенном явлении как межполушарный перенос обработки информации (Wexler, Halwes, 1985; Чернова с соавт., 2000). Во многих работах обнаруживается инверсия преобладания левого или правого полушарий в процессе *повторного* тестирования (Костандов с соавт., 1980, 1985; Фишман, Труш, 1986; Shimizu, Endo, 1981; Ross, Turkewitz, 1982 и др.). При изменении условий обработки информации, например, в процессе адаптации к условиям эксперимента, также происходит трансформация межполушарных отношений. Согласно С.М. Будылиной с соавт. (2001), в предэкзаменационный период, характеризующийся наибольшим эмоциональным напряжением, у студентов отмечалось исчезновение или инверсия вкусовой и болевой асимметрии, После экзамена также происходили динамические изменения асимметрии. Авторы приходят к выводу, что индивидуальный профиль асимметрии имеет лабильный характер и зависит от эмоционального напряжения и устойчивости к стрессу. Показано, также, что в конце рабочего дня, в процессе адаптации или в процессе тренировки, т.е. повторных действий, может происходить инверсия межполушарных отношений. Так, в результате тренировки заданий, требующей преимуще-

ственно левополушарного участия, происходит инверсия доминирования, и у большинства исследуемых доминирующим оказывается правое полушарие.

Обнаружено, что в результате *тренировки* творческого мышления происходит вдвое увеличение числа испытуемых с правополушарным способом обработки информации (Reynolds, Torrance, 1978). По мнению Додоновой (1984), без предварительной тренировки как в левом так в правом полушариях обработка поступающей информации идет последовательно, а по мере тренировки в левом полушарии происходит трансформация на параллельную обработку информации, при этом каждое полушарие выбирает из поступающей информации ту, для которой оно предназначено, или же обрабатывает ее тем способом, который у него имеется.

Особенно озадачивают результаты тестов с тахистоскопическим и дихотическим способами определения латерализации. Мало того, что эти два метода не дают однозначных результатов, поскольку между ними обнаружена невысокая взаимосвязь, но и сами методы дают нестабильные результаты. В частности, показано, что если в *первых* пробах с дихотическим прослушиванием где, по нашему мнению, решающую роль играет фактор новизны, было обнаружено преимущество правого уха, т.е. *левого* полушария, то в *последующих* может доминировать *правое* полушарие. Эти данные заставляют прийти к выводу о неустойчивости показателей исследования функций в интактном мозге с помощью широко используемых методов: дихотического прослушивания, биоэлектрической активности мозга, вызванных ответов, подачей сигналов в левое или правое поля зрения и т.п.

И.А. Шимко и В.Ф. Фокин (2003) обнаружили, что при оценке межполушарных отношений с помощью регистрации уровня постоянного потенциала головного мозга у правшей преобладающая активность может регистрироваться как в правом, так и в левом полушариях мозга. Анализируя сопряженную активность нейронов сенсомоторной коры кроликов, находящихся в состоянии иммобилизационной катотонии и после выхода из нее, А.В. Богданов и А.Г. Галашина (2003) показали, что изменения функциональной организации нейронов могут наблюдаться в обоих полушариях мозга. Откуда делается вывод, что даже при одном функциональном состоянии в коре симметрично активируются структуры всех уровней. По данным П.В. Быкова и Н.Е. Свидерской (2003), в сеансе циклического дыхания при возникновении пароксизмальной активности происходят различные перестройки пространственной организации биопотенциала

лов мозга, зависящие от исходного функционального состояния мозга. Эти различия могут быть обусловлены различной степенью активации правого и левого полушарий, а также срединных и стволовых образований.

На основании собственных и литературных данных В.Ф. Фокин приходит к выводу о том, что практически все физиологические показатели, характеризующие межполушарные различия, зависят от функционального состояния организма (2003).

По мнению А.Р. Лурия и Э.Д. Симмерницкой (1975), психологическая активность человека реализуется при участии обоих полушарий, благодаря их интегративному взаимодействию, при этом участие каждого из полушарий может быть различным на разных уровнях психологической активности субъекта.

Однако инверсия межполушарного взаимодействия касается не только смены первоначально доминирующего полушария (Русалова, 1988, 1990, 2004; Павлова, Романенко, 1988; Фокин, Пономарева, 2004), она наблюдается и в отношении затылочно-лобного градиента, т. е. по мере изменений условий тестирования (автоматизации навыка, привыкания или, напротив усложнения задачи) происходит перемещение активного фокуса из наиболее энергоемких (передние) в менее энергоемкие (каудальные) области и наоборот).

В исследованиях с *вербальным* материалом были показаны динамические перемещения по коре фокуса максимальной активности. (Русалова, 1988, 1990). обнаружено, что левое полушарие ответственно за новизну и включается каждый раз, когда подается новый стимул или возникает новая или более сложная ситуация и тем самым подтверждается его роль как *ведущего*. Испытуемые, у которых записывали электроэнцефалограмму, должны были негромко отвечать на вопросы теста Айзенка. Определяли доминирующую частоту альфа- и бета-ритмов под каждым из отводящих электродов как показатель активации в данном участке мозга. Было обнаружено, что мере продолжения эксперимента (вопросов и ответов) фокус активации, т.е. участок с наиболее высокой частотой ритмов, перемещался из левого полушария в правое и из лобных отделов в затылочные. При этом каждый вопрос был новым (всего их было 50), испытуемый должен был его понять, осмыслить и дать адекватный *речевой* («да – «нет») ответ. И тем не менее процесс, по мере его повторения мог осуществляться при большей активации затылочных отделов правого полушария, в которых, отсутствуют ответственные за восприятие и воспроиз-

ведение речи нейроны. Сходные результаты были получены и для сжатия кистей левой или правой рукой, мысленного воспроизведения эмоционально окрашенных ситуаций, повторной декламации одного и того же стихотворного отрывка. Таким образом, при привыкании, когда снижается общее напряжение, если судить по угасанию кожно-гальванической реакции и урежению частоты сердечных сокращений, происходит передача функций в менее энергоемкие отделы коры затылочные области правого полушария. К сходному выводу приходит О.В. Левашов, который считает, что один и тот же объект вначале анализируется левым полушарием а затем правым (2003). Таким образом, когда ситуация теряет свою новизну, т. е. оказывается в прошлом, возрастает активность правого полушария.

Имеются данные о том, что при обработке информации в большинстве предлагаемых испытуемых задач на начальном этапе оба полушария работают одновременно, а затем происходит взаимодействие в их работе: интеграция и координация активности (Dimond, Beaumont, 1974).

В нашем исследовании (Русалова, 1987) также было обнаружено, что латентный период и амплитуда усредненного зрительного потенциала (P300) на первые 25 вспышек света одинаковы как в левом, так и в правом полушариях мозга, и только на следующие группы сигналов фокус активации (наиболее короткий латентный период ВП) перемещается по определенной траектории: из передних отделов левого полушария в затылочные отделы правого. Кроме того, было показано также, что одна и та же наиболее высокая частота альфа-ритма *при всех исследуемых заданиях* (рис. 17.2) вначале регистрируется во всех отведениях, а затем фокус максимальной активности мигрирует по коре, затрагивая как левое, так и правое полушария, отражая при этом закономерности взаимодействия полушарий мозга (Русалова, 1988.)

На рис.6 приводятся примеры взаимодействия полушарий мозга в состоянии спокойного бодрствования. Как видно из рисунка, динамика преимущественной активации левого и правого полушарий мозга меняется даже в спокойном состоянии человека.

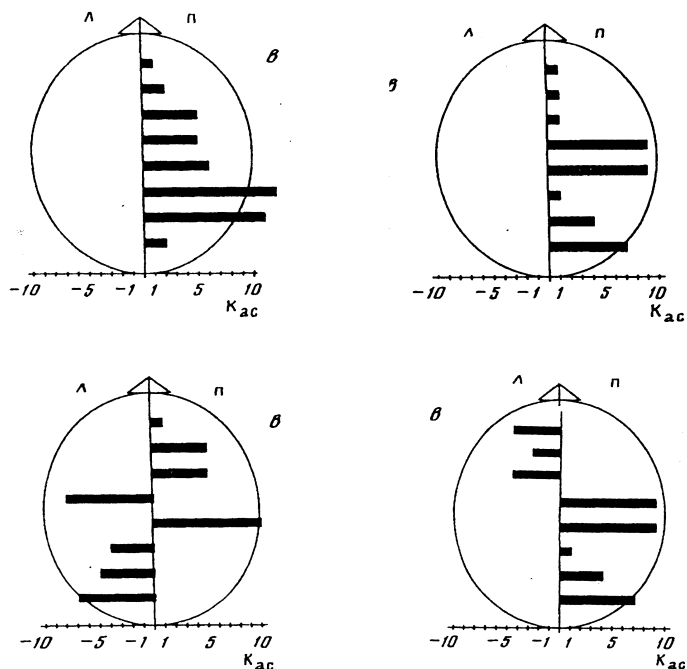


Рис. 17.6. А, Б. Схема взаимодействия левого (л) и правого (п) полушарий мозга в состоянии спокойного бодрствования в альфа-диапазоне частот.

Характер межполушарного взаимодействия у разных лиц зависит также от типа нервной системы (Русалова, Калашникова, 1992). Было показано, что при решении вербальных задач у испытуемых, относящихся к группе «высокоэнергичных» («сильный» тип), в процессе выполнения заданий в большей мере вовлекается правое полушарие и активационная асимметрия носит более динамичный характер. У лиц, условно отнесенных к «слабому типу», при выполнении вербальных заданий отмечается инертное преобладание активации левого полушария. На рис. 17.7 приводятся примеры межполушарного взаимодействия по показателю амплитуды альфа ритма у представителей «сильного» (А) и «слабого» (Б) типов высшей нервной деятельности на фоне выполнения вербальных заданий. Как видно из рисунка, у «слабого типа» в течение 23 проб преобладает активность левого полушария, тогда как у «сильного» типа отмечается специфическая динамика межполушарных взаимодействий: в первых четырех пробах преобладает активность левого полушария, в последую-

щих четырех – активность правого полушария, после чего наблюдается поочередное преобладание активности в левом или правом полушариях мозга.

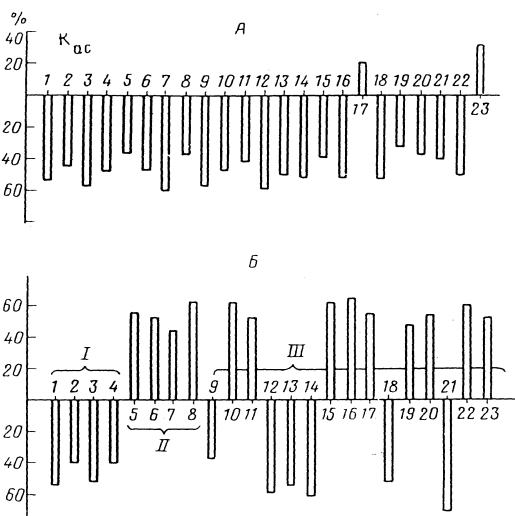


Рис. 17.7. Динамика активации левого и правого полушарий мозга («речевые» отведения по показателю амплитуды альфа ритма у испытуемых «слабого» (А) и «сильного» (Б) типов). По оси ординат – коэффициенты асимметрии.

1 – 23 последовательные решения анаграмм (ось абсцисс); положительные значения $K_{ас}$ свидетельствуют о преобладании активации правого полушария.

Сопоставление глубины блокады альфа-ритма попарно под каждым электродом показало, что для лиц высокими показателями эргичности при нагрузках характерно преобладание активации в передних отделах правого полушария и задних отделах левого (рис. 17.8, А), а у лиц с низкими и средними показателями эргичности (Б) наблюдалась противоположная картина.

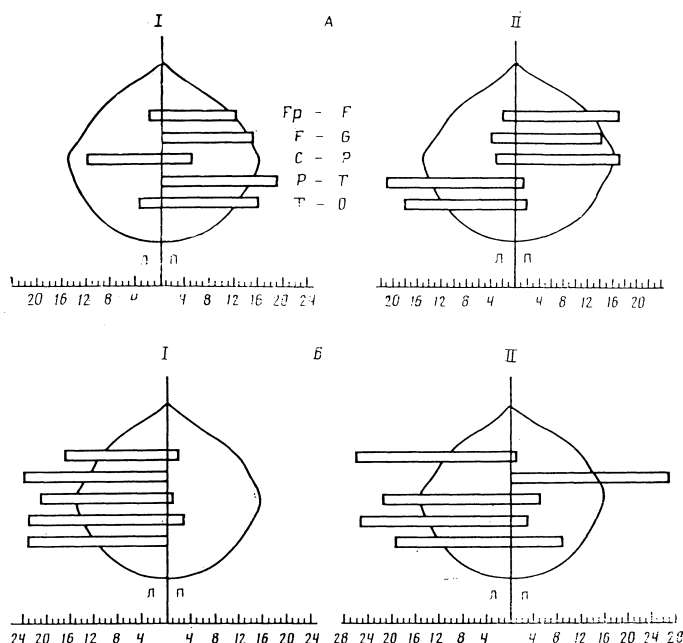


Рис. 17.8. Асимметрия уровней когерентности правого и левого полушарий мозга у лиц «сильного» (А) и «слабого» (Б) типов. I и II – подгруппы испытуемых с различной организацией ЭЭГ. По горизонтальной оси – число случаев преобладания когерентности в правом (п, столбики направлены вправо) и в левом (л, столбики направлены влево) полушариях мозга. Латинские буквы – пары отведений, в которых оценивали функции когерентности.

На рис. 17.9 приводятся схемы, демонстрирующие характерные типы асимметрии активности левого и правого полушарий мозга для двух типов испытуемых по показаниям когерентных отношений в процессе выполнения вербальных задач. Как видно из рисунка, у лиц «сильного» типа когерентность более выражена в правом полушарии, а у «слабого» – в левом.

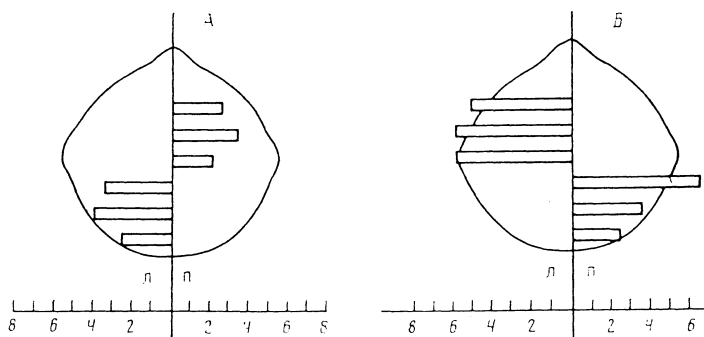


Рис. 17.9. А.,Б. Схема взаимодействия левого (л) и правого (п) полушарий мозга в альфа-диапазоне частот при решении вербальных задач у испытуемых «сильного» (А) и «слабого» (Б) типов. По оси абсцисс – коэффициенты асимметрии; величина столбиков равна: $\Delta\alpha = \alpha_{п} - \alpha_{л}$ в относительных единицах

Возникает вопрос, с помощью какого механизма регулируется выполнение соответствующей функции тем или иным полушарием?

Показано, что важная роль в межполушарном взаимодействии принадлежит как мозолистому телу, так и соответствующим подкорковым структурам. Каллозальные связи обеспечивают связь между всеми сенсорными входами каждого из полушарий, его волокна отличаются высокой специализацией (Gazzaniga et al., 1979, 1996), при этом особая роль отводится транскаллозальным тормозным механизмам (Majkowski, 1967; Neisser, 1967).

Исследование соматосенсорных вызванных потенциалов привело Л.Р. Зенкова (1982, 1985) к выводу о том, что важным фактором взаимодействия полушарий является наличие поперечного межполушарного торможения, которое принимает участие в дифференцированном распределении сенсорной информации, обеспечивая тем самым необходимый баланс нейropsychических процессов в работе мозга как целого. Сходных представлений о двунаправленном межполушарном торможении для больных маниакально-депрессивным психозом придерживается Асадова (1987).

Исследуя анализ правым и левым полушариями вербальной и невербальной информации после унилатеральных судорожных припадков, Л.Я. Балонов и В.Л. Деглин (1976) обнаружили тормозную форму взаимодействия полушарий. По их данным, оба полушария могут оказывать взаимные тормозные влияния: левое полушарие оказывает тормозное влияние на слуховую и музыкальную функцию правого полушария, а правое – на работу речевых центров левого полушария.

Как пример межполушарного взаимодействия приводится как торможение со стороны левого полушария на правое при анализе вербальной информации, так и со стороны правого полушария, при поступлении невербальных стимулов. Поэтому вербальная информация перерабатывается преимущественно левым полушарием, а восприятие тактильных задач и распознавание эмоциональных изображений – правым (Bogen, 1969).

Представлений о межполушарных тормозных взаимодействиях придерживается Kinsbourne (1974), который предположил, что для реализации механизмов внимания и ориентации в пространстве оба полушария связаны взаимным влиянием, благодаря чему правое полушарие тормозит левое, а левое полушарие тормозит правое. Однако эта точка зрения не получила безусловной поддержки (Nebes et al., 1981, и др.)

N.D. Cook (1986) выдвинул гипотезу, более детально объясняющую роль и механизм межполушарного тормозного взаимодействия. Автор считает, что при поступлении в мозг вербальной информации, благодаря подкорковым механизмам внимания вначале активируется кора в обоих полушариях мозга, затем формируются физиологические механизмы, обеспечивающие оптимальные условия восприятия вербальной информации, а именно: активация нейронов речевых зон левого полушария и окружающее их ипсилатеральное торможение и контралатеральное каллозальное гомотопическое торможение соответствующих зон правого полушария. В то же время в правом полушарии происходит активация нейронов, непосредственно прилегающих к очагу торможения.

H. Karbe, K. Herholz, M. Halber и W.D. Heiss (1998) изучали функциональную активность (метаболизм глюкозы) волокон мозолистого тела (*corpus collosum*) и соответствующих речевых корковых зон во время речевой деятельности (повторения слов). Показано, что обработка речевых сигналов в асимметричных областях коры тормозит реципрокные транскаллозальный обмен информации в пользу латеральной когнитивной функции, что указывает на важную роль коллатерального торможения при транскаллозальном обмене информации.

На рис. 17.7-9, демонстрируются примеры взаимного тормозного влияния как между полушариями мозга, так и его отделами.

Заключение

Результаты собственных исследований и данные литературы позволяют прийти к выводу, что различные виды эмоциональных явлений по-разному связаны с работой левого и правого полушарий мозга.

Фазические эмоции - эмоциональные реакции, возникающие на базе какой-либо когнитивной нагрузки (мысленное представление, опознание, игра, прогнозирование, просмотр кинофильмов, чтение эмоционально окрашенных текстов или отдельных слов и т. п.) и тестируемые с помощью электрофизиологических методов, активируют различные зоны левого и правого полушарий мозга в соответствии с уровнем фазической активации в зависимости от, сложности и новизны эмоциогенных ситуаций и от степени эмоционального напряжения, переживаемого субъектом. Тоническая активация также играет при этом существенную роль, поскольку при устойчивом снижении функционального состояния (утомлении, депрессии и др.) активируются области, имеющие более низкий активационный ранг, и наоборот (согласно схеме на рис. 17.4).

Тонические эмоции, индивидуальный эмоциональный фон – *настроение* – от которого зависит эмоциональная оценка - негативная или позитивная – предъявляемым стимулам или событиям – в большей мере определяются более длительной, относительно устойчивой, связанной с индивидуальными свойствами тестируемых лиц, тонической активацией каждого из полушарий. Вот почему в исследуемые отрезки времени эти эмоции чаще латерализованы, что и выявляется при функциональном выключении одного из полушарий, при патологической депрессии, раздельной эмоциональной оценке одного и того же сюжета, в латерализации знака эмоциональной мимики.

В здоровом мозге знак эмоционального фона (настроение) зависит, помимо информационных влияний, от исходной тонической активированности ведущего (речевого, чаще левого) полушария: при его достаточно высоком уровне преобладает позитивный фон, при низком – негативный.

При функциональном или органическом выключении одного из полушарий знак эмоциональной асимметрии также определяется степенью активированности оставшегося относительно сохранным полушария. Поскольку потенциальная активация левого полушария, его энергетический

уровень, в большинстве случаев выше, чем правого, то при раздельном тестировании в левом полушарии преобладает положительный эмоциональный фон, в правом – негативный. Противоречивые факты могут быть объяснены рядом других обстоятельств: инверсией доминантности, вызванной патологией, левшеством, а также изменением общего уровня активности, как это следует из схемы на рис. 17.5.

Следует отметить, что первоначальное представление о том, что левое полушарие выполняет более сложные и тонкие функции, а правое полушарие – более простые, не потеряло своей актуальности, причем это отнюдь не противоречит выводу о том, что оба полушария в значительной степени отличаются и по способу обработки поступающей в мозг информации, вследствие чего левое полушарие является более аналитическим, чем правое.

Мы полагаем, что локализация в левом полушарии структур речевого центра, а также ведущей руки обусловлено самим эволюционным замыслом, согласно которому эти функции, требующие постоянно меняющегося кодирования и стратегии, помещены в наиболее энергоемкие участки мозга, активация которых даже субъективно воспринимается как напряжение.

Одним из механизмов, с помощью которого два полушария делят между собою функции управления, являются параметры неспецифической активации мозга (энергетическая составляющая), в ряде случаев субъективно ощущаемые как колебания общего напряжения, вызываемого различными ситуациями. В общих чертах это можно сформулировать следующим образом. В основе распределения функций между левым и правым полушариями лежит *принцип экономии энергетических ресурсов активационных механизмов мозга*, поскольку имеются факты, доказывающие что левое полушарие более энергоемко, чем правое. Так, по данным В.Ф. Фокина и Н.В. Пономаревой, (2003) в левом полушарии у правшей в височной области обнаруживается более высокий энергетический обмен по показанию уровня постоянного потенциала. С утра преобладает энергетический обмен в левом полушарии, а вечером – в правом. Следовательно, все, что может быть реализовано с меньшими активационными затратами реализуется при преимущественном участии правого полушария. Ориентировка в пространстве, предметное мышление, субъективно легкая предметная деятельность, в том числе и стереотипная, и другие важные функции, не требующие большого объективного и субъективного напряжения, берет на себя правое полушарие. Более сложные проблемы, связанные с

новизной ситуации, субъективной трудностью задачи, в том числе и интенсивным эмоциональным напряжением, речевой деятельностью и абстрактно-логическим мышлением, требующие значительных активационных затрат и превышающие активационные и интегративные возможности правого полушария, реализуются преимущественно в левом полушарии. В этом плане интересным представляется факт, полученный на больном с рассеянным мозолистым телом. На вопрос, какая работа является предпочтительней, правое полушарие предпочитало автогонки, а левое – работу чертежника (Levy et al., 1974). Образно говоря, правое полушарие является как бы первым из двух этажей работающего мозга, на котором в большей степени, чем в левом реализуется связь с «обслуживающими» функциями мозга (диэнцефалоном) а также с функциями, общими для человека и животных. Вербально-логическая функция, бесспорно, является, одной из самых, сложных, однако, по данным А.Р. Лурия (1973), автоматизированная речь может осуществляться при участии правого полушария, куда, по-видимому, передается сформированная левым полушарием стереотипная речевая модель.

Если учесть, что *морфологические* структуры, сохранность которых необходима для осуществления определенных функций, строго локализованы и не могут перемещаться по коре в зависимости от обстоятельств, например, присутствия или отсутствия экспериментатора, как это происходит в случае тестирования функций (см. выше), то следует попытаться найти общий фактор для всех противоречивых результатов тестирования латерализации. Этим общим фактором является, по-видимому, *принцип динамической локализации функций*. Согласно этому принципу, одна и та же исследуемая в интактном мозге функция (к примеру, определяемая при дихотическом прослушивании) может быть *инвертирована* в зависимости от условий эксперимента, иногда не имеющих никакого отношения к локализации функций. Более того, по мере повторения тестирования, в частности при дихотическом прослушивании, результаты определения локализации функции *могут смениться на противоположные*, в отличие от строго локализованных структур, поскольку одна и та же функция в здоровом мозге реализуется при участии многих других структур, при внешнем (интенсивность, эмоциональная окраска, биологическая значимость стимулов, различные сопутствующие стимулы и обстоятельства тестирования и др.) и внутреннем (наличное функциональное состояние) контроле за ее реализацией.

Р.Т. Фох с соавт. (1998) считают, что отдельно взятое исследование (PET или fMRI) не может полностью охарактеризовать ту или иную психическую функцию или ее мозговую локализацию. Только метаанализ (объединение, наложение многих исследований) позволяет точно описать пространственное распределение мозговой активации, связанное с той или иной психической функцией. Однако, как мы полагаем такое объединение и приведет к представлению о *динамической локализации функций*.

Динамическая организация функций является одной из причин проблемной ситуации в попытках картирования высших психических функций человека (Phan et al., 2002; Jobard et al., 2003 и др. «Исследование мозговой организации различных видов психической деятельности и состояний привело... с накоплением материала к тому, что при успехах почти в каждой из отдельных работ...создалось впечатление что физиологические корреляты самых разных видов психической активности могут быть обнаружены почти в каждой точке мозга.» И далее: «При всем накопленном «многознании» о мозге человека «кризисный аспект» сегодняшней ситуации невольно напоминает давние споры об эквипотенциальности мозга» Бехтерева, 2006).

В этом плане созвучны представления К. Прибрама о *голографическом* принципе локализации функций в мозге (Прибрам, 1975). Однако здесь следует учесть два существенных момента. Первое. Голографический принцип работает только в здоровом мозге. Органическое поражение различных участков мозга приводит в тяжелых случаях к необратимому выпадению соответствующих функций, хотя и с возможностью в некоторых случаях их определенной компенсации. Таким образом, мозг не так уж и голографичен. Второе. Фиксация функции в ростральных (где искомая функция определяется впервые) или каудальных отделах коры мозга (в ряде случаев это могут быть результаты повторного тестирования, привыкания, адаптации, автоматизации и т.п.), в правом или левом полушариях не является равноценной по параметрам и свойствам тестируемой функции и зависит от функционального состояния мозга в исследуемый момент, т.е. от ее активационной составляющей.

Представление о потенциальном преобладании активационных параметров речевого полушария позволяет уточнить понятия «ведущее» и «доминирующее» полушарие. *Ведущим*, по-видимому, следует считать речевое полушарие, поскольку его активность преобладает в новых и сложных ситуациях. Термин «доминирующее» полушарие также вполне при-

меним к речевому полушарию, поскольку оно более «ответственно» за планирование, целеполагание, организацию программы действия, формирование стереотипов, включаясь на начальном этапе их выработки. Это особенно наглядно выявляется при повреждении теменной области левого полушария, когда больной не может по инструкции выполнить многие автоматизированные навыки, которые он совершает спонтанно, хотя понимание смысла инструкции у него сохраняется. Иными словами, левое полушарие организует интегральную работу целого мозга. В то же время правомерно говорить и о *доминировании* одного из полушарий как *преобладающей компетентности* в определенной функции или тестируемой в исследуемый момент, имея в виду динамическое преобладание активности одного из них.

Идея динамического характера асимметрии мозга в последние годы разделяется многими авторами. Так, В обзоре известного норвежского исследователя, посвященном проблеме структурной и функциональной асимметрии мозга, основное внимание уделено результатам эмпирических исследований взаимодействия левого и правого полушария методами PET и fMRI в процессе дихотического прослушивания речевых заданий. Эмпирически доказано, что в процессе переключения внимания на левое или правое ухо наблюдается как структурное, так и функционально взаимодействие «восходящих» (bottom-up) и «нисходящих» (top-down) процессов. Делается вывод, что функциональная асимметрия мозга носит скорее динамический и интерактивный характер, а не статично асимметричный, как предполагалось ранее (Kenneth, 2005).

На основании результатов, полученных с использованием электрофизиологических исследований (ЭЭГ, ВП), создается впечатление, что по мере обучения и привыкания общая генерализация возбуждения суживается и сосредотачивается в определенных центрах или фокусах; вследствие чего создаются как бы центры репрезентации и интеграции функции, ответственные за всю новую систему связей (командный фокус). Эта гипотеза созвучна представлению Е.Н. Соколова о командных структурах, точнее о командных нейронах, в которых по мере обучения сосредотачивается управление низшими, более разветвленными системами. Поэтому этот центр является наиболее энергоемким. Он становится ответственным за реализацию и локализацию тестируемой функции в коре в данный исследуемый момент. При этом положение центра интеграции может определяться многими переменными, от которых зависит общий уровень активации

мозга, в конечном счете фиксирующий положение искомой функции, в то время как ее морфологические субстраты конечно же остаются на месте. Иначе трудно понять перемещение зоны максимальной активации, находящейся в начале тестирования в левой лобной области в правую затылочную по мере повторения и привыкания.

В развернутом виде схема усиления энергетического состояния полушарий могла бы быть представлена в общем виде следующим образом: *правая затылочная область* → *левая затылочная область* → *правая лобная область* → *левая лобная область* (здесь имеются в виду только крайние пункты активации). Однако эволюция позаботилась не только об экономии пространства, в котором могли бы реально разместиться названные отделы полушарий, но также и о том, чтобы между полушариями могло осуществляться *взаимодействие*. И как конечный результат эволюции эта схема представлена на рис. 17.4.

Глава 18

ГОРМОНЫ И ДИНАМИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

М.П. Чернышева, Р.И. Коваленко

При относительной стабильности структурных основ межполушарной асимметрии, определяемых ипси- и контрлатеральными афферентными входами церебральных центров, проявления латерализации функций чрезвычайно разнообразны и динамичны. Это диктуется текущими потребностями поддержания энергетического гомеостазиса мозга и организма через асимметрию (Чернышева, 2003; Chernisheva, 2005) и во многом обусловлено центрально-периферическими прямыми и обратными взаимодействиями (Фокин, 2004; Черноситов, Орлов, 2004, и др.). Гормональная система организма является одним из важнейших факторов формирования динамики функциональной межполушарной асимметрии (ФМА), поскольку гормоны определяют ход таких временных процессов как стрела направленного времени онтогенеза, начало и длительность его периодов через соответственно монофазные изменения уровня секреции определенных гормонов и гормональные тенденции, а также гормональных циклов и ритмов, накладывающихся на стрелу времени (Белкин, 1994; Анисимов, 2003; Коваленко 2005; Чернышева, Ноздрачев, 2006, и др.). Кроме того, гормоны являются важным элементом нейроэндокринного обеспечения известного усиления ФМА в условиях стресса.

Важная роль в реализации различных временных процессов, а также – реакций стресс-ответа принадлежит гормонам гипофиза и эпифиза. Подобно висцеральным центрам головного мозга эти церебральные эндокринные железы интегрируют сигналы от внутренней и окружающей сред организма не только через гормональные воздействия, но и опосредованно через иннервацию дизэнцефальными структурами и постганглионарными нейронами симпатического краниального шейного ганглия. Известная латерализация висцеральных органов, их более ранняя функциональная активность оп-

ределяют вклад асимметрии автономной нервной системы в формирование структурно-функциональной асимметрии спинного и головного мозга. У взрослых животных этот эффект усиливается благодаря проведению висцеросенсорных сигналов не только совместно с соматосенсорными по восходящим спинальным трактам, но также по парным симпатическим цепочкам и стволам блуждающего нерва, асимметричных по объему структур и составу нейропептидных транмиттеров: в симпатической нервной системе превалирует левая цепочка, а в парасимпатической – правый ствол блуждающего нерва (Осипова, 1986; Wang, 1999).

Восходящие спинальные пути, следующие от первичных сенсорных глутамат- и/или пептидергических нейронов и проводящие висцеросенсорные и/или соматосенсорные сигналы, идут в составе трактов Голля и Бурдаха, спиноталамических, спиносолитарных и спиноретиккулярных трактов (Kevetter, Willis, 1983; Cliffer et. al., 1991). На уровне структур спинного и продолговатого мозга они представлены билатерально, с предпочтением ипсилатерального компонента. При этом пути проведения висцеросенсорных сигналов, поступающих в головной мозг по экстраспинальным симпатическим и парасимпатическим входам, могут подключаться к системе перекрещивающихся волокон медиальной петли, ведущих к контралатеральным таламокортикальным системам. Так, ипсилатеральные олигосинаптические восходящие пути проведения висцеросенсорных сигналов переключаются на медуллярном и понтийном уровнях на нейронах катехоламинергических групп A1, A2, A5, A6 (*locus coeruleus*), C1, C2/3), а также нейронах ядра солитарного тракта (Palkovits, 1999). Далее они следуют в составе вентрального (от медуллярных групп) и/или дорсального (главным образом, от A6 и окружающей ее области) норадренергических пучков. Дорсальный затем включается в состав медиальной петли и, на уровне вентральной области покрышки среднего мозга, – медиального переднемозгового пучка, следующего через гипоталамус к гиппокампу, миндалине и обонятельным долям (Swanson, 1987; Cunningham et. al., 1990, и др.). При этом ядра гипоталамуса, особенно латеральное и паравентрикулярное, получают максимально плотную норадренергическую иннервацию от медуллярных и понтийных групп. Кроме того, все проходящие экстрагипоталамические пути, а также переднемозговой медиальный пучок и тригемиготаламические тракты, идущие через латеральный гипоталамус, дают коллатерали к его ядрам. Заметим, что основным адресатом норадренергических входов являются ней-

роны мелкоклеточного паравентрикулярного ядра гипоталамуса, секретирующие кортиколиберин, – ключевой гормон стресса (Шалыпина, 2005, и др.). Крупноклеточные подъядра, нейроны которых секретируют окситоцин и вазопрессин, иннервируются преимущественно нейронами группы A1 (Луцик, 1993; Swanson, 1987), которые также адресуются ипсилатеральным ядрам: парабрахиальным и лимбическим, ядру солитарного тракта, группе A5, а также контрлатеральной A1, а через нее – контрлатеральному гипоталамусу. Хотя контрлатеральные длинные пути отсутствуют, большинство восходящих трактов их образуются через коллатерали, формируя перекресты на супрамамиллярном уровне, в покрышке моста, комиссуральной части ядра солитарного тракта и спинном мозге (lamina X) (Palkovits, 1999).

В отличие от A1, другие катехоламинергические группы нейронов продолговатого мозга и моста (A2, A5, A6, C1, C2/3) имеют моносинаптические связи и с гипоталамусом и преганглионарными парасимпатическими нейронами – в дорсальном ядре вагуса и двояком ядре, а также с симпатическими – в интермедиолатеральной колонне грудных и поясничных сегментов спинного мозга (Ross et. al., 1984; Woulfe et al., 1990). Следовательно, эти группы нейронов являются одновременно структурами входа для висцеросенсорных сигналов и – выхода для висцерального эффекторного сигнала.

Описанная система структур ствола и гипоталамуса участвует и в проведении соматосенсорных сигналов при болевом стрессе. Так, при унилатеральном подкожном введении формалина в лапу крысы описана активация экспрессии *c-fos* в пептидергических нейронах ядра солитарного тракта, которые проецируются прямо в гипоталамус и лимбическую систему (Riche et. al., 1990; ter Horst et. al., 1989; Palkovits et. al., 1996). Кроме того, активируются входы от норадреналин- и адренергических нейронов вентролатеральной и дорсомедиальной медуллярных зон, включенных в висцеральные центры, а также A6 (Cunningham et. al., 1990; Palkovits, 1999, и др.) к кортиколиберин-секретирующим клеткам паравентрикулярного ядра (Lipovits et. al., 1986; Pasak et. al., 1995). Повреждение ствольных катехоламинергических нейронов или их системы волокон приводит к блоку либо уменьшению стресс-вызванных изменений гипоталамо-адренортикальной системы (Pasak et. al., 1995; Hermann, Cullinan, 1997).

Заметим, что асимметрия симпатических цепочек может накладываться на медуллярном уровне на идущие от катехоламинергиче-

ских нейронов и ядра солитарного тракта входы в структуры переднего мозга и формировать их асимметрию. Подтверждением тому является наличие симпатических терминалей постганглионарных нейронов ипсилатеральных краниальных шейных ганглиев, левый из которых крупнее, в области синаптических структур полей СА1–СА3 гиппокампа, что показано с использованием двойного антеро- и ретроградного маркирования (Sheiderer et. al., 2006). Можно предположить, что это, наряду с асимметрией симпатической нервной системы, частично обуславливает феномен функциональной асимметрии левого и правого гиппокампов относительно субъективной оценки прошлого, настоящего и будущего времени (Симонов, 1999). Это согласуется с представлением о роли асимметрии висцеральных систем, а также их осцилляторов и таймеров в ускорении субъективного времени при стрессе, более выраженном при симпатотонии (Чернышева, Ноздрачев, 2006). Норадренергические окончания были описаны также в зрительной затылочной коре (Kojima et. al., 1984; Nakai, Kasamatsu, 1984), однако происхождение их неясно.

Известное разнообразие симпатических нейротрансмиттеров (норадреналин, дофамин, серотонин, гистамин), а также котрансмиттеров норадреналина (АТФ, окситоцин, аргинин вазопрессин, субстанция P, нейропептид Y, пептид гена кальцитонина, ангиотензин II, лей- и метенкефалины) предполагает участие симпатических структур в обеспечении широкого спектра церебральных и периферических функций, селекция которых может определяться частотным кодированием информации в пресинаптической симпатической терминали (Lundberg et. al., 1986; Поленов, Ленцман, 1994). Система прямых и обратных связей между структурами головного мозга и автономной нервной системой дополняется динамичными перестройками взаимодействий между гипоталамо-гипофизарной системой, эпифизом и периферическими гормонопозитивными структурами.

Исследованию роли гормонов в ФМА положили начало исследования распределения рецепторов стероидов в структурах головного мозга (Акмаев, Каллимулина, 1993; Бианки, Филипова, 1993; Larri-vasahd, Matsumoto, 1994; Lewis, Damond, 1998, и др.), что объясняется выявленной многими авторами более наглядной регистрацией феномена ФМА в связи с полом и при стрессе.

Известно, что при стрессе новизны гормональный компонент ориентировочного рефлекса (фаза первичного шока стадии тревоги общего адаптационного синдрома) представлен, прежде всего, кор-

тиколиберином, окситоцином, вазопрессином и кортикотропином, а также модулем пролиферативных гормонов – гормоном роста и пролактином (Samson, Magg, 1990; Gray, Bingman, 1996, и др.). Их комплексное действие и активация парасимпатической системы приводят на уровне стволовых центров к торможению двигательной активности и висцеральных систем (кортиколиберин, окситоцин), увеличению концентрации внимания к воздействию стресс-фактору (кортикотропин, окситоцин), активации кратковременной и долговременной памяти (кортикотропин, вазопрессин), а затем, вслед за угашением ориентировочного рефлекса, на фазе противошока, – к концентрационно зависимой мобилизации симпатoadрeналовой и висцеральных систем. Секретируемые ими гормоны и катехоламины, обладающие катаболическими эффектами, а также увеличение потока афферентных (латерализованных) висцеросенсорных сигналов обуславливают значительное повышение возбудимости церебральных центров. При этом активация симпатической нервной системы в силу ее структурно-функциональной асимметрии может быть одним из факторов усиления выраженности ФМА, особенно у симпатотоников. Норадренергическая иннервация пептидергических ядер гипоталамуса, а также гипофиза и эпифиза (Луцик, 1993; Коваленко, 2005; Palkovits, 1999, и др.) позволяет рассматривать эти структуры в качестве эффекторов, мультипликаторов и усилителей нейрогенных сигналов (Чернышева, 2005), вносящих свою лепту в формирование динамики ФМА. Разная плотность рецепторов минерал- и глюкокортикостероидов в этих и других структурах мозга, а также изменение насыщения рецепторов стероидами в разных моделях стресса по сравнению с комфортными условиями (Шаляпина, Ордян, 2000; Geerling, Loewy, 2006, и др.) может обусловить их дифференцированное участие в формировании ФМА и ее динамики.

Во многом это зависит и от индивидуального уровня катехоламинов и стероидов. Так, было показано (Федоров, Черкесова, 1997), что у крыс с высоким уровнем активности симпатической системы содержание норадреналина и кортикостерона в плазме крови в несколько раз выше, чем у ваго- и нормотоников. В соответствии с участием парасимпатической нервной системы в реализации компонентов фазы первичного шока общего адаптационного синдрома, а симпатической – фазы противошока было высказано предположение (Чернышева, Ноздрачев, 2006), что латентный период стресс-ответа и выраженность фаз у парасимпатотоников и симпатотони-

ков должны быть различны. Это согласуется с данными по особенностям стресс-ответа у линейных крыс с разным уровнем возбудимости и чувствительности к стресс-воздействиям (Шаляпина, Ракицкая, 2003). Авторы показали, что у высоко возбудимых крыс латентный период стресс-обусловленного подъема содержания кортикостерона в крови меньше, а продолжительность его больше, чем у крыс с низкой возбудимостью. Можно предположить, что указанные особенности стресс-реакции сопряжены с симпатотонией у высоко возбудимых крыс, а у низко возбудимых – с ваго- или нормотонией. Согласно представлениям о преобладании симпатических влияний на базисные функции правого полушария, а парасимпатических – левого (Чернышева, 2003; Chernisheva, 2005) индивидуальная специфика асимметрии автономной нервной системы может обусловить особенности динамики ФМА на разных фазах стресс-ответа.

Сформированное к настоящему времени представление о головном мозге как о стероидогенном органе (Balthazart, Ball, 2006, и др.) указывает на возможный вклад локально синтезируемых в нем гормонов в динамику ФМА. Очевидно, что скорость процессов перестройки ФМА под влиянием стероидов зависит от временных параметров трех процессов: запуска стероидогенеза, образования гормонов, а также их эффектов на клеточном уровне. Внутриклеточный транспорт холестерина и экспрессия стероидогенного фактора, синтез прегненолона и прогестерона (предшественников других стероидов) под влиянием пептидных гормонов гипофиза происходят более медленно, чем образование тестостерона и эстрадиола из «промежуточного» андрогена – дегидроэпиандростерона (ДГЕА). Концентрация последнего в плазме крови у человека всегда превышает уровень холестерина в несколько раз, что делает путь синтеза половых стероидов из ДГЕА при захвате его молекул из сосудистого русла более выгодным и быстрым. Этот андроген является антагонистом ГАМК-А рецепторов, повышает уровень возбудимости у бодрствующих животных и вызывает сновидения на REM фазе сна. Кроме того, он потенцирует активацию NMDA-рецепторов к глутамату в гиппокампальном поле СА3. Кроме того, у овариэктомированных самок крыс ДГЕА увеличивает плотность шипиковых συναпсов нейронов (Hajszan et. al., 2004), что объясняет улучшение обучения и памяти у взрослых крыс под влиянием ДГЕА. У человека этот андроген также улучшает память и подавляет депрессию (Labrie et. al., 2005). Другие андрогены (андростендион, тестосте-

рон) и эстрадиол обладают антиоксидантными эффектами и защищают мембраны нервных клеток от перекисного окисления липидов.

Показано, что в головном мозге в процессе стероидогенеза участвуют взаимосвязанно разные типы нервных клеток: олигодендроциты секретируют преимущественно прегненолон, астроциты – прогестерон и андрогены (ДГЕА, андростендион и тестостерон), а нейроны выделяют ДГЕА и, главным образом, эстрон и эстрадиол (Zwain, Yen, 1999), образующиеся из андрогенов путем ароматизации. Распределение фермента ароматазы цитохром P450 (EC 1.14.14.1) в нейронах гипоталамуса и лимбической системы крыс имеет выраженные rostrocaudальный и медиолатеральный градиенты (Roselli et. al., 1985). К сожалению, в большинстве работ, посвященных нейростероидам, не оценивается степень асимметрии распределения соответствующих ферментов. В лучшем случае указываются половые различия. Так, показано (Roselli et. al., 1985), что у самок крыс содержание ароматазы в мозге, в целом, значительно больше, чем у самцов, особенно в структурах обонятельного мозга: в медиальном и кортикальном ядрах миндалины (500-600 fmol/mg) и ядре ложа конечной полоски (700 fmol/mg). У самцов крыс максимальное содержание ароматазы выявлено в репродуктивных центрах, секретирующих гонадолиберин (преоптическом медиальном и вентромедиальном ядрах гипоталамуса), а также в супрахиазматическом циркадианном пейсмекере. При этом двусторонняя орхидэктомия приводила к снижению уровня ароматазы в этих структурах до значений, характерных для самок, а заместительное введение тестостерона восстанавливало ее уровень. Это подчеркивает значимость центрально-периферических взаимодействий для поддержания уровня стероидов в гормональной сети организма.

Наличие ароматазы в пресинаптических окончаниях церебральных нейронов и возможность быстрого, в течение минут, образования в них эстрадиола из захваченного ДГЕА, а также запуск полового поведения у самцов крыс уже через несколько минут после введения эстрадиола в третий желудочек мозга, позволили предположить, что стероид обладает “многими, если не всеми, свойствами нейромодулятора или даже нейротрансмиттера” (Balthazart, Ball, 2006). В пользу этого свидетельствует и усиление синтеза синаптического адгезивного белка N-кадгерина у взрослых крыс в пирамидных нейронах полей CA1 и CA3 гиппокампа под влиянием 17 β -эстрадиола (но не андрогенов) (Monks, Getsios, 2001). Введение бло-

катора ароматазы 1,4,6-андростатриен-3,17-диона самкам крыс в последнюю треть беременности привело к достоверному повышению уровня тревожности в условиях стресса новизны у потомства, причем, у половозрелых животных стирались межполовые различия в поведении (Ордян и др., 2006). Последнее подтверждает участие в формировании морфо-функциональной специфики мозга по мужскому типу не только 5-дигидротестостерона, но и эстрадиола.

Синтез и активность ароматазы контролируется не только гонадотропинами аденогипофиза, но и глутаматом. К сожалению, в литературе отсутствуют сведения об асимметрии глутаматергических структур, хотя участие глутаматергических путей в проведении висцеросенсорных сигналов и нисходящих эффекторных влияний на парасимпатические и симпатические преганглионарные нейроны позволяют это предположить. Кроме того, асимметрия образования эстрадиола могла бы послужить косвенным тому признаком. Об этом свидетельствует быстрая (в течение минут) обратимая активация ароматазы под влиянием глутамата в нейронах паравентрикулярного и супраоптического ядер гипоталамуса *in vitro* (Balthazart et al., 2006). Интересно, что при этом эстрадиол и глутамат в гипоталамусе являются антагонистами: глутамат через NMDA-рецепторы активирует Ca^{+2} -зависимый экзоцитоз вазопрессина и окситоцина, а эстрадиол через E_{β} -рецепторы подавляет эффект глутамата (Sompronun, Sladek, 2002). При увеличении осмотического давления крови активация нейронов циркумвентрикулярного органа концевой пластинки в передней стенке III-го желудочка транссинаптически подавляет экспрессию E_{β} -рецепторов в этих ядрах гипоталамуса. Это снимает «эстрадиоловый блок» и глутамат-зависимо стимулирует выделение нонапептидов (Sompronun et al., 2004), регулирующих осмотическое давление, в частности, через активацию питьевого или пищевого поведения на уровне гипоталамических центров. Кроме того, показано (Stoker et al., 2006), что водная депривация, часто используемая как модель осмотического стресса, активирует глутаматергические нейроны паравентрикулярного ядра гипоталамуса. Из них лишь незначительная часть была иммунореактивна к нейрофизину, ассоциированному с вазопрессинем и окситоцином. Аксоны этих нейронов проецируются к локализованным в ростральной вентролатеральной медуллярной зоне дендритам клеток, иммунореактивных к тирозин гидроксилазе и формирующих церебральный «симпатический выход», т.е. к нейронам катехоламинергических групп. Последние, как указывалось выше, наряду с восходя-

щими связями с гипоталамусом и лимбикой имеют нисходящие связи с симпатическими спинальными преганглионарными нейронами, а также – дорсального ядра блуждающего нерва (Palkovits, 1999). Известно, что эта область продолговатого мозга включает зоны дыхательного, сосудодвигательного и пищеварительного стволовых центров. Кроме того, у самок крыс нейроны этих зон экспрессируют рецепторы к эстрадиолу и прогестерону (Haywood et. al., 1999). Это позволяет предполагать, что медуллярные структуры осуществляют динамичный контроль функций висцеральных систем на разных стадиях эстрального цикла или же являются еще одним циклическим центром с функциями, отличными от гипоталамического. Кроме того, через связи со структурами переднего мозга медуллярные центры могут вносить свой вклад в изменение эмоций и поведения на разных стадиях эстрального цикла и соответствующие перестройки ФМА.

Сказанное, а также результаты многочисленных исследований роли нейростероидов в дифференцировке медиаторных систем и поддержании жизнедеятельности нервной системы, регуляции памяти и определенных форм поведения свидетельствуют в пользу представления о стероидных гормонах как значимом факторе динамики ФМА. Так, показано, что структурная, обусловленная полом, асимметрия ядер миндалины, нейроны которых акцептируют эстрогены и андрогены (Акмаев, Каллимулина, 1993), определяет специфику латерализации входов от ольфакторного мозга к структурам гипоталамуса (Smithson et. al., 1989). Это является одним из факторов формирования структурной асимметрии пептидергических гипоталамических структур: ядер полового диморфизма (правое крупнее), супрахиазматического, аркуатного, преоптического медиального, а также передней гипоталамической области (Larrivasahd, Matsumoto, 1994). В свою очередь, пептидные гормоны, секретируемые нейронами названных ядер, а также их олиго- или моносинаптические входы в эпифиз, выявленные при введении в него пероксидазы хрена (Краснощекова и др., 1995; Коваленко, 2005), отражают участие диэнцефальных структур в регуляции динамики периферической секреции стероидов в надпочечниках и гонадах. Это позволяет предположить, что не только стероиды, но и пептидные гормоны играют роль в формировании динамики ФМА в соответствии с направленным временем онтогенеза и его периодами, ритмами, циклами и другими временными процессами. Это подтверждается участием пептидов в механизме clock-генов циркадианного пейсмейке-

ра супрахиазматического ядра (Арушанян, Бейер, 2000; Чернышева, Ноздрачев, 2006, и др.), а также в формировании сенсорных асимметрий на уровне ретинальных нейрональных сетей. Однако влияние пептидных гормонов на формирование и динамику ФМА на уровне церебральных структур и через центрально-периферические взаимодействия изучены недостаточно.

Среди них особое внимание привлекают нонапептид окситоцин, в наибольших объемах секретируемый нейронами паравентрикулярного и супраоптического ядер гипоталамуса, и пептиды эпифиза, участвующие в регуляции периферического стероидогенеза и формировании ультрациркадианных ритмов. Так, окситоцин снижает уровень секреции тестостерона в гонадах (Richards et. al., 1991, и др.), а пептиды эпифиза через подавление секреции гонадолиберина, кортиколиберина и кортикотропина, а также благодаря прямому воздействию на стероидогенез в парных надпочечниках и гонадах снижают содержание глюкокортикостероидов и половых стероидов в плазме крови (Коваленко, 2005; Коваленко и др., 1994, и др.). Выбор окситоцина обусловлен, кроме того, его секрецией нейронами ряда структур головного мозга, имеющих структурно-функциональную и нейрохимическую асимметрию. В их числе полосатое тело, центральное ядро миндалина и обонятельные луковицы (Heine, Galaburda, 1986; Jenkins, Nussey, 1991), ядра перегородки и гипоталамуса (Ашмарин, Каменская, 1988; Поленов, Константинова, 1993, и мн. др.) и зон висцеральных центров ствола мозга (Moga et. al., 1992, и др.). С помощью различных методов обнаружен синтез окситоцина во многих парных периферических органах, в том числе в надпочечниках и гонадах (Frankel et al., 1989; Gardiner, Bennett, 1989). Было высказано предположение об участии окситоцина в стероидогенезе (Clements et al., 1986), которое позже было подтверждено (Pikering et al., 1989). Кроме того, многочисленные исследования свидетельствуют об участии окситоцина в регуляции обмена веществ и энергии, механизмах памяти. Синхронно с мелатонином эпифиза и лептином концентрация окситоцина достигает максимума в 2 ч. ночи и 14 часов, т.е. имеет 12- часовую ритм в противофазу с вазопрессином. Секреция пептидов эпифиза также повышается в дневное время (Сибаров, 2001).

Известно, что при стрессе новизны на фазе первичного шока стадии тревоги секреция окситоцина обеспечивает необходимые поведенческие, висцеральные и эмоциональные компоненты ориентировочного рефлекса (De Wied, Burbach, 1988; Richard et. al., 1991;

Ашмарин и др., 1994). Как и другие гормоны этой стадии стресс-ответа окситоцин обладает предваряющей защитной функцией, в частности, как антиоксидант. Показано что при некоторых видах стресса в парных обонятельных луковицах содержание окситоцина растёт (Jenkins, Nussey, 1991). Отчасти это может быть обусловлено наличием в обонятельных луковицах гипоталамических окситоцин- и вазопрессинергических терминалей (Tribollet et al., 1992; Чернышева, 1993).

Влияние пептида на дифференцировку гонад и надпочечников в эмбриогенезе, а также на функции этих органов у взрослых млекопитающих позволяют предположить, что окситоцин может участвовать в морфо-функциональной латерализации внутренних органов. В пользу этого предположения свидетельствуют участие окситоцинергических (висцеросенсорных симпатических?) нейронов спинальных ганглиев в иннервации внутренних органов (Richard et al., 1991), а также наличие рецепторов к окситоцину в спинальных и церебральных висцеральных центрах (Cechetto, Saper, 1988; Tribollet et al., 1992).

Для исследования роли окситоцина и пептидов эпифиза в формировании динамики ФМА и асимметрии периферических эффектов нами была выбрана модель с введением гормонов унилатерально интраназально или в виде односторонних микроапликаций на поверхность обонятельных долей через хронически вживленные канюли бодрствующим крысам. Наш выбор был обусловлен следующими соображениями.

Морфологическая и синаптическая организация обонятельных луковиц имеет принципиально сходный характер у всех классов позвоночных животных. При этом показана морфо-функциональная асимметрия парных обонятельных луковиц: правая крупнее по размерам из-за более развитого гранулярного слоя, содержащего ГАМК-ергические нейроны (Heine, Galaburda, 1986, и др.). Кроме того, латерализована иннервация назальных ходов: в подслизистом сплетении левого преобладают симпатические волокна от краниального шейного ганглия, правого – парасимпатические, от *g. pterigopalatinum* (Lacroix et al., 1994). Функциональная асимметрия обонятельных луковиц показана при их электростимуляции: раздражение правых долей приводит к задержке начала вдоха в виде замедления перехода от выдоха к последующему вдоху. При стимуляции левой обонятельной луковицы у наркотизированных амфибий, кошек и крыс наблюдается увеличение длительности и амплитуды вдоха

(Осипова, 1986; Ноздрачев и др., 1992). Поскольку нейроны обонятельных долей прямо и опосредованно через другие структуры обонятельного мозга связаны с дыхательными и другими висцеральными центрами гипоталамуса и ствола мозга (Воронков, 1994; Hatton, Yang, 1989), они могут оказывать влияние на формирование функциональной асимметрии других церебральных структур. Этому также способствует сходство обонятельных луковиц по составу нейропептидов со структурами миндалина, гипоталамуса и висцеральных центров ствола мозга. Интраназально вводимые пептиды через подслизистые пространства быстро попадают в ликвор и церебральный кровоток (Марьянович, Поляков, 1991, и др.).

В первой серии опытов использовали наркотизированных крыс-самцов массой 180-200г после 48-часовой пищевой и питьевой депривации (осмотический стресс) ($n = 48$) и животных, имевших свободный доступ к пище и воде ($n = 42$). В каждой группе у одной подгруппы животных оценивались эффекты вводимых интраназально веществ: окситоцина в дозе 1нМ в 0.5 мкл физиологического раствора. Контролем служила подгруппа крыс с введением растворителя ($n = 20$). При этом монополярно регистрировались ЭЭГ парных обонятельных луковиц и симметричных точек роstralных отделов теменной коры, с последующим расчетом коэффициентов асимметрии для амплитуды синхронных колебаний. Анализ эффектов осуществляли через 0.5, 5, 10 и 15 мин после введений. Оценивали достоверность различий значений коэффициента асимметрии до и после введения окситоцина, между лево- и правосторонними введениями, между группами депривированных и недепривированных животных и между эффектами окситоцина и контролем.

У крыс, не подвергнутых действию осмотического стресса, окситоцин достоверно увеличивал коэффициент асимметрии (Касм) относительно контроля индифферентно стороне его введения. При этом выраженность эффекта после введения гормона свидетельствовала о динамике латерализации: через 30 с после левостороннего введения окситоцина воздействие было большим, чем контрлатерального, а через 10 мин превалировал эффект правостороннего (рис.18.1, А). После 48-ми часовой пищевой и водной депривации у крыс контрольной группы достоверно увеличивался коэффициент асимметрии по сравнению с контролем из недепривированной группы. У стрессированных животных также более четко прослеживается латерализация эффектов окситоцина: при введении его справа коэффициент асимметрии уменьшается на всех сроках анализа бо-

лее, чем вдвое, по сравнению с контролем, и становится равным Касм в контрольной группе недепривированных животных. Левосторонние инфузии нонапептида достоверно увеличивали его значение через 30с и 5 мин по сравнению с контролем и на всех сроках анализа превышали ($p < 0.001$) воздействия правосторонних введений (Рис. 18.1 Б). При этом ЭЭГ правой обонятельной доли, взаимосвязанной с механизмом выдоха, отличается преобладание медленных колебаний (0,2–1 Гц, 3–4 Гц), процентное содержание которых и амплитуда после введения окситоцина увеличиваются. Возможно, это связано с воздействием адренергических входов, которые активируют тормозные синапсы в обонятельных долях крыс (Araneda, Firestein, 2006).

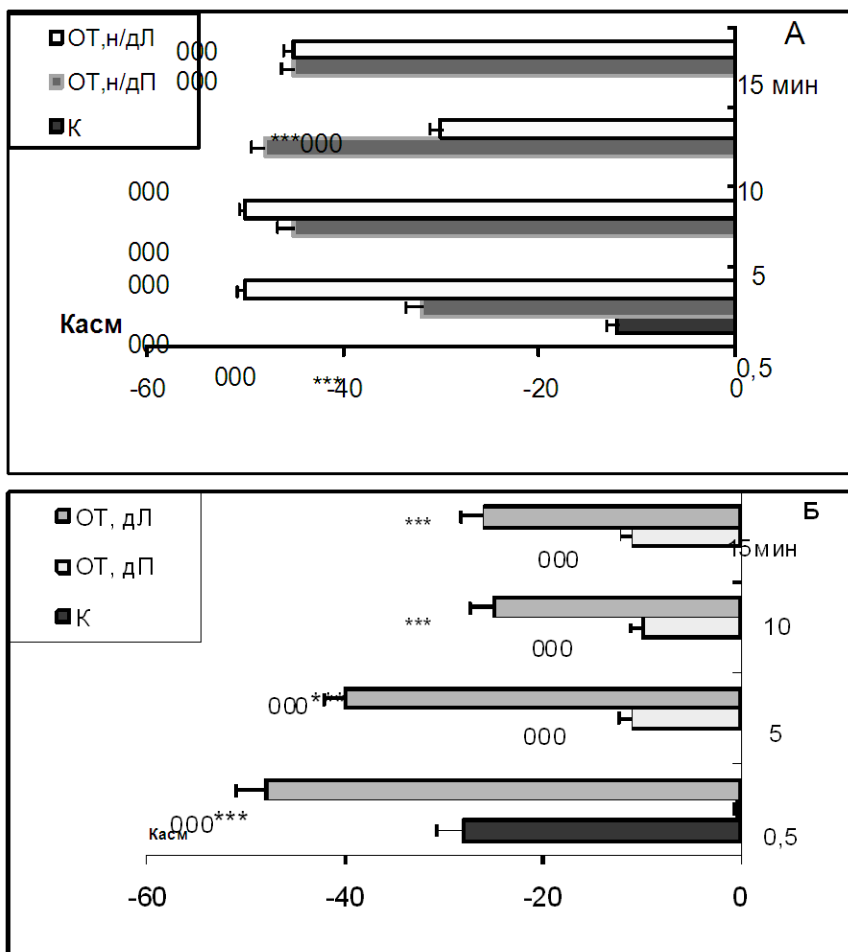


Рис. 18.1. Коэффициенты асимметрии (в %) для амплитуд низкочастотных колебаний в ЭЭГ парных обонятельных долей недепривированных (А) и депривированных (Б) крыс после введения оксикодона (ОТ) слева (Л) или справа (П). По оси абсцисс— время после введения. Уровень достоверности различий между контрлатеральными инфузиями — $***p < 0.001$, между опытом и контролем— $000p < 0.001$.

В ЭЭГ левого полушария, активация которых связана с инспираторной фазой дыхательного цикла, доминируют быстрые колебания, но после воздействия оксикодона здесь также диапазон колебаний сдвигается в сторону более медленных частот (от 3-4 Гц, 40–50 Гц в фоне до 0,2–1,0 Гц, 15–20 Гц). Для ЭЭГ ростральных зон теменной коры эффекты оксикодона носили латерализованный характер и

различались у недепривированных и депривированных животных. Однако абсолютные значения коэффициента асимметрии были значительно меньше, чем в обонятельных долях (рис. 18.2).

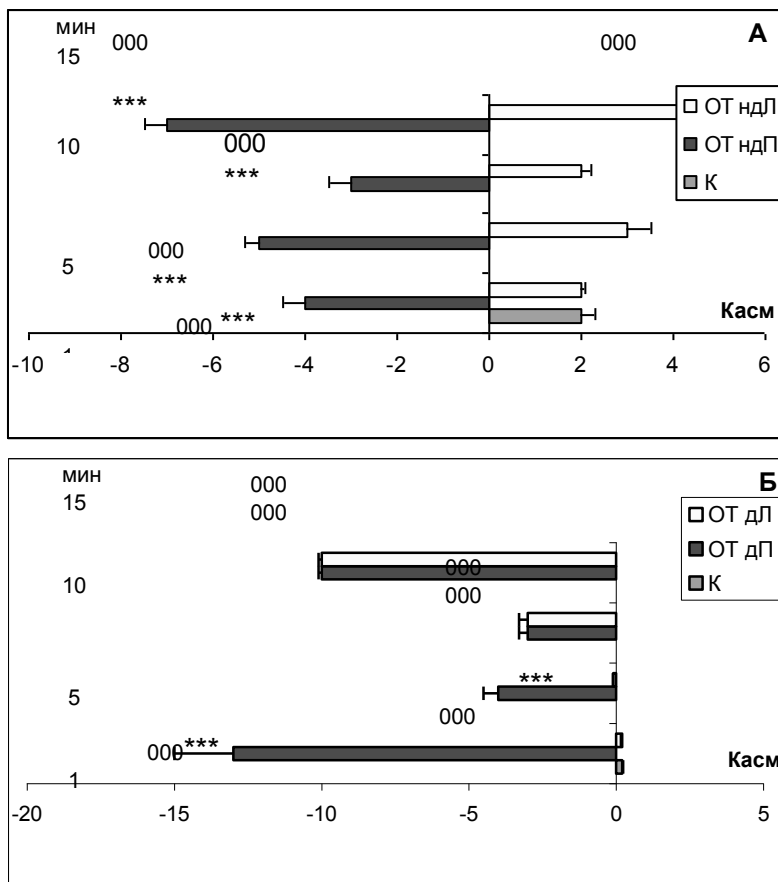


Рис. 18.2. Значения коэффициента асимметрии (Касм) для ЭЭГ симметричных точек ростральных отделов теменной коры крыс недепривированных (А) и после 48-ми час. водной и пищевой депривации (Б) через 1, 5, 10, 15 мин после введения окситоцина (ОТ) справа (П) или слева (Л). *** $p < 0.001$ – уровень достоверности различий между контрлатеральными введениями. 000 $p < 0.001$ – уровень достоверности отличий эффекта окситоцина от контроля.

В обонятельных долях описанные изменения могут свидетельствовать об усилении эффектов вводимого пептида локально синтезируемым при стрессе окситоцином (Jenkins, Nussey, 1991), тогда как в теменных долях возрастает «вес» других факторов ФМА, которые

могут уменьшать олигосинаптически опосредуемые латерализованные влияния обонятельных долей на сенсомоторную кору. Проявление этого свойства окситоцина у депривированных животных подчеркивает важность роли гормона при воздействии стрессорного фактора, увеличивающего неустойчивость организма как открытой термодинамической системы, отраженную в асимметрии. Последняя является одним из механизмов снижения порогов чувствительности к воздействиям и получения о них максимума информации (Chernisheva, 2005). Процессы синхронизации можно рассматривать как один из механизмов структуризации энергетических потоков, позволяющих реализовать реакцию на оптимальном уровне энергии и протектировать ее потери.

Это подтверждают данные о предварении синхронизации ЭЭГ в ростральных отделах лобных долей мозга человека процессам восприятия слов и формированию в последующем ФМА (Иваницкий и др., 2002).

Функции обонятельных долей через регуляцию соотношения длительности вдоха и выдоха связаны с уровнем окислительных процессов в организме. Известно, что при стрессе увеличение интенсивности внешнего дыхания приводит к росту в тканях содержания кислорода и его активных метаболитов, что стимулирует процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях. При этом протекторные функции антиоксидантных систем усиливаются многими гормонами стресса, в том числе окситоцином, мелатонином эпифиза и стероидами (Коваленко, Молчанов, 2001, и др.). Это позволило нам для оценки динамики асимметрии периферических эффектов окситоцина при его унилатеральном интраназальном введении использовать изменение уровня ПОЛ по концентрации его конечного продукта малонового диальдегида (МДА) (Esterbauer, Cheesman, 1990) в тканях верхних долей парных легких, надпочечников и семенников.

Содержание МДА в парных легких у животных контрольной группы (без введений, $n = 12$) указывает на достоверно более высокий (на $28 \pm 7\%$, $p < 0.05$) уровень ПОЛ в тканях левого легкого. Это может быть следствием асимметрии левого и правого стволов блуждающего нерва. Можно предположить, что правый ствол, будучи «эффектором» левого полушария, уменьшающего потери энергии (Чернышева, 2003; Реброва, Чернышева, 2004), ограничивает термогенные эффекты не только в правом легком, но и в локализованной

справа печени, на долю которой приходится около 60% от термогенеза всей пищеварительной системы (Розен и др., 1991).

Через 15 мин. после унилатерального интраназального введения бодрствующим крысам окситоцина, правостороннего ($n = 12$) в большей степени, чем левостороннего ($n = 12$), наблюдалось разнонаправленное изменение параметра в обоих легких: увеличение уровня МДА на $29 \pm 13\%$ в левом и снижение на $41 \pm 5\%$ в правом. Различия между эффектами окситоцина и растворителя ($n = 24$) были достоверны лишь в правом легком, однако асимметрия содержания МДА между левым и правым легкими была достоверна для всех серий ($n = 95$) через 15 мин, 24, 48 и 72 часа после однократного введения (Рис. 18.3).

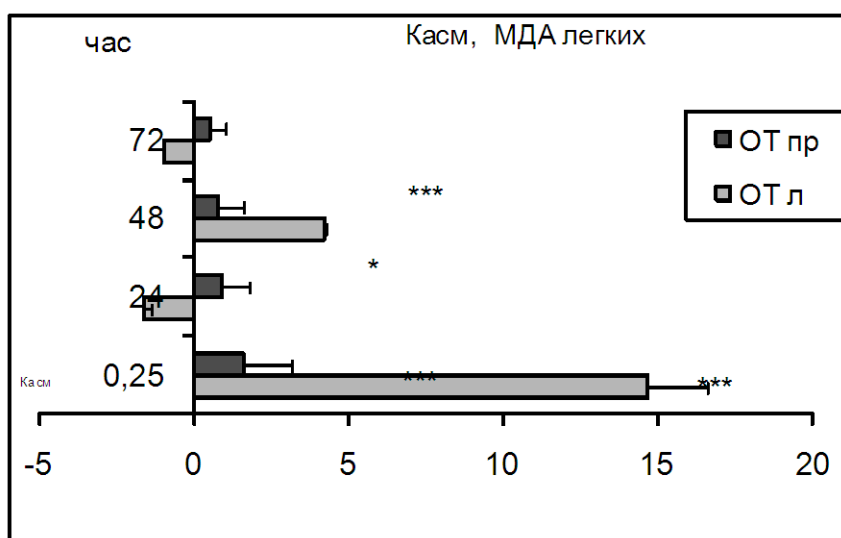


Рис. 18.3. Значения коэффициента асимметрии (Касм) по содержанию МДА между левым и правым легкими у крыс после однократного интраназального введения окситоцина слева (ОТ л) или справа (ОТ пр) через 0,25, 24, 48 и 72 часа. Уровни различий по Касм между контрлатеральными эффектами достоверны для $p < 0.5-0.001$ (*, **, ***).

Согласно эффектам интраназально введенного окситоцина можно заключить, что гормон формирует в парных легких динамичную, развернутую во времени асимметричную структуру регуляции интенсивности ПОЛ. Рассмотрим далее, каковы особенности воздействия унилатеральных однократных интраназальных инфузий окситоцина на уровень ПОЛ в парных семенниках и надпочечниках.

Данные по морфологической асимметрии парных гонад у самцов белых крыс отсутствуют, однако унилатеральная денервация желез выявляет их функциональную асимметрию. Показано, что денервация правого семенника у крыс вызывала значительное увеличение в плазме крови концентрации лютеинизирующего гормона и пролактина, основных регуляторов секреции тестостерона. Денервация левой гонады практически не изменяла уровня секреции этих гормонов (Frankel et al., 1989; Gerendai et. al., 1995). В наших опытах лишь правосторонние интраназальные введения окситоцина приводили к увеличению в плазме крови концентрации тестостерона на $19.0 \pm 4.0\%$, определяемому микрофлуорометрическим методом (Балашов, 1990). Воздействие унилатеральных интраназальных инфузий окситоцина на содержание МДА в ткани гонад ($n=96$) подтверждают наличие в них собственной латерализованной специфики (Рис. 18.4).

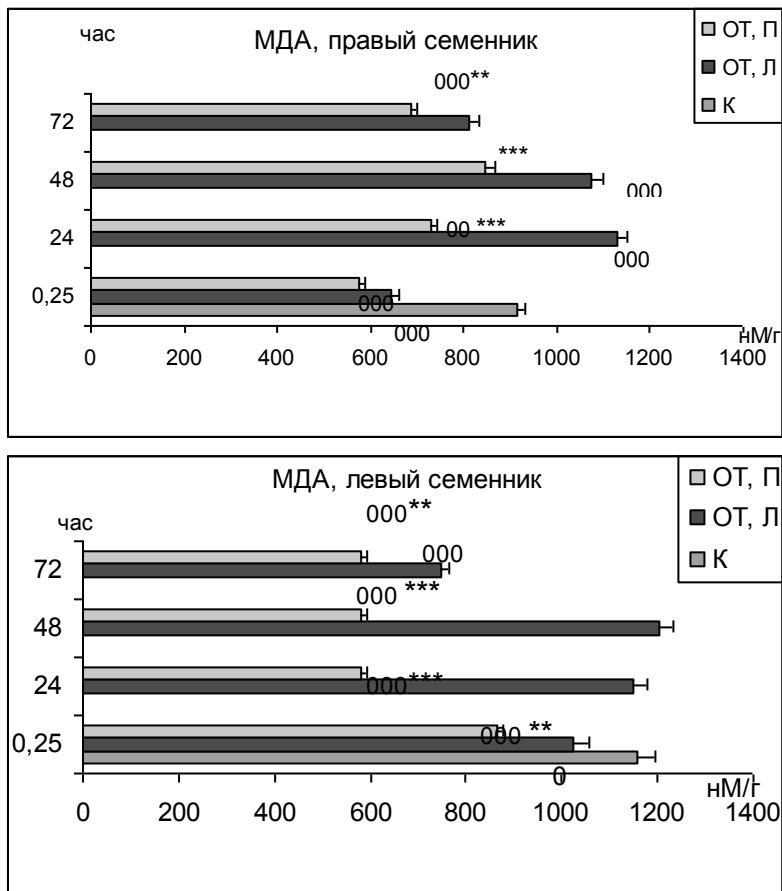


Рис. 18.4. Изменение содержания малонового диальдегида в ткани правой и левой гонад через 0,25, 24, 48 и 72 часа после введения окситоцина (ОТ) слева (Л) или справа (П). Уровень достоверности различий: ^{0,000} $p < 0.05$, ^{0,001} относительно контроля (К); **, *** $p < 0.01$, 0.001 : между эффектами контрлатеральных введений ОТ.

Так, в обеих железах правосторонние введения окситоцина оказывали более выраженное, чем в случае левосторонних инфузий, антиоксидантное воздействие. Но при этом в левой гонаде содержание МДА уменьшалось на всех сроках анализа достоверно ($p < 0.001$) значительно, чем в контрлатеральном семеннике. Кроме того, в контрольной группе без введений уровень МДА в левой железе был достоверно выше ($p < 0.05$), чем в правой. Эти данные указывают на латерализацию уровня ПОЛ или активности антиоксидантных систем в самих парных гонадах. Однако увеличение содержания МДА при левосторонних инфузиях нонапептида через 24 и 48 час в

обеих желез, в отличие от правостороннего, можно расценить как участие церебрального компонента в формировании функциональной асимметрии парных гонад в отставленные сроки.

Сочетание латерализации функций парных периферических структур с асимметрией эффектов унилатеральных интраназальных введений окситоцина было выявлено и для надпочечников ($n = 81$). Так, изменения уровня МДА в ткани надпочечников через 15 мин, 24, 48 и 72 час после однократных инфузий пептида свидетельствуют о достоверной латерализации периферических эффектов гормона. Согласно представленным на рис. 18.5 данным краткосрочные антиоксидантные эффекты правосторонних инфузий окситоцина более выражены в отношении правого надпочечника, что может быть обусловлено участием в его иннервации ветви правого ствола блуждающего нерва у крыс (Edwards, Jones, 1993). Достоверные изменения уровня МДА через 48 и 72 часа характерны для левой железы.

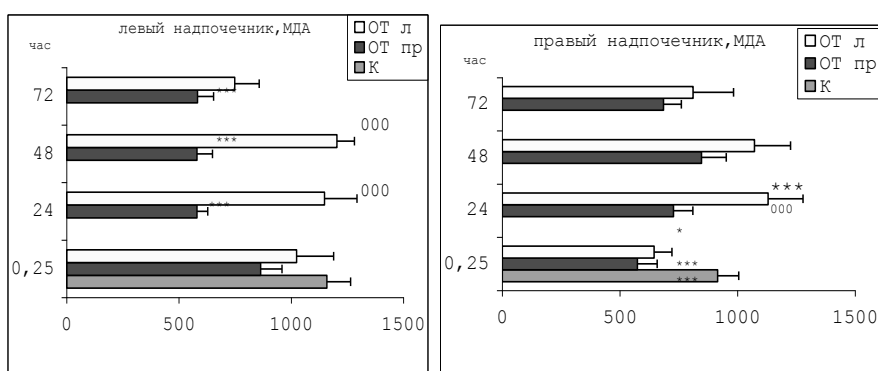


Рис. 18.5. Изменение содержания МДА в левом и правом надпочечниках через 0,25, 24, 48 и 72 час после однократного интраназального унилатерального введения окситоцина. Слева (OT л) или справа (OT пр). Уровень достоверности различий $p < 0.05$; 0.01; 0.001: относительно контроля (К, без введений) *, **, ***, между парными железами^{00,000}.

Это согласуется с отставленным достоверным ($p < 0.05$) увеличением уровня кортикостерона также через 48 и 72 часа при правосторонних инфузиях окситоцина. Большие размеры левого надпочечника по сравнению с правым и взаимосвязь с левосторонней (преобладающей) частью симпатической нервной системы делают весьма вероятным его больший вклад в пролонгированный подъем содержания глюкокортикостероидов в плазме крови при стресс-ответе. На

большой вклад в повышение возбудимости ЦНС левого надпочечника указывают и данные по влиянию односторонней адреналэктомии на тормозные реакции в последствии, отмеченные в тесте спарринга (см. ниже рис. 18.7Г). Вместе с тем, полученные данные свидетельствуют о гетерохронном подключении правого и левого надпочечников к стресс-ответу, что может иметь значение для формирования динамики ФМА.

При стрессе новизны (тест открытое поле) ($n=50$) и, особенно, сочетанном стрессе – новизны и 48-часовой водной и пищевой депривации ($n=50$) асимметрия показателя уровня ПОЛ для парных надпочечников существенно возрастает: при левостороннем интраназальном введении окситоцина она достоверно больше, чем при правостороннем. Однако после десимпатизации (резерпин в течение 5 дней) ($n=30$) этот эффект исчезает, а уровни МДА в обоих надпочечниках снижаются (рис. 18.6), что указывает на несомненный вклад морфо-функциональной асимметрии симпатической нервной системы в латерализацию регуляции процессов ПОЛ в парных железах. Это также подтверждает возможность опосредования через нее обусловленных воздействием окситоцина нисходящих латерализованных влияний структур переднего мозга и ростральной вентролатеральной медуллы как симпатического «выхода» (Stoker et al., 2006), а также – восходящих асимметричных возвратных влияний на ФМА через «симпатические входы».

Это позволяет предположить асимметрию и нисходящего нейрогормонального контроля функций периферических парных эндокринных желез.

Действительно, стимуляция правого полушария по сравнению с левым у грызунов оказывала большее воздействие на обе доли щитовидной железы, тимуса, на парные надпочечники (Абрамов, Абрамова, 1996; Cechetto, Chen, 1990; Gerendai, Halasz, 1997). Эти нисходящие влияния могут опосредоваться через гипоталамические, стволовые группы А2, А5, С1, С2/3, дорсальное ядро блуждающего нерва и двоякое ядро, моторное ядро лицевого нерва, а также спинальные (симпатические) висцеральные центры, с последующим переключением преганглионарных нейронов в ганглиях симпатической цепочки на эффекторные постганглионарные. Преобладание левосторонних симпатических влияний на органы-мишени, обусловленное большим числом и общей массы симпатических ганглиев в левой симпатической цепочке по сравнению с правосторонней (Осипова, 1986), формирует превалирование массы левой доли щи-

товидной железы и левого надпочечника (Коваленко и др., 1994; Иванов, Рябов, 1997; Перельмутер, 2001; Edwards, Jones, 1993), а также более высокие значения массы и иммунной активности левого тимуса по сравнению с правым (Гонтова и др., 2000; 2003).

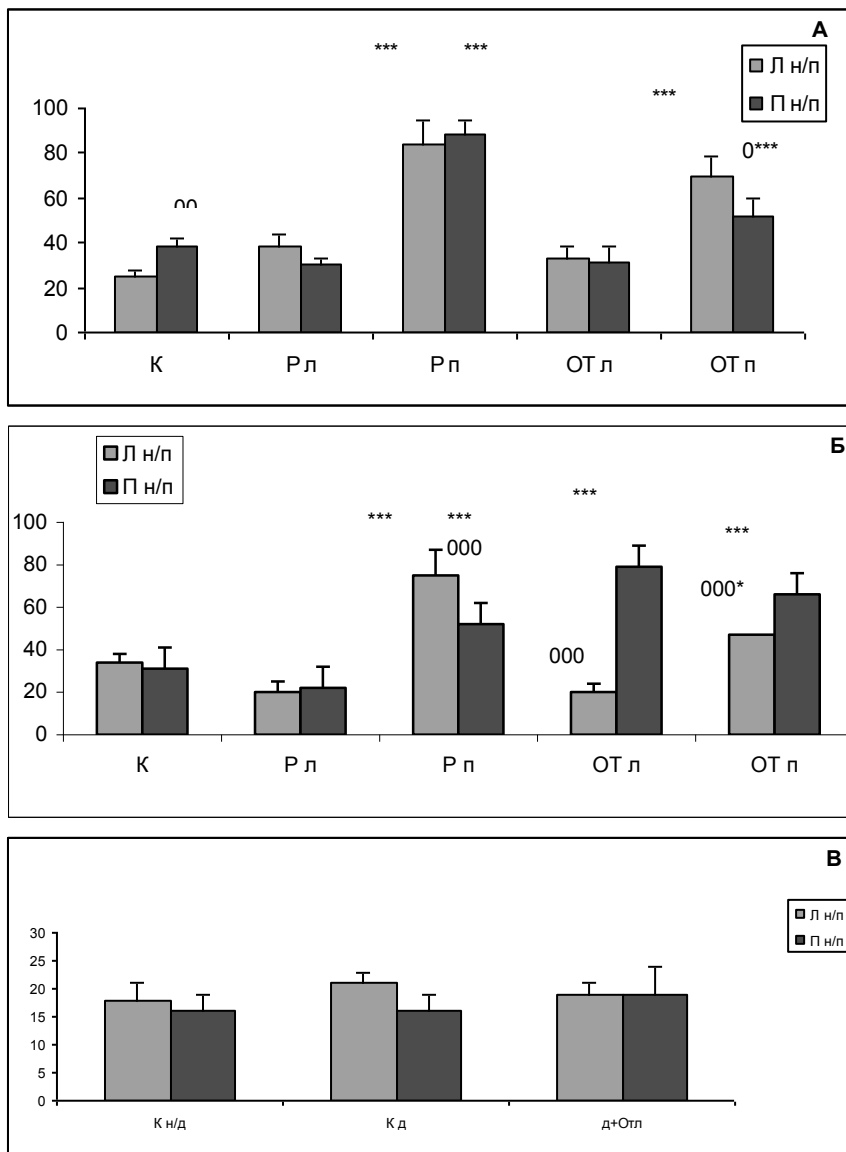


Рис. 18.6. Влияние интраназальных введений окситоцина или растворителя (Р) слева (ОТ л) или справа (ОТ п) на изменение содержания МДА в левом (Л н/п) и правом (П н/п) надпочечниках в условиях стресса новизны (А), сочетанного стресса новизны и 48-часовой водной и пищевой депривации (д) (Б), сочетанного стресса и десимпатизации (В). Уровни достоверно различий как на рис. 18.5.

Переключающиеся на медуллярном уровне и идущие прямо в спинной мозг нисходящие пути гипоталамических ядер являются глутамат и/или пептидергическими, содержащими преимущественно окситоцин или вазопрессин (Sawchenko, Swanson, 1982; Cechetto, Saper, 1988; Sun et al., 1988; Strack et al., 1989). Как и восходящие пути, они могут перекрещиваться благодаря переходу коллатералей на контрлатеральную сторону на супрамамиллярном и медуллярных уровнях (Palkovits, 1999). При этом описано четкое разделение структур мелкоклеточного паравентрикулярного ядра по проекциям к медуллярным парасимпатическим преганглионарным нейронам (правый ствол вагуса содержит больше число волокон, чем левый (Wang, 1999) и симпатическим спинальным. От вентромедиальной и латеральной зон аксоны адресованы комплексу ядер вагуса (волокна идут рядом с пирамидным трактом), а от дорсальной и каудальной зон билатерально – к преганглионарным симпатическим нейронам интермедиолатерального ядра спинного мозга (Nosoya et al., 1991; Portillo et al., 1998, и др.). Кроме того, пептидергические нейроны мелкоклеточных ядер (ПВЯ) моносинаптически билатерально иннервируют соматосенсорные ноцицептивные клетки дорсальных рогов спинного мозга. Другие гипоталамические ядра дифференцированно проецируются также билатерально к разным группам нейронов медуллярного и спинального уровней (Veening et. al., 1987; Allen, Cechetto, 1993; Palkovits, 1999, и др.).

Общность источника симпатической иннервации гипофиза и эпифиза, наличие входов структур обонятельного мозга к ядрам гипоталамуса и уздечки, возможность секреции гормонов обеих желез в ликвор III желудочка и церебральный кровоток, а также нейрогормональные взаимодействия между гипоталамо-гипофизарной системой и пинеальной железой обуславливают участие гормонов последней в стресс-ответе (Коваленко, 2005).

Ранее нами было показано (Ноздрачев и др., 1994), что введение окситоцина в III-й желудочек у крыс приводило к увеличению активности пероксидазы в ткани эпифиза ($p < 0.001$). Кроме того, окситоцин и гормоны эпифиза являются синергистами как антиоксиданты, активаторы иммунной системы и регуляторы репродуктивных функций (Анисимов, 2003; Коваленко, 2005). В связи с этим мы исследовали воздействие эпифизарных пептидов на ряд параметров стресс-ответа в модели спарринга в связи с динамикой центрально-периферической асимметрии.

Исследование проведено на 72 крысах-самцах линии Вистар массой 150-220 г, содержавшихся в условиях естественного освещения при свободном доступе к воде и пище в виварии. Одна группа животных ($n = 16$) подвергалась лево-, а другая ($n = 16$) – правосторонней адреналэктомии за три дня до исследования агрессивного оборонительного поведения в тесте спарринга. Контролем служили интактные животные ($n = 40$). Перед тестированием однократно интраназально унилатерально вводили 0,5 мкл фракции пептидов эпифиза с молекулярной массой 1–4 кДа. Препарат был приготовлен из эпифизов крупного рогатого скота на кафедре общей физиологии СПбГУ. Животные попарно помещались в камеру, через отверстие в одной из боковых стенок выводились наружу хвосты и фиксировались с внешней стороны. При этом крысы находились на расстоянии 10 см друг от друга и могли взаимодействовать. Электрокожная стимуляция хвостов обеих крыс осуществлялась одновременно в течение 5 с через парные накладные электроды. Определялись пороги реакций тахипноэ и вокализаций, а также пороги и число реакций контратак (в период раздражения). В 26 из 36 опытов после прекращения электростимуляции наблюдались каталептиформные замирания крыс вертикально в позе боксера. Длительность этих следовых реакций определяли с момента выключения раздражения до опускания животных на четыре лапы. Данные обрабатывали статистически, использовали t-критерию Стьюдента.

Ранее было показано, что унилатеральные интраназальные инфузии пептидов эпифиза изменяют ориентировочно-исследовательское поведение крыс в тесте «открытое поле» (модель стресса новизны). При этом левосторонние инфузии чаще облегчают реализацию основных компонентов такого поведения (стойки, побежки, чистки), а правосторонние тормозят. Показано, что пороги реакций тахипноэ, вокализаций и контратак (рис. 18.7) у крыс без введений возрастали инвариантно стороне адреналэктомии по сравнению с интактными животными контрольной группы. Можно предположить, что это обусловлено снижением возбудимости центров дыхания, эмоциогенеза и моторных реакций вследствие уменьшения уровня кортикостерона у односторонне адреналэктомированных животных независимо от стороны удаления железы. Вместе с тем, лишь у животных с правосторонней адреналэктомией достоверно уменьшалось (на 50 %, $p < 0.05$) число атак по сравнению с контролем. Следовательно, в отличие от висцеро-эмоционального комплекса реакций для моторных компонентов агрессивного оборонительного поведения при дан-

ном виде стресса левый и правый надпочечники имеют разное значение. Ввиду иннервации блуждающим нервом правой железой (Edwards, Jones, 1993) нельзя исключить и превалирование парасимпатической активации на этой стадии стресс-ответа.

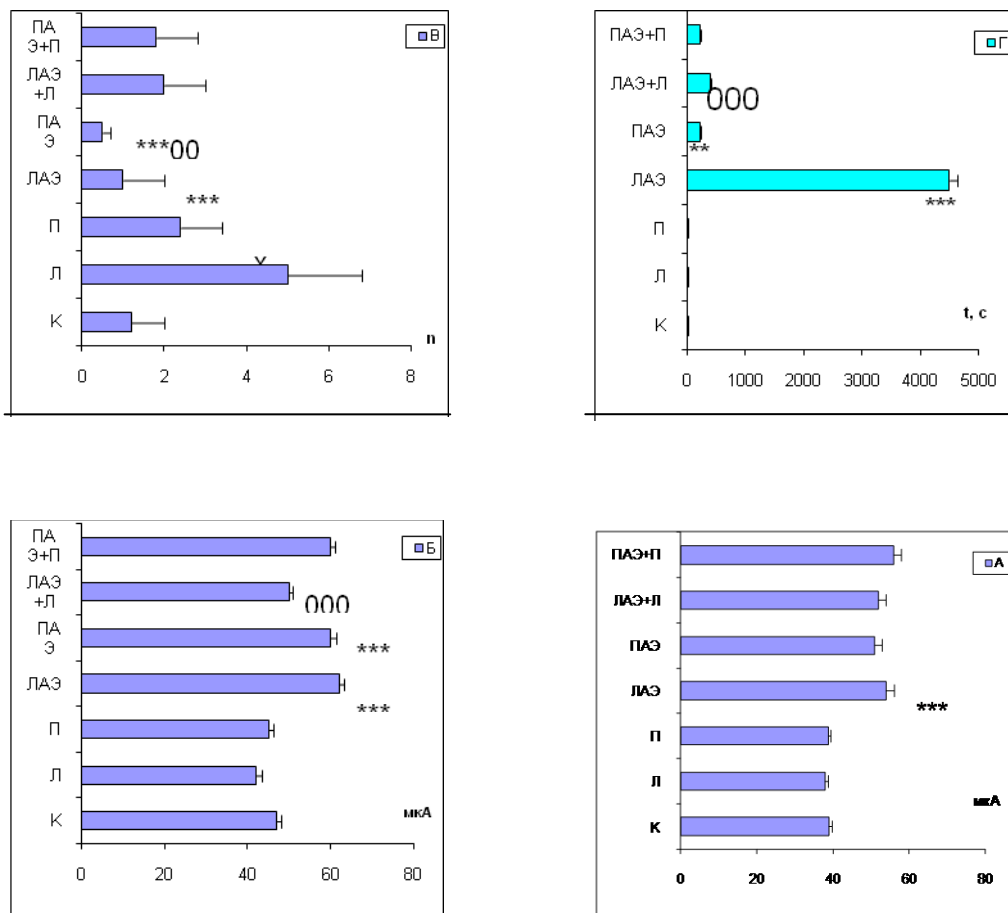


Рис. 18.7. Изменение порогов реакций тахипноэ и вокализаций (А), порогов (Б) и числа (В) контрактов, а также длительности каталептиформных замираний в последствии (Г) у крыс в модели спарринга после введений эпифизарного препарата интраназально слева (Л) или справа (П) интактным животным, у адреналэктомированных слева (ЛАЭ) или справа (ПАЭ), а также при сочетании адреналэктомии с ипсилатеральным введением эпифизарного экстракта (соответственно ЛАЭ+Л или ПАЭ+П) по сравнению с животными без введений (К). Уровни достоверности различий $p < 0.01$, 0.001 между: П и Л (x); ПАЭ и ПАЭ+П (00); ПАЭ и П, ЛАЭ и Л (***) ; ПАЭ+П и ЛАЭ+Л (###).

На более поздних стадиях стресс-ответа доминирование парных желез меняется: для каталептиморфных замираний в последствии большее значение имеет удаление левого надпочечника: длительность этой реакции возрастает в 160 раз ($p < 0.001$) по сравнению с правосторонней адреналэктомией (рис. 18.7Г). Это согласуется с представлениями об активации симпатической нервной системы с ее левосторонним доминированием на этой стадии стресс-ответа. В силу симпатической иннервации эпифиза не исключено участие его гормонов в генезе каталептиформной реакции в последствии как компонента стресс-ответа.

Заметим, что, в отличие от инфузий окситоцина, эффекты введения эпифизарных полипептидов интактным животным инвариантны стороне введения и не отличаются от наблюдаемых у крыс контрольной группы. В целом можно говорить о большем влиянии адреналэктомии, чем инфузий эпифизарных пептидов, на эмоциональные, висцеральные и моторные компоненты агрессивного оборонительного поведения крыс, вызванного ноцицептивным стресс-стимулом. При этом действие унилатеральных интраназальных введений пептидов эпифиза зависит от уровня гормонов надпочечников и направлено на частичную компенсацию эффектов адреналэктомии, что особенно выражено в отношении левосторонних воздействий.

Полученные данные о различном по выраженности влиянии окситоцина и эпифизарных пептидов на динамику центрально-периферической функциональной асимметрии позволяют предположить, что причиной этих различий может быть следующее. Во-первых, эпифиз и ядра уздечки не имеют прямых и столь многочисленных, как у ядер гипоталамуса, выходов к медуллярным и спинальным парасимпатическим и симпатическим центрам. Во-вторых, многочисленные структуры в нервной системе и висцеральных органах, локально секретирующие окситоцин, служат усилению асимметричных эффектов нонапептида, вводимого интраназально, тогда как сходные данные о пептидах эпифиза отсутствуют. Это позволяет говорить не только о прямом и опосредованном через стероиды участии пептидных гормонов в формировании динамики ФМА, но и о специфической роли разных пептидов.

Глава 20

УМЕНЬШЕНИЕ ИЛИ РЕВЕРСИЯ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

Л.А. Жаворонкова, Н.Б. Холодова

Межполушарная асимметрия больших полушарий является фундаментальным свойством мозга человека и отражает сложную целостную систему взаимодействия множества образований мозга. Эта проблема привлекает внимание исследователей более 100 лет, с тех пор, как в работах П. Брока (1861) было показано, что повреждение левого полушария, как правило, сопровождается афазией, в то время как при поражении правого полушария потери речи не наблюдается.

К настоящему времени накопились многочисленные свидетельства того, что полушария мозга отличаются между собой по ряду морфологических, функциональных и биохимических параметров, что находит отражение в особенностях психической деятельности, при которой правая и левая гемисферы ответственны за формирование разных “половин целостной психики” (Доброхотова, Брагина, 1977). Известно также, что асимметрия мозга прогрессивно нарастает с годами у детей, достигает максимума к зрелому возрасту и нивелируется в пожилом возрасте (Дубровинская и др., 1997; Фарбер, Вильдавский, 1996; Фокин и др., 1997). Нарастание асимметрии мозга определяет нормальное психическое развитие ребенка, наибольшую эффективность психической деятельности в зрелом возрасте, а ее снижение находит отражение в снижении эффективности работы мозга при старении (Crow, 2004).

Многочисленные клинические наблюдения показали, что при избирательном поражении правого или левого полушария мозга обнаруживаются специфические нарушения психической деятельности (Доброхотова, Брагина 1977, 1985; Деглин, 1984; Брагина, Доброхотова, 1981; Gruzelier et al., 1995; Стрелец, 1997 и др.). Сравнение электрофизиологических и психопатологических показателей функционирования мозга больных с

травматическим поражением правого или левого полушарий является одним из подходов к изучению нейрофизиологических механизмов межполушарной асимметрии мозга человека. Сопоставление комплекса параметров когерентности ЭЭГ, включающего показатели их асимметрии, с результатами клинического обследования выявило их взаимосвязь друг с другом. Оказалось, что значения интегральных коэффициентов асимметрии когерентности ЭЭГ (K_a) коррелировали с характером психопатологического статуса больных, определяемого латерализацией преимущественного поражения мозга (Доброхотова, Брагина, 1988; Брагина, Доброхотова, 1981). У больных с преимущественным поражением левого полушария, психопатологический статус которых характеризовался аспонтанностью, снижением настроения, инициативности, признаками дисфории и другими проявлениями коррелировал с отрицательными значениями интегральных K_a . У больных с преимущественным поражением правого полушария, в психопатологическом статусе которых выявлялись эмоциональные нарушения с признаками эйфории и недооценки тяжести собственного состояния, по данным когерентного анализа ЭЭГ были обнаружены более высокие, чем в норме, значения интегральных K_a (Рис. 20.1).

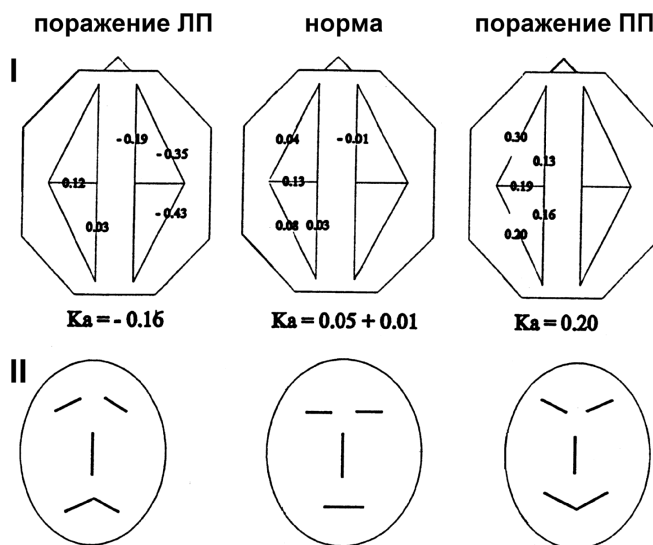


Рис. 20.1. Особенности локальных и интегральных K_a (верхний ряд) и схематическое представление психопатологической симптоматики (нижний ряд) у больного с преимущественным поражением левого (А) и правого (В) полушария в сопоставлении со здоровыми людьми (Б).

Наряду с этим результаты клинических и электрофизиологических исследований нейрохирургических больных с органическим поражением регуляторных структур разного уровня показали, что дизэнцефальные структуры мозга имеют более тесные функциональные связи с правым полушарием мозга, в то время как стволовые структуры – с левым (Брагина, Доброхотова, 1988; Болдырева, 2000; Болдырева и др., 2003).

Экспериментальные и клинические данные свидетельствуют также о том, что перестройка межполушарных отношений является одним из механизмов, отражающих реализацию компенсаторных резервов мозга при влиянии на организм человека неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе радиационных (Леутин, 2004; Леутин и др., 1996; Жаворонкова, 2006 и др.).

К настоящему времени, через 20 лет после Чернобыльской катастрофы, накоплены многочисленные клинические свидетельства нарушения состояния здоровья у участников ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС (ЧАЭС). Имеются неоспоримые доказательства того, что облучение даже малыми дозами радиации с течением времени сопровождается нарушениями деятельности различных систем организма, в том числе центрально нервной системы (Холодова, 1993; Логановский, Нягу, 1995; Нягу, Логановский, 1997). На начальных этапах болезни (через 3-5 лет) выявленные у ликвидаторов аварии на ЧАЭС нарушения, как правило, носили диффузный и параклинический характер. Этот факт, а также отсутствие опыта диагностики нарушений у ликвидаторов аварии на ЧАЭС, нередко приводили к отрицанию связи между ухудшением состояния их здоровья и работой в Чернобыле. В последующие годы клинические исследования позволили выявить не только эту взаимосвязь, но и обнаружили нарастание нарушений состояния их здоровья с течением времени, в частности, высших психических функций (Loganovsky, Yuryev, 2001, 2004 и др.). Несмотря на это, нейрофизиологические механизмы выявленных нарушений до настоящего времени изучены недостаточно. Именно поэтому в наших исследованиях был сделан акцент на анализ комплекса психофизиологических параметров, позволяющих оценить особенности функционального состояния мозга по комплексу параметров ЭЭГ, включающих межполушарную асимметрию, а также характер нарушения когнитивных функций у ликвидаторов аварии на ЧАЭС.

За период с 1990 по 2005 г.г. было обследовано 178 человек (мужчины в возрасте 25 - 52 лет, правши). Средний возраст участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС к моменту проведения работ в Чернобыле колебался от 22 до 49 лет и в среднем составлял 30.7 ± 4.3 лет. Подавляю-

щее число обследованных (около 80%) – люди со средним или высшим специальным образованием (что имеет значение при оценке когнитивных функций). Пациенты, обследованные в 1990-1992 г.г. (44 человека) имели средний возраст 34.7 ± 5.4 года, в 1993-1997 г.г. (61 человек) – 38.5 ± 4.7 года и в 1998-2005 г.г. (73 человек) - 48.7 ± 4.5 года. Все они были призваны на эту работу через военкомат и были признаны здоровыми к моменту выполнения работ на ЧАЭС, что было отмечено в их медицинских документах.

Комплекс использованных методов включал: клиническое обследование, электроэнцефалографическое исследование (ЭЭГ), топическое нейрорепсихологическое исследование по методу А.Р. Лурия (1973), а также психологическое тестирование с использованием компьютеризированных тестов, позволяющих количественно оценить счетно-логическую, пространственно-образную и сенсомоторную деятельность (Рыжов, 1999; Жаворонкова и др., 2002).

Анализ характера заболеваний показал, что психоневрологические нарушения занимали одно из ведущих мест - 42%, что совпадает с наблюдениями других исследователей. При изучении неврологического статуса больных, обследованных через 3-5 лет после проведения работ на ЧАЭС, было выявлено, что ведущими у них являлись признаки вегетативно-сосудистой дисфункции, рассеянной органической симптоматики, психо-эмоциональные расстройства. К настоящему времени из общего числа обследованных пациентов более чем у 90% установлен диагноз энцефалопатия, наряду с этим все чаще устанавливается диагноз рассеянный склероз.

Визуальная оценка ЭЭГ участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС выявила 3 наиболее характерных типа патологических паттернов ЭЭГ. Одним из них являлся сниженный уровень биопотенциалов и редукция колебаний альфа-диапазона, характерных для здорового мозга. Вместо этого регистрировались частые колебания бета-диапазона, периодически приобретающие пароксизмальный характер, а также медленные колебания дельта-диапазона с максимальной амплитудой в центрально-лобных областях коры. К следующему типу были отнесены ЭЭГ с наличием гиперсинхронных вспышек замедленного (8-9 Гц) альфа- или тета-диапазона, максимальных по амплитуде в центрально-лобных отделах полушарий. К третьему типу были отнесены ЭЭГ с гиперсинхронным учащенным альфа-ритмом (11-12 кол/сек), распространяющимся во все отделы полушарий и периодически приобретающим пароксизмальный характер. Анализ соотношения числа пациентов с разными патологическими типами ЭЭГ в разные годы (в % от общего числа, обследованных в

данный временной период) показал, что число пациентов с “плоским” типом ЭЭГ с течением времени нарастало (Рис. 20.2).

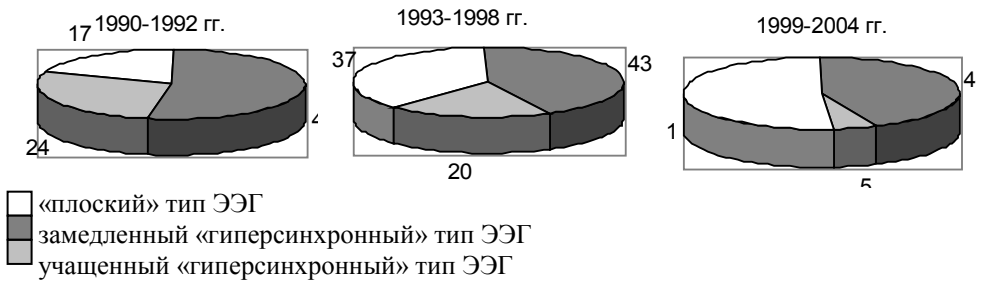


Рис. 20.2. Соотношение числа пациентов (в %) с разным типом ЭЭГ в разные годы после аварии на Чернобыльской АЭС

Динамические наблюдения характера ЭЭГ у отдельных пациентов показали, что описанная выше динамика происходила преимущественно за счет снижения амплитуды альфа-ритма и нарастания представленности медленных и частых форм активности и как результат – трансформации учащенного “гиперсинхронного” типа в “плоский”, что согласуется с данными других исследователей (Loganovsky, Yuryev, 2001).

Одной из особенностей проявления патологии в ЭЭГ у данного контингента пациентов являлось наличие пароксизмальных форм активности (у 67% обследованных), которые в отдельных случаях приобретали эпилептиформный характер. Известно, что в зонах мозга, окружающих патологическое образование, а также в зонах атрофии или ишемии мозговой ткани развивается устойчивая патологическая активность, которая на поверхности мозга может регистрироваться в виде пароксизмальной ЭЭГ-активности. Использование современных методов математического анализа ЭЭГ с помощью решения обратной задачи позволяет вычислить локализацию источников этих патологических форм ЭЭГ активности (Гнездицкий, 1990). Такой подход, широко применяемый в последние годы для диагностических целей при разных формах патологии мозга, был использован нами для выявления специфики поражения мозга у ликвидаторов аварии на ЧАЭС.

Анализ локализации источников пароксизмальных форм биоэлектрической активности показал, что у пациентов с “плоским” типом ЭЭГ локализация источников пароксизмальных вспышек бета-диапазона, кото-

рые были определяющими при таком паттерне ЭЭГ, характеризовалась диффузным характером и медио-базальным уровнем расположения. У пациентов с “гиперсинхронным” типом ЭЭГ, у которых преобладали пароксизмальные вспышки тета-диапазона, источники характеризовались компактной конфигурацией, срединным расположением их фокуса на уровне диэнцефальных образований, возможно, гипоталамических структур. У пациентов с учащенным “гиперсинхронным” типом локализация источников имела более базальную локализацию, чем в предыдущем случае. Использование метода локализации источников пароксизмальных форм ЭЭГ-активности показало, что разный паттерн ЭЭГ может косвенно указывать на разный уровень преимущественного поражения и быть определяющим моментом в специфике проявления клинической симптоматики у каждого из пациентов (Рис. 20.3).

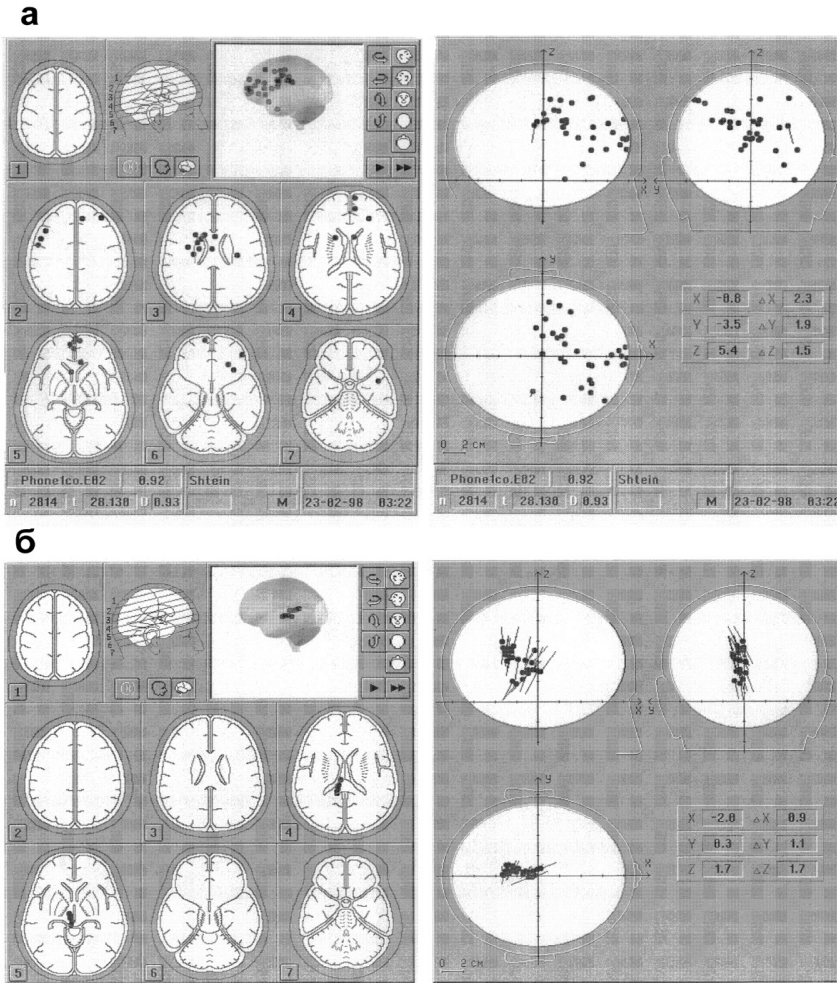


Рис. 20.3. Примеры особенностей локализации дипольных источников пароксизмальных форм ЭЭГ активности у пациентов с “плоским” (А) и “гиперсинхронным” (Б) типом ЭЭГ.

Учитывая тот факт, что одной из наиболее частых жалоб участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС были нарушения памяти и других когнитивных функций, нами была проведена их оценка с использованием нескольких методических подходов. Результаты нейропсихологического обследования по методу А.Р. Лурия позволяют осуществлять топическую диагностику поражения мозга (Жаворонкова и др., 1994, 1996; Zhavoronkova et al., 1995). Нейропсихологические синдромы, выявленные

у пациентов, условно были разделены на 3 подгруппы: полушарнонеспецифические синдромы, характеризующие дисфункции левого полушария и синдромы, характеризующие дисфункции правого полушария. Структура и степень выраженности выявленных нарушений имела специфические для каждого пациента особенности, которые обнаружили корреляцию с паттерном ЭЭГ пациентов (Рис. 20.4).

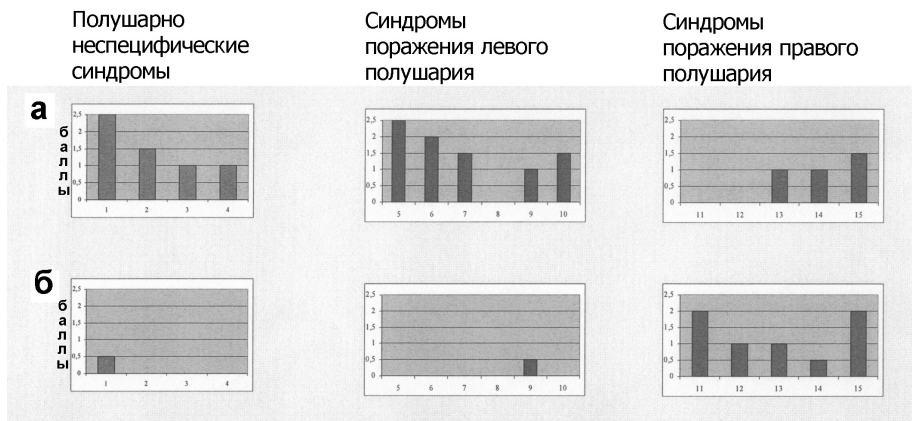


Рис. 20.4. Анализ нейropsychологических синдромов у пациента п. (а) с “плоским” и пациента (б) с “гиперсинхронным” типом ЭЭГ.

По оси ординат – степень дефекта в баллах, 0 – норма, по оси абсцисс – синдромы: 1. истощаемость, 2 – инертность, 3 – аспонтанность, 4 – нарушения реципрокной координации рук, 5 - нарушения произвольного внимания, 6 – трудности формирования и удержания программы, 7 – нарушения праксиса, 8 – речевые нарушения, 9 – тормозимость вербальных следов в условиях интерференции, 10 – нарушения мышления, 11- нарушения тактильного гнозиса, 12 – нарушения зрительного гнозиса, 13 – сужение объема вербальной памяти в сфере произвольного воспроизведения, 14 – трудности удержания порядка вербальных стимулов, 15 – трудности воспроизведения зрительного материала сложной пространственной структуры.

У пациентов с “плоским” типом ЭЭГ при экспериментальном обследовании выявлены наиболее значительные нарушения высших психических функций: выраженная истощаемость, аспонтанность, инактивность и инертность, двигательные дефекты в виде нарушения реципрокной координации рук. Грубейшие нарушения памяти на текущие события, как правило, начинали проявляться в 1990 г., т.е. через 4 года после работ в Чернобыле, и усугублялись с течением времени. Выявлялись комплексные нарушения вербальной памяти. Относительную сохранность обнаружила

зрительная память. Таким образом, выявленная грубая нейропсихологическая симптоматика у пациентов с таким типом ЭЭГ свидетельствует о преимущественном поражении глубинных образований мозга предположительно диэнцефально-стволового уровня, а также передних отделов левого полушария головного мозга – префронтальных и лобно-базальных отделов, с большей дисфункцией левого полушария.

Проведенное нейропсихологическое исследование больных с “гиперсинхронным” типом ЭЭГ также свидетельствовало о снижении работоспособности, повышенной утомляемости, нарушении эмоционального статуса. Наряду с этим, как правило, обнаруживалось двустороннее снижение тактильного гнозиса, недостаточность зрительного гнозиса, при сохранности слухового гнозиса и интеллектуальных функций. Таким образом, у пациента с “гиперсинхронным” типом ЭЭГ при значительной сохранности параметров общей психической активности и функций левого полушария (по сравнению с выше описанными пациентами), были обнаружены признаки дисфункции субкортикальных образований головного мозга диэнцефального уровня, а также правого полушария.

Вычисление функции когерентности ЭЭГ, позволяющей оценить эффективность функциональных связей между различными областями мозга (Русинов и др., 1987), а также характер изменения межполушарной асимметрии мозга, позволило получить важную информацию о функциональном состоянии мозга ликвидаторов аварии на ЧАЭС на разных этапах развития заболевания. Использование этого подхода выявило как общие черты, характерные для ликвидаторов аварии на ЧАЭС, так и специфические особенности, определяемые описанными выше паттернами ЭЭГ. Общим для всех обследованных пациентов было то, что значения средних уровней когерентности ЭЭГ у пациентов были в целом ниже, чем у здоровых людей, свидетельствуя о снижении функционального состояния мозга. Наряду с этим было выявлено, что у пациентов с “плоским” типом ЭЭГ наблюдалось более выраженное глобальное снижение средних уровней когерентности, наиболее отчетливое в лобных областях и лобно-височных отделах левого полушария. В результате этого интегральные K_a , характеризующие асимметрию мозга человека, у обследованных пациентов имели более низкие, чем у здоровых людей значения, что является отражением снижения или патологического нарушения функционального состояния мозга обследованных пациентов (Жаворонкова, Трофимова, 1997). Наиболее заметные нарушения по этому показателю были выявлены у пациентов с “плоским” типом ЭЭГ по сравнению с “гиперсинхронным” типом. Результаты динамической оценки интегральных коэффици-

ентов асимметрии мозга по показателям когерентности у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС в разные годы после аварии на ЧАЭС показали, что с течением времени наблюдалось прогрессирующее снижение значений асимметрии мозга, вплоть до ее реверсии (Рис. 20.5, А).

Анализ характера изменения межполушарных когерентностей ЭЭГ показал, что у пациентов, обследованных в разные годы после аварии на ЧАЭС, что они имели свои особенности и достоверно отличались от нормативных данных (Рис. 20.5, Б). Это проявлялось в том, что у всех пациентов в ранние годы после работ на ЧАЭС (3-5 лет) наблюдалось увеличение средних уровней межполушарных когерентностей ЭЭГ, особенно в симметричных центральных областях коры – зоне корковой проекции диэнцефальных структур. С течением времени наблюдалось снижение эффективности функциональных связей, наиболее значимое в лобных областях коры. Этот факт заслуживает особого внимания и свидетельствует о проявлении процессов гиперсинхронизации в более ранние сроки после работ на ЧАЭС и ослаблении процессов синхронизации в более отдаленные сроки.

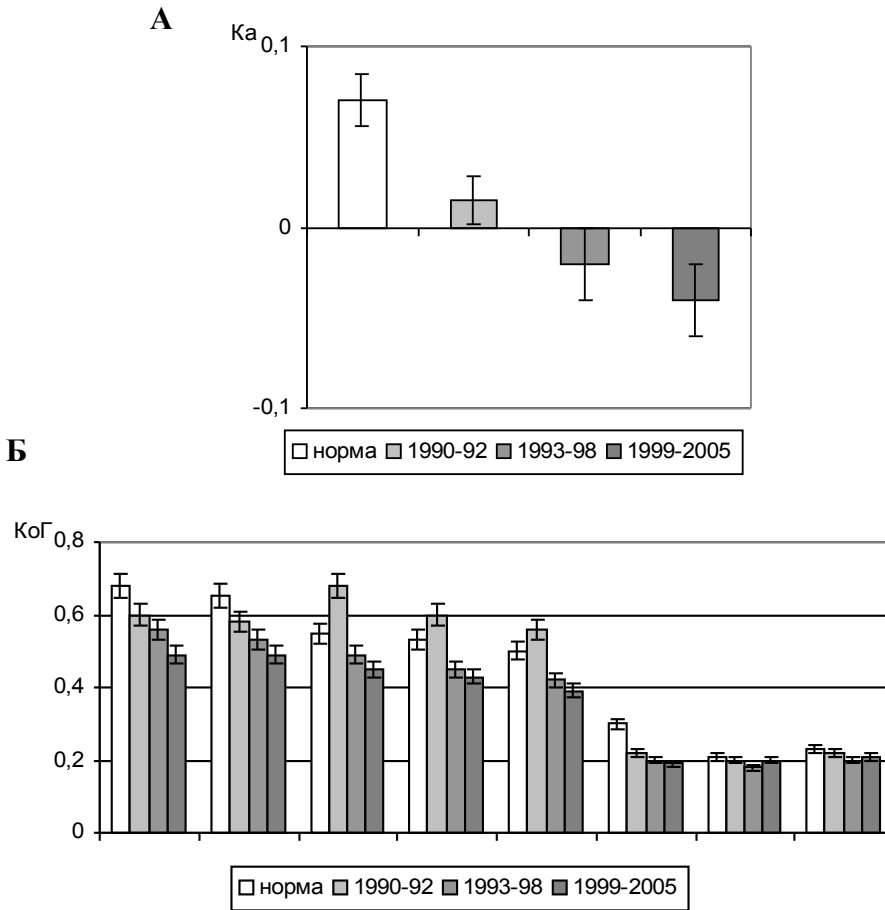


Рис. 20.5. Особенности динамики интегральных коэффициентов асимметрии когерентности ЭЭГ – Ka (А) и особенности динамики средних уровней межполушарной когерентности ЭЭГ - $K_{ог}$ (Б) у ликвидаторов аварии на ЧАЭС в разные сроки после проведения работ на Чернобыльской АЭС.

Б – по оси абсцисс разные отведения ЭЭГ.

Для количественной оценки нарушения высших психических функций была использована компьютеризированная методика, включающая выполнение различных когнитивных тестов. Для оценки счетно-логической деятельности использовали тест “Счет в заданном темпе”, для оценки пространственно-образного мышления использовали “Тест Равена” и для оценки сенсомоторной деятельности – тест “Слежение”. Все тесты предъявлялись на экране монитора с помощью специального программного обеспечения. Качество выполнения тестов осуществлялось в баллах и

сравнивалось со здоровыми испытуемыми соответствующего возраста и образования (Рис. 20.6.)

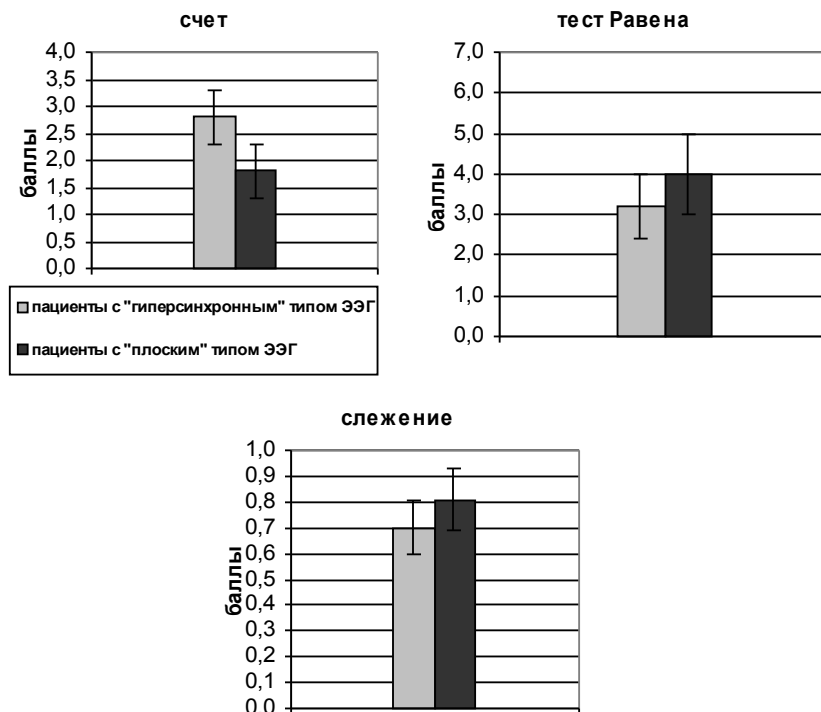


Рис. 20.6. Количественная оценка качества выполнения когнитивных тестов: “Счет в заданном темпе”, “Тест Равена” и “Слежение” у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС (n=24) и здоровых испытуемых (n= 20).

Сопоставление результатов выполнения каждого из трех тестов для группы ликвидаторов в целом, свидетельствует о более низком качестве выполнения ими всех когнитивных тестов по сравнению со здоровыми испытуемыми. Наиболее значимые различия между группами были выявлены при выполнении “Счета” (2.1 ± 1.2 баллов для пациентов и 4.6 ± 1 – для здоровых испытуемых, $P < 0.01$), достоверные – при “Слежении” (0.76 ± 0.1 и 0.96 ± 1 соответственно, $P < 0.05$) и в виде тенденции – при выполнении теста “Равена” (0.79 ± 0.1 и 0.98 ± 0.1). Анализ качества выполнения когнитивных тестов у ликвидаторов с разным паттерном ЭЭГ, “плоским” и “гиперсинхронным”, показал, что пациенты с “плоским” типом

ЭЭГ хуже, чем пациенты с “гиперсинхронным”, выполняли тест “Счет”. Напротив пациенты с “гиперсинхронным” типом ЭЭГ, хуже, чем пациенты другой подгруппы, выполняли “тест Равена”, а также “Сенсомоторный тест”.

Для анализа нейрофизиологических механизмов выявленных нарушений был проведен анализ реактивных перестроек ЭЭГ непосредственно во время когнитивной деятельности – счета и пространственно-образной задачи у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС в сопоставлении со здоровыми испытуемыми. У здоровых испытуемых во время арифметического счета основным видом реактивных перестроек было увеличение когерентности ЭЭГ альфа- и бета- диапазонов ритмов, что является маркером вовлечения в этот процесс корковых структур мозга. Выполнение пространственно-образной задачи также сопровождалось увеличением когерентности ЭЭГ, но не только для альфа- и бета-диапазонов, а также и медленных диапазонов ритмов, что может быть отражением включения большего числа структур мозга в выполнение данной задачи (Рис. 20.7).

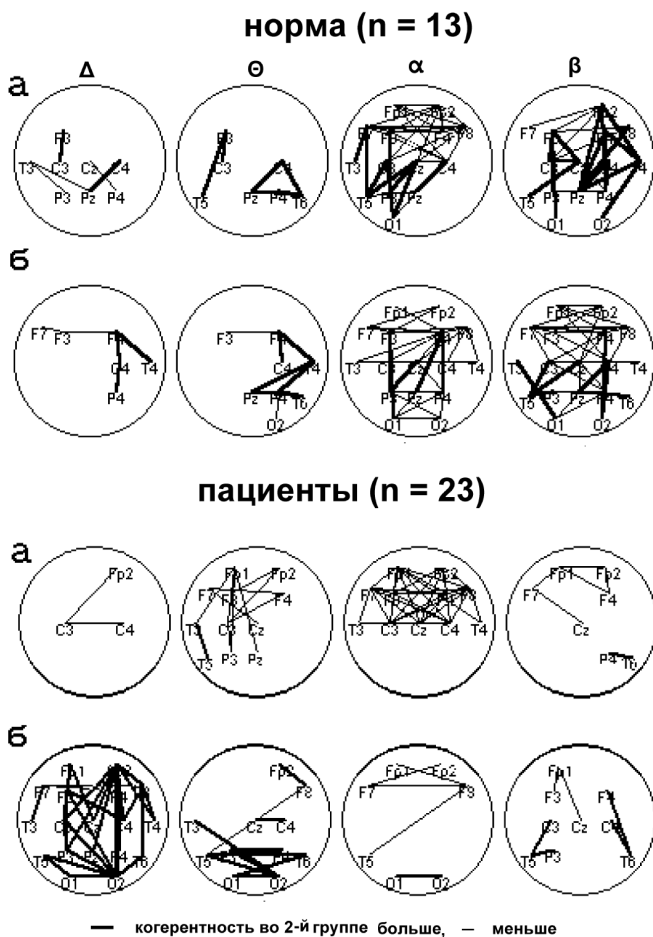


Рис. 7. Регионарно-частотные характеристики изменения когерентности ЭЭГ у здоровых людей (n=13) и ликвидаторов аварии на ЧАЭС (n=23) во время арифметического счета (а) и решения пространственно-образной задачи (б).

Жирная черта – увеличение когерентности во время выполнения задачи по сравнению с фоном, а более тонкая – снижение когерентности. На рисунке представлена норма и чернобыльцы (без разделения на группы).

Анализ нарушения реактивных перестроек когерентности ЭЭГ во время когнитивной деятельности у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС по сравнению со здоровыми людьми такого же возраста, показал, что наиболее грубые нарушения процессов синхронизации у ликвидаторов проявлялись именно для колебаний альфа- и бета-диапазона и

наиболее отчетливо для лобных областей коры. Сопоставление этих результатов с литературными данными о генезе разных составляющих ЭЭГ (Lopes da Silva, 1991) позволяет полагать, что в отдаленные сроки после проведения работ в Чернобыле, наблюдается преимущественное нарушение активации корковых структур мозга, особенно в лобных областях коры, а также их взаимодействие с активирующими системами ствола. Эти нарушения могут объяснять наблюдаемое нами снижения качества выполнения всех когнитивных тестов, а также интеллектуальные расстройства, и нарушения психической деятельности, описанные различными исследователями у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС.

Таким образом, многолетние – более 15 лет, клинические и психофизиологические исследования выявили стойкие нарушения пространственно-временной организации ЭЭГ и когнитивных функций у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС, возраст которых в настоящее время в среднем не достиг 50 лет. Выявленные нарушения характерны для людей пожилого возраста – старше 60 лет.

Использование комплекса параметров ЭЭГ обнаружило у них также нарушение межполушарной асимметрии, свойственной здоровому мозгу и необходимой для осуществления высших психических функций (Жаворонкова, 2006; Жаворонкова и др., 1994, 1996, 2002; Zhavoronkova et al., 1995). Выявленное у пациентов-чернобыльцев уменьшение межполушарной асимметрии мозга, вплоть до его инверсии, не соответствующее возрастным нормам, может свидетельствовать о раннем старении мозга у участников ликвидации последствий аварии на ЧАЭС. Сходное уменьшение межполушарной асимметрии мозга человека описано другими авторами при травматическом или сосудистом поражении мозга, сопровождающемся нарушениями психики и когнитивных функций (Crow, 2004).

Наряду с этим, у ликвидаторов аварии на ЧАЭС было выявлено уплощение ЭЭГ, нарастающее с течением времени. В литературных источниках такой характер изменения ЭЭГ был описан различными исследователями у людей после 60 лет как результат естественного старения мозга (Kooyama et al., 1997). Таким образом, оба эти факта – снижение межполушарной асимметрии мозга и “уплощение” ЭЭГ, наблюдаемые у ликвидаторов аварии на ЧАЭС, может свидетельствовать о раннем или преждевременном старении в результате воздействия радиации.

Пониманию механизма такого явления может способствовать выявленное нами двухфазное изменение процессов синхронизации ЭЭГ у ликвидаторов аварии на ЧАЭС в течении 15-летнего наблюдения. На первых

этапах развития заболевания (через 3-5 лет после воздействия радиации) выявлено преобладание процессов гиперсинхронизации (при участии активации диэнцефальных и лимбических структур мозга). В более отдаленные сроки после такого воздействия выявлено формирование процессов гипосинхронизации, особенно в лобных отделах, при возможном ослаблении взаимодействия с активирующими системами стволовых структур мозга. Выявленная динамика может являться отражением включения компенсаторных процессов ЦНС в более ранние сроки после облучения малыми дозами радиации, с последующим их ослаблением и развитием процессов декомпенсации в более отдаленные сроки развития заболевания.

Относительно возможных механизмов, лежащих в основе нервно-психических нарушений, обусловленных воздействием радиации, нет единой точки зрения. Однако одной из наиболее распространенных является точка зрения о том, что в генезе поражения ЦНС важную роль может играть высокая радиочувствительность эндотелия сосудов головного мозга, а также первичное поражение мозговых центров сосудистой регуляции (Нягу, Логановский, 1997). Согласно этой точке зрения в отдаленные сроки после воздействия радиации может развиваться нарушение сосудистой микроциркуляции в головном мозге, наиболее выраженное в структурах, имеющих интенсивную васкуляризацию (например, гипоталамус, базально-стволовые отделы мозга и др.), приводящее с течением времени к атрофическим нарушениям в этих отделах мозга.

Таким образом, описанные выше факты, характеризующие особенности изменения ЭЭГ и высших психических функций у участников ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС, в сопоставлении с литературными данными о психофизиологических маркерах естественного старения мозга человека, позволяют высказать гипотезу о раннем или преждевременном старения мозга и организма, в целом, у людей, подвергшихся воздействию ионизирующей радиации, что в совокупности привело к их преждевременной профессиональной непригодности и социальной дезадаптации.

Глава 21

СПЕЦИФИКА ПРОЯВЛЕНИЙ ДЕФЕКТОВ МЫШЛЕНИЯ В ПОВСЕДНЕВНОЙ АКТИВНОСТИ БОЛЬНЫХ С ОЧАГОВЫМИ ПОРАЖЕНИЯМИ ПРАВОГО И ЛЕВОГО ПОЛУШАРИЯ

О.А. Кроткова

Наименее изученной областью нейropsychологии, как с позиций диагностики, так и с точки зрения реабилитационных подходов, является мышление пациентов. Несмотря на многообразие методик его исследования, очень часто при работе с больным ощущается неполнота картины. Не полностью просматриваются факторы, воздействующие как на обучаемость больного, так и на процессы его адаптации и социализации в самом общем виде.

Классические исследования, раскрывающие затруднения больных при решении арифметических задач (Лурия, Цветкова, 1966), осуществлении вербально-логических операций (Деглин, 1995; Цветкова, 1995), выполнении заданий, связанных с оптико-конструктивной деятельностью (Корсакова, Московичюте, 2003; Хомская, 1987) и т.д. - показали участие различных отделов мозга в протекании изучавшихся процессов, однако они не предполагали моделирования задач и ситуаций, **преобладающих** в повседневной деятельности больного. Вместе с тем, уже простое наблюдение за больным в клинике (его приход на процедуры, участие в занятиях, общение с родственниками и медперсоналом) выявляет специфические особенности, связанные с пониманием обращенных к нему ожиданий окружающих и собственных действий. Причем в некоторых случаях, эти проблемы выступают в качестве ведущего инвалидирующего дефекта.

Систематизированный нами материал включает 250 клинических наблюдений больных с различными по локализации поражениями левого и правого полушарий мозга. Из этих наблюдений, однако, пришлось исключить пациентов с поражением лобных отделов мозга, поскольку в этих случаях «полушарные» особенности дефектов мышления частично маскировались такими классическими проявлениями поражения префронталь-

ных отделов, как аспонтанность, инактивность, нарушение программирования и контроля деятельности, отсутствие критики к ошибкам и переживания имеющихся нарушений. Таким образом, последующее изложение основано на анализе данных нейропсихологического исследования пациентов с поражением задних, теменно-височно-затылочных отделов мозга (травматического, опухолевого и сосудистого генеза), из которых 45 больных имели преимущественное поражение левого, а 58 – правого полушария мозга. Сторона и локализация поражения подтверждались данными контрастных исследований, а в ряде случаев – нейрохирургического вмешательства. Все больные проходили коррекционные нейропсихологические занятия и другие реабилитационные мероприятия в отделении реабилитации Института нейрохирургии им. акад. Н.Н. Бурденко РАМН.

Первый феномен, который будет здесь описан, наблюдался у больных с поражением левого полушария мозга. Для простоты изложения назовем его «трудность вхождения в задание».

Во время коррекционных занятий мы часто наблюдали, как больной, имеющий адекватную мотивацию к преодолению существующих у него нарушений, после внимательного прослушивания инструкции начинал выполнять задание настолько плохо, что создавалось впечатление полной недоступности ему данного класса задач. Однако при более детальной проработке инструкции и дополнительных объяснениях задание вдруг выполнялось легко и правильно, оставляя открытым вопрос, почему вначале наблюдались такие большие затруднения. Описываемый феномен, безусловно, отличается от «лобной» стратегии поведения, связанной с импульсивным принятием решений, снижением уровня произвольного внимания и контроля. Здесь, напротив, как правило, имеется повышенная мотивация на успех и, часто, очень хорошие показатели в тестах на внимание и оперативную память. Трудность оказывается заложенной в осмыслении инструкции и самой ситуации задания.

Феномен трудности вхождения в задание мог наблюдаться по отношению к любой нейропсихологической пробе. Иногда он возникал даже там, где задание понимается испытуемыми «сходу», без каких-либо дополнительных пояснений. Например, при предъявлении Доски Сегена, где от испытуемого требуется разместить вкладыши в соответствующих выемках доски, устная инструкция может вообще отсутствовать. Для подавляющего большинства испытуемых достаточно лишь жеста «приступить к работе» и некоторого поощрительного кивка после того, как работа начата. Испытуемый же с трудностью вхождения в задание начинает рассматривать вкладыши, перебирать их, раскладывать в ряд и т.д. То

есть осуществляет манипуляции, никак не согласующиеся с «лежащим на поверхности», наиболее вероятным вариантом действий по выполнению задания. При этом последующее исследование показывает, что само задание не представляет для него трудностей, он хорошо различает форму фигурок и с легкостью распределяет их по доске. Проблема заключается именно в понимании поставленной задачи. Если в последующем спросить испытуемого, почему в этом легком для него задании вначале были столь нелепые ошибки, то можно услышать, что вначале у него сформировалось ощущение необходимости сделать что-то очень сложное, до конца еще не понятное, а потому простое решение не принималось во внимание.

Поскольку нейропсихологическое исследование строится на анализе работы испытуемого после полного понимания инструкции, описанный феномен, как правило, остается за рамками исследования. Мы предприняли попытку смоделировать феномен трудности вхождения в задание при помощи Висконсинского теста сортировки карточек (The Wisconsin Card Sorting Test – WCST). Данный тест имеет «глухую» инструкцию, причем как раз и анализируются действия испытуемого в условиях ограниченной информированности о том, что от него требуется. Инструкция звучит так: «Я не могу объяснить вам, как выполнять это задание. Вам нужно будет раскладывать карточки из этой стопки по одной к этим четырем ключевым карточкам, а я буду каждый раз сообщать вам, правильно или неправильно вы сделали». Этот тест во многом аналогичен известной у нас методике формирования понятий Выготского-Сахарова. На карточках изображены фигуры, различающиеся по форме, цвету и количеству. Методом проб и ошибок испытуемый совершает поисковые выкладывания, получая на каждое реплику «правильно» или «неправильно». Когда безошибочные выкладывания начинают идти подряд, они называются контрольными. После 10 правильных контрольных шагов категория считается устойчиво выработанной. На этом первая часть эксперимента заканчивается, и категория меняется. Подсчитывалось число поисковых шагов у каждого испытуемого в первой части эксперимента.

В выполнении этого эксперимента участвовало 6 больных с поражением правого полушария мозга и 9 больных с поражением левого. Среднее число поисковых шагов у больных с поражением правого полушария равнялось – 1,8, а у больных с поражением левого – 12,0. Причем эти различия касались именно первой части теста. В последующем, когда на тех же условиях формировались другие категории, различия между группами были не столь значительны. По показателям оперативной зрительной памяти и способности к концентрации и переключению внимания больные второй группы даже имели преимущества перед больными первой груп-

пы. Все это позволяло говорить, что в данном тесте нам действительно удалось смоделировать аналог феномена трудности вхождения в задание, когда на первой стадии работы больными как бы игнорировалось простое и доступное решение. Проанализируем некоторые особенности выполнения первой части теста.

Первой «задуманной» категорией был цвет. Не зная об этом, испытуемый мог начать выкладывать фигуры по форме или по количеству и в ходе этих поисковых шагов постепенно приходил к заключению, что карточки надо раскладывать по цвету. Интересно, что в первой группе (больные с поражением правого полушария) три испытуемых с первой же попытки выбрали цвет в качестве признака, по которому надо раскладывать карточки. Получив подкрепление «правильно» они безошибочно разложили еще 10 карточек и, таким образом, на первом этапе теста не имели ни одного поискового шага, сразу нащупав правильный алгоритм выполнения задания. Никто из испытуемых второй группы (поражение левого полушария) не ориентировался с первой попытки на цвет в качестве признака, по которому надо сортировать карточки. Это был последний признак, на который обращалось внимание. Одна больная вообще не смогла выделить цвет в качестве смыслоразличительного признака (25 лет, образование высшее, диагноз – последствия огнестрельного ранения, инородное тело в глубинных отделах левого полушария). Она очень старалась правильно выполнить задание, разложила 23 карточки, но ни разу не сделала этого по цвету. Видя напряжение больной и то, что она очень переживает оценки «неправильно», эксперимент был приостановлен. Больную попросили перечислить признаки, по которым различаются карточки. «По форме...по количеству...по структуре...по пространственному расположению...». «А по цвету они различаются?». «Да, конечно, вот красная, зеленая, синяя и желтая» (показ правильный). «Почему вы ни разу не попробовали разложить карточки по цвету?». «Я думала, что это слишком уж просто, а Вы дали мне какое-то сложное задание».

Внутреннее усложнение задания наблюдалось у многих пациентов с поражением левого полушария, даже когда они понимали, что сортировка карточек как-то связана с цветом. Например, некоторые из них говорили в последующем самоотчете, что им казалось нужным выделить не только цвет, но и некий «алгоритм последовательности» в выкладываемых карточках. Наблюдались и совсем «экзотические» решения - подбор к ключевым карточкам так, «чтобы в них не было совпадения ни по каким признакам». Такое понимание ситуации задания, безусловно, делало его чрезвычайно трудным, а порой и просто невыполнимым для испытуемо-

го. Для трех испытуемых второй группы проведение теста было прекращено после 20 поисковых шагов, так и не приведших к пониманию задания. Больные были очень напряжены, иногда появлялись слезы на глазах.

Итак, феномен «трудности вхождения в задание» напрямую не связан ни с дефектами внимания, ни с проблемами оперативной памяти, ни со снижением уровня мотивации к правильному выполнению задания. Этот феномен обусловлен трудностями осмысления инструкции и ситуации задания. Происходит вычленение в качестве решающих некоторых латентных признаков, как правило, приводящих к внутреннему усложнению стоящей задачи.

Отмечая, что это явление «красной нитью» сопровождает все поведение больного, отвлечемся от нейропсихологического исследования, где оно может сопровождать любое новое для больного задание, и переместимся в зал лечебной физкультуры, где больные с парезами разучивают новые движения, а методист лечебной физкультуры показывает, как надо выполнить это новое движение. Мы неоднократно наблюдали, как наши пациенты с поражением левого полушария мозга в какой-то момент переставали выполнять простые движения по подражанию и «застывали в недоуменной позе». Обеспечить понимание того, что от них требуется, удавалось лишь представлением в развернутой вербальной инструкции всех целей и промежуточных этапов предстоящего обучения, спускаясь «сверху вниз» («сейчас мы с вами будем отрабатывать правильный рисунок ходьбы, для этого нам надо...мы будем выполнять разные упражнения...для начала вам надо повторить то движение, которое я демонстрирую»).

Описываемый феномен трудности вхождения в задание наблюдался нами только у больных с поражением левого полушария мозга. Нам не удалось установить его более локальную топическую привязанность. Он присутствовал в разных нейропсихологических синдромах, как у больных с афатическими нарушениями, так и при сохранных речевых функциях. Его степень выраженности варьировала у наших больных от едва заметных проявлений до весьма грубых форм, когда даже в жалобах родственников отмечалось, что больной «стал очень бестолковым, ему надо очень долго объяснять, если требуется сделать что-то новое».

Другая трудность в осмыслении ситуаций повседневной жизни наблюдалась нами у больных с поражением правого полушария мозга. Прежде, чем перейти к изложению этого материала, отметим некоторые описанные в литературе и наблюдаемые нами особенности поведения этих больных.

При поражении правого полушария у правшей, как правило, не возникает афатических нарушений, т.е. их речь остается лексически и грамматически полноценной, однако часто наблюдается дефект интонационной структуры речи. Голос перестает модулироваться по громкости (больной говорит или очень тихо, или громко и грубо, при этом не может произвольно изменить громкость речи в нужном направлении). Нарушается просодическая сторона речи, голос становится глухим, сиплым, гнусавым или прерывистым, лающим, визгливым. Нарушается ритмический и мелодический рисунок речи (Доброхотова, Брагина, 1977; Adolphs, 2002; Leon et al., 2005; Weniger et al., 2002).

Спонтанная речь становится интонационно странной, невыразительной и монотонной. При этом больной даже по специальной инструкции не может придать своей речи нужные интонации, и это становится предметом специальных коррекционных занятий.

Обедненность собственной экспрессии, как правило, сочетается с соответствующими дефектами восприятия обращенной речи. Так, если одну и ту же фразу прочитать больному с интонацией легкого недоверия, легкой насмешки и легкого испуга, то выделение заранее обозначенной эмоции со слуха часто бывает невозможно.

Мимика и жесты также теряют свою выразительность. Лицо теряет живость, взгляд становится «застывшим». Очень часто, когда больной, перенесший травматическое поражение правого полушария, приносит свои фотографии «до травмы», мы видим на них совсем другого человека. При отсутствии каких-либо парезов мимической мускулатуры больной становится не похожим сам на себя. Мимические реакции, конечно же, имеют место, но, например, улыбка или носит «вымученный», неестественный характер, или приобретает вид эйфоричного благодушия, некоторой дурашливости.

Немного отступая от линии повествования надо заметить, что при поражении левого полушария мы наблюдаем у больных прямо противоположную картину. Больной с грубыми афатическими дефектами может не иметь в своем лексиконе ни одного правильного слова, вся его речь может представлять сплошной «словесный салат», однако за счет сохранной мимики, жестов и интонации речи мы понимаем все, что он хочет сказать или спросить, чувствуем его настроение и часто ведем весьма информативный диалог, хотя собеседником не произносится ни одного правильно-го слова.

Эти особенности поведения больного с поражением правого полушария необходимо иметь в виду, когда сейчас мы переходим к описанию за-

даний, в которых проявляются дефекты его мышления. Уже отмечалось, что феномена трудности вхождения в задание здесь нет и в помине. Больные легко справляются с Висконсинским тестом сортировки карточек, быстро понимают все предъявляемые им задания и успешно их выполняют. К традиционно предъявляемым заданиям при исследовании процессов мышления можно отнести следующие тесты. «4-й лишний», где требуется выделить существенный признак, объединяющий три предмета, назвать этот признак, т.е. произвести операцию обобщения, и указать лишний предмет, не удовлетворяющий выделенному критерию. Задания на классификацию объектов, на выделение аналогий и т.д. Все эти задания выполняются больными с поражением задних отделов правого полушария достаточно успешно. И вот на этом фоне успешного выполнения достаточно трудных задач логического анализа, абстрагирования и обобщения признаков предметов материального мира больному дается, казалось бы, совсем простое задание на осмысление ситуаций, но только немного из другой области. Предъявляется картинка, на которой изображены персонажи, находящиеся в определенных взаимоотношениях. Вся ситуация достаточно ярко прорисована. Требуется расшифровать взаимодействие персонажей картинки, придумав для каждого из них какую-то реплику (что может говорить тот или иной персонаж в данной ситуации). Чаще всего мы использовали для данного задания картинки художника Н. Радлова «Рассказы в картинках». Рисунки предназначены для детей старшего дошкольного возраста, они идут без каких-либо подписей, но ситуация на них изображенная настолько ясна, что дети с удовольствием составляют по ним короткие рассказы, тем более, что все сюжеты имеют неожиданный юмористический подтекст.

Задания такого рода вызывали значительные затруднения у многих больных с поражением правого полушария мозга. Они могли справиться с обобщенным описанием ситуации, но понять настроение персонажей, их желания и их возможные реплики больным было не под силу. Как правило, не угадывался и подтекст ситуации, юмор сложившегося положения, то, что составляет «изюминку» каждого рассказа в картинках. Приведем несколько характерных примеров.

Серия из трех картинок, изображающих, как у мужчины срывает ветром с головы шляпу, и он повелительным жестом приказывает двум своим собачкам шляпу принести. Собачки кидаются наперегонки, дерутся за шляпу, разрывают пополам и с гордостью несут хозяину. Поза и мимика хозяина на третьей картинке свидетельствуют о явном огорчении и растерянности. Вот рассказ больного после длительного (!) рассматривания картинок. «Мужчина гулял с собаками и кинул им две шляпы, чтобы

они их принесли. Коричневая собака принесла свою шляпу первой». «Что говорит хозяин?» «Молодец, ты постаралась». Ситуация не расшифровывается даже после нескольких подсказок и наводящих вопросов.

Серия из двух картинок. Мальчик раздевается перед купанием в речке и, не оборачиваясь, вешает свою шляпу на стоящий сзади куст. За этим кустом находится корова, на рога которой и попадает шляпа. Вторая картинка изображает корову, идущую в шляпе, мальчика в состоянии крайнего удивления, и теленка, замершего перед коровой с открытым от удивления и восторга ртом. Рассказ больного. «Мальчик повесил шляпу на рог корове, и она стала гулять в шляпе». Не прочитываются и не угадываются эмоции персонажей картинки, не выдвигаются правильные гипотезы их взаимодействия в сложившейся ситуации.

Самым трудным для больных было «озвучивание» картинок, прямая речь персонажей. Например, разбирается серия картинок, на одной из которых заяц в ужасе удирает от злобного волка. Адекватными репликами зайца в данной ситуации могли быть только: «караул!», «помогите!», «Ой-ой-ой!» (эти реплики придумали больные с поражением левого полушария мозга). Вот один из вариантов, который после долгих раздумий смог предложить больной с поражением правого полушария мозга. «Заяц на этой картинке говорит: «Я гулял на полянке и никого не трогал...и вот за мною гонится злой волк,...почему он так поступает?».

Особенно трудно в этих заданиях больным бывает придумать и произнести непроизвольно вырывающиеся вскрики: «Ой!», «Ах!», «Надо же!» и т.д. Чаще всего они заменяются длинными монологами, которые никак не могли иметь место в момент, изображенный на картинке.

Эмоциональное состояние персонажа не угадывается не только на картинках с подтекстом, но и на фотографиях, ярко запечатлевших ту или иную эмоцию. Например, предъявляется фотография мальчика, изображающая бурную радость, (он кричит от восторга). Описания больных: «этот мальчик гримасничает», «у этого мальчика плохое настроение, он кричит, а если бы ему было хорошо, он кричать бы не стал».

Часто в картине дается правильное описание всех неодушевленных составляющих (интерьера, пейзажа, одежды), правильно описывается внешняя сторона события и даже действия героев, но не расшифровывается их эмоциональное состояние. Например, больной работает с репродукцией картины Н. Ге «Петр I допрашивает царевича Алексея в Петергофе». Он узнает это полотно, правильно рассказывает об исторических событиях, предшествовавших этой сцене, может описать любые мелкие детали интерьера, но когда задается вопрос, «как вы думаете, какое сейчас настрое-

ние у персонажей картины?», дает следующий ответ: «у Петра хорошее настроение, он испытывает радость, а Алексей – самодовольство».

Надо подчеркнуть, что описываемые нарушения не вытекают из дефектов зрительного гнозиса, хотя у ряда наших больных имелись зрительные гностические дефекты. Мы предъявляли этим больным короткие рассказы на слух. Больные с успехом могли их пересказать по памяти, но там, где надо было уловить подтекст, переносный смысл, иронию или сарказм – были полностью несостоятельны. Понимание и смех вызывали только совсем простые ситуации и грубые шутки, типа «торт в лицо».

Этот дефект осмысления эмоциональных аспектов межличностного взаимодействия часто сочетается у больных с нарушением осознания своего собственного эмоционального состояния. Так при работе с фотографиями, на которых изображены люди в разных эмоциональных состояниях, больной, как правило, не может найти ни одной, которая была бы близка к его настроению в данный момент, или подбирает совсем неподходящую. Например, больной, находящийся в состоянии крайнего раздражения, после нескольких агрессивных выпадов в отношении рядом сидящей матери при просьбе выбрать фотографию, соответствующую его состоянию в данный момент, выбирает фото мальчика с искрящимися от счастья глазами и с полуулыбкой на губах. Другой больной, также после долгого тщательного разглядывания фотографий говорит: «Здесь нет такой фотографии, т.к. сейчас я вообще ничего не чувствую».

Важно отметить, что больные часто не осознают не только своего эмоционального состояния, но и состояния усталости. Даже на фоне сильного утомления, с явными признаками истощения и во внешнем виде, и в качестве выполняемых заданий, на вопрос об усталости больной отвечает отрицательно. Один из пациентов отчетливо сформулировал свои ощущения. «Я никак не соображу, что такое усталость, что я должен при этом чувствовать... Может быть, у меня что-то должно болеть? Но у меня ничего не болит».

В рамках данного изложения хотелось бы сказать несколько слов по поводу гипотезы, выдвигающейся в ряде работ и якобы подтверждающейся в клинике очаговых поражений мозга. Опираясь на клинические данные, авторы делают вывод о распределении эмоционального спектра переживаний между левым и правым полушариями, где одно полушарие отвечает за регуляцию положительных, а другое – отрицательных состояний. Клинические наблюдения действительно фиксируют несколько пониженный эмоциональный фон у пациентов с поражением левого полушария мозга, однако, на наш взгляд, эти факты ни в коей мере не свидетельствуют о регуляции левым полушарием положительной части эмоци-

онального спектра. Здесь надо учесть, что перед нами находятся люди, оказавшиеся в ситуации тяжелой болезни, приведшей к резкому ухудшению качества их жизни. Пониженный фон настроения – это адекватная реакция человека на ситуацию болезни. Степень ее выраженности и конструктивность возникающих переживаний во многом зависят от преморбидных черт личности больного. Здесь надо учесть, что не все люди, попадая в тяжелые жизненные обстоятельства, могут демонстрировать оптимизм и силу духа. О том, что сама система эмоционального реагирования и осмысления соответствующих ситуаций остается при поражении левого полушария не нарушенной, свидетельствуют, с одной стороны, достаточно благополучное выполнение ими только что описанных «правополушарных» заданий, а с другой – возможность синтонного и адекватного эмоционального реагирования в ситуациях общения. Так в моменты трудностей вхождения в задание у больных наблюдается напряжение, тревога. А если во время коррекционных занятий, удастся добиться успеха, и психолог акцентирует на этом внимание пациента («... вот в результате ваших усилий сформировался навык, которого вчера еще у вас не было, а сегодня это действие уже получается, и это тот самый путь к выздоровлению, который возможен»), – наблюдается выраженная эмоция радости, со всеми чертами адекватного проявления этой эмоции.

При поражении же правого полушария происходит не сдвиг в положительную часть эмоционального спектра, а нарушение всей системы эмоционального реагирования и осмысления ситуаций общения, причем эти ситуации начинают восприниматься более упрощенно. Не вычленяется их подтекст, а само реагирование не сопровождается адекватным спектром эмоциональных переживаний. Превалирующим фоном является состояние нейтрального благодушия, иногда с реакциями раздражения и агрессии, но почти никогда не наблюдаются тревога, страх или яркая радость.

Описывая логический круг наблюдаемых при поражении правого полушария изменений поведения, нельзя не упомянуть о снижении степени произвольности в регулировании своих процессов и состояний. Мы уже отмечали невозможность произвольно менять громкость и интонацию голоса, непонимание своего эмоционального состояния и невозможность его произвольного регулирования даже в малой степени. Но снижение произвольности в регулировании своих процессов и состояний часто носит более глобальный характер, не обязательно связанный с эмоциональной сферой. Так, больной может с легкостью выполнить инструкцию «закройте глаза», но если при этом попросить его ощупать рукой какой-либо предмет, то глаза произвольно открываются. Указание на то, что надо

проводить ощупывание предмета с закрытыми глазами, не выполняется. Больной повторяет задание, соглашается его выполнить, но с удивлением отмечает, что как только его внимание переключается на процесс ощупывания предмета, глаза открываются сами.

Аналогична и природа «асоциальных движений», возникающих во время концентрации внимания на сложных заданиях. Больной с высоким преморбидным уровнем, адекватный в общении и весьма успешный в выполнении большинства заданий нейропсихологического исследования, в случае, когда задание требовало больших усилий, начинал почесываться, ковырять в носу, что-то собирать в волосах и т.д. При обращении его внимания на то, что подобные движения не уместны в присутствии врача, стыдился, однако когда высокая концентрация внимания требовалась вновь, опять осуществлял «асоциальные движения», даже не замечая их.

Снижается способность регулировать ход своих мыслей. Здоровые люди в момент ожидания, когда они ни чем не заняты, могут себя как-то развлечь, обдумывая разные ситуации, строя планы на будущее или просто фантазируя. Мысли текут в нужном направлении, позволяя вести беседу «сам с собою». У ряда больных описываемой здесь группы нам удалось выяснить, что когда они сидят в коридоре в ожидании занятия, они ни о чем не думают, мысли спонтанно не возникают. Для запуска мыслительного процесса нужен какой-то внешний стимул или указание собеседника. При этом мы ни разу не слышали жалоб на отсутствие мыслей в минуты отдыха. У больных не возникает ни скуки, ни желания себя как-то занять.

В описываемом круге явлений, сопровождающих нарушение осмысления ситуаций общения, нельзя не упомянуть еще об одном дефекте, который гипотетически может рассматриваться в качестве одной из причин наблюдаемых нарушений. Речь идет о невозможности извлечь из памяти воспоминания, связанные с пережитыми до болезни эмоциональными состояниями.

В процессе реабилитационной работы с такими пациентами мы, безусловно, хотели бы опираться на их прежний эмоциональный опыт, на воспоминание волновавших их когда-то событий и, таким образом, реконструировать утраченные способности осмысления ситуаций социального взаимодействия. Однако здесь мы заметили, что больной с достаточно сохранной памятью, который после первого же прослушивания почти дословно запоминает короткий рассказ и может воспроизвести этот рассказ по памяти даже через две недели, с трудом пересказывает происходящие с ним события, причем это касается как текущих событий, так и весьма ярких событий из прошлого, которые должны были бы храниться

в его памяти. О ярких событиях из жизни больного до болезни мы узнавали у его родственников, часто они были отражены на фотографиях из семейного альбома. Например, больной рассматривает фотографию, на которой он изображен в компании близких друзей на берегу реки. Видно, что всем участникам очень хорошо. На траве остатки пикника, идет душевный разговор. Рассматривая эту фотографию, больной вспоминает всех участников, помнит, когда и где происходило это событие, отмечает, что это был действительно замечательный пикник, который всем понравился, и о котором они часто вспоминали с друзьями. Его просят вспомнить какие-то конкретные эпизоды этого дня, какие-то подробности, фрагменты беседы, хотя бы одну из тем беседы, свои ощущения в этот день, менялось ли его настроение, или было постоянным и т.д. Никаких перечисленных заданий он выполнить не может. Не вспоминается ничего, что могло бы помочь «оживить» конкретный момент данного дня. Тогда больного просят придумать рассказ по этой фотографии. Описать, что думает тот или иной человек, о чем говорят эти люди и он сам, находящийся среди них. Такое задание вызывает чрезвычайные затруднения у больного, он говорит, что не может себе представить, о чем могли бы говорить эти люди, в голове сейчас нет никаких идей и вариантов. Таким образом, в памяти больного сохранились формальные знания и сведения о его жизни, но он не может вспомнить ничего, что опосредовано в его опыте конкретным социальным взаимодействием и собственным сопереживанием событий.

Все описанные факты замыкаются в единую логическую систему. Невозможность осознать и модулировать свое эмоциональное состояние, невозможность осознанно управлять своим голосом, мимикой, жестами, невозможность извлечения из памяти своего опыта конкретных социальных контактов и пережитых при этом эмоциональных состояний – все это звенья одной цепи, замыкающиеся проблемой осмысления межличностных взаимодействий. Описанный круг проблем отчетливо диссоциирует с сохранностью формально-логических операций, и успешным решением любых задач, исследующих интеллектуальные операции с «неодушевленными предметами».

Описывая этот узел проблем, отметим, что и для самого больного, и для его родственников, он является существенным инвалидизирующим фактором. Нарушается сложное социальное распознавание. Неверная оценка поступающих из социума сигналов, непонимание чужих эмоций и неспособность к эмпатии приводят к нарушению социальных контактов. Больной не находит взаимопонимания с родственниками, теряются дру-

жественные связи, прежние друзья стараются избегать общения. Больной не только не понимает состояние собеседника, но и не выражает свое собственное. Теряется синтонность общения. В непосредственном контакте больной часто не фиксирует взгляд на собеседнике, не смотрит в глаза. Тяжело разговаривать с такими больными по телефону. Невозможно определить, хочет ли человек продолжать разговор, или через секунду бросит трубку, т.к. ему не удастся передать голосом заинтересованность в общении. С больным трудно поддерживать дружеские связи, возникает отчуждение.

Заключение

Мы описали два феномена, накладывающих специфический отпечаток, как на эффективность обучения пациента в ходе реабилитационных мероприятий, так и на специфику проявления дефектов мышления в общей повседневной активности. Мы описали их наиболее яркие проявления. Безусловно, не каждое поражение мозга вызывает столь отчетливые дефекты, но если они появляются, то протекание «по левополушарному» или «по правополушарному» типу выделяется весьма отчетливо.

Мир вещей и явлений окружающей среды, усложняющийся при поражении левого полушария, и мир социальных контактов и взаимодействий, упрощающийся с поражением правого полушария - эти проблемы в осмыслении ситуаций требуют дифференцированных реабилитационных подходов, разработка которых и является наиболее актуальной задачей предстоящих исследований.