

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ.

Хрестоматия.

Под ред. Н.Н. Боголепова, В.Ф. Фокина. - М: Научный мир, 2004. - 728 с.

Предисловие

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

1. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.

Методическое значение принципа симметрии в изучении функциональной организации человека

ЭВОЛЮЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ АСИММЕТРИЙ ОРГАНИЗМА

2. Фокин В.Ф.

Эволюция центрально-периферической организации функциональной межполушарной асимметрии

3. Иоффе М.Е., Плетнева Е.В., Сташкевич И.С.

Природа функциональной моторной асимметрии у животных

4. Клименко Л.Л.

Структурно-функциональная организация межполушарной асимметрии: экспериментальные и клинические аспекты проблемы

5. Кураев Г.А., Соболева И.В., Сороколетова Л.Г.

Формирование функциональной межполушарной асимметрии мозга в динамике обучения

6. Удалова Г.П., Карась А.Я.

Асимметрия направления движения у беспозвоночных

7. Шейман И.М., Зубина Е.В., Бианки В.Л.

Явления функциональной асимметрии у планарий

СТРУКТУРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

8. Боголепова И.Н., Малофеева Л.И., Оржеховская Н.С., Белогрудь Т.В.

Цитоархитектоническая асимметрия корковых полей и хвостатого ядра мозга человека

9. Алексеенко С.В.

О структурной обусловленности функциональной межполушарной асимметрии мозга

10. Амуниц В.В.

К вопросу об асимметрии и структурной организации мозга у мужчин и женщин

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

11. Сергиенко Е.А., Дроздова А.В.

Функциональная асимметрия полушарий мозга

12. Берлов Д.Н., Кануников И.Е., Павлова Л.П.

Бинокулярная конкуренция и функциональная межполушарная асимметрия: от асимметрии к взаимодействию полушарий. Обзор состояния проблемы

13. Жаворонкова Л.А.

Особенности межполушарной асимметрии ЭЭГ правой и левой как отражение взаимодействия коры и регуляторных систем мозга

14. Леушина Л.И., Невская А.А.

Различия полушарий в обработке зрительной информации и опознании зрительных образов

15. Симонов П.В.

Функциональная асимметрия эмоций

16. Русалова М.Н.

Функциональная асимметрия мозга: эмоции и активация

17. Фокин В.Ф., Пономарева Н.В.

Динамические характеристики функциональной межполушарной асимметрии

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

18. Моренков Э.Д.

Половой диморфизм функциональной асимметрии мозга грызунов

19. Вольф Н.В., Разумникова О.М.

Половой диморфизм функциональной организации мозга при обработке речевой информации

21. Орлов В.И., Черноситов А.В., Сагамонова К.Ю., Боташева Т.Л.

Межполушарная асимметрия мозга в системной организации процессов женской репродукции

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ И НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ

21. Черноситов А.В., Орлов В.И.

Функциональная асимметрия мозга и неспецифическая резистентность

22. Леутин В.П.

Функциональная асимметрия мозга и адаптация

23. Абрамов В.В., Гонтова И.А., Абрамова Т.Я.

Асимметрия полушарий головного мозга и лимфоидных органов: роль в иммуногенезе и гемопоэзе

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ В УСЛОВИЯХ ПАТОЛОГИИ

24. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н., Зайцев О.С., Ураков С.В., Карменян К.К., Чебышева Л.Н.

Значение нейрохирургии в изучении соотношений "мозг-психика"

25. Болдырева Г.Н.

Участие структур лимбико-диэнцефального комплекса в формировании межполушарной асимметрии ЭЭГ человека

26. Шарова Е.В.

Асимметрия когерентности ЭЭГ при посткоматозных бессознательных состояниях после тяжёлой черепно-мозговой травмы

27. Боголепова А.Н.

Особенности когнитивных нарушений у больных ишемическим инсультом в зависимости от локализации очага поражения

28. Калинин В.В.

Мозговая асимметрия и психопатологическая симптоматика.
Нейропсихиатрический подход

29. Орлова В.А., Щербакова Н.П., Корсакова Н.К., Савина Т.Д., Ермакова И.Л., Судаков С.А.

Характеристики левых подкорково-лобных, левых подкорково-височных и подкорковых зон головного мозга как многомерные нейropsychологические факторы генетического риска шизофрении

30. Пизова Н.В., Вербицкая Е.И.

Функциональная асимметрии головного мозга при системных ревматических заболеваниях

31. Фишман М.Н.

Функциональная специализация полушарий у детей с задержкой психического развития и с умственной отсталостью

ПРИКЛАДНЫЕ ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

32. Бердичевская Е.М.

Функциональная межполушарная асимметрия и спорт

33. Чуприков А.П.

Латеральная физиотерапия (ФИЛАТ) - направление в биологической терапии расстройств психики

34. Чуприков А.П., Палиенко И.А.

Влияние полушарий головного мозга на функциональные системы организма

Основная литература

ПРЕДИСЛОВИЕ

Функциональная межполушарная асимметрия (ФМА) один из наиболее загадочных феноменов. В самом деле, при очень скромных морфологических различиях между правым и левым полушарием имеет место значительная разница в функциях. Впервые четко эта проблема проявилась из клинических наблюдений Брока и Вернике, показавших связь небольшого участка лобной и височной коры левого полушария с речевыми функциями, и отсутствие такой связи с симметричными областями правого полушария. Однако в то время большинство ученых рассматривало это явление скорее как некоторый морфо-функциональный казус присущий только человеку, чем общебиологическую закономерность. Значительная волна интереса, не спадающая до настоящего времени, была инициирована работами Майерса, Газзаниги, Сперри и др. выполненными на больных с расщепленным мозгом в 70-х годах прошлого века. В своих публикациях авторы показали, что не только речь, но также сенсорное восприятие, эмоции, аналитические возможности и многое другое различно в правом и левом полушариях. По существу, мы имеем дело не с одной, а как бы с двумя разными системами. Это вызвало большой интерес у специалистов разных специальностей, т.к. выяснилось, что изучение ФМА является по существу мультидисциплинарной биологической проблемой.

Оказалось что функциональная асимметрия присуща не только человеку, но и животным, в том числе и беспозвоночным. Однако при этом выявились две удивительные вещи. Несмотря на наличие определенных признаков асимметрии у самых разных животных, постепенного усиления функциональной асимметрии в ходе филогенезе не наблюдается. По сравнению с животными, даже высоко организованными, только у человека присутствует значительная латерализация функций. И второе, имеет место как бы опережающая функцию морфологическая асимметрия мозга. Так у высших обезьян, как и у человека, так называемая височная площадка больше по размерам в левом полушарии, при этом речевая коммуникация этих животных весьма ограничена.

Выяснился и другая интересная проблема. Долгое время ФМА определяли по рукости, т.е. по тем различиям, которые имеют место в функциях обеих рук. Потом к этим тестам добивались дополнительные моторные и сенсорные пробы, которые выявляли устойчивые, стационарные свойства ФМА. Действительно правша или левша остается таковым при самых разных условиях. Однако так происходит не со всеми функциями. Например, известно, что представительство положительных и отрицательных эмоций находится в разных полушариях. Об этом свидетельствуют

многочисленные клинические, физиологические и др. наблюдения. Однако мы знаем, что человек попеременно может испытывать и положительные и отрицательные эмоции. Таким образом, в отличие от жестко латерализованных некоторых сенсорных и моторных функций латерализация эмоций, а также многих других функций, является динамической. При этом возникает следующий вопрос, как происходит управление динамическими свойствами межполушарной асимметрии. Содержательную гипотезу впервые в мировой науке высказали Т.А.Доброхотова и Н.Н.Брагина (1977) о различной связи правого и левого полушария с некоторыми подкорковыми образованиями. При активации этих образований может происходить избирательная вовлеченность правого или левого полушария в конкретный вид деятельности.

Хорошим примером изменения знака межполушарной асимметрии является стресс, при достаточно высоком его уровне активность субдоминантного полушария становится более высокой, чем доминантного. Это объясняет многие особенности вегетативной регуляции, наблюдаемые при развитии адаптационного синдрома, в частности изменения характера иммунитета, поскольку правое и левое полушарие оказывает разное влияние на показатели иммунитета. Другим примером изменения межполушарного взаимодействия является развитие гестационной доминанты, развивающейся при беременности. При этом осложнения беременности часто отражаются на показателях ФМА.

При заболеваниях, особенно при развитии психической или неврологической патологии ФМА играет существенную роль, часто определяя особенности течения заболевания, успешность терапии и т.д. Речь идет, в первую очередь о консервативных характеристиках ФМА, таких как ведущая рука, ведущий глаз и т.д.

Современный этап изучения ФМА представляет собой бурно развивающийся процесс, который приносит все новые открытия. Настоящая хрестоматия является первым достаточно полным трудом, в котором собраны работы ведущих в области исследования ФМА отечественных специалистов, многие работы специально подготовлены авторами для этой публикации. Будем надеяться, что настоящее издание будет полезно специалистам, а также всем интересующимся проблемой ФМА.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИНЦИПА СИММЕТРИИ В ИЗУЧЕНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина

Институт нейрохирургии им. акад.Н.Н. Бурденко РАМН

В.И. Вернадский писал, что "готовую зеркальную симметрию и готовые оси и плоскости симметрии" видим "в форме нашего тела, в характере занятого им пространства" (В.И. Вернадский, 1980, стр.88). Голова, лицо, тело, органы чувств и движений, головной и спинной мозг человека состоят из правой и левой половин. Широко описываемые в литературе асимметрии парных органов можно поэтому представить как выражающие нарушение равенства правых и левых их частей в обеспечиваемых ими функциях (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1961). Все известные к настоящему времени признаки нарушения равенства правого левого в человеке можно условно объединить в три группы - моторную, сенсорную и психическую асимметрии человека (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981).

Моторная асимметрия.

Эта асимметрия долгое время была известна как лишь неравенство рук. Она включает в себя значительно более широкую совокупность многих признаков асимметрии рук, ног, половин лица и тела в общей двигательной активности и внешнем выразительном поведении человека. Двигательная активность - "главная и почти единственная форма осуществления не только взаимодействия с окружающей средой, но и активного воздействия на эту среду, изменяющего ее с небезразличными для особи результатами" (Н.А. Бернштейн, 1961). По Н.А. Розе, в моторной организации человека, в его поведении, деятельности, речи отражается вся целостная характеристика его как индивида, как личности и как субъекта при всей неповторимой индивидуальности человека (Н.А. Розе, 1971). Левое полушарие мозга у большинства людей доминантно по речи, а также специализируется в серийной организации движений независимо от право- или леворукости (P.H. Wolff, J. Hurtwitz et al, 1977), для него более специфична функция, отражающаяся в двигательной последовательности, чем языковая и символическая (D. Kimura, Y. Archibald, 1977). Об особой роли этого полушария в формировании двигательной активности свидетельствует и то, что у здоровых лиц, находившихся в режиме клиностатической гипокинезии, в 47, 5% случаев развивается правосторонний "рефлекторный гемисиндром", незначительное преобладание рефлексов на руке

слева наблюдалось у одного испытуемого со скрытым левшеством (В.С. Лобзин, А.А. Михайленко с соавт., 1979).

Руки. Они являются "самым полифункциональным органом двигательной активности" (Н.А Розе, 1971). "У преобладающего большинства населения земли более развита правая рука. Это стало считаться типичным выражением Функциональной асимметрии рук» а преобладание левой руки - отклонение от типичной асимметрии (М.С. Лебединский, 1962).

Правая рука превосходит левую по силе, ловкости, скорости реакций. Ее движения лучше осознаются субъектом, больше соответствуют преходящим изменениям психического состояния, тогда как левая рука меньше участвует в приобретаемых в процессе индивидуального развития навыках (М.Е. Lopez, 1963, Ф.Б. Березин, 1976). Точнее модулируются движения указательного пальца ведущей руки (М. Peters, 1980). Ее движения более индивидуализированы, полнее отражают эмоциональные и личностные особенности человека и отличаются большей степенью автоматизации (R. Barnsley, M. Rabinovitch, 1970). У правой руки - большее число изменений направления движений, чем у левой, а размах движений больше у левой руки, чем у правой (D. Kimura, C.A. Humphrys, 1981). Маятникообразные движения при ходьбе сильнее выражены у левой руки правшей, а у левшей редко они бывают более выраженными в правой руке (К.Геннер, 1960). Левая рука у правшей более вынослива к статическому усилию (Е.Н. Лунева, 1976), чаще служит опорой, тогда как правая рука - активный исполнитель (М.С. Войно, 1958).

Многие данные из литературы можно рассматривать как свидетельствующие о том, что эффективность движений человека зависит от того, какой рукой, в каком пространстве /правом или левом/ и в каком направлении они совершаются. Так, точность движений правой руки снижается при перемещении тела вправо, лево и руки - при перемещении влево (Н.А Розе, 1971). Движения правой руки совершаются быстрее слева направо, чем наоборот, и ещё быстрее - в направлении сверху вниз.

В процессе управления при использовании рукояток поворотного типа наиболее высокая точность их установки без визуального контроля достигается на точках шкалы, соответствующих 9, 12 и 3 ч. Замечено, что установка стрелки в верхнем левом секторе связана с постоянной положительной погрешностью, в верхнем правом - с отрицательной. Иначе говоря, человеку свойственно устанавливать рукоятку в более вертикальное положение, чем требуется. В пределах верхнего левого сектора шкалы данные устанавливаются точнее при использовании правой руки, в пределах правого верхнего сектора - левой (М.А. Котик, 1978).

Асимметрия рук давно эмпирически используется в практике всех человеческих обществ, при создании орудий производства и конструировании

органов управлений. Но остаются противоречивыми высказывания о роли асимметрии рук в трудовой деятельности человека вообще, в частности, в разных видах спорта. Есть мнение о необходимости преодоления этой асимметрии с помощью тренировок, так как "пренебрежение левой рукой тяжело сказывается, уменьшая производительность человеческого труда..." (А.А. Поцелуев, 1960). Е.А. Аркин считает, что дошкольным работникам следует "бороться с укоренившейся привычкой выдвигать во всякой физической деятельности правую руку как единственное орудие" (Е.А. Аркин, 1948). Другими авторами считается, напротив, необоснованным стремление к устранению праворуконости у детей имеющаяся у человека праворуконость в обычной жизни не приводит к отставанию в развитии левой половины тела, так как изменение двигательных качеств и навыков происходит с возрастом в одинаковой степени на обеих сторонах" (Е.П. Ильин, 1962). Автор показал увеличение асимметрии рук у теннисистов с увеличением стажа игры. У них нарастает коэффициент праворуконости - разница между силой правой и левой руки в процентах. Возникает асимметрия по тоническое показателю - способности к произвольному напряжению и расслаблению мышц. У теннисистов со стажем игры 1-2 года коэффициент праворуконости равнялся 10, 5%, 3-4 года - 18, 4%, 5-7 лет - 18, 8%, 8-10 лет - 19, 7%, 11 15 лет - 23, 8%, а при стаже игры выше 15 лет - 15, 9%. Видно, что коэффициент праворуконости у исследованных спортсменов за время их спортивной деятельности повысился с 10, 5% до 23, 8%. Интересно снижение этого коэффициента у теннисистов со стажем игры больше 15 лет: "в этой группе собрались лица, которые прекратили активную тренировку и выступления несколько лет *тому* назад. Эти цифры говорят о том, насколько обратимой является изменение степени выраженности праворуконости" (Е.П. Ильин, 1962). Обозначений асимметрии рук много: праворуконость или правшество, леворуконость или левшество, амбидекстрия, амбилевия; смешанноруконость (М. Annet, 1970) скрытое левшество", "чистое левшество" и т.д. Удобно пользоваться тремя обозначениями: "правша", "левша", "амбидекстр" (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981), имея в виду, что между ними есть промежуточные варианты (О. Johnson, С. Barley, 1980).

К настоящему времени разработаны приемы определения и количественного выражения асимметрии рук. Прежде всего необходимо выяснить, были ли в семье испытуемого левши, не в двойнях ли он родился.

Вопрос о наследственной передаче асимметрии рук обсуждается многими исследователями /25/. По М.Аннет, у родителей-правшей дети праворуки в 67, 3%, амбидекстры - в 28, 5%, леворуки-в 4, 2%; если оба родителя-левши, то число праворуких детей составляет 46, 9%, амбидекстров - 27, 7%, леворуких - 23, 4%; дети родителей-амбидекстров составляют соответственно 37, 7%, 52, 9%, 9, 4% (J. Levy, A. Nagylaki, 1972). Интересно замечание А.П. Дуброва по поводу этих исследований. *Он* считает необходимым учет возраста родителей и их детей, так как соотношение правшей, левшей и амбидекстров в потомстве зависит не только от симметричных свойств родителей, но и от геофизических условий того года, когда были зачаты обследуемые дети. А.П.Дубров говорит и

о роли "физических факторов окружающей среды" в асимметрии двигательного поведения человека (А.В. Дубров, 1982).

Леворукость чаще среди близнецов - одно и разнояйцевых - главным образом за счет того, что один, а не оба близнеца - левша (И.И. Канаев, 1959). Почти треть двуяйцевых близнецов состоит из правши и левши (Н. Gordon, 1920).

Важна самооценка испытуемого: кем - правшой, левой или амбидекстром - считает себя обследуемый. В спонтанном самоописании левши чаще отмечают свою леворукость, чем право-праворукость (М.Д. Mcquire, G.V. Mcquire, 1980).

Советскими и зарубежными исследователями используются специальные вопросники. В них выясняется, например, какой рукой обследуемый пользуется, когда пишет, бросает мяч, чистит зубы, зажигает спичку, режет ножницами, метет веником, раздает карты и т.д. (R.C. Oidfield, 1971, H.F. Grovitz, K.A. Zener, 1962). В самооценке и ответах на вопросы мужчины более склонны считать себя левой, чем правшой (M. Bryden, 1977).

В ходе непосредственного наблюдения за поведением испытуемого можно заметить, какая рука более активна в жестах, сопровождающих высказывания, и насколько выразительны движения той и другой руки обследуемого (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981).

Характерная для взрослых предпочтительная активность правой руки (Т.Д. Daibi, D. Gibson et al, 1980) отмечается в жестах уже у 3-5-летних праворуких детей (D. Ingvar, 1975). Ценны наблюдения над тем, насколько неловки движения той и другой руки, как держит испытуемый карандаш при рисовании, письме. Обсуждается, например, возможная связь между позой руки при письме левой рукой и тем, какое из полушарий мозга доминантно у данного субъекта по отношению к речевым функциям (J. Levy, A. Nagylaki, 1972; J. Levy., M.Reid, 1976; W.F. McKeever, A.D. Van Doventer, 1980; J. Levy, 1982).

Асимметрия рук испытуемого уточняется многочисленными тестами, специальными функциональными пробами, электроэнцефалографическими и электромиографическими исследованиями в момент выполнения испытуемым заданной ему мануальной деятельности (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981).

Эта часть объективных исследований должна быть построена так, чтобы выявилось возможно большее число признаков асимметрии рук: по силе и

ловкости; по точности, скорости и координации движений; по качеству движений рук в зависимости от того, в каком пространстве /правом или левом/ они осуществляются.

Полное же представление об асимметрии рук испытуемого можно получить при использовании всех перечисленных приемов. Отмечается несовпадение асимметрии рук, определенной либо только с помощью самооценки и вопросника либо только с помощью объективных методов исследований (R.A. Bigal, 1974). Полученные данные в своей совокупности свидетельствуют о преобладании правой или левой руки /или об их симметрии/ у данного испытуемого, Важно выразить асимметрию или симметрию рук количественно пользуясь формулой:

$$K_{np} = \frac{E_p - E_l}{E_p + E_l + E_o} \times 100 ;$$

где K_{np} - коэффициент правой руки, E_p - число приемов, в которых преобладала правая рука, E_l - число приемов, где преобладала левая рука, E_o - число приемов, где не было преобладания той или иной руки.

Значение K_{np} может быть положительным до 100% у правшей, отрицательным - у левшей. Чем более сильна праворукость испытуемого, тем выше положительное значение K_{np} . Чем сильнее леворукость, тем выше отрицательная величина K_{np} . У здоровых взрослых крайне редко встречается $K_{np}=+90$ или $+100$ (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981; А.Г. Федорук, Т.А. Доброхотова, 1980)

Средняя величина K_{np} представителя здоровой популяции /в основном мужчин/ равна примерно $+60$. Она снижается у больных нервно-психическими заболеваниями, видимо, за счет учащения среди больных симметрии рук или левосторонней асимметрии. Так, у 10 мужчин - больных шизофренией абсолютные величины K_{np} колебались от -55 до $+90$, а у 10 женщин, больных шизофренией, - от $+5$ до $+75$ /Г.Е. Введенский, 1982/. Средняя величина K_{np} у больных эпилепсией оказалась равной $+41$ у мужчин и $+54$ у женщин (Т.И. Тетеркина, 1982).

В число учитываемых при определении K_{np} иногда включаются и "морфологические признаки" неравенства рук (Л.Г. Членов, 1960). Правая рука у большинства людей длиннее и "крупнее" левой (В.В. Гинзбург, 1947). Размер кисти правой руки у 97% мужчин больше на 1/4 размера перчаток, у женщин это различие выражено меньше (А.Ф. Брандт, 1927). Вес мышц правой руки больше чем у левой, на 6% /по данным Вебера (S.H. Weber, 1849). Величина

ногтевого ложа большого пальца больше на ведущей руке (М.О. Гуревич, 1948), а на тыльной поверхности кисти ведущей руки более развита венозная сеть.

$K_{\text{ГР}}$ отражает выраженность асимметрии рук испытуемого, обнаруживающуюся только в момент исследования. Величина этого коэффициента у здорового взрослого человека изменчива, подвижна. Может повышаться или понижаться. Повышается, например, когда субъект манипулирует в усложненных условиях или его деятельность проистекает в стрессовой ситуации. Повышение означает, что движения правой руки правши начинают сильнее отличаться от движений подчиненной - левой руки по наиболее важным их признакам - скорости, координации, точности их расчета в пространстве и времени, осознанию субъектом. Последнее есть по существу осознание цели сейчас /в настоящем времени/ осуществляющегося движения? Эту цель может быть достигнута только в будущем времени (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981; N.N. Bragina, T.A. Dobrochotowa, 1983). Здесь очевидна сравнительная значимость различных тестов при определении $K_{\text{ГР}}$. Тест переплетения пальцев /сверху ложится большой палец ведущей руки/ испытуемый скорее всего будет выполнять одинаково, когда он находится в спокойном состоянии и когда действует в стрессовой ситуации. Но пробы на скорость, точность движений будут значительно различаться по тому, как испытуемый их выполняет в состоянии покоя и в состоянии напряжения.

Ноги. Асимметрия ног изучена хуже, чем неравенство рук. Нет единой точки зрения по многим вопросам. Даже о том, врожденна ли у человека предрасположенность к функциональной асимметрии ног. Есть данные о раннем выявлении различий между "опорной" и "ведущей" ногой: в рефлексе переступания преобладает правая нога у детей, родившихся от правшей, уже в возрасте 17, 51, 82 и 105 дней (М. Peters, V.F. Petrie, 1979). Е.П. Ильин считает, что у человека нет врожденной предрасположенности к асимметрии ног, что такая асимметрия носит приобретенный характер (Е.П. Ильин, 1965). Но автор пишет, что асимметрия ног отражается в понятиях "толчковая", "маховая" нога; одни "толчковую" ногу считают сильнейшей ногой, и, следовательно, обусловленной неравным развитием двигательных качеств ног, а другие полагают, что "толчковая" нога определяется асимметричным развитием координации движений в той и другой ноге или движений тела вообще, лучшей координацией движений в правую сторону. По А.Ф. Брандту, у ног нет "столь резко бросающегося в глаза на верхних конечностях разделения труда", "равноножие" должно быть более частым, чем "равноручие". Он отмечает, что большинство взрослых мужчин при прыжках отталкивается по преимуществу левой ногой; обувь, шитая "на две строго симметричные колодки", сидит плотнее на одной, чем на другой, ноге: левая нога "относительно чаще крупнее, чем правая", но процент преобладания левой ноги над правой меньше, чем правой руки над левой, и держится в пределах 50-60% (А.Ф. Брандт, 1927).

Разноречивы высказывания о соотношениях ведущих руки и ноги. Изучив костяки захоронений, В.В. Гинзбург заключил, что комбинация большей правой руки с большей левой ногой является наиболее частой /70% всех изученных случаев/ и характерна для "типичных правшей"; очень редко сочетание большей левой руки с большей правой ногой /7%/, характерное для "типичных левшей"; в 19% большая величина отмечалась у правых руки и ноги, а в 5% - у левых (В.В. Гинзбург, 1947). Перекрестная асимметрия-сочетание правой ведущей руки с левой ведущей ногой - считается характерной для большинства людей и другими авторами (А.Ф. Брандт, 1927; А.И. Масюк, 1959; В.Н. Жеденов, 1957), хотя есть мнение о доминировании руки и ноги одной и той же стороны. По Б.Г.Ананьеву, "в регулировании энергетических потоков, участвующих в организации опорно-двигательных функций, особая роль принадлежит не левому, а правому полушарию мозга у правшей" (Б.Г. Ананьев, 1963).

Данные литературы трудно сравнимы друг с другом. Разные исследователи имеют в виду то лишь морфологические признаки неравенства ног, то какие-либо одни проявления функциональных асимметрий. Как все другие парные органы человека, ноги у здорового взрослого человека скорее должны быть неравны по функциям, причем, неравны по разным параметрам движений, совершаемых ими. В литературе нет работ, в которых функциональное неравенство ног изучалось бы в сопоставлении с достаточно уточненной асимметрией рук, выраженной в $K_{\text{ДР}}$. У взрослого человека характер и выраженность асимметрии ног во многом определяются, наверное, той деятельностью, какой он занят большую часть жизни. Об этом можно судить хотя бы по двум группам публикаций.

Данные первых публикаций получены при изучении операторов. Главными в их деятельности являются быстрое считывание показаний многочисленных приборов, размещенных в зрительном пространстве оператора, и своевременное осуществление необходимых управляющих движений руками /повороты, вращения, нажатия т.д./ с помощью переключателей, кнопок и других средств управления. Наиболее существенными, у операторов оказались асимметрии рук, глаз, ушей. Асимметрия ног /правда, она определялась только по одному признаку-отклонению от заданного направления/ оказалась наименее значимой. Равенство ног, однако, обнаружилось только у 3% операторов, а неравенство - у 97%. Не оказалось существенного преобладания одной асимметрии; у 49, 5% операторов преобладала правая, у 47, 5% - левая нога (А.Г. Федорук, Т.А. Доброхотова, 1980; А.А. Гюрдсиан, А.Г. Федорук, 1980; Т.А. Доброхотова, А.Г. Федорук с соавт., 1982)

Вторая же группа публикаций свидетельствует о важной роли асимметрии ног у спортсменов. Особо интересными представляются данные белорусских исследователей (Р.Н. Медников, 1975; В.М. Лебедев, Р.Н. Медников, 1977), касающиеся футболистов, обучения юных футболистов. Ими проведен

педагогический эксперимент над мальчиками 9 лет, разделенными на 3 группы по способу обучения их футбольной игре. В первой обучение велось согласно двигательному "удобству" занимающихся - через ведущую по моторике сторону, во второй - через неведущую сторону, в третьей - "изучаемые приемы осваивались в каждом занятии обеими ногами посредством равного времени выполнения и количества повторений". Изучались удары внутренней стороной стопы, внутренней частью подъема, прямым подъемом, прием мяча теми же способами, ведение и обводка. Осуществлялся контроль за динамикой тонуса и температуры четырехглавых мышц бедра и икроножных мышц голени, а также мышечно-суставной чувствительностью тазобедренных суставов. Результат эксперимента удивителен. Освоение технических приемов и действий происходило наиболее успешно в первой группе, хуже всего - во второй, третья группа заняла промежуточное положение. Авторы заключают: "весьма существенным с общебиологических позиций явилось то, что навязанное двигательное обучение через неведущую в моторном отношении сторону привело к замедлению роста испытуемых" (М.Г. Бозененков, В.М. Лебедев с соавт, 1975, стр. 16) "освоение технических действий и их реализация осуществляется тем успешнее, чем теснее они увязываются с функциональными особенностями, опора на которые позволяет полнее реализовать двигательные возможности человеческого организма"/там же/. В первой группе "регулируемое функциональной асимметрией двигательное поведение получает адекватную возможность его реализации

/"подкрепляющее" влияние; во второй - "непривычно навязанная двигательная программа /"координационный дискомфорт"/ приводит к подавлению функционально закрепленной доминантности, перераспределению информационных и энергетических потоков, сопровождаемому координационным неудобством и эмоциональным негативизмом" (М.Г. Бозененков, В.М. Лебедев с соавт, 1975, с.107). На основании своего опыта авторы рекомендуют: "начальное обучение приемам игры в футбол в возрасте 8-10 лет нужно осуществлять через ведущую по моторике ногу до тех пор, пока ученик не усвоит основные навыки и не станет успешно применять их в игровой обстановке" (В.М.Лебедев, Р.Н. Медников, 1977).

Эти данные имеют важное прикладное и теоретическое значение. Педагогический процесс, научно обоснованный современными представлениями о функциональных асимметриях человека, неизмеримо более эффективен, чем обучение без учета асимметрий обучающегося. В группе, где обучение приемам игры велось через неведущую ногу, не было роста (В.М. Лебедев, 1977): эти мальчики отставали в быстроте и степени освоения технических приемов и действий. В.М. Лебедев пишет: "Традиционность взглядов на нежелательность равнозначного владения конечностями /основными рабочими органами/ в спортивных действиях больше отражает наше отношение к окружающему, чем учитывает реально существующие ситуации, закрепленные в процессе эволюции. Природа создала асимметричность морфо-функциональной организации для того, чтобы ею пользоваться" (В.М. Лебедев, 1977).

Привлекают внимание оценки этих же исследователей, относящиеся к опытным мастерам футбола. Чем выше класс команды футболистов, чем жестче условия игры и ответственнее соревнование, тем меньше футболисты выполняют приемы "слабейшей" ногой (Р.Н. Медников, 1975). Соотношение приемов, выполняемых ведущей и неведущей ногой, изменяется в сторону увеличения использования ведущей. При этом увеличивается общая эффективность действий, растет эффективность игры ведущей и неведущей ногой в отдельности. Рост эффективности игры ведущей ногой сопровождается увеличением числа ее применений и повышением темпа выполнения приемов. Рост эффективности игры неведущей ногой происходит за счет снижения числа ее применений и стабилизации низкого темпа

выполнения движений в момент игры ею. Число "коронных" приемов в техническом арсенале игроков достоверно увеличивается, исполняются они "ведущей" ногой и в удобную сторону. Даже команды высокого класса асимметрично используют пространство футбольного поля. Неведущей ногой футболисты предпочитают в основном действовать на ее половине: правши на левой, левши - на правой половине. Для "коронных", координационно сложных приемов "выступает определенная пространственная закрепленность их выполнения". Освоение технических навыков управления мячом форсирует одноопорное пространственное приспособление, где каждая из конечностей выполняет свою функцию, причем - ту, в которой превосходит симметричную: если ведущей ногой лучше манипулируют мячом, то на неведущей лучше стоят (М.Г. Бозененков, В.Л. Лебедев с соавт., 1975).

Ноги человека неравны в прыжках. Из 686 человек, прыгавших в длину и высоту, примерно 35% предпочитали толкаться правой ногой, 45% - левой, остальные пользовались той и другой ногой одинаково (А.А. Поцелуев, 1960). Изучив силу ног 23 женщин - мастеров спорта по прыжкам в высоту с разбега /у всех толчковая нога - левая/, Г.В. Доля заключил: "У спортсменок с правосторонней асимметрией силы ног спортивный результат выше, чем у группы прыгуний с левосторонней асимметрией" (Г.В. Доля, 1973). Есть и противоположное высказывание, основанное на изучении силы толчковой и маховой ног юных барьеристов /15-16 лет и 17-18 лет/: сильнейшими, как правило, оказывались мышечные группы правой ноги /сгибатели, разгибатели стопы, голени, бедра/, хотя у большинства юношей толчковой являлась левая нога. Автор этой работы Б.М. Никитин считает, что у юных барьеристов силовая асимметрия выражена больше, чем у прыгунов и метателей, закрепляется в процессе тренировки преимущественно "удобной" правой ногой и "не способствует дальнейшему росту" спортивно-технического мастерства. Он применял специальную тренировку, "направленную на симметричное развитие статической и динамической силы разноименных конечностей... Педагогический эксперимент показал, что даже частичное устранение силовой асимметрии у барьеристов 15-18-летнего возраста не приводит к отрицательным изменениям, а наоборот лишь способствует более гармоничному развитию мышечных групп ног, сближению в показателях опорных усилий в беге, улучшению ритмовой структуры движения и росту спортивно-технических результатов" (В.И. Никитин, 1971).

Ноги неравны по прыгучести у бегунов-спринтеров (В.В. Тюпа, Л.М. Райцин с соавт., 1978, фигуристов: 84% фигуристов вращения и прыжки выполняют в левую сторону (В. Староста, 1965). В произвольном выполнении поворота 90% людей имеют тенденцию к вращению влево (А.А. Поцелуев, 1960).

Давно отмечен ещё один признак неравенства ног - отклонение от заданного направления движения. Обычная ходьба, передвижение на лыжах без

палок и плавание с закрытыми глазами невозможны по прямой линии даже в пределах 100м (А.А. Поцелуев, 1960).

При ходьбе по необозначенной местности левоногие отклоняются вправо за счет более длинного шага левой ноги. При большой площади кривая движения левоногого человека приближается к кругу с направлением движения по ходу часовой стрелки. Правоногий отклоняется влево, а направление его движения по кругу - против часовой стрелки. Возможно, это обстоятельство и сказалось в правилах состязаний по некоторым видам, например, по бегу на коньках в направлении против часовой стрелки.

Очевидны различия ног по многим признакам их функционирования. Движения, совершаемые ведущей /чаще – правой/ ногой, лучше осознаются субъектом, точнее рассчитываются по силе, направлению к цели (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981; N.N. Bragina, T.A. Dobrochotowa T.A., 1983)

Э. Х. Амбаров (1969) сравнивал ноги испытуемых по двигательной координации: /испытуемые должны попасть мячом в цель той и другой ногой и подбросить ногой мяч в руки экспериментатору/, а также по силе и по твердости мышц /определялся тонус четырехглавой мышцы на симметричных точках правой и левой ног электромиотонометром/. По двигательной координации правосторонняя асимметрия выявилась у 90%, левосторонняя - у 8% и симметрия - у 2% обследованных. По силе правосторонняя асимметрия отмечена у 72%, левосторонняя - у 17% и симметрия - у 11%. Автор обнаружил также преимущественно одностороннее преобладание руки и ноги. Подчеркивая преобладание правых асимметрий, приводит слова И.М. Сеченова, сказанные им в 1901 году: "Сходство руки и ноги со стороны подвижности можно доказать без дальнейших рассуждений следующим суммарным образом. Человек, умеющий писать, способен производить писательные движения и ногою, сидя и стоя, то есть, согнув и вытянув ногу, притом с отведением ее в любую сторону, вперед, назад и наружу. Вместе с этим, правая нога, подобно правой руке, пишет легче, чем левая" (И.М. Сеченов, 1901). Ведущую ногу Э.Х. Амбаров считает адекватным называть "более маневренной" (Э.Х. Амбаров, 1969): с учетом асимметрии ног устроены рычаги управления. Так, под правой ногой водителя автомашины расположен стартер, ножной тормоз и педаль привода дроссельной заслонки, тогда как под левой - только педаль сцепления.

При определении асимметрии ног можно пользоваться самооценкой, вопросником, тестами (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1981; N.N. Bragina, T.A. Dobrochotowa T.A., 1983) и функциональными пробами, которые позволяли бы выявить различия ног в наиболее сложных двигательных функциях. Число различительных признаков тогда будет значительно больше. Появится возможность обобщить их суммарно, выразить асимметрию ног /как и асимметрию рук/ количественно.

Тело. В литературе есть данные об асимметрии в строении тела человека. У 70% людей окружность правой половины грудной клетки больше левой, грудина смещена влево, соски располагаются на разных уровнях (А.И. Масюк, 1959); мускулы правой половины тела превосходят мускулы левой его половины (Е.А. Аркин, 1962).

Меньше обсуждается неравенство двигательной активности правой и левой половин тела, хотя оно проявляется только в целостных формах двигательного поведения - в сочетании с асимметриями рук, ног, лица. О двигательной асимметрии тела заставляет думать прежде всего клинический опыт (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977; Е.И. Шубенко-Шубина, 1970; С.В. Бабенкова, 1971). При поражении правого полушария мозга характерным является снижение активности - "двигательная аспонтанность" левой половины тела, особенно левой руки. Такой больной мало или вовсе не пользуется левой рукой, будто ее нет. Малоподвижен в постели. Долго остается в одной позе, если даже она неудобна. Не предпринимает ни каких усилий, чтобы повернуться корпусом, сделать положение тела более удобным. Подобного феномена у правшей не бывает по отношению к правой половине тела при поражении левого полушария мозга: даже при выраженном правостороннем гемипарезе больные остаются активными, пытаются самостоятельно повернуться в постели; в свои действия включают правые части тела; попытки изменить положение тела продолжают до тех пор, пока не нашли удобное положение в постели.

Судя по клиническому опыту (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977), двигательная слабость правых конечностей при поражении левого полушария мозга осознается больными, переживается ими, а слабость левых конечностей, левой половины тела хуже осознается или вообще не осознается, не переживается: больной будто не знает, что не может двигать, скажем, левой рукой. У леворуких больных эти нарушения при очаговых поражениях мозга проявляются иначе. Можно думать, что у здоровых правшей и левшей различна, по-видимому, скорость, точность, координация, осознаваемость движений правых и левых частей тела. Следовательно, целостное двигательное поведение левши должно отличаться от поведения правши.

Опубликованы данные, согласно которым левши в боксе, фехтовании теннисе отличаются спецификой технико-тактических действий, имеют такие особенности двигательного поведения, что левши приобретают преимущества перед правшами. Так, 30-40% всех золотых медалей на крупных международных соревнованиях завоевывают боксеры-левши (В.И. Огуренков, 1972; В.И. Огуренков, А.В. Родионов, 1975). Во всех движениях туловища, в сгибании и разгибании боксеры-левши показывают худшую реакцию, чем правши (В.И. Огуренков, 1972). У них хуже суммарная скорость простой двигательной реакции при движениях ног. "Однако в боях левшей чаще наблюдаются быстрые, мгновенные, "взрывные" передвижки. Этот парадокс можно объяснить компенсаторными механизмами, ярко проявляющимися у

левшей" (В.И. Огуренков, А.В. Родиовов, 1975). В "точности прямых ударов в голову" левшам дает суммарное преимущество ведущая левая рука.

Лицо. Упоминаются морфологические асимметрии лица и головы: отклонение носа вправо у правой и влево у левой; направление роста волос на макушке головы по часовой стрелке у правой и против - у левой; лучшая развитость мимической мускулатуры и большая выразительность мимических движений на правой половине лица у правой, на левой - у левой (Л.Г. Членов, 1960) и т.д.

Из всех асимметрий лица функционального характера в литературе больше всего обсуждаются две: асимметрия половин лица в выражении эмоциональных переживаний человека и различие боковых движений глаз, зависимое от содержания выполняемой сейчас психической деятельности.

Первое изучается, в частности, с помощью синтезированных фотографий лица, составленных только из правых или только из левых половин. Рассматривая такие фотографии половины лица и ее зеркального отражения, иногда даже трудно поверить, что они изображают одно и то же лицо, составленное из разных половин (И.М. Шафрановский, 1968). "Левосторонние" лица признаются более эмоциональными, чем "правосторонние" (И.А. Sackeim, R.C. Gur, 1978). "Левосторонние" лица оцениваются как более энергичные, сильные, активные, но более отрицательные, "правосторонние" - как более слабые, женственные, мягкие и более положительные (К.Е. Gregory, G.W. Claude, 1978). Эта асимметрия более выражена на лицах правой, менее заметна у левой (А.О. Sirota, G.B. Schwartz, 1982; G.E. Schwartz, G.L. Ahem, et al, 1979).

Многочисленные данные о боковых движениях глаз. Взор направляется вправо, если задаваемая испытуемому психическая деятельность опирается на речь, мыслительные - логические операции, и влево - если начинающаяся сейчас деятельность опирается на пространственные представления. Есть объяснения этих данных, в частности, тем, что преимущественно активизируется то полушарие, от которого зависима задаваемая сейчас испытуемому психическая деятельность (М. Kinsbourne, 1978). Движения глаз - не только моторный акт. Эти движения сопряжены с получением зрительной информации. Они отражают степень напряженности и структуру, а также цель осуществляемой сейчас субъектом психической деятельности. Так, А.Л.Ярус, фиксируя следы движений глаз на фотобумаге, доказал, как различно рассматривает зритель картину в зависимости от установки. Испытуемого просили рассмотреть картину Репина "Не ждали" с разных позиций: 1) чтобы оценить материальное положение семьи и 2) чтобы определить возраст персонажей». При первой установке особое внимание привлекало убранство комнаты, которое при "свободном рассматривании практически не замечалось"; при второй - внимание зрителя концентрируется исключительно на лицах с быстрыми перелетами взора от лиц детей к лицу матери и далее к лицу вошедшего и обратно (А.Л. Ярус, 1965).

В. Н. Пушкин использовал киносъемку "и другие виды регистрации движения глаз человека в тот момент, когда он анализирует шахматную позицию". Техника киносъемки проста: в одной из центральных клеток доски делается окно для объектива киносъемочного аппарата, глаз испытуемого освещается специальной лампой ". Сопоставляем маршрут движения глаз с протоколом решения задачи /словесным ответом испытуемого/ мы можем судить о тех мыслительных процессах, которые протекают в голове (В. И. Пушкин, 1967, стр. 171). При задаче найти решение взор фиксируется в основном на "функционально значимых пунктах" позиции и потому имеются обширные районы доски, куда взор вообще не заходит. При установке же оценить, чья позиция сильнее, точки фиксации глаз распределяются по всей доске (В. И. Пушкин, 1967). В очаговой патологии мозга /если повреждены лобно-височные отделы левого полушария мозга правшей возможны эпилептические пароксизмы в виде абсанса: больной сохраняет позу, застывает в том положении, в каком его застал приступ. Выключается из психической деятельности, которой был занят. Такому прекращению психической деятельности соответствует исчезновения с лица больного всех признаков внимания, неподвижный /окаменевший/ взгляд (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977).

Многочисленные публикации в своей совокупности свидетельствуют о том, что в человеческой популяции резко преобладают асимметричные по двигательному поведению люди над симметричными; среди асимметричных резко преобладают имеющие правую асимметрию /функциональное превосходство правых частей органов движений/; значительно реже встречаются люди с левой асимметрией двигательного поведения. По всей вероятности, невозможна моторная симметрия в строгом смысле слова полное равенство правых и левых рук, ног и половин тела, лица, которое сочеталось бы с достаточным уровнем психического развития субъекта.

Литература содержит много данных о раннем выявлении признаков моторной асимметрии (М. George, 1981), постепенном их усилении по мере взросления детей (Е.А. Аркин, 1948; Н.И. Паршинова, 1974) и нивелирования в позднем возрасте (А.М. Полухов, 1982; А.М. Полухов, В.П. Воитеяко, 1976).

Сенсорная асимметрия.

Сенсорная асимметрия человека-это совокупность признаков нарушения равенства функций правой и левой частей парных органов чувств (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981; N.N. Bragina, T.A. Dobrochotowa, 1983). Некоторые из этих асимметрий изложены ещё в 1834 году Вебером (В. Weber, 1834). Но они остаются плохо систематизированными. Изучены, пожалуй, хуже, чем моторные асимметрии. Но, как и последние, давно эмпирически используются в инженерной психологии, в размещении индикационных приборов в зрительном пространстве оператора, летчика и т.д.

Зрение. С помощью глаз воспринимается 90% информации, поступающей в мозг (Н. Линдгрэн, 1962). Зрение используется наиболее часто, имеет то преимущество перед другими органами чувств, что может функционировать в самых разных условиях (Ф. Бартлетт, 1959).

По Г.А. Литинскому, "несмотря на бинокулярный акт зрения, зрительные впечатления каждого из глаз обладают неодинаковой силой и качеством, наоборот, резко разнятся друг от друга, так что перевешивает впечатлительная способность одного из глаз, и это превалирование чаще на правом глазу" (Г.А. Литинский, 1929). У 92, 6% обследованных он обнаружил асимметрию глаз и только у 7, 4% - симметрию. Среди лиц с асимметрией глаз преобладал правый глаз у 62, 6%, а левый - у 30%. Среди изученных автором левши составили 7, 5%, левоглазие отмечено у 40% левшей и у 30% правшей. "С другой стороны, - отмечает Г.А. Литинский, - среди левшей часто встречаются люди, не имеющие ведущего глаза": право-левоглазых оказалось среди левшей 20%.

Ведущий глаз первым устанавливается к предмету, подчиненный заканчивает общую установку, направляя зрительную ось на точку фиксации ведущего глаза. В ведущем глазу раньше включается механизм аккомодации. Изображение ведущего глаза преобладает над изображением подчиненного. В ведущем глазу нейтрализуются нечеткие детали изображения подчиненного. При фиксации предмета ведущий глаз управляет установкой подчиненного /88/. У подчиненного глаза мышцы развиты негармонично (Г.А. Литинский, 1929).

Неравна острота зрения ведущего и подчиненного глаз. Бинокулярная острота зрения равняется монокулярной ведущего глаза (Г.А. Ялтинский, С.А. Ильина, 1950) Размеры предмета воспринимаются неодинаково ведущим и неведущим глазом (С. Stanley, P. Clare, 1976).

Неравны поля зрения или правая и левая половина зрительного пространства. Уточнению этого неравенства способствовало использование тахистоскопического метода исследования (М. Mishkin, P. Forgaye, 1952; D. Kimura 1966; Э.Г. Симерницкая, 1978).

Изучая детей разных возрастных групп, Б. Г. Ананьев, Е.Ф. Рыбалко

установили, что дети в возрасте от 6 лет 9 мес. до 7 лет 7 мес. по размерам

полей зрения уже близки к взрослым. Поле зрения детей этого возраста

сложно по форме и асимметрично. Наиболее выражена тенденция к

увеличению поля зрения в горизонтальном направлении. По соотношению

горизонтали и вертикали поле зрения правого глаза более асимметрично.

Горизонтальная ось больше вертикали в среднем на 36% в правом и на 25%-в

левом глазу. Для правого глаза характерно большее расширение поля зрения в наружном направлении за счет некоторого замедления в развитии поля зрения вверх и внутрь. Поле же зрения левого глаза, напротив, больше увеличивается вверх и внутрь. Нижняя граница полей зрения обоих глаз совпадают с нормой к концу дошкольного периода. Авторы приходят к интересному выводу:

"Факт сравнительно позднего возникновения поля зрения в том виде, как оно проявляется у взрослого, и сложный характер его формирования, заставляет предположить тесную связь этой функции зрения с общим уровнем умственного развития ребенка, с расширением объема внимания с развитием его произвольного поведения и деятельности на различных занятиях в детском саду" (Б.Г. Ананьев, Е.Ф. Рыбалко, 1964).

Е.Ф. Рыбалко различает сенсорное и перцептивное поля зрения. Первое отражает протяженность воспринимаемой среды и в начале своего развития имеет относительно менее асимметричное строение. Второе 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" (Е.Ф. Рыбалко, 1969). Перцептивное поле формируется, по мнению автора в результате взаимодействия человека с пространством, необходимым условием его функционирования является сенсорное зрительное поле.

Неравно зрительное внимание человека к правой и левой половинам зрительного пространства, верхней и нижней его части. На левую верхнюю четверть поля зрения приходится 45,5% фиксаций взгляда, на верхнюю правую - 29%, на нижнюю правую - 14% и нижнюю левую - 11,5%. Приводящий эти цифры Р.П. Повилейко упоминает данные американских специалистов по рекламе: 61% внимания зритель уделяет объявлениям верхней половины газетного листа и 39% - нижней половины (Р.П. Повилейко, 1970).

С удалением прибора от центра поля зрения оператора точность и скорость его отсчета падает. Выделяются две области приборной панели. В первой оператор видит периферическим зрением стрелки всех приборов, в связи с чем зрительные оси поворачиваются в направлении того прибора, показания которого изменились; за счет установочных движений глаз прибор попадает в центральную зону зрения. Во второй области оператор не видит приборов; они расположены за пределами поля, в котором человек способен различать форму предметов; чтобы отсчитать показания этих приборов, оператору приходится совершать поисковые движения глазами. Самое удивительное в этой работе А.

Ф. Пахомова и А. М. Измаильцева заключается, наверное, в том, что "для приборов, расположенных в правой половине второй области, создаются более благоприятные /по сравнению с левой половиной/ условия для обнаружения и считывания показаний" (А.Ф. Пахомов, А.М. Израильцев, 1965).

По Ф. Бартлетту (1959), «люди всех национальностей и всех типов подготовки обращают большее внимание на верхние части зрительно воспринимаемого материала любого вида» зрительные объекты, расположенные в верхней части поля зрения, в левой его стороне, наблюдаются легче и правильнее, чем те, которые расположены ближе к нижней части и правой стороне... Число единиц, которое способно охватить с одного взгляда большинство людей, колеблется между пятью и семью, и это число более или менее независимо от количества деталей, входящих в каждую единицу. Легче всего наблюдать верхние левые участки поля зрения и отчет о том, что в них содержится, обычно отличается наибольшей точностью". Он отмечает далее, что требуется больше времени, чтобы прочесть слова, когда видны только нижние половины букв, из которых они состоят, чем когда оставлены только верхние половины; "верхние половины букв производят большее впечатление, то есть, несут в себе больше значение, чем нижние их половины" (Ф. Бартлетт, 1959).

О неравенстве зрительного восприятия, зависящем от расположения объекта восприятия в правом или левом пространстве зрителя, свидетельствуют публикации по искусствоведению. В картинах живописи несходно воспринимаются /зрителем/ вес и направление движения. "Предмет верхней части композиции тяжелее того, что помещен внизу, а предмет, расположенный с правой стороны, имеет больший вес, чем предмет, расположенный с левой стороны... направление диагонали, идущей от левого нижнего угла в верхний правый, воспринимается как восходящее, направление же другой диагонали представляется нисходящим" (Р. Арнхейм, 1974). Р. Арнхейм отмечает еще любопытное различие между "важным" и "центральным" слева и "тяжелым" и "бросающимся в глаза" - справа. По М. Алпатову, стремительное движение легче выразить в изображении, когда оно идет слева направо, чем наоборот; если картина отражается в зеркале, то меняется не только ее внешний облик, но теряется и значение (М. Алпатов, 1940). Зритель воспринимает рисунок так, как если бы он свое внимание сосредоточил на левой половине рисунка; субъективно он отождествляет себя с левой стороной, и всё, что появляется в этой части, имеет большее значение (М. Gaffron, 1950). Асимметрия зрительного пространства человека учитывается и в организации сценического пространства в театре. Как только поднимается занавес в начале акта, зритель смотрит в левую сторону сцены. Левая сторона сцены считается более сильной. В группе из двух или трех актеров тот, кто стоит с левой стороны, будет доминировать в данной сцене (Р. Арнхейм, 1974).

К настоящему времени накоплено огромное число фактов неравенства полей зрения в тахистоскопических исследованиях: вербальный материал лучше воспринимается при предъявлении в правое поле зрения, а предметы, цвета

фотографии лиц и их эмоциональные выражения-при предъявлении в левое поле зрения. Эти различия отчетливы у правшей, менее выражены у левшей (U.P. Bryden, 1965).

Проблема неэквивалентности правого и левого, как справедливо замечает Вельфлин, "имеет глубокие корни, восходящие к самым основаниям природы нашего чувственного восприятия" (H. Wofflin, 1952). В большинстве работ она рассматривается в связи с асимметрией полушарий мозга: Как выражение большей активации одного из полушарий (M. Kinsbourne, 1970). Составление описания, инвариантного к преобразованиям сдвига, подобия и поворота осуществляется в основном нейронными структурами левого полушария, тогда как определение местоположения объектов в поле зрения их величины и ориентации - нейронными структурами правого полушария (О.В. Левашов, 1976). Классификационный /дисикриминативный/ метод обработки информации, где задача сводится к выработке решающего правила, позволяющего относить каждое предъявленное изображение к тому или иному из ожидающихся классов, предполагается за левым полушарием мозга, а структурный способ /"описывается иерархическая структура изображения"/ - за правым (Л.И. Леушина, А.А. Невская с соавт., 1981). А в этих объяснениях "видящим", "осуществляющим обработку информации" выглядит каждое из полушарий мозга. Но очевидно, что видит человек в целом, в его сознании формируются зрительные образы предметов окружающей среды в ходе функционирования асимметричного его мозга.

Описано множество способов определения ведущего глаза (К.Д. Бережковская, В.И. Голод, с соавт. 1980; М.А. Матова, 1980; В.В. Суворова, М.А. Матова, 1982), которые мы пытались обобщить в монографии (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981; N.N. Bragina, T.A. Dobrochotowa, 1983).

В литературе представлены данные об асимметриях зрения в онтогенезе человека. Максимально и выраженности они достигают к зрелому возрасту. Показано сужение полей зрения в позднем онтогенезе (М.Д. Александрова, 1974), Отмечена зависимость асимметрий зрения от профессиональной деятельности субъекта (М.А. Матова, 1980; М.Д. Александрова, 1974).

Функциональной организацией зрения, обеспечиваемого парным органом - глазами и правым и левым полушариями мозга, определяются, по-видимому, и особенности клинических проявлений очаговых поражений мозга. Удивительным представляется, например, различие зрительных галлюцинаций у правшей и левшей (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983, 1980, 1980). Зрительные галлюцинации у левшей /в отличие от правшей/ менее часты, сочетаются обычно с галлюцинациями иных модальностей - слуховыми, особенно часто с тактильными. К данным литературы нас заставил обратиться другой поразительный клинический факт. У правшей наступает левостороннее зрительное невнимание /игнорирование того, что есть в левом пространстве больного/ при поражении правого полушария мозга, но не возникает подобного феномена по

отношению к правому пространству при поражении симметричного отдела левого полушария мозга (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981,1983,1977). Такой больной продолжает воспринимать то, что происходит справа от него. При этом слабо улавливает или вовсе игнорирует то, что есть в левом его пространстве.

Слух Острота слуха на правое и левое ухо различна. При исследовании аудиометром симметрия обнаружена у 43% обследуемых, асимметрия - у 57%. Левосторонняя асимметрия отмечена у 50%, правосторонняя - у 7%. При исследовании камертоном симметрия оказалась у 14%, асимметрия - у 86% Левосторонняя асимметрия отмечена у 36%, правосторонняя - у 50% (М.С. Неймарк, 1954).

Уши различны по определению высоты, силы, громкости, длительности, тембра звуков и пространственной локализации их источников. Особенно большой материал по асимметрии слуха получен в связи с применением дихотического метода исследования (Е.П. Кок, В.С. Кочергина, с соавт., 1971). У правшей левое ухо преобладает в восприятии высоты и громкости звуков, у левшей это различие слабо выражено (I. Nachson, 1978). "Эффект правого уха" определяется как преобладание правого уха в распознавании вербальных стимулов. Вычисляется по формуле:

$$K_{пу} = \frac{E_{п} - E_{л}}{E_{п} + E_{л}} \times 100 ;$$

где $K_{пу}$ - коэффициент правого уха, $E_{п}$ - общее число воспроизведенных слов, предъявленных на правое ухо, $E_{л}$ - общее число воспроизведенных слов, предъявленных на левое ухо. Положительное значение $K_{пу}$, указывает на преобладание правого уха - левого полушария мозга в восприятии речевых стимулов, отрицательное - на преобладание левого уха-правого полушария мозга. Средняя величина $K_{пу}$ здоровых, по данным А. Г. Федорука (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981; Т.А. Доброхотова, А.Г. Федорук, с соавт. 1982), равна примерно 25%; по данным Д. А. Кауфман, О. П. Траченко -15, 2%. Различие объясняется, видимо, тем, что А. Г. Федорук изучал только здоровых мужчин в возрасте 18-35 лет операторского профиля деятельности.

"Эффект левого уха" подразумевает преобладание левого уха в опознании мелодий, ритмических звуков природы, эмоциональных неречевых звуков человека (А.В. Бару, 1977).

Особый интерес представляют работы по "слухо-пространственному различению". Здесь преобладает правосторонняя асимметрия (Б.Г. Ананьев 1961).

На одну ошибку в определении звуков оправа в бинауральном слухе приходится четыре ошибки при звуке слева. Из всех ошибок по боковым направлениям 80% падают на звуки слева, только 20% - на звуки справа. 14% обследуемых лучше локализируют звуки слева, 57%-справа, а 29% - обнаруживают симметрию (М.С. Неймарк, 1954). Точность локализации зависит от направления звука и при моноуральном восприятии. 53% обследуемых лучше локализируют звук справа, только 14% - слева. Различную значимость имеет каждый из 6 векторов - правый, левый, верхний, нижний, задний, передний. (С.Е. Драпкина, 1947,1954). Отклонения /ошибки локализации/ звуков сверху-снизу и сзади-спереди выражаются в сведении их либо в правую, либо в левую сторону. Например, верхнее симметричное положение источника звука определяется как верхнее справа /в 60% случаев/ или верхнее слева /в 40% случаев/. Частота отклонений не совпадает с их величиной в градусах. Если вправо отклонения чаще, то влево - глубже: сумма величин отклонений вправо равна 46% всех отклонений, влево-54% /данные М.С. Неймарк, (1954). В локализации звуков по вертикали более значимо левое ухо (С. Ivarsson, J.De. Ribaupierre, et al, 1980).

Интересны нарушения локализации звуков в пространстве у больных с очаговыми поражениями мозга (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981,1983), Упомянутые выше больные с левосторонним зрительным невниманием игнорируют и звуки, доносящиеся до них слева. Если около больного находятся два врача, расположившихся по разные стороны от больного, то он видит и отвечает на вопросы только того врача, который оказался в правом его пространстве. Того же врача, который находится в левом пространстве около больного, он не видит, не слышит.

Очень важные данные получены группой ленинградских авторов, в течение многих лет изучающих больных шизофренией, аффективными психозами в ходе проведения им электросудорожной терапии (Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976; Я.А. Альтман, Л.Я. Балонов с соавт.,1976; Л.Я. Бадонов, Д.В. Баркан с соавт.,1979; Я.А. Альтман, 1981, 1982, 1983). При унилатеральном угнетении правого полушария мозга, то есть припадке, вызываемом электрическим раздражением правого полушария мозга, нарушается способность локализовать источник звука в пространстве, чего не бывает при угнетении левого полушария мозга. Независимо от того, где расположен источник звука, больной в раннем послеприпадочном периоде ищет его в правой половине пространства и "полностью игнорирует левую половину" (122. Я.А. Альтман, Л.Я. Валонов, с соавт. 1976). Поэтому авторы говорят о "специализации правого полушария" в локализации источника звука (Я.А. Альтман, С.Ф. Войтулевич, 1982) или в реализации функции пространственного слуха (Я.А. Альтман, 1983). По мнению авторов, реальное звуковое пространство и его отображение - внутреннее звуковое пространство изоморфны в норме; остаются такими при нарушении функций левого полушария. Изоморфность реального и внутреннего звукового пространств нарушается при поражении правого полушария, искажается "внутренний образ пространства" (Я.А. Альтман, 1981). В связи с такой интерпретацией возникают

вопросы: Что такое реальное звуковое пространство? Что из себя представляет "внутренний образ пространства"? Вновь возникают соображения о том, что локализует звук человек, а не какое-либо полушарие его мозга. Место источника звука определяет субъект, полушария мозга которого либо работают обычно в парной функции, либо их парная работа нарушается из-за дисфункции одного /в данном случае - правого/ полушария.

Существующие способы определения асимметрий слуха многообразны (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983).

В литературе есть данные о нарастании выраженности асимметрий слуха по мере взросления (Э.Г. Симерницкая, 1978; А.Б. Хавин, 1976), достижении максимальных степеней к зрелому и об их снижении в позднем возрасте, в частности, о нивелировании асимметрии в локализации звуков (Я.А. Альтман, 1983).

В деятельности человека важны, видимо, все характеристики асимметрий слуха. В операторской и летной деятельности оказались, в частности, наиболее значимыми профиль асимметрии ушей по различению речевых звуков /у операторов с хорошим качеством профессиональной деятельности - правый профиль, то есть преобладает правое ухо/, выраженность асимметрии /у тех же операторов средняя величина $K_{ПУ}$ равна +26 и выше/, подвижность - увеличение асимметрий в усложненных условиях деятельности /у операторов с хорошим качеством профессиональной службы $K_{ПУ}$ повышается, если наступает аварийная ситуация/. У операторов и летчиков, плохо справляющихся со службой, чаще отмечается левый профиль или симметрия ушей, низка средняя величина $K_{ПУ}$, в аварийной ситуации она не повышается, а, напротив, снижается (А.Г. Федорук, Т.А. Доброхотова, 1980; А. А. Гюрдсиан, А. Г. Федорук, 1980; Т.А. Доброхотова, А.Г. Федорук, с соавт. 1982).

Осязание. Различаются пассивное и активное осязание. Первое проверяется при движении тела по покоящейся руке, в нем особую роль играет кожно-механический анализатор. При втором производится активное ощупывание и здесь важно сочетание кожно-механического и двигательного ощущения. Рука как орган осязательного восприятия ближе к глазу, чем к остальной коже. Подобно глазу осязание дает представление о пространственной форме объекта (Б.Г. Ананьев, 1960). Являясь бигаптическим, осязание отличается от зрения и слуха: при осязании затруднено образование единого "двуручного" образа. Испытуемые говорят о борьбе "двух одновременно создающихся образов от правой и левой стороны ощупываемой фигуры", "раздваивании фигуры" с распадом на две части, воспринимаемые правой и левой рукой.

В отличие от бинокулярного зрения бигаптическое осязание осуществляется асинхронными движениями. Наблюдаются движения то одной, то другой руки по правой и левой стороне осязаемого предмета.

При двуручном синхронном осязании целостный образ не формируется вовсе или формируется с чрезвычайными трудностями. Двуручный образ распадается на две части - правую и левую. Кажущееся расщепление образа предмета возникает в местах схождения рук в процессе осязания. Подобное "двоение" не имеет аналогий в бинокулярном зрении (Б.Г. Ананьев, 1960).

Осязание активное и особенно пассивное точнее на левой руке у правшей. У 65% людей время осязания для левой руки короче, у 29% оно короче для правой руки, а у 6% - равно для обеих рук (Б.Ф. Ломов, 1954). В точности и скорости опознания фигур наощупь преобладает левая рука (А.Д. Эрдели, 1979).

В восприятии направления тактильной стимуляции ладоней у правшей более точна левая рука. У левшей различий рук в точности восприятия нет. Значим "семейный фон". У правшей, в семье которых не было левшей, восприятие левой руки более точно, а у левшей, родители которых были левшами, точнее восприятие правой руки. Нет асимметрии рук до точности восприятия у правшей, родители которых были левшами, и у левшей, в семье которых были правши (Н.В. Varney, A.L. Benton, 1975).

В осязательном комплексе правой руки доминирует кинестетическая, левой - тактильная и болевая чувствительность (Е. Н. Лунева, 1976; Б.Г. Ананьев, 1960; Б.Ф. Ломов, 1954). При осязании наибольшее количество "моментов движений" приходится на указательные пальцы обеих рук. В первом осязании правой рукой движений указательного пальца в 4 раза больше, чем мизинца, и в 3 раза больше, чем безымянного. Меньшее количество "моментов движений" приходится на средний палец. Указательный и средний пальцы действуют вместе, им принадлежит ведущая роль в двуручном осязании плоских предметов. Мизинец массу движений совершает в воздухе, около контура. Пальцы правой руки в осязании более активны (Н. А. Розе, 1970).

Правая рука характеризуется более высокой различительной чувствительностью в распознавании предметных и пространственно-временных свойств осязаемых объектов. Но при этом статическое напряжение левой руки или ее частичное динамическое напряжение усиливает различительную работу правой руки. Более правильное представление о предмете создается при осязании правой рукой. Субъективную трудность в восприятии левой рукой по сравнению с правой при одновременном осязании двумя руками испытывают 80% людей. Неправильное представление о предмете создается чаще за счет левой стороны /в 30% случаев/, чем правой /20%/. Испытуемые говорили: "левая рука хуже запомнила... стоило только отнять руку от фигуры, как сразу

забыл... правая сторона четче, чем левая... получилось выпадение левой стороны" и т. д. (Б.Г. Ананьев, А.Н. Давыдова, 1949).

Вебером отмечено, что масса предмета кажется больше, если он находится в левой руке, которая отличается от правой и более высокой температурной чувствительностью (В. Староста, 1965). На левой: руке выше, чем на правой, вибрационная чувствительность (Д.А. Ставрова, 1954).

Субъективные ощущения левшей часто не соответствуют наносимым на их кожу раздражениям по их пространственным и временным характеристикам, Описаны персеверация или ритмическая итерация; опущение раздражения продолжает повторяться после одиночного укола; полиэстезия: одиночное раздражение воспринимается как множественное; аллохейрия: раздражение одной стороны воспринимается как наносимое на обе стороны тела; дизестезия и ощущение слияния раздельно наносимых на кожу раздражений и мнимого их движения (И.Е. Шубенко-Шубина, 1978).

Упомянутые выше больные с левосторонним пространственным игнорированием, не воспринимающие зрительные и слуховые стимулы, если они расположены в левом пространстве больного, игнорируют и тактильные раздражения, наносимые на левую половину их тела (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981; S.H. Weber 1849; Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977; И.Е. Шубенко-Шубина, 1970). Асимметрия осязания развивается у детей по мере взросления (М. Yamamoto, 1980) и, видимо, достигает максимума к зрелому возрасту какого субъекта.

Обоняние. Дирические ощущения более точны, нежели монорические. Неравна острота обоняния: у 71% взрослых к запахам более чувствительна левая сторона носа, у 13% - правая и у 16% острота обоняния обеих сторон носа одинакова. (С.Ф. Гамаюнов, 1969). У наблюдавшихся Гордоном и Сперри больных, перенесших операцию - расщепление мозга, возникали гримаса отвращения и восклицание, если неприятные запахи предъявлялись на левую половину носа (H.W. Gordon, E.W. Sperry, 1969). В очаговой патологии мозга обонятельные галлюцинации у правшей возникают, как правило, при поражении правой височной области (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977). Согласно гипотезе о правополушарном представительстве обонятельного анализатора, обоняние может быть уникальной сенсорной модальностью для определения асимметрий полушарий мозга (H.W. Gordon, E.W. Sperry, 1969).

Вкус. С помощью электрогустометра установлено, что пороги вкусовых ощущений /наименьшая сила тока, вызывающая из-за раздражения вкусовых почек опущение кислого или металлического привкуса/ у здоровых колеблются в пределах 14-34 мкА. На правой половине языка - 24, 2 мкА, на левой - 20, 5

мкА. Вкусовая чувствительность оказалась более высокой у женщин: на правой половине языка - 22, 3 мкА, на левой-16, 1 мкА. У мужчин – 26, 2 мкА и 22, 8 мкА (Н.С. Благовещенская, Н.Э. Мухамеджанов, 1981).

Вкусовые галлюцинации у правшей возникают обычно при поражении правого полушария мозга и сочетаются с обонятельными галлюцинациями (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977).

Видно, что в сенсорных сферах, как и в моторном поведении, люди, как правило, асимметричны. Преимущественное значение в обеспечении специальных функций имеет одна из половин парных органов чувств. Так, в остроте обоняния, вкуса, осязания у большинства людей выступает левосторонняя асимметрия: левая сторона носа, языка, кожи тела более чувствительна, чем правая. Несмотря на огромное количество всё пополняющихся публикаций по разным асимметриям человека, остаются мало изученными многие вопросы целостной функциональной его организации, определяющейся, в частности, сочетанием множества признаков симметрии и асимметрии функций парных органов, включая головной мозг. Клинический опыт свидетельствует о том, что особенности нарушения психики при очаговом поражении мозга определяются не только тем, какая область мозга у данного больного повреждена, но и тем, кто есть больной; праворукий, правоглазый, правоухий или он леворук, у него преобладает левый глаз и левое ухо и т. д.

Поэтому представлялось правомерным ввести понятие "индивидуальный профиль асимметрии" и разуметь под ним сочетание признаков неравенства парных органов какого-либо субъекта. Обозначения "правша", "левша" становятся здесь значительно более широкими, чем выражающие лишь преобладание правой или левой руки в манипуляциях (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981;1983). Всё более настойчивым представляется впечатление о том, что с преобладания руки, замеченного человеческими обществами очень давно, индивидуальный профиль асимметрии только начинается. В рамках индивидуального профиля асимметрии проявляются не только уже описанные моторные и сенсорные асимметрии, но и психические возможности данного субъекта, тесно взаимосвязанные с функциональным неравенством парных органов чувств и движений, отражающие парную работу асимметричных полушарий головного мозга (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова 1982, 1977, 1978). Можно, наверное, сказать, что индивидуальным профилем асимметрии определяются предельные возможности и ограничения психических способностей человека.

Выделяемые профили асимметрии - правый, смешанный, левый – условный. Так, как правый выделяется профиль асимметрии, где ведущей в мануальной деятельности является правая рука, в прицельной способности - правый глаз, в различении вербальных стимулов - правое поле зрения, в опознании речевых звуков - правое ухо и т. д., хотя у такого правый в различении невербальных /зрительных и слуховых/ стимулов преобладает левое поле зрения, левое ухо, в пассивном осязании, обонянии, вкусе преобладает

левая сторона тела, носа, языка. Этот профиль является наиболее распространенным в здоровой популяции людей. Среди больных, страдающих, в частности, эпилепсией, шизофренией, возрастает число лиц, обнаруживающих смешанный или даже левый профили асимметрии. В этом сообщении обозреваются лишь асимметрии, важные для целостных форм деятельности человека. Здесь не упоминаются многочисленные асимметрии физиологических процессов (А.П. Дубров, 1980).

Психическая асимметрия.

Эта асимметрия как выражающая нарушение симметрии функций полушарий мозга в обеспечении целостной психики человека выделяется впервые (Н. Н. Брагина, Г. А. Доброхотова, 1981;1983). Но в литературе есть упоминания различных признаков психической асимметрии. Например, Д. Н. Узнадзе писал: "Можно считать экспериментально установленным, что человек вообще легче замечает и правильнее оценивает явления неравенства, чем явления равенства. Эти факты показывают, что человек, скорее, настроен воспринимать окружающее асимметрично, чем наоборот, и что вообще он психически склонен больше к явлениям асимметрии, чем симметрии" (Д.Н. Узнадзе, 1966).

Представления авторов этого обзора - психиатра и невропатолога - о психической асимметрии сложились в ходе анализа различий нарушения целостной психики при избирательном поражении правого и левого полушарий, а также в поисках такого методологического подхода к осмыслению этих различий, который имел бы большую, чем существующие в литературе подходы, объяснительную силу. Морфологическая, анатомическая, историческая, социально-культурная и др. гипотезы о природе и происхождении функциональной асимметрии мозга человека не могут, наверное, считаться удовлетворительными.

Например, в гипотезу, объяснявшую функциональную асимметрию живого мозга человека различиями в строении полушарий (С.М. Блинков, 1976), в строгом смысле не укладывается то, что в рабочем состоянии неравны полушария мозга, по морфологическим признакам, массе, васкуляризации, электрическим процессам более сходные, чем несходные. Гипотезами, придающими основное значение историческим, социальным факторам (М.И. Аствацатуров, 1925), игнорируется факт постоянства числа неправоруких, хотя оно должно бы уменьшаться вследствие того, что социальные условия не поощряли развитие природных склонностей левшей, а, напротив, подавляли их; клинический опыт свидетельствует, что левшу можно переучить, скажем, в моторных действиях, но он никогда не "превратится" в полного правшу; переученные левши обнаруживают в патологии такие исключительные клинические феномены /предвосхищения, кожно-оптического чувства, зеркального письма, восприятия, рисования,

чтения и т.д./, на которые правша как бы не способен (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983, 1980, 1980), не может их обнаружить в патологии мозга в силу особенностей своей функциональной организации. Эти гипотезы не объясняют, почему функциональные асимметрии человека, в частности, асимметрия полушарий мозга, подвижны, нарастают в раннем и нивелируются в позднем онтогенезе; то увеличиваются, то уменьшаются, в зависимости от условий деятельности человека и т.д.

Феномен функциональной асимметрии человека не может быть понят вне общих законов эволюции неживой и живой природы (В.И. Вернадский 1980; Ю.А. Урманцев, 1978).

Мозг состоит из зеркально симметричных - правого и левого - полушарий, что делает правомерным подход к изучению живого мозга и, следовательно, соотношения "мозг - психика" и психической асимметрии с позиций принципа симметрии, представлений о различиях правого и левого (Ю.А. Урманцев, 1978). Такая концепция, опираясь на фундаментальные законы природы, включала бы в себя существующие гипотезы как частные составляющие и содержала бы в себе ответы на многочисленные вопросы, остающиеся открытыми. Этот подход обсуждение феномена асимметрии человека вообще, психической его асимметрии, в частности, выводит за рамки медицины и биологии. Феномен асимметрии человека приобретает характер междисциплинарной проблемы (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983, 1977).

Согласно современным представлениям о правом - левом энантиоморфности полушарий мозга как материальных тел должно соответствовать нечто аналогичное и в функциях полушарий. Неравенство полушарий в обеспечении нервно-психической деятельности человека доказано огромным опытом изучения больных с очаговыми поражениями мозга. Здесь особая заслуга принадлежит нейропсихологии, одному из ее основателей А. Р. Лурия и его школе (А.Р. Лурия, 1975, 1982), а также нейрофизиологам и невропатологам (И.Е. Шубенко-Шубина, 1970, 1978; С.В. Бабенкова, 1971). Интересные данные о различиях функций правого и левого полушарий мозга в их общем деле-обеспечении целостной психики человека получены при изучении больных с временным - преходящим угнетением или исключением одного из полушарий (Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976, 1979) и больных, перенесших операцию-расщепление мозга - лекция Р. Сперри при вручении ему Нобелевской премии).

Успехи в изучении асимметрично функционирующего мозга несомненны. Но без ответа продолжают оставаться наиглавнейшие вопросы. Один из них можно, наверное, сформулировать так: Каким образом то, что получается в материальных процессах в работающем мозге, "превращается" в то, что известно как психика человека и что не имеет известной материальной сущности? Где и как формируются психические явления, выражая собой как бы конечный итог функционирования мозга? Возможно ли чтобы явление психики

"возникало", "рождались" в ткани или материи мозга? Почему различные особенности целостной нервно-психической деятельности, проявляющиеся в рамках правого, левого или смешанного профиля асимметрии, хотя у всех людей - правшей, левшей и амбидекстров мозг состоит из правой и левой половин?

Формирование психики человека - процесс, зависимый от функционирования мозга, без него невозможный. Психика каждого человека отражает в себе особенности функционирования только его мозга с характерной для его полушарий симметрией-асимметрией их функций. Соотношения /связи/ мозга и психики не могут, наверное, быть непосредственными в том смысле, чтобы психические феномены "рождались" где-то в структуре мозга. Они скорее каким-то образом опосредованы. Опосредующими эти соотношения должны быть какие-то фундаментальные факторы.

На эти размышления наводят сравнительные описание и анализ психических нарушений правшей при поражении правого и левого полушария мозга, если чуть сместив акценты, обратить внимание на подробности, обычно упускающиеся из традиционно принятого в общей психопатологии описания психического состояния больных. Сказанное можно проиллюстрировать, сравнив возникающие у правшей психические состояния /патологические/.

При поражении правого полушария среди множества других возможны онейроидное /грезоподобное, сновидное/ состояние или "вспышка пережитого" (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983, 1980). Они возникают иногда пароксизмально, оказываются быстро преходящими.

Впадая в онейроид, больно и перестает воспринимать то, что происходит в настоящем пространстве и времени вне больного. Выглядит застывшим, замедленным. Контакт с больным прекращается. После выхода из приступа больной становится способным дать ретроспективное самописание своих переживаний. Из него явствует, что застывший, внешне маловыразительный, двигательно пассивный больной, игнорируя данную в настоящем пространстве и времени реальную действительность, переживал нереальный, иной мир, где якобы происходили события, в которых "участвовал" больной: он летал, быстро передвигался на необыкновенных, фантастических средствах передвижения; встречался с инопланетными существами; "испытывал" восторг и т. д. При расспросах с целью уточнения переживаний больного самыми трудными для него вопросами оказываются обычно те, что относятся к пространству и времени якобы пережитых ими событий. Последние выглядят внепространственными и вневременными, не имеющими начала и конца, неопределенными для больного в своей последовательности (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1980).

Впадая и в состояние "вспышки пережитого", больной может прекратить воспринимать происходящее вокруг него в настоящем пространстве и времени. Но /в отличие от больного в онейроиде/ в своем сознании этот больной

"возвращается" в какой-то конкретный отрезок своей прошлой жизни и как бы вновь, повторно переживает кусок прошлой жизни в той же последовательности, с теми же деталями собственных переживаний, какие были в том конкретном отрезке прошлого времени. Больной идентифицирует себя в своем сознании не с тем, каков он сейчас /в настоящем времени и пространстве/, а с тем, каким был в том отрезке прошлого его времени. И этот больной способен вписать свои переживания только после того, как вышел из приступа, и вернулся в обычное свое психическое состояние.

Среди многих других патологических состояний при поражении левого полушария мозга возможны сумеречные состояния сознания, в частности, такой их вариант, который принято называть амбулаторным автоматизмом (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1980). Впадая в приступ, больной продолжает быть активным. Если приступ застал его в момент возвращения домой, то он продолжает путь к дому. Совершает все пересадки с одного вида транспорта на другой. Эти действия реализует в той именно последовательности, какая имела в программе ещё до наступления приступа. Добирается до дома. Выходя из приступа, будучи уже дома, больной ничего не способен рассказать о том, что было вокруг него, пока он был в приступе, и как /благодаря каким своим действиям/ он вернулся домой. Субъективная характеристика больного, как видно, здесь невозможна. Врач может получить сведения лишь от того наблюдателя, который оказался возле больного, когда тот был в приступе. Он может сообщить, как больной выглядел, какое имел выражение лица, какие действия и поступки совершал.

По отношению к настоящему времени и пространству, в которых больной осуществляет какое-либо частное действие /например, пересадку с одного транспорта на другой/ цель всей программы /возвращение домой/, больным всё-таки достигаемая, "расположена" в будущем времени. Больной действует, последовательно совершает разные поступки, чтобы вернуться домой. В этом смысле можно сказать, что больной действует в настоящем и будущем временах. Этот больной отличается от двух предыдущих не только тем, что, выходя из приступа, неспособен отдать отчет о своих переживаниях и действиях (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1980).

В обобщенной оценке психического состояния больных с право- и левополушарным поражением мозга получают различными:

- характеристика больного в момент припадка; субъективная у первых больных и объективная - у больного, впавшего и пережившего приступ амбулаторного автоматизма;

- содержание клинической характеристики состояния больного: в субъективной характеристике первых описываются их собственные переживания;

или шире - психосенсорная деятельность, в объективной характеристике второго больного отражается внешний облик, двигательное поведение, поступки или шире - психомоторная деятельность;

- время психического функционирования: психосенсорная деятельность первых больных совершается в настоящем времени с опорой на содержание прошлого времени, а психомоторная деятельность второго больного в настоящем времени с обращенностью в будущее время;

- "количество" составляющих сознание больного психических актов;

оно резко сужено у первых и у второго больных: у первых – за счет сохранения только психосенсорной, у второго - психомоторной деятельности;

- выход из приступа у первых больных сопровождается сохраняющейся возможностью слепоприпадочного самоописания, у второго-полной амнезией на весь период приступа (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981,1983).

На основе клинических наблюдений была сформулирована гипотеза, опубликованная в 1975 году в журнале "Вопросы философии", о том, что полушария живого мозга отличаются не только пространственно, но и временно. Полушария мозга правши работают во времени таким образом, что зависимые от правого и левого полушарий мозга психические процессы получают несходными по их пространственно-временной организации, /формируясь в настоящем-прошлом и настоящем-будущем временах /154/, они будто "стремятся" быть возможно более противоположными друг другу по их организации в пространстве и времени (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981,1983). Соотносятся друг с другом подобно тому, как правое соотносится с левым в материальном мире. Следуя такому ходу суждений, психическую асимметрию можно, видимо, представить как зеркальную симметрию психических процессов, зависимых от правой и левой гемисфер мозга (Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина, 1961).

Проиллюстрируем эту мысль, сравнив чувственный образ восприятия и мысль как психические явления, зависимые соответственно от правого и левого полушарий мозга. Крайне упростив действительность, попытаемся представить, как они формируются во времени, "существуют" в сознании и "сохраняются" в памяти субъекта.

Чувственный образ-явление /событие психической жизни субъекта/, завершённое в том смысле, что в нем симультанно запечатлелся мир таким, каким был в момент формирования образа, то есть в настоящем времени и пространстве. Как законченное психическое явление образ определен для сознания субъекта. Должен сохраниться устойчивым, статичным, неизменяемым. Этому способствуют, видимо, пространственные и временные отметки, в которых "остаются" пространство и время формирования образа /реализации события/. При последующих оживлениях образа эти отметки

обозначают пространство и время, в которых происходило воспринятое субъектом событие. Чувственный образ должен не развиваться, не изменяться. Это достигается, наверное, за счет его "спаянности" с пространством и временем, бывшими реальными в момент формирования образа, а к моменту оживления образа уже ставшими прошлыми, и "несущими в себе" всё содержание прошлых восприятий субъекта. К хранению и воспроизведению этого содержания имеет, видимо, отношение полушарие, занимающее правое пространство мозга.

Мысль в настоящем времени только начинается. Представляет собой частично случившееся, подлежащее завершению событие психической жизни. Мысль - активное психическое явление. Сукцессивно проходит ряд этапов. Каждый последующий этап приближает содержание мысли к тому совершенному, окончательному, что ожидается только в будущем. По мере развития из неопределенного по содержанию это психическое явление становится всё более определенным. Активность этого психического явления, по-видимому, достигается тем, что /в отличие от чувственных образов/ мысль не "связывается" с конкретными отрезками реального пространства и времени. Об этом может свидетельствовать обнаружение в содержании прошлого времени правши "следов" тех мыслей, которые были в разных отрезках этого времени (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983). Формирование мыслей предполагается зависимым от полушария, занимающего левое пространство мозга.

По состоянию после зарождения в сознании человека эти два психических явления ВЫГЛЯДЯТ противоположными друг другу, характеризуясь устойчивостью - неустойчивостью, статичностью - изменчивостью, покоем - активностью, определенностью - неопределенностью, "связываемостью - несвязываемостью" с реальным пространством и временем, тяготением к прошлому и будущему временам. Чем больше выражена их противоположность, тем более эффективно, наверное, каждое из этих психических явлений (Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина, 1961). Из сопоставления напрашивается ещё одна подробность. Определенному специфически психическому содержанию явления сознание /чувственному образу, мысли/ обязательно соответствует и определенная организация каждого из них в пространстве и времени. Мысль отличается от чувственного образа не только представленностью в сознании субъекта иным специфически психическим содержанием, но и тем, что не может иметь пространственно-временной организации, характерной для чувственного образа. Поэтому, кроме традиционного - феноменологического описания психики, на котором основаны по существу психология, патопсихология, психопатология, возможно ещё пространственно-временное ее описание, пожалуй, более исчерпывающее, чем первое (Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина, 1961, 1981).

В качестве опосредующих "преобразование" чего-то, получающегося в ходе парного функционирования полушарий мозга, в психику /разум, сознание/ человека невольно выступают пространство и время. Представления о роли

пространства и времени в организации психики, напрашивающиеся из клинических исследований, отличаются от существующих в литературе высказываний многими подробностями и, может быть, большей широтой.

В. И. Вернадский предполагал, что "можно говорить об особом состоянии пространства, занятого организмом в процессе жизни, или же об особом свойстве жизни делать заметными право-левые свойства биосферы, которые другими природными явлениями в ней не вскрываются". (В.И. Вернадский 1980). Клинические наблюдения подсказывают особенности пространства и времени не живого вообще, а психического функционирования человека; есть впечатление, что различное проявление правизны-левизны полушарий мозга в функциях, может быть, опосредуется временем: правое и левое полушария только мозга правши работают, наверное, в настоящем-прошлом и настоящем-будущем временах (Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина, 1961,1981,1983).

П. К. Анохин отмечал: "мозг стал органом, который в каждый данный момент своей деятельности сочетает в себе прошлое, настоящее и будущее" /155/. Клинические наблюдения заставляют думать о дифференцированном отношении этих времен к полушариям мозга, отличающимся правизной-левизной. У левшей скорее не соблюдается предполагаемая у мозга правшей более или менее строгая обращенность правой и левой половин в прошлое и будущее времена, когда их парная работа осуществляется в настоящем времени.

Главным представляется вопрос о том, какое пространство и какое время опосредуют соотношения "мозг-психика"? Или по другому, в каком пространстве и времени формируется психика человека, выражающая функционирование его асимметричного мозга? Клинические наблюдения над правшами, левшами заставляют думать, что каждый человек живет и функционирует не только в пространстве и времени мира, в который он вписан, но и в своих индивидуальных пространстве и времени. "Качество отражения внешнего мира, да и протекание всех других психических процессов, по всей вероятности, зависит в конце концов от того, как индивидуальные пространство и время соотносятся, согласовываются с пространством и временем окружающего мира. Всё происходящее во внешних, от человека не зависящих пространстве и времени человек воспринимает, видимо, как бы через свои индивидуальные пространство и время" (Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина, 1981, стр. 149). Сопоставления психопатологии очаговых поражений мозга правшей и левшей побуждают добавить ко всему сказанному, что и ограничения и предельные возможности психики каждого человека определяются, видимо, особенностями его индивидуального пространства и времени, проявляющимися в рамках его профиля асимметрии. В предположительной характеристике индивидуальных пространств и времен /настоящих, прошлых, будущих/ отмечено, что в сознании взрослого здорового человека одновременно представлены разнообразные свойства всех его пространств и времен; из множества свойств важны, в частности, асимметрии

/неравенства/ правой и левой половин пространства, прошлого и будущего времен правом и т. д. .

Давно существуют высказывания и об индивидуальности пространства и времени. В. Г. Богораз /Ган/ ещё в 1923 году писал: "Только теория относительности дает возможность применить измерительный метод к религиозным явлениям, ибо она устанавливает, как основной принцип, что каждая система S, каждая область явлений - имеет свое собственное пространство и свое собственное время, и только с этой точки зрения можно исследовать измерительные данные в религиозной области" /156, стр. 4/. Из клинических исследований вытекает впечатление, что "состоянием" индивидуального пространства и времени, отражающего, видимо, рабочее состояние целого мозга в каждый данный момент времени, определяются психические возможности /их количество, качество, обычность или необычность/ правши, левши, амбидекстра.

Здесь сталкиваемся по существу с различием функциональных проявлений правизны-левизны в мозге человека. Это различие опосредуется, наверное, временем. В том смысле, что мозг правши предполагается работающим во времени так, что правое его полушарие опирается на настоящее и прошлое, левое - на настоящее и будущее времена. В рамках такой организации мозга и выступает, видимо, та зеркальная симметрия психических процессов, зависящих от правого и левого полушарий мозга, при которой в зависимости от условий деятельности субъекта эти психические процессы могут быть более противоположными друг другу /в стрессовой ситуации/ или менее противоположными /в покое/. Этой организацией определяются, видимо, и ограничения психических возможностей правши. Над ними мы, как правило, не задумываемся. Например, воспринимаем как само собою разумеющееся положение о том, что правша непосредственно с помощью органов чувств может воспринять, пережить только то, что есть в реальном сейчас пространстве и времени. Чувственному познанию правши недоступны будущие события, Не может правша воспринять зрением или слухом ещё не случившиеся, а лишь имеющие быть в будущем события (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983).

О последнем ограничении психики правшей заставляет задуматься клинический опыт изучения больных, имеющих неправый профиль асимметрии. Были установлены три клинических факта;

- малая зависимость или независимость психических нарушений от стороны поражения мозга; при поражении только одного полушария мозга левши, скажем, - левого могут возникнуть феномены, у правшей наблюдающиеся и при поражении правого полушария;

- отличия каждого психопатологического феномена больных с неправым профилем асимметрии от их аналогов у правшей; например, галлюцинации левшей могут быть резко иными, чем у правшей;

- возможность возникновения у больных с неправым профилем асимметрии исключительных феноменов у правшей невозможных; феномена предвосхищения, кожно-оптического чувства, зеркального письма и других зеркальных форм деятельности /представления, восприятия, чтения/, а также иные способы восприятия событий в пространстве и т.д. Кстати, эта третья группа данных побуждает к сравнению этих феноменов с описываемыми необычными психическими явлениями. Можно обратить внимание на множество сходных между клинически наблюдающимися феноменами левшей и описанными в литературе необычными /так называемыми парапсихическими/ явлениями черт, что делает правомерным предположение, что, возможно, именно в рамках неправого профиля асимметрии формируются необычные психические явления.

Все эти факты наводят на предположения о том, что у лиц с неправым профилем асимметрии, наверное, иначе проявляется правизна-левизна полушарий мозга, в частности, в том, что может не быть присущего правшам временного их различия или той "строгости", при которой в прошлом-настоящем времени функционирует правое, а в настоящем-будущем - левое полушарие мозга.

Есть ещё совокупность клинических подробностей, создающих впечатление о том, что оба /и правое и левое/ полушария мозга некоторым левшей работают сходно с правым полушарием мозга правшей. Будто мозг таких левшей состоит из двух правых полушарий /конечно, только в функциональном отношении/ (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983, 1980, 1980).

Последнее обстоятельство в сочетании с тем фактом, что в человеческой популяции левши составляют незначительное меньшинство, может навести на мысль о том, что природа, может быть, больше поощряет правизну, нежели левизну, в функционировании человека?

Сравнительное изучение функциональной организации людей с правым и неправым профилем асимметрии имеет огромное прикладное значение. Некоторые примеры использования знаний о функциональных асимметриях человека в организации производства, рабочего места, в спорте и обучении различным видам спортивной деятельности упоминались выше по ходу рассмотрения данных о моторных, сенсорных асимметриях человека. Здесь необходимо ещё раз выделить те публикации, которые свидетельствуют о необходимости учета профиля индивидуальной асимметрии человека в профессиональной ориентации, профессиональном отборе. Психологическая нагрузка на левшу, оказавшегося занятым в деятельности, условия для выполнения которой приспособлены только для правшей, может оказаться непосильной. Но тот же левша мог бы быть значительно более продуктивным, эффективным, если бы специалистами по профессиональной ориентации был подготовлен к удобному для него виду деятельности.

Эта мысль иллюстрируется данными советских исследователей. По качеству выполнения профессиональной деятельности 277 летчиков были разделены на 3 группы: 1/ допускающие аварии и предпосылки к летным происшествиям /83 человека/, 2/отстающие в летном обучении /57 чел./, 3/ хорошо успевающие /133 чел./.

Соотношение лиц с преобладанием правого и левого уха в различении речевых стимулов и средняя величина $K_{ДУ}$ в этих трех группах были равны соответственно 26, 6% - 44, 3% - 0, 3; 43, 9% - 49, 99 I_3 , 6%; 89, 5% - 9, 7% - 35,1%. Получившие эти данные А.А. Порджиан, А. Г. Федорук изучили ещё подверженность иллюзиям пространственного положения у 377 летчиков, разделив их на 3 группы:

1/ часто испытывающие иллюзии /70 чел./ 2/ редко испытывающие иллюзии /277 чел./, 3/ не испытывающие иллюзий. Число лиц с преобладанием правого уха в различении вербальных стимулов составляло 22,9%, 71,6% и 100%.

Авторы заключают, что установленная зависимость "между успехами в летной работе и индивидуальными особенностями функциональной асимметрии может служить основанием для разработки новых методов врачебно-летной экспертизы в интересах отбора и выявления личного фактора в летных происшествиях" /175/. Очевидна возможность того, что с аварийной ситуацией, возникшей по техническим причинам, летчик может не справиться, если самолетом управляет левша.

Отмеченная авторами тенденция к нарастанию ошибок восприятия своего пространственного положения по мере снижения правых асимметрий и появления левых привлекает к себе особое внимание в сочетании со многими другими публикациями об отличительных особенностях левшей. В монографии (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983) они условно рассмотрены в трех группах, хотя из-за малой изученности левшей ни одна из трех точек зрения не имеет достаточного научного обоснования. В первую группу были объединены публикации, в которых выражается мысль, будто леворукость сопряжена с дегенеративными признаками; во второй группе рассматривались публикации с утверждением противоположной точки зрения: по психическим возможностям левши могут превосходить правшей, леворукость может сочетаться с гениальностью; публикации же, авторы которых не отмечают различий между психическими возможностями левшей и правшей, составили третью группу. Клинический опыт заставляет думать, что людей с неправым профилем асимметрии отличают иные особенности их индивидуальных пространств и времен /настоящих, прошлых, будущих/, чему сопутствуют и иные структурные особенности психики левшей по сравнению со значительно лучше изученной психикой правшей. Например, многими авторами отмечается, что некоторые здоровые и больные левши плохо ориентируются в пространстве, плохо различают правое и левое (Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова, 1981, 1983) /156-161/.

Многие частные, хотя и важные вопросы функциональных асимметрий человека в обзоре затронуты лишь вскользь. Это - различия асимметрий у мужчин и женщин, функциональные асимметрии в фило- и онтогенезе,

функциональные асимметрии здорового и больного человека, в частности, в обзоре почти не говорилось о чрезвычайно многочисленных публикациях, в которых рассматривались отличительные особенности моторных, сенсорных асимметрий у психически больных людей и т. д.

Основной смысл обзора состоял в иллюстрации преимуществ подхода к изучению функциональной организации человека /право-левого объекта природы/ с позиций принципа симметрии, со временных представлений о правизне-левизне. В рамках такого методологического подхода проблема функциональной организации человека приобретает междисциплинарный характер, ее обсуждение выводится за пределы медицины и биологии. Становится возможным под единым углом зрения взглянуть на многие явления, казавшиеся разнородными, далекими друг от друга; так, обычные /у большинства людей встречающиеся/ и необычные /иногда называемые парасихическими/ психические способности в клинике очаговых поражений мозга выступают как проявляющиеся у больных с правым и левым /смешанным, левым/ профилем асимметрии, что делает правомерной попытку сравнительных исследований необычных /парасихических/ явлений и клинических феноменов, обнаруживаемых левшами. В целом обычные и необычные психические феномены можно, видимо, рассматривать как страдающие функциональные проявления правизны-левизны в человеке.

В рамках разбираемого методологического подхода могут быть развиты новые направления исследований психической асимметрии человека или формирования психики человека в ходе работы его асимметричного мозга. Одно из таких направлений представляется связанным с постановкой проблемы пространственно-временной организации психики человека как общей проблемы для многих наук - не только для тех, что традиционно изучают психическую деятельность человека в норме и патологии-психологии, патопсихологии, нейропсихологии, психопатологии, парасихологии, но и для фундаментальных наук, без заинтересованного участия представителей которых едва ли достижимы существенные успехи в понимании загадки формирования психики человека, ее предельных возможностей и ограничений.

Литература

1. Annet M. Handedness in families.-Annals of human genetics, 1973, v.37. part 1., p.93-105.
2. Annet M. The classification of hand preference by association analysis. - Brit. J. Psychol., 1970, v.61, p.303-332
3. Barnsley R., Rabinovitch M. Handedness: proficiency versus stated preference. - Percept. Motor Skills, 1970, v.30, p.343-362.
4. Bigal R.A. Determination on handedness using hand: efficiency tests. - Percept. Mot. Skills, 1974. - v.59. - №1. - part 1. - p. 253-254.
5. Bragina N.N., Dobrochotowa T.A. Funktionelle Asymmetrien des Menschen. Leipzig: Theieme Verlag, 1983 (in press).
6. Bryden M. Measuring handedness with questionnaires. - Neuropsychologia, 1977. - v.15. - p.617-624.
7. Bryden U.P. Tachistoscopic recognition, handedness, and cerebral dominance. - Neuropsychologia, 1965. - v.3. - p.1-8.
8. Daibi T.J., Gibson D., Grossi V., Schneider E.D. Lateralized hand gesture during speech. - J.Mot.Behav., 1980. - v.12. - №4. - p.292-297.
9. Dobrochotowa T.A., Bragina N.N. = Доброхотова Т. А., Брагина Н.Н. Zu Besonderheiten der Links- und beidhander. - In.: Sowjetwissenschaft Gesellschafts Wissensabffclie Beitrag., 1980 - №11. - S. 1203-1214.
10. Gaffron M. Right and left in pictures. - Art.Quarterly, 1950. - т.13. - p.312 - 331.
11. George M. Right-handedness: a consequence of infant supine head-orientation preference? - Science, 1981. - v.212. - p.685-687.
12. Gordon H. Left-handedness and mirror writing especially among defective children. - Brain, 1920. - v.45. - p.313-368.
13. Gordon H.W., Sperry E.W. Lateralization of olfactory perception in the surgically separated hemispheres of man. - Neuropsychologia, 1969. - v.7. - P.111-120.

14. Gregory K.E., Claude G.W. Asymmetry in perception of the sides of the human face. - *Percept. Mot. Skills*, 1978. - v.47. - №3. - part 1. - p.727-734.
15. Grovitz H.F., Zener K.A. A group test for assessing hand and eye dominance. - *Am.J.Psychiol.*, 1962. - v.75. - p.271-276.
16. Herman G.E., Warren L.R., Wagener J.W. Auditory lateralization age differences in sensitivity to dichotic time and amplitude cues. - *J.Gerontol.*, 1977. - v.32. - №2. - p. 187-191.
17. Hines D. Olfaction and the right cerebral hemisphere. - *J. Alter. States Cons.*, 1977. - v.78. - 3. - №1. - P.47-59.
18. Ingvar D. Motor asymmetries in young children. - *Neuropsychologia*, 1975. - v.13. - p. 95-102.
19. Ivarsson C., Ribaupierre J. De., Ribaupierre F.De. Functional ear asymmetry in vertical localization. - *Heart Res.*, 1980. - v.3. - P. 241-247..
20. Johnson O., Barley C. Handedness and sex differences in cognitive tests of brain, laterality. - *Cortex*, 1980, v.16, N1, p.73-83.
21. Kimura D. Dual functional asymmetry of the brain in visual perception. - *Neuropsychologia*, 1966. - v.4. - p.275-288.
22. Kimura D., Archibald Y. Motor functions of the left hemisphere. - *Brain*, 1974, v. 97, N2, p.337-350
23. Kimura D., Humphrys C.A. A comparison of left-and right- arm movements during speaking. - *Neuropsychologia*, 1981, v. 19, N6, p.807-812.
24. Kinsbourne M. Evolution of language in relation to lateral action. - In: *Asymmetrical function of the brain* / Ed. M.Kinsbourne. - London etc., 1978. - p.553-565.
25. Kinsbourne M. The cerebral basis of lateral asymmetries in attention.. - *Acta Psychol.*, 1970. - v.55. - p. 193-201.
26. Levy J. Handwriting posture and cerebral organization: how are they related? - *Psychol.Bull.*, 1982. - v.91. - №3. - p.589-608.
27. Levy J., Nagylaki A. A model for the genetics of handedness. *Genetics*, 1972, v.72, p.117-128.
28. Levy J., Reid M. Variations in writing posture and cerebral organization. - *Science*, 1976. - v.194. -№4262. - p.357-559.

29. Lopez M.E. Le psychodiagnostic myokinetique. - Paris, 1963.
30. McKeever W.F., Van Doventer A.D. Inverted Handwriting position, language laterality and the Levy-Nagylaki genetic model of handedness and cerebral organisation. - *Neuropsychologia*, 1980. - v.18. - №1. - p.99-102.
31. Mcquire M.J., Mcquire G.V. Saliency of handedness in the spontaneous self-concept. - *Percept.Mot.Skills*, 1980. - v.50. - №1. - p.3-7.
32. Mishkin M., Forgaye P. Word recognition as a function of retinal locus. - *J.Exp.Psychol.*, 1952. - v.45. - p. 45-48.
33. Nachson I. Handedness and dichotic listening to nonverbal features of speech. *Percept. Mot. Skills*, 1978. - Bd.47. - №3. - part 2. - 1111-1114.
34. Oidfield R.C. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. - *Neuropsychologia*, 1971. - v.9. - p.97-113.
35. Peters M. Why the preferred hand taps more quickly than the nonpreferred hand: Three experiments on handedness. - *Can. J. Psychol.*, 1980, v.34, NI, p.62-71.
36. Peters M., Petrie B.F. Functional asymmetries in the stepping reflex of human neonates. - *Can. J.Psychol.*, 1979. - v.33. - №3. - p.198-200.
37. Sackeim H. A., Gur R.C. Lateral asymmetry in intensity of emotional expression. - *Neuropsychologia*, 1978. - v.16. - №4. - p.433-481.
38. Schwartz G.E., Ahem G.L., Brown S.-L. Lateralized facial muscle response to positive and negative emotional stimuli. - *Psychophysiology*, 1979. - v.16. - №6. - p.561-571.
39. Sirota A.O., Schwartz G.B. Facial muscle patterning and lateralization during relation and depression imagery. - *J.Abnorm. Psychol.*, 1982. - v.91. - №1. - p.25-34.
40. Stanley C., Clare P. Size accentuation in the dominant eye. - *Nature*, 1976. - v.260. - №555I. - p.527-528.
41. Varney H.B., Benton A.L. Tactile perception of direction in relation to handedness and familial handedness. - *Neuropsychologia*, 1975. - v.15. - №4. - P.449-454.
42. Weber S.H. (Ed). *Über die Gewichtverhältnisse der Muskeln des menschlichen Körpers im Allgemeinen.*-Verhandl.kon. Sachs.Gesellsch. Wissensch. Leipzig, 1849. - Bd.1. - S.79-86.
43. Weber B. *Pulsu, resorptione, auditu et tactu.* - Lipsia, 1834.

44. Wolff P.H., Hurtwitz J., Moss H. Serial organization of motor skills in left- and right- handed adults. - *Neuropsychologia*, 1977, v.I5, N 4-5, p.539-546.

45. Wolfflin H. *Claasie art.* - London, 1952.

46. Yamamoto M. Developmenfcal changes for hemispheric specialization of tactile recognition by normal children. - *Percept. Mot.Skills*, 1980. - v.51. - №1. - P.525-526.

47. Александрова М.Д. Проблемы социальной и психологической геронтологии. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. - 132с.

48. Алпатов М. Композиция в живописи: Исторический очерк. - М.-Л: Искусство, 1940.

49. Альтман Я.А. О роли высших отделов слуховой системы в локализации движущегося источника звука. - *Журн. высш. нервн. деятельности*, 1983. - т.33. - вып.1. - С. 88-94.

50. Альтман Я.А., Балонов Л.Я., Деглин В.Л., Меншуткин В.В. О роли доминантного и недоминантного полушарий в организации пространственного слуха. - *Физиология человека*, 1981. - т.7. - №1. - с.12-19.

51. Альтман Я.А., Валонов Л.Я., Деглин В.Л. Об игнорировании левой половины пространства в условиях преходящей инактивации пра вого полушария. // *Функциональная асимметрия и адаптация человека.* - М., 1976. - С.157-158.

52. Альтман Я.А., Войтулевич С.Ф. О роли правого полушария головного мозга человека в локализации источника звука. // *Взаимоотношения полушарий мозга.* - Тбилиси, 1982. - С. 6-7.

53. Амбаров Э.Х. Функциональная асимметрия нижних конечностей и подготовка подростков и юношей, занимающихся легкой атлетикой: Автореф. дис... канд. физ. наук. - М., 1969. - 18 с.

54. Ананьев 5.Г. Психология чувственного познания. - М.: Изд-во, АПН РСФСР, 1960. - 486 с.

55. Ананьев Б. Г. Пространственное различение. -Л.: ЛГУ, 1955. - 188 с.

56. Ананьев Б.Г. Билатеральное регулирование как механизм ведения. - *Вопросы психологии*, 1963. - №5. - с.81-98.

57. Ананьев Б.Г. Теория ощущений. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. - 454 с.

58. Ананьев Б.Г., Давыдова А.Н. Особенности осязательного восприятия при взаимодействии обеих рук // Ученые записки ЛГУ. - Л., 1949. - вып.3. - №119. - С. 34-39.

59. Ананьев Б.Г., Рыбалко Е.Ф. Особенности восприятия пространства у детей. - М.: Просвещение, 1964. - 502с.

60. Аркин Е.А. Дошкольный возраст. - М.: Учпедгиз, 1948. - 554 с.

61. Арнхейм Р. (Arnheim K.) Искусство и зрительное восприятие: Перевод с англ. - М.: Прогресс, 1974. - 590с.

62. Аствацатуров М.И. О происхождении праворукости и функциональной асимметрии мозга. // Научная медицина. - Петроград., 1925. - №11. - С. 76-90.

63. Бабенкова С.В. Клинические синдромы поражения правого полушария мозга при остром инсульте. - М.: Медицина, 1971. - 265с.

64. Бадонов Л.Я., Баркан Д.В., Деглин В.Л., Кауфман Д.А. Николаенко Н.Н., Савранская Р.Г., Траченко О.П. Унилатеральный электросудорожный припадок. - Л.: Наука, 1979. - 171 с.

65. Балонов Л.Я., Деглин В.Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. - Л.: Наука, 1976. - 214 с.

66. Бартлетт Ф. = Bartlett P. Психика человека в труде и игре. - М.: Изд-во АПН РСФСР, 1959. - 142 с.

67. Бару А.В. Функциональная специализация полушарий и опознание речевых и неречевых звуковых сигналов. // Сенсорные системы. - Л.: Наука, 1977. - С. 85-114.

68. Бережковская К.Д., Голод В.И., Гуровская З.Г. Сенсорная асимметрия у здоровых и у больных логоневрозов. - Вопр. психол., 1980. - №1. - С. 57-63.

69. Березин Ф. Б. Функциональные моторные асимметрии и психомоторные соотношения, - В кн, г функциональная асимметрия и адаптация человека, У. , 1976, с, 55-56.

70. Бернштейн Н. А. Очередные проблемы физиологии активности. // Проблемы кибернетики. - вып. 6. - М., 1961. - С. 101-160.

71. Благовещенская Н.С., Мухамеджанов Н.Э. Диагностическое значение электрометрического исследования вкуса при заболеваниях уха и мозга. - М.: Б.и., 1981. - 12 с.

72. Блинков С.М. Функциональная асимметрия больших полушарий в свете цитоархитектоники коры. // Функциональная асимметрия и адаптация человека. М., 1976. - С.58-59.

73. Бозененков М.Г., Лебедев В.М., Медников Р.Н. Начальное обучение и некоторые вопросы технической подготовки юных футболистов: Методическое письмо. - Минск: Б.и., 1975. - 19 с.

74. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Проблема функциональной асимметрии мозга. - Вопросы философии, 1977. - №2. - С.155-150.

75. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональная асимметрия мозга и психические возможности человека. // Взаимоотношения полушарий мозга. - Тбилиси., 1982. - С.119-120.

76. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональная асимметрия мозга и индивидуальное пространство и время человека. - Вопросы философии, 1978. - №5. - С.157-149.

77. Брандт А.Ф. Десноручие, шуеручие и перекрестная асимметрия конечностей. - Русск.антроп.журн., 1927. - т.15. - №3-4. - с.7-28.

78. Братина Н. Н., Доброхотова Т. А. Функциональные асимметрии человека. - М: Медицина, 1981. - 284 с.

79. Введенский Г.Е. К изучению индивидуального профиля асимметрии у психически больных. // Взаимоотношения полушарий мозга. - Тбилиси, 1982. - с.165-164.

80. Вернадский В.И. О состояниях пространства в геологических явлениях земли на фоне роста науки IX столетия // Проблемы геохимии: Тр. биогеохимической лаборатории. - т.16. - М.: Наука, 1980. С. 85-164.

81. Войно М. С. Влияние упражнений на развитие асимметрии верхних конечностей у детей в раннем возрасте. // Тр. 6 Всесоюзн. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. - Киев, 1958. - т.2. - С. 565-567.

82. Гамаюнов С.Ф. К вопросу о физиологии обоняния. - Саратов, 1928.

83. Геннер К. (Henner K.) О "доминантной" мозжечковой гемисфере. // Неврологические проблемы. - Л., 1960. - 9-54."

84. Гинзбург В.В. Об асимметрии конечностей человека. - Природа, 1947. - №8. - С. 42-46.

85. Гуревич М.О. Нервные и психические расстройства при закрытых травмах черепа. - М.: Изд-во АМН СССР, 1948. - 256с.

86. Гюрдсиан А. А. Федорук А. Г. Функциональные асимметрии человека в летной деятельности. - Космическая биология, 1980. - №4. - с.41-45.
87. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Загадки неправорукого меньшинства человечества. - Вопросы философии, 1980. - №1. - С.124-154.
88. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений головного мозга. - М.: Медицина, 1977. - 358с.
89. Доброхотова Т.А., Федорук А.Г., Брагина Н.Н. Функциональные асимметрии в деятельности человека. *• В кн.: Взаимоотношения полушарий мозга. - Тбилиси, 1982. - с.122.
90. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Методологическое значение принципа симметрии в изучении проблемы ""мозг и психика"". // Методологические вопросы психиатрии. /Тр. Московского научно-исследовательского ин-та психиатрии МЗ РСФСР. - М., 1961. - С. 40-53."
91. Доля Г.В. Асимметрия развития силы мышц ног и спортивный результат в прыжках в высоту. - Теория и практика физич. культуры, 1973. - №12. - с.25-27.
92. Драпкина С.Е. Влияние соотношения длительности и громкости звука на его локализацию. // Тр. Ин-та им. Бехтерева. - Л.,1947. - т. 15. - С. 74-84.
93. Драпкина С.Е. Особенности различения расстояния на основе восприятия звука. // Вопросы детской и общей психологии. - М.,1954. - С. 158-173.
94. Дубров А.В. Симметрия биоритмов и реактивности. Проблема индивидуальных различий в биоритмах и реактивности. - М.,1982. - (рукопись).
95. Дубров А.П. Симметрия функциональных процессов. - М.: Знание, 1980. - 62 с.
96. Жеденов В.Н. Сравнительная анатомия приматов. - М.: Высшая школа, 1962. - 626с.
97. Ильин Е. П. О симметрии и асимметрии в деятельности двигательного анализатора человека: Автореферат дис... канд. биол. наук. Л., 1962. - 18 с.
98. Ильин Е.П. О функциональной асимметрии ног. - Теория и практика физич. культуры, 1965. - №1. - с.22-25.
99. Канаев И.И. Близнецы (Очерки по вопросам многоплодия). - М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1959. - 375 с.

100. Кауфман Д.А., Траченко О.П. Исследование межполушарной асимметрии у здоровых и больных шизофренией методом дихотического тестирования. - Физиология человека, 1981. - т.7. - №6. - С. 1054-1041.

101. Кок Е.П., Кочергина В.С., Якушева Л.В. Определение доминантности полушария при помощи дихотического прослушивания речи. - Журн. высш. нервн. деятельности, 1971. - т.21. - С. 1012-1217.

102. Котик М. А. Курс инженерной психологии. - Таллин: Валгус, 1978. - 562 с.

103. Лебедев В.М., Медников Р.Н, Правая - левая. - Спортивные игры, 1977. - №8. - с.7.

104. Лебедев В.М., Медников Р.Н. Проблема функциональной асимметрии в связи с физическим воспитанием детей // Гигиенические основы физического воспитания и спорта детей и подростков. - Таллин, 1975. - с.105-107.

105. Лебедев В.М., Теоретическое и прикладное значение феномена асимметрии в спорте. - Теория и практика физич. культуры, 1975. - №4. - с.28-31.

106. Лебединский М. С. Праворукость. - БМЭ. - 2-е изд. - М., 1962. - т.26. - С. 509-510.

107. Левашов О.В. О различии в принципах переработки зрительной информации в правом и левом полушариях головного мозга человека // Проблемы управления в технике, экономике и биологии. - М.: Наука, 1976. - с.207-212.

108. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б. Функциональная асимметрия полушарии: различия в описании зрительных объектов. - Физиология человека, 1981. - т.7. - №5. - С.449-461.

109. Линдгрэн Н. = Lindgren N. Органы чувств животных и их электронные аналоги. - Электроника, 1962. - т.35. - №7. - С. 22-27.

110. Литинский Г.А. Функциональная асимметрия глаз. - Русск. офтальмологический журнал, 1929. - т.9. - №4. - С. 450-466.

111. Лобзин В. С. , Михайленко А. А., Паноз А. Г. Клиническая нейрофизиология и патология гипокинезии. - Л.: Медицина, 1979. - 215 с.

112. Ломов Б.Ф. Опыт экспериментального исследования двуручного осязательного восприятия. // Ученые записки ЛГУ. - №185. - (Сер.: Философ. наук. - вып.6: Психология). - Л., 1954. - С.115-125.

113. Лунева Е. Н. Некоторые аспекты билатерального регулирования в онтогенезе. // Проблемы общей и инженерной психологии. Экспериментальная и прикладная психология. - Л., 1976. - вып. 7. - С. 98-103.
114. Лурия А.Р. и современная психология: Сб. статей памяти А.Р.Лурия / Ред. Е.Д. Хомская и др. - М.: Изд-во МГУ, 1982. - 255 с.
115. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. - М.: Изд-во МГУ, 1975. - 573 с.
116. Масюк А.И. Коррегирование функциональной асимметрии физическими упражнениями как метод повышения спортивно-технических результатов: Тр.Укр.НИИ физической культуры. - Харьков,1959. - с.145-156.
117. Матова М.А. Формирование асимметрии и симметрии зрительного восприятия в процессе практической деятельности человека. -Вопр. психологии, 1980. - №1. - с.64-72.
118. Медников Р.Н. К методике технической подготовки высококвалифицированных футболистов: Методическое письмо. - Минск, 1975. - 8с.
119. Неймарк М.С. Слуховые асимметрии в пространственном восприятии звука. // Ученые записки ЛГУ. - №185. - (Сер.философ. науки. - вып.6. - Психология). - Л., 1954. - С.155-142.
120. Никитин В.И. Силовая асимметрия и симметричная тренировка юных барьеристов. // Тез.докл. итоговой научно-методической конференции. - М.,1971. - С.28-51.
121. Огуренков В.И. Методика обучения технико-тактическим действиям боксеров - левшей с учетом факторов двигательной асимметрии. - Дис... канд. мед. наук. - М.,1972.
122. Огуренков В.И., Родионов А.В. Двигательная асимметрия в боксе по показателям психомоторики. - Теория и практика физич. культуры, 1975. - №6. - С.15-17.
123. Паршинова Н.И. К вопросу о функциональных асимметриях у человека. // Вопросы невропатологии и психиатрии. - Красноярск, 1974. С. 116-118.
124. Пахомов А.Ф., Израильце в А.М. Экспериментальные исследования по рациональному размещению индикационных устройств в поле зрения оператора. // Проблемы общей и индустриальной психологии. - Л., 1965. - С. 121-131.

125. Повилейко Р.П. Симметрия в технике. - Новосибирск, Б.и., 1970. - 150с.
126. Полухов А.М. Моторная асимметрия мозга в позднем возрасте. - Физиология человека, 1982. - т.8. - №1. - С.162-163.
127. Полухов А.М., Воитеяко В.П. К вопросу о возрастных особенностях правой и левой функциональной систем головного мозга человека. // Функциональная асимметрия и адаптация человека. - М.,1976. - С.80-82.
128. Поцелуев А. А. Асимметрия движений. - Теория и практика физической культуры, 1960. - т.25. - №27. - С. 496-498.
129. Пушкин В. И. Эвристика - наука о творческом мышлении: Над чем работают, о чем спорят философы. - М., 1967. - 270с.
130. Розе Н. А. Психомоторика взрослого человека. - Л.: Изд-во Ун-та, 1970. - 128 с.
131. Рыбалко Е.Ф. Возрастные особенности объема и структуры зрительного поля. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. - 151с.
132. Сергиевский Л. И. Содружественное косоглазие и гетерофории. - М.: Медгиз, 1951. - 244с.
133. Сеченов И.М. Очерки рабочих движений человека. - М.,1901. - 99с.
134. Симерницкая Э.Г. Доминантность полушарий. - М.: Изд-во МГУ, 1978. - 93с.
135. Ставрова Д.А. К исследованию вибрационной чувствительности// Ученые записки ЛГУ. - №185. - (. Сер. Философск. наук - вып.6: Психология). - Л., 1954. - С.127-152.
136. Староста В. Симметричные и асимметричные двигательные функции в фигурном катании на коньках: Автореф. дис...канд. - Л. - Варшава, 1965. - 20 с.
137. Суворова В.В., Матова М.А. Фантомные боли бинокулярного зрения в системе межполушарных отношений. - Вопросы психологии, 1982. - №4. - С.116-125.
138. Тетеркина Т.И. Функциональные асимметрии у больных эпилепсией. // Взаимоотношения полушарий мозга. - Тбилиси, 1982. - с.201.
139. Тюпа В.В., Райцин Л.М., Каймин М.А. Особенности динамических характеристик периода опоры в спринтерском беге. - Теория и практика физич.культуры, 1978. - №5. - с.12-16.

140. Узнадзе Д.Н. Психологическое исследование. - М.: Наука, 1966. - 449 с.
141. Урманцев Ю.А. О природе правого и левого (основы теории диссфакторов). // Принцип симметрии. - М.: Наука, 1978. - С. 180-195
142. Федорук А.Г., Доброхотова Т. А. Функциональные асимметрии человека в операторской деятельности. - Космическая биология и авиакосмическая медицина, 1980. - №5. - с.39-42.
143. Хавин А.Б. Развитие полушарной доминантности до речи в онтогенезе. // Функциональная асимметрия и адаптация человека. - М., 1976. - С.: 105-106.
144. Членов Л.Г. Леворукость. - БМЭ - 2-е изд. - М., 1960. - т.15. - с. 305-306.
145. Шафрановский И.М. Симметрия в природе. - Л.: Недра, 1968. - 184 с.
146. Шубенко-Шубина И.Е. Апрактогностический синдром при сосудистом поражении правого полушария головного мозга. - ... канд. мед. наук. - Баку, 1970. - 525с.
147. Шубенко-Шубина И.Е. Связь нарушений адекватности восприятия в кожном анализаторе с вариантами межполушарной асимметрии головного мозга. - Журн.невропатол.и психиат., 1978. - №12. - С. 1814-1817.
148. Эрдели А.Д. Исследование функциональной асимметрии тактильного восприятия. - Вопросы психологии, 1979. - №2. - С. 126-131.
149. Ялтинский Г.А., Ильина С.А. Почему бинокулярная острота выше монокулярной. - Русск.офтальм.журн., 1950. - т. 11. - №1. - С. 29-41.
150. Ярбус А.Л. Роль движений глаз в процессе зрения. - М., 1965. - 166с.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТ ЦЕНТРАЛЬНО-ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

В.Ф.Фокин

НИИ мозга РАМН, Москва

Симметрия и асимметрия являются проявлением фундаментальных свойств материального мира, присущих живой и неживой природе. В свое время П. Кюри (1894) обосновал принцип сохранения симметрии: симметрия физического тела, находящегося в некотором пространстве, определяется симметрией этого пространства. Исходя из этого, в зеркальной симметрии многих животных и человека можно видеть принцип сохранения симметрии, поскольку физическое пространство, в целом, симметрично. При этом и нарушение симметрии, проявляющееся у животных и человека, согласно этому же принципу, также должно отражать нарушение симметрии в окружающем физическом мире. Заложено ли в самом пространстве различие между правым и левым? Долгое время эквивалентность правого и левого не ставилась под сомнение. Считалось, что правое и левое есть просто проблема выбора (Е. Вигнер, 1971; Ю.В. Таммару, 1978 и др.). Однако, начиная с 50-х гг. 20 века стали появляться работы, которые показали, что в микромире, по крайней мере, для одного вида взаимодействия - слабого, существует неравноправность правого и левого (Р. Фейнман с соавт., 1966).

На уровне молекул еще со времен Л. Пастера известны так называемые лево- и правовращающие формы белков и аминокислот. Эти формы различаются по своим физико-химическим характеристикам. Причем все белки животных и человека построены только из левовращающих форм аминокислот (К. Фолсом, 1982; и др.).

Асимметрия появляется и на уровне отдельных клеток, в частности, на уровне нейронов. Так, имеются данные о спиралевидном росте отростков нейронов в культуре ткани из левой и правой сетчатки золотой рыбки (Н. Неасок, В. Агранов, 1977). Причем направление закрученности отростков было одним и тем же в обоих случаях, и на это направление не влияло ни сила тяжести, ни магнитное поле, ни силы Кориолиса.

Отклонение от зеркальной симметрии обнаружено на уровне беспозвоночных, где асимметрия наблюдается и в соматической, и в нервной организации таких животных, как крабы, моллюски и т.п. (F. Nottebohm, 1979), а также всех позвоночных, у которых асимметрия наблюдается, главным образом, в размерах и функции внутренних органов.

Рассматривая с эволюционных позиций симметричную организацию живой природы, следует подчеркнуть наличие прогрессивно уменьшающегося разнообразия форм симметрии. Уже у некоторых беспозвоночных и практически у всех позвоночных сохраняется только одна форма симметрии - билатеральная, или зеркальная, при которой наблюдается значительное сходство между правыми и левыми половинами тела и некоторыми парными органами, в частности, правым и левым полушарием головного мозга. Однако функции парных органов не всегда идентичны по своей структурно-функциональной организации и это ярко проявилось в различиях функций правого и левого полушария головного мозга человека.

Морфологическая асимметрия головного мозга

У низших позвоночных (миног, рыб, лягушек и рептилий, а по некоторым данным и у крыс) значительная асимметрия наблюдается на уровне межоточного мозга, в частности, хабенулярных ядер. Эти различия зачастую настолько заметны, что не нуждаются в статистической обработке. Однако у этих видов отсутствует единая латерализация. Например, у лягушек лучше развито левое ядро, у миног - правое и т.п. (F. Nottebohm, 1979). Показана, что эта асимметрия определяется, в основном, генетическими факторами (M.L. Concha, S.W. Wilson, 2001).

У птиц асимметрия в зрительной системе вероятно определяется асимметрией комиссуральных связей. Так у голубей к левому п. 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 (O. Gunturkun et al., 1998).

У млекопитающих основное внимание исследователей привлекала асимметрия в развитии корковых образований. Такая асимметрия была найдена у кошек, обезьян и у человека. 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 (D.P Cain., J.A Wada, 1973). 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). Интересно, что эти предположения позже были отчасти подтверждены при анализе нейронной активности в 21 поле (А.В. Болотов, 2001).

У высших обезьян область представительства правой передней конечности достоверно больше, чем левой (W.D. Hopkins, D.L. Pilcher, 2001).

Основное внимание исследователей было обращено на поиск морфологических различий у человека. Поскольку наиболее заметным функциональным феноменом является латерализация нервных центров речи, внимание исследователей было сосредоточено на изучении различий в височных областях. N. Geschwind, W. Levitsky (1968) описали заметные анатомические различия между выделенными ими участками правой и левой височной доли. Различия наблюдались также и в размерах цитоархитектонических полей, правда не всегда латерализация этих различий одинакова для всех субъектов, Все же в целом асимметрия полей входящих в состав моторных и сенсорных речевых зон, выше примерно в полтора раза, чем асимметрия в других областях мозга. При обследовании мозга 100 человек обнаружено, что у 87 - левый пирамидный тракт больше и пересекается раньше, чем аналогичный - правый пирамидный тракт (P. Jakoblev, P. Rakic, 1966). Асимметрию в системе двигательного анализатора обнаружила также С.Б. Дзугаева (1975). В морфологических исследованиях сотрудников Института мозга РАМН Е.П. Кононовой, И.Д. Станкевич, С.М. Блинкова, И.С. Преображенской и др. еще в 30-е годы была показана морфологическая асимметрия в организации цитоархитектонических полей у человека, особенно стабильно проявляющаяся в речевых зонах коры. Кроме того, большой интерес и в настоящее время представляют данные о возрастной динамике цитоархитектонических различий, достигающих максимальной величины к 12 годам. В настоящее время морфологическая асимметрия успешно исследуется И.Н. Боголеповой с сотр.(2001). Эти данные хорошо согласуются с нейропсихологическими наблюдениями о динамике различных видов функциональной межполушарной асимметрии у человека.

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 (С. Cantalupo, W.D. Hopkins, 2001). Наиболее существенную роль играют, по-видимому, микроколонки в области *planum temporale*, поскольку их организация различна в правом и левом полушарии у человека, но не у обезьян (D.P. Vuxhoeveden et al., 2001). По-видимому, центры вокализации у низших видов обезьян нелатерализованы (U. Jurgens, P. Zwirner, 2000).

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 обнаружена у мужчин, но не у женщин (A. Dorion et al., 2000). У собак, предпочитающих использовать правую лапу в инструментальных реакциях размеры задних отделов мозолистого тела были больше, чем у животных с левосторонней моторной преференцией (A.A. Aydinlioglu et al., 2000). Недоразвитие мозолистого тела коррелирует с левшеством у мышей (S. Schmidt et al., 1991).

Найдены межполушарные различия в регуляции вегетативных функций. Предполагается большее влияние правого полушария на деятельность эндокринных желез, иммунитет и т.д. (В.В. Абрамов, 1991; I. Gerendai, B. Halasz, 2001)

Подводя итоги морфологическим различиям у животных и человека, обладающих билатеральной симметрией, следует заметить, что в некоторых случаях морфологическая асимметрия нервной системы хорошо выражена, но соответствующая ей асимметрия в поведении животных не обнаружена. Например, у лягушек, рептилий и рыб. В других случаях наблюдается обратное несоответствие между значительными, бросающимися в глаза различиями в функциональной организации, например, речи у человека или центров вокализации у некоторых певчих птиц при малой выраженностью морфологических различий. На это обращали внимание ряд исследователей. Видимо, поиск морфофункциональных корреляции требует дальнейшей разработки методов морфологического анализа.

Проблема функциональной межполушарной асимметрии и вопросы терминологии

Впервые современная постановка проблемы функциональной межполушарной асимметрии (ФМА) у человека возникла после работ Р. Вгоса (1861), W. Ogle (1867), К. Wernicke (1874), Н. Bastian (1882) и др., показавших латерализацию речевых функций у человека. Так как многие исследователи обращали внимание на связь афазии с правосторонней гемиплегией, и кроме того, было показано, что правосторонние поражения у левой могут проявляться в виде моторной или сенсорной афазии (Н. Jackson, 1874), то было высказано предположение о связи право - и леворукости с локализацией речевых центров. С тех пор многие исследователи оценивают правшество и левшество исходя из моторной асимметрии.

Необходимо разобраться, насколько право- и леворукость связаны с локализацией речевых центров. Из общих соображений понятно, что в мозге разные нервные центры могут быть связаны между собой. Поэтому неудивительно, что моторная и сенсорная асимметрия находятся под взаимным влиянием асимметрии речевых центров. Однако эта взаимосвязь далеко не очевидна. Имеется достаточно данных (Э.Г. Симерницкая, 1978) о том, что нет жесткой связи между ведущей рукой и локализацией речевого центра, считается, что у истинных праворуких речевой центр всегда расположен только в левом полушарии, хотя и этот вопрос не является бесспорным (С. Zangwill, 1960). У большинства левшей и амбидекстров также наблюдается локализация центра речи в левом полушарии. Наличие речевых центров в правом полушарии показано у левшей в 20-25% случаев, билатеральное представительство - примерно в 15%, случаев (Е. Warrington, 1969). У праворуких локализация

речевых центров в правом полушарии наблюдалась намного реже, чем у леворуких в левом. Следует заметить, что в целом латерализация функции у леворуких и амбидекстров выражена слабее, чем у праворуких (W. Penfield, L. Roberts, 1959). По современным данным представленность языковых функций в левом полушарии и праворукость достоверно коррелируют между собой ($r = 0,71$) (D.W. Loring et al., 2000).

На основании приведенных литературных данных некоторые авторы заключают, что связь между ведущей рукой и локализацией речевого центра носит вероятностный характер. Если сопоставить факты о преобладании право- и леворукости с распределением людей, имеющих ведущий правый или левый глаз, то окажется, что число праворуких, имеющих правый ведущий глаз, составляет немногим более 40%, в остальных случаях обнаруживается либо моторное левшество и правый ведущий глаз, либо праворукость и левый ведущий глаз либо леворукость и левый ведущий глаз (Е.В. Гурова, 1967). В настоящее время не существует четких представлений и о количественном соотношении людей, имеющих ведущий правый или левый глаз. По некоторым данным, распределение симметрично, по другим - имеется больше «правоглазых». Многие авторы не видят коррелятивной связи между ведущим глазом и ведущей рукой (В.М. Мосидзе с соавт., 1977; P. Gaillard, 1979-1980 и др.) и полагают, что различные функции латерализованы независимо друг от друга. Это обстоятельство вынуждает исследователей определять функциональную асимметрию для каждого анализатора и моторных центров отдельно. Поэтому, строго говоря, нет оснований утверждать, что право- и леворукость, или право- и левоглазость, или даже объединение этих показателей может жестко определять локализацию речевых центров, хотя вероятность того, что праворукий

субъект с правым ведущим глазом имеет локализацию речевых центров в левом полушарии весьма велика. Часто такой ложный детерминизм связан с чисто практическими соображениями, поскольку по клиническим данным у 95% всех праворуких левое полушарие является доминантным по речи и языку. При использовании современных компьютерных технологий в частности функционального ядерного магнитного резонанса, действительно показано, что речевые функции у абсолютного большинства праворуких мужчин расположены в левом полушарии, тогда как примерно у половины праворуких женщин эти функции представлены в обоих полушариях (E.M. Vikingstad et al., 2000).

Представляется вероятным, что асимметрия речевых центров влияет определенным образом на функциональную моторную асимметрию, тем более, что некоторые высшие психические функции реализуются благодаря движениям рук. Поскольку у человека экспериментально отделить исследования моторной асимметрии от речевой не всегда возможно, то для изучения моторной асимметрии полезным оказываются исследования на животных (приматах и субприматах), лишенных речевых функций. Термины «правша» или «левша» по отношению к животным имеют иной смысл, связанный только с моторной или сенсорной асимметрией. Возможность эволюционного подхода к изучению моторной, а также сенсорной асимметрии была показана в работах последних двух десятилетий, выявивших аналоги моторной функциональной асимметрии не только у приматов, но и у субприматов. При этом можно предполагать наличие

определенного сходства в нейрофизиологической организации моторной и сенсорной асимметрии у человека и животных, поскольку показано в частности, участие в такой организации гомологичных нервных центров.

Роль генетических и средовых факторов в происхождении функциональной межполушарной асимметрии

Каков источник морфологической и функциональной асимметрии у человека и животных? Исследуя эту проблему, различные авторы уделяли внимание в основном двум факторам: наследственному и влиянию окружающей среды. В настоящее время нет сомнения, что оба эти фактора являются существенными, однако их роль до конца не изучена. Наиболее известной попыткой с позиций классической генетики объяснить явление преобладающего правшества и локализации центров речи в левом полушарии у человека являются работы М. Annett (1964-1978), которая 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 множество форм, встречающихся в человеческой популяции. В последнее время эта гипотеза была усложнена представлениями о непрерывном характере распределения асимметрий (М. Annett, 2000). К сожалению, большое количество данных свидетельствует о том, что дело обстоит более сложно. Так, исследования монозиготных близнецов показали, что у них можно наблюдать, и не слишком редко, зеркальные различия ряда признаков, в том числе право- и леворукость (J. Levy, 1977). R. 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. 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 наибольшее число сторонников (А.М. Залышкин, 1976; J. Levy, 1977). Большинство авторов полагают, что асимметрия окружающего пространства в эмбриогенезе и асимметричное развитие кровеносной системы является теми факторами, которые решающим образом преформируют латерализацию центров речи и моторных центров. Ряд авторов поддерживает представления о том, что доминантность речи и моторная преференция обеспечивается двумя различными генетическими факторами (S. Butler et al., 1977).

Окружающая среда играет существенную роль в формировании ФМА уже в антеннатальный период (V. Denenberg et al., 1991). В постнатальном онтогенезе решающая роль окружающей среды на формирование моторной асимметрии показана многими авторами на человеке, и на животных. Под влиянием социокультурных факторов (J. Levy, 1977) количество левшей, проживающих в США, увеличилось к 1972 г. примерно в 5 раз по сравнению с 1932 г. В работах R. Collins (1975) доказано, что асимметрия сенсорного пространства вызывает направленное асимметричное использование передней конечности. В зрительной коре вследствие асимметрии окружающей внешней среды формировались нейроны, рецептивные поля которых имели ориентацию, соответствующую асимметрии окружающего пространства (R. Freeman, J. Pettigrew, 1973).

Таким образом, имеющиеся в настоящее время данные указывают на существенную роль врожденных факторов в формировании функциональной асимметрии. Но по многочисленным данным, такая наследственность вряд ли закодирована в ядерной ДНК. Исследователи полагают, что существенная роль в формировании латерализации принадлежит цитоплазматическим влияниям, особенностям эмбриогенеза и асимметрии окружающей среды. Генетически, вероятно, определяется степень выраженности функциональной асимметрии, и возможно, как указывал А.Р.Лурия (1973), способность к компенсаторным изменениями функциональной межполушарной асимметрии.

Моторная асимметрия у животных

У животных имеет место сенсорная и моторная асимметрия. Например, в последнее время появились убедительные данные о преимущественном использовании правого или левого глаза у птиц, рептилий и рыб (G. Vallortigara, et al., 2001). Тем не менее, у животных наиболее подробно изучена функциональная моторная асимметрия. Поэтому для более полного рассмотрения эволюционного аспекта функциональной асимметрии целесообразно подробнее остановится на моторной асимметрии. Имеются работы, указывающие на наличие моторной асимметрии у низших позвоночных, в частности, на миногах показана асимметрия ретикулоспинальных рефлексов (P.V. Zelenin et al., 2000). Значительно больше публикаций посвящено млекопитающим: грызунам (мыши и крысы), кошкам и приматам.

Широко известны работы G. Peterson (1934) и R. Collins (1969-1975), в которых было показано, что всех мышей удается разделить на группы правой, левой и амбидекстров в зависимости от частоты использования передней лапы в пищедобывательном поведении. При нарушении симметрии пространства, которое создавалось смещением кормушки к одной из боковых стенок камеры, количество левшей или правой резко возрастало в зависимости от того к какой, правой или левой, стенке смещалась кормушка. Впоследствии такой способ определения преференции ведущей конечности использовали многие

авторы. Аналогичные результаты были получены в опытах на мышах (В.Л. Бианки, Е.Б. Филиппова, 1976), кошках (W. Webster, 1972). Этим же методом выявлена моторная асимметрия передних конечностей у резусов (R. Deuel, N. Dunlop, 1980): у 18 из 28 животных была обнаружена преференция одной из лап, сохраняющаяся в течение не менее четырех дней, при этом количество правой и левой было примерно одинаково. При создании асимметричной среды, аналогично опытам R. Collins, формировалась направленная преференция одной из лап. В работе Е.П. Ильина (1961) показано, что количество правой и левой у обезьян является примерно одинаковым, и сравнительно малочисленную группу (менее 10% всего количества проанализированных обезьян - 183) составляют амбидекстры. У павианов существует, по-видимому, более выраженная специализация полушарий (S. Butler, F. Francis, 1973). Асимметрия задних конечностей у приматов менее заметна, так, не была обнаружена латерализация походки у интактных белых обезьян (J. Levy et al., 1980). S. Glick et al., (1975-1979), действуя веществами, влияющими на дофаминэргическую систему (апоморфином, фенамином и др.), заметили, что при этом крысы вращаются либо в правую, либо левую сторону; авторы полагают, что направление вращения связано у этих животных с моторной преференцией. Предположения основаны на том факте, что большинство крыс нажимали на рычаг той лапой, в сторону которой вращались. Обучение крыс в Т-образном лабиринте показало, что животные предпочитали какую-либо одну сторону лабиринта. При этом наблюдалась строгая корреляция между предпочитаемой стороной лабиринта и направлением вращения. Как у низших, так и высших млекопитающих показана асимметрия по показателям нервно-мышечной возбудимости конечностей (Н.И. Яковлева, 1970). Кроме того, асимметрия дофаминэргической системы в лобных отделах связана с особенностями эмоционального поведения крыс самцов, а в стриатуме у лисиц (Л.Н. Трут с соавт., 2000; С.М. Thiel, R.K. Schwarting, 2001). В настоящее время есть основания полагать, что механизм моторной асимметрии у человека также в значительной мере связан с нигростриарной дофаминовой системой (Fuente-Fernandez de la R., 2000).

Однако не у всех видов в равном количестве встречаются животные, предпочитающие правую или левую сторону. Так, у золотистых хомяков особи, которые предпочитают правую сторону, встречаются в 3-4 раза чаще, чем предпочитающие левую (T. Gierl, H. Distal, 1980). Авторы помещали хомячков на неширокую доску, находящуюся над двумя половинами камеры, при этом хомяки могли спускаться в левую либо в правую сторону. Контрольные опыты показали, что предпочтение одной определенной стороны у хомячков - скорее всего эндогенной природы так как создание пространственной асимметрии (опускание или поднимание пола в одной из камер) мало влияло на сторону предпочтения. По данным Л.П. Павловой (1999) количество кроликов вращающихся в правую сторону было в два раза больше, чем в левую. Примерно такое же соотношение было между количеством животных с правым и левым «ведущим глазом». Моторная асимметрия у приматов показана во многих работах (R. Brooker et al. 1981; J. Cole, 1955).

То, что неравнозначность левой и правой половины пространства может способствовать асимметричному использованию передней конечности, в общем, легко объяснить целесообразным характером такой асимметрии. В то же время существуют работы, которые показывают, что качество среды в раннем возрасте может сказаться и на формировании ФМА. Например, если котят содержать в так называемой обогащенной среде, они чаще предпочитают левостороннее направление движения в тесте открытого поля (G. Sherman, 1980). Котята же, содержащиеся в обедненной среде, не отдавали предпочтения какой-либо стороне. Автор предположил, что выбор левого направления определялся большей активностью правого полушария, поэтому обогащенная разнообразными раздражителями среда оказывает основное влияние на правое полушарие. В работах, выполненных на крысах (V. Denenberg et al., 1978-1981), также доказано, что обогащенная среда оказывает влияние преимущественно на активность правого полушария.

Имеется сообщение о влиянии ориентации экспериментальной камеры по странам света на выбор кормушки в Т-образном лабиринте у золотистых хомячков (Г.В. Золотов, 1980).

В наших экспериментах (В.Ф. Фокин, 1982) у кошек вырабатывали инструментальную реакцию удара передней лапой по мишени для предотвращения болевого раздражения, которое наносилось симметрично в область носа. Животные по своему выбору могли использовать правую или левую переднюю конечность. В первый день выработки рефлекса и последующие дни кошек «левшей» было примерно в два раза больше, чем «правшей», сокращалось только количество «амбидекстров». Процесс обучения избеганию болевого раздражения шел параллельно с усилением моторной преференции, однако между двумя процессами не было обнаружено статистически достоверной корреляции. Последнее обстоятельство указывает на то, что выработка условного рефлекса и формирование моторной асимметрии – это два разных процесса обучения.

Рассмотрим процесс формирования моторной асимметрии более подробно. Животное в первом опыте, как правило, не проявляет полностью сложившуюся функциональную асимметрию, она формируется в результате последовательного воспроизведения инструментальной реакции, причем начальная вероятность использования доминантной конечности (P_0) лишь незначительно превышает вероятность употребления субдоминантной (у кошек правшей $P_0=0,56$, у кошек левшей $P_0=0,57$).

Анализ закономерностей формирования моторной асимметрии позволил высказать предположение, что усиление моторной преференции происходит в результате активности именно доминантной конечности, а аналогичная активность противоположной лапы не влияет на уровень моторной латерализации. Эта гипотеза была статистически проверена с помощью критерия Хи-квадрат. В дальнейшем, используя стохастические модели Р. Буша и Ф. Мостеллера, мы показали, что существует линейная зависимость между вероятностью использования животным доминантной конечности и

вероятностью (частотой) ее предыдущего употребления в инструментальных реакциях. Уравнения, описывающие вероятность удара по мишени доминантной лапой, имеют вид:

$$\text{для кошек правой} P_{n+1} = 0,94P_n + 0,06,$$

для кошек левой $P_{n+1} = 0,92P_n + 0,08$, где P_n и P_{n+1} - вероятность использования доминантной лапы в n и $n+1$ -испытаниях. Сопоставление модельных и экспериментальных данных показало высокую достоверность сходства между ними ($P > 0,95$).

Если ноцицептивное раздражение наносилось асимметрично – в лапу животного, то это приводило, за малым (менее 10%) исключением, к инструментальному ответу той лапой, которая подверглась болевому раздражению.

Рассматривая работы по функциональной асимметрии в исторической перспективе, можно сказать, что изучение моторной асимметрии у животных прошло три этапа. На первом этапе отрицалось существование стойкой моторной преференции у животных. На втором этапе, под влиянием многочисленных наблюдений, большинство авторов стали признавать существование стабильной моторной асимметрии, но полагали, что она не является видоспецифической, и в популяции, в целом, число особей, предпочитающих правую сторону, примерно соответствует тому количеству, которое предпочитает левую (В.Л. Бианки, 1979; Е.П. Ильин 1961). Эту особенность считали принципиальной при сравнении моторной асимметрии у человека и животных - действительно, такой яркой асимметрии в предпочтительном использовании передней конечности, которая наблюдается у человека (по данным разных авторов, 88-98% всех людей - праворукие), большинство животных не проявляет.

Однако в настоящее время у ряда видов найдена достоверная моторная асимметрия одного знака, характерная для большинства животных этого вида; кроме того, у некоторых исследованных видов птиц и обезьян центр вокализации находится преимущественно в левом полушарии, в чем видится прямая гомология с локализацией речевого центра у человека (F. Nottebohm, 1977; S. Walker, 1980; J. Warren, 1980). Таким образом, в ФМА и моторной асимметрии, в частности, не найдено принципиальных проявлений, существующих только у человека и полностью отсутствующих у животных (J. Warren, 1980). Это обстоятельство дает основание полагать, что нейрофизиологические и другие механизмы, обеспечивающие функциональную асимметрию, окажутся близкими у человека и животных. В частности, серьезным фактором, влияющим на организацию ФМА являются комиссуральные связи, а также каналы проведения афферентной информации.

Функции мозолистого тела и других комиссуральных систем

Прежде чем рассматривать проявления функциональной асимметрии в различных аспектах, необходимо подчеркнуть, что асимметрия функций больших полушарий во многих случаях совсем незначительна по сравнению с их симметричной деятельностью. Симметрия и отклонение от нее - две стороны одного процесса, которые особенно заметны при изучении работы симметричных нервных центров. Можно предположить, что появление полушарий явилось предпосылкой усиленного развития функциональной асимметрии. Наличие асимметрии и комиссуральных связей формируется начиная с амфибий. Наличие развитых комиссуральных связей отражает возможность билатерального симметричного взаимодействия и дает основу для совместной и раздельной деятельности парных нервных центров.

Относительные размеры мозолистого тела по сравнению с отделами мозга, занятыми преимущественно обеспечением вегетативных функций, прогрессивно возрастают, достигая наивысшего развития у человека. Тем не менее значение симметричной организации мозга и комиссуральных систем долгое время оставалось неизвестным. На это обращал внимание еще И.П. Павлов (1923), который писал: "Что значит эта парность? Как понимать? Как представлять себе одновременную деятельность больших полушарий? Что рассчитано в ней на замещаемость, какие выгоды и излишки, дает постоянная соединенная деятельность обоих полушарий?" Основное внимание исследователи павловской школы уделяли содружественному функционированию полушарий в обеспечении надежной работы мозга и межполушарному взаимодействию при пространственном анализе раздражителей. В ряде исследований проявился интерес и к комиссуральным связям (И.П. Павлов, 1923; К.М. Быков, А.Д. Сперанский, 1924; К.С. Абуладзе, 1949; Э.Ш. Айрапетянц, В.Л. Бианки, 1964 и др.).

Так, в работах учеников И.П. Павлова (К.М. Быков, А.Д. Сперанский, 1924), задолго до работ Р. Сперри, на собаках с перерезанным мозолистым телом

показана роль этой комиссуры в переносе сенсорной информации. Касаясь этой темы, И.П. Павлов писал: "Очевидно, чрезвычайно ценные и обильные результаты дадут опыты с условными рефлексам на животных при уничтожении комиссуральных связей между полушариями - опыты, которые у нас на очереди". Дальнейшее развитие изучения парной работы больших полушарий полностью подтвердило мысль И.П. Павлова. В лаборатории В.Л. Бианки роль парной деятельности изучалась преимущественно в двух аспектах. При выполнении животным пространственного анализа раздражителей показана необходимость совместной работы двух полушарий. Причем для животных, стоящих на более высоких ступенях эволюционной лестницы, значение такого механизма анализа прогрессивно возрастало. И второй аспект, связанный с компенсаторными возможностями мозга: при повреждении участка мозга его функции брал на себя симметричный нервный центр, интересно, что при пространственном анализе в деятельности полушарий на первый план выступает функциональная асимметрия, которая существенно уменьшается в случае перерезки мозолистого тела. Из этих работ следует, что ФМА выступает как фактор пространственного анализа сигналов при их асимметричной подаче. В связи с этим представляет интерес сообщение об асимметричном распределении каллозальных нейронов в полушариях головного мозга (Ф.Н. Макаров, 2001). Однако в силу причин методического и концептуального характера вопрос о нейрофизиологическом изучении функциональной асимметрии в этих работах не ставился.

Опыты, по так называемым, односторонним рефлексам (К.С. Абуладзе, 1961) и опыты, в которых животные осуществляли симметричный: выбор, послужили также основой для анализа нейрофизиологических механизмов ФМА. Было замечено, что одностороннее подкрепление мясо-сухарным порошком индифферентного раздражителя вызывает у собак выделение слюны преимущественно на стороне подкрепления. С. целью выработки односторонних рефлексов К.С. Абуладзе выводил наружу симметричные участки задней трети языка животных, подшивая их к коже над нижней челюстью, с сохранением иннервации и кровообращения. Под влиянием безусловного раздражителя в зависимости от силы раздражения выделение слюны происходило исключительно или преимущественно на этой же стороне. При выработке условного рефлекса выделение слюны также наблюдалось преимущественно на стороне подкрепления. Эти эксперименты, а также многие другие опыты показали возможность выработки рефлекса, центральные механизмы которого функционируют асимметрично хотя принципиальных отличий в этих рефlekсах от обычных не наблюдалось. Более удивительным представляется следующий факт: если использовать методический прием К.С. Абуладзе с выведением наружу симметричных половин языка животного, но подкрепление осуществлять симметрично, это все равно вызывает асимметричное выделение слюны, т.е. у животного изначально существует функциональная асимметрия нервных центров слюноотделения, которая может преформироваться односторонним

применением безусловного раздражителя. Аналогичные данные получены и другими исследователями.

П.К. Анохин в 1932г разработал оригинальную секреторно-двигательную методику выработки такой формы рефлекторного поведения, которая требовала от собак на определенный условный стимул совершать движение в левую или в правую сторону, хотя автор использовал метод для выявления механизмов внутреннего торможения, для нас первоочередной интерес представляет сама способность животного различать левую и правую сторону при симметричном действии условного (звукового) раздражителя.

Решающую роль в таком распознавании видимо, играет то обстоятельство, что для животного правая и левая половины пространства, по условиям эксперимента, неравнозначны. Неизвестно, существовала ли такая асимметрия в восприятии животным до эксперимента однако П.К. Анохин с сотрудниками, обнаружили, что функциональная асимметрия восприятия пространства может быть сформирована в условиях симметрии окружающей среды. Аналогичные опыты, поставленные на кошках, показали, что эти животные также способны дифференцировать правую и левую части пространства (Л.С. Гамбарян, А.А. Гарибян, 1975).

Изучение функциональной межполушарной асимметрии с помощью перерезок комиссуральных и афферентных связей

Один из самых первых и наиболее известных приемов состоит в перерезке мозолистого тела. Эта операция уменьшает полушарные связи и поэтому использовалась в клинической практике для предотвращения образования

вторичных эпилептогенных очагов. Однако в связи с малой эффективностью она была заменена глубоким расщеплением мозга, при котором кроме мозолистого тела перерезались другие комиссуральные связи: передняя и гипокампальная комиссура, межталамическая комиссура и в некоторых случаях комиссуры среднего мозга. После подобных перерезок возникал так называемый синдром разобщенных полушарий который определялся в значительной мере отсутствием межполушарного переноса. С течением времени выраженность этого синдрома уменьшалась, как полагают, по двум причинам: вследствие улучшения функциональной взаимосвязи посредством оставшихся спаек и аналогичного взаимодействия на уровне стволовых образований, а также вследствие пластических перестроек внутри каждого полушария. Наиболее часто применяемый в экспериментах и в некоторых случаях в клинике препарат мозга, получивший название split-brain состоит из комбинации глубокого расщепления мозга с рассечением хиазмы по средней линии. Впервые такой прием был использован R. Myers, R. Sperry (1953) при изучении межполушарного переноса у кошек. Этот прием позволил практически полностью обеспечить поступление зрительной информации от каждого глаза только в полушарие ипсилатеральное этому глазу, что давало возможность исследовать отдельно функции каждого полушария (T. Voneida, 1963).

Несколько позже был использован препарат, в котором глубокое расщепление мозга сочеталось с рассечением одного из зрительных трактов. Подобный препарат подробно исследовался в лаборатории Н.Н. Любимова

(Н.Н. Любимов, 1969). Сочетание перерезок комиссуральных систем по сагиттальной линии с перерезкой одного из зрительных трактов приводило к резкой асимметрии поступления зрительной информации к одному из полушарий, что с одной стороны давало возможность изучения функций изолированного полушария, с другой - создавало структурно-функциональную модель для изучения асимметричной деятельности мозга. В этом случае информация, идущая от обоих глаз, поступала в одно полушарие, а другое было почти полностью деафферентировано в отношении зрительных влияний (за исключением информации, поступающей через стволовую ретикулярную формацию). Надо сказать, что при этом наблюдаются сложные биохимические перестройки в обоих полушариях. В частности, возрастает активность опиатных рецепторов, причем больше на стороне интактного зрительного тракта, особенно в затылочной и теменной коре (R.M. Cohen et al., 2000).

В наших экспериментах перерезка зрительного тракта, а также комбинированная перерезка зрительного тракта и комиссуральных систем конечного, межучного и среднего мозга не вызвали изменений в скорости формирования инструментальной реакции. Однако если кошке была предоставлена возможность использовать для инструментальной реакции правую или левую лапу по своему выбору, кошка предпочитала конечность, контралатеральную интактному зрительному тракту в 3—4 раза чаще, чем противоположную. Инструментальная реакция этой лапой легко формируется при аппликации на нее электрокожного раздражения, даже при нанесении раздражения на противоположную конечность животное предпочитает использовать лапу, контралатеральную интактному зрительному тракту и сохранившимся зрительным полям.

Инструментальная реакция лапой, ипсилатеральной интактному зрительному тракту, формируется более медленно—на 4-5 день при ограничении подвижности противоположной конечности, а также при нанесении повторных электрокожных раздражении на ипсилатеральную лапу в случае использования кошкой в инструментальных реакциях контралатеральной

конечности. Таким образом, асимметрия многоканального проведения информации, приводящая к искусственному ограничению поступления афферентной информации в одно полушарие, есть условие, определяющее моторную асимметрию.

Анализ ЭЭГ позволяет раскрыть нейрофизиологическую природу факторов, формирующих моторную асимметрию. У животных после перерезки зрительного тракта или комбинированной перерезки зрительного тракта и комиссур переднего и заднего двухолмия реакция усвоения ритма в симметричных зрительных и сенсомоторных областях мало отличается от соответствующей реакции у интактных животных. У кошек с комбинированной перерезкой зрительного тракта и комиссур конечного, межоточного и среднего мозга наблюдается большая асимметрия ЭЭГ реакций. Тем не менее проведение зрительных влияний в полушарие, ипсилатеральное интактному зрительному тракту, сохраняется через стволовую ретикулярную формацию, что создает у оперированных животных предпосылки для формирования инструментальных навыков обеими лапами.

В соответствии с морфо-функциональной организацией мозолистого тела и других комиссуральных систем их функция состоит в передаче информации между симметричными и отчасти несимметричными пунктами больших полушарий и некоторых подкорковых образований, а также в проведении афферентной информации в полушарие и подкорковые центры из нервных центров другой половины мозга. Это позволяет комиссуральным системам участвовать в межполушарной сенсомоторной интеграции, а также в переносе энграмм памяти.

Наиболее типичная схема экспериментов по изучению переноса различных сенсорных модальностей состояла в следующем. У животного вырабатывали условный рефлекс, при котором сенсорное раздражение (зрительное, тактильное и др.) используется унилатерально в качестве условного стимула, и при сохранном мозолистом теле и других комиссурах производят аналогичную стимуляцию симметричных рецепторных поверхностей. Как правило (это было показано еще в лаборатории И.П. Павлова), в этом случае так же возникает условно-рефлекторная реакция. Затем у животных производят сагиттальное расщепление комиссур и спаек мозга и вновь повторяют эксперимент. В этом случае в зависимости от локализации и объема повреждения происходит либо полное, либо частичное нарушение переноса сенсорной информации (R. Myers, R. Sperry, 1953-1956). Однако при такой постановке опытов остается неясным, что передается по комиссуральным системам: информация определенной модальности или энграмма условного рефлекса? В настоящее время выявлена большая вероятность передачи первого вида информации. Так, в острых опытах на наркотизированных животных показано наличие транскаллозальных вызванных потенциалов как на естественное, так и на электрическое раздражение различных отделов анализаторных систем и в опытах на интактных животных, и на животных с перерезанными классическими афферентными проекциями. Например, в работе, выполненной на макаках, животные обучались осуществлять инструментальную реакцию лапой, ипсилатеральной полушарию, которое стимулировалось слабым

электрическим током (с). После перерезки мозолистого тела с помощью специальной петли у бодрствующего животного, макаки не могли осуществлять инструментальной реакции при том же виде стимуляции. С сохранным мозолистым телом животные выполняли инструментальные реакции при раздражении симметричных участков обеих полушарий. Наряду с возможностью передачи простых сигналов комиссуральные системы способны и к переносу энграмм памяти (R. Doty, N. Negrao, 1973; R. Myers, R. Sperry, 1956 и др.).

Особенно значительна роль мозолистого тела в двигательных координациях и передаче моторных навыков с одной конечности на другую. Уже при анализе первых пациентов с перерезанными комиссуральными связями большинство авторов наблюдали существующие сразу после операции несогласованные движения передних конечностей. Кроме того, воспроизведение двигательных навыков, которыми владела доминирующая рука, оказывалось затрудненным.

У шимпанзе после перерезки мозолистого тела передача моторного навыка от одной лапы к другой была почти невыполнимой. Большой интерес представляет вопрос о способности управлять двумя конечностями с помощью моторных центров, локализованных в одном полушарии. После рассечения мозолистого тела обезьяна могла выполнять инструментальные движения двумя лапами при аппликации условных стимулов на одно полушарие, можно полагать, что такое управление осуществляется при передаче моторных команд в другое полушарие по субкортикальным связям (R. Doty, N. Negrao, 1973). Широко известны классические опыты Г. Фритча и Е. Гитцига, которые после электрической стимуляции моторных центров одного полушария получали движения только контралатеральной конечностью. В то же время из морфологических данных следует, что из

двигательной коры одного полушария идут эфферентные пути не только в контралатеральное полушарие, но также и в ипсилатеральное. Обычно этим путям приписывали исключительно тормозные функции, необходимые для тонкой координации движений. Однако существуют сомнения в способности одного полушария управлять движениями обеих рук. Описаны конкретные пути передачи ипсилатеральных эфферентных влияний (J. Brinkman, H. Kuypers, 1972). В этой же работе в опытах, выполненных на семи обезьянах с перерезанной хиазмой и глубоким расщеплением всех спаек мозга до уровня дорзальной комиссуры среднего мозга включительно, показано, что оперированные животные могли выполнять простые рефлекторные движения, например, положить на какой-нибудь предмет лапу, ипсилатеральную активированному полушарию, однако тонкие координированные движения пальцев могли осуществляться только при контроле контралатерального полушария. Эти данные находятся в согласии с наблюдениями других авторов (M. Gazzaniga, 1966) В частности, показано, что при комбинированной перерезке хиазмы и комиссуральных связей с унилатеральным разрушением моторных зон одного полушария сохраняется управление обеими конечностями.

Выше указывалось на необходимость совместной деятельности больших полушарий для выполнения тонкого пространственного анализа.

Современные данные подтверждают это положение. Однако наибольшие различия между нормальными и каллозотомированными животными обнаруживаются при формировании достаточно сложных

дифференцировок, в то время как различия при восприятии простых сигналов разной модальности у интактных и оперированных животных, как правило, несущественны (M. Dennis, 1976).

Последняя функция мозолистого тела, которая представляет интерес в рамках настоящей темы, это участие в механизмах памяти. По данным D. Zeidel, R. Sperry (1974), пациенты после комиссуротомии в течение длительного времени (срок наблюдения - до 8,5 лет) страдают ухудшенной кратковременной памятью. Это отчасти происходит и с комиссуротомизированными животными, которые неспособны выработать дифференцировку при последовательном предъявлении некоторых зрительных стимулов. Хотя эта дифференцировка вырабатывалась при одновременной демонстрации изображений, комиссуротомизированным животным для пространственной или яркостной дифференцировки требуется намного больше времени, чем интактным (М.А. Макашвили, 1979).

Перерезка мозолистого тела при определенных условиях приводит к асинхронной работе больших полушарий. Однако мозг животного и человека, лишенный комиссуральных связей, обладает не только недостатками в своей деятельности. Например, обезьян с перерезкой мозолистого тела и передней спайки обучали выполнять две противоположные зрительные дифференцировки одновременно (C. Trevarthen, 1962). В большинстве случаев одно полушарие доминировало, но в некоторых случаях удавалось добиться того, чтобы две дифференцировки выполнялись одновременно. Чтобы не было интерференции при выработке противоположных цветных дифференцировок, к указанным перерезкам добавили рассечение комиссур среднего мозга и таким образом добились в значительной мере независимой и эффективной работы двух полушарий, что невозможно при сохранении мозолистого тела и других комиссуральных систем. По мнению M. Gazzaniga (1974) и некоторых других авторов, полученным на обезьянах и человеке,

расщепленный мозг может перерабатывать почти вдвое больше информации, чем интактный.

После опубликования результатов первых опытов на людях с расщепленным мозгом, выявивших качественную неоднородность полушарий, в близких методических условиях были проделаны эксперименты на субприматах, не показавшие принципиальных различий в деятельности полушарий.

Например, задачи зрительных дифференцировок кошки решали одинаково успешно правым и левым полушарием. Однако, по замечанию R. Doty, N. Negrao (1973), в этих опытах не была учтена специфическая особенность экспериментальных животных, к тому же опыты не были связаны с достаточно широким кругом проблем восприятия и переработки информации.

В настоящее время накоплен экспериментальный материал, позволяющий утверждать наличие у животных асимметрии в переработке информации обоими полушариями, в том числе и при их отдельном функционировании. Так, найдено, что перерезка хиазмы и мозолистого тела у кошек, предварительно обученных распознаванию различных фигур, обоими полушариями осуществляется по-разному (W. Webster, 1972). Причем такое распознавание выполняется лучше субдоминантным полушарием (большой процент правильных ответов; инструментальные реакции осуществляется с более короткой латентностью). У животных еще до операции, определялась ведущая лапа (по участию передних конечностей в пищедобывательных реакциях). После сагиттального расщепления хиазмы и мозолистого тела преференция лапы не менялась. Автор выявил корреляцию между ведущей лапой и полушарием, которое справляется с задачами распознавания более успешно. M. Gazzaniga (1963) в задачах зрительного распознавания у обезьян также обнаружил функциональную неравнозначность полушарий. Нейрохимическая асимметрия была показана в опытах на крысах с перерезанным мозолистым телом (S. Glick et al, 1975-1979). Обнаружено различное содержание дофамина в правом и левом стриатуме. Кроме того, у каллозотомированных крыс возростала поведенческая асимметрия. Крысы до перерезки мозолистого тела вращались в предпочтительном направлении под влиянием введения амфетамина в два раза реже, чем после операции. Кроме того, у оперированных животных обнаружена асимметрия, которой не было до операции, в содержании ацетилхолина в стриопаллидарной системе.

Перерезка мозолистого тела не препятствовала формированию моторной преференции у кошек при этом характер движений выполняемых правой или левой передней конечностью был принципиально тем, же. Тогда как у интактных животных имелись достоверные различия в двигательной активности «доминантной» и «субдоминантной» лапой (В.Ф. Фокин, 1982).

Таким образом, уже на основании этих данных, указывающих на наличие функциональной межполушарной асимметрии у животных с сагиттальным расщеплением мозга, можно предполагают структурно-функциональную неравнозначность обоих полушарий, особенно при выраженной моторной преференции.

Моторная асимметрия и пластичность

После формирования моторная асимметрия сохраняется в течение всего периода наблюдения не меняя знака. На основании этого мы предположили, что латерализация закреплена структурно и содержится в долговременной памяти животного аналогично выработанному условному рефлексу. Для проверки данной гипотезы было необходимо изучить долговременное запоминание, связанное с процессами обучения избегать электрокожного раздражения и латерализацией инструментальной реакции.

Структура долговременной памяти неоднородна, в ней выделяют 3 относительно самостоятельных категории: воспроизведение, сохранение и узнавание (С. Flores, 1972; J. Konorski, 1973, R. Atkinson, 1980). У животных о процессах воспроизведения можно судить по первой после перерыва реакции на условный стимул; процессы сохранения характеризуются общим количеством условных реакций на серию сочетаний; процессы узнавания можно тестировать по реакциям животного на дифференцировочный раздражитель.

Изучение долговременной памяти инструментального рефлекса вне зависимости от латерализации было осуществлено на 3-х группах животных: интактных кошках (I группа), кошках с комбинированной перерезкой зрительного тракта и комиссур среднего мозга (II группа) и кошках с комбинированной перерезкой зрительного тракта, конечного, межзатылочного и среднего мозга (III группа).

Эксперименты дали возможность выявить у 3-х групп лишь количественные изменения показателей долговременной памяти. Процесс воспроизведения в I группе при всех интервалах между опытами осуществлялся достоверно лучше, чем во II и III группах. У животных III группы процесс воспроизведения снижен, особенно при задержках между опытами, превышающих 10 дней. Процесс сохранения информации значимо не менялся у животных I и II групп, даже при задержках, превышающих 20 дней; у животных III группы процесс сохранения при интервалах между опытами, превышающих 20 дней, почти на 40% снижался по сравнению с уровнем процесса при задержках в 1—2 дня.

И наконец, процесс узнавания у всех 3-х групп животных менялся мало. В целом, по сравнению с интактными животными, структура долговременной памяти претерпевала наибольшие изменения у животных с перерезанным мозолистым телом.

Процессы воспроизведения и сохранения инструментального навыка изучались на кошках правшах, левшах и амбидекстрах. Оказалось, что эти категории устойчивы, и во всех трех группах не наблюдается значимой динамики показателей сохранения и воспроизведения при интервалах между опытами, не превышающих 15 дней.

Изучение долговременной памяти, связанной с моторной асимметрией, проводилось аналогичным способом на тех же животных: исследовалась сторонность 1-й после перерыва инструментальной реакции, и учитывалось количество инструментальных реакций, выполненных «доминантной» конечностью в зависимости от перерыва между опытами. Предполагалось, что эти показатели должны быть аналогичны тем, которые определяют процессы воспроизведения и сохранения информации, связанной с процессом обучения.

При задержках между экспериментами, превышающих 20 дней, у животных правой и левой не было обнаружено значимого ухудшения показателей сохранения. Наибольшим изменениям подвергся процесс воспроизведения знака моторной асимметрии. У кошек правой и левой при задержках между опытами, превышающих 10 дней, вероятность использования доминантной конечности в первой после перерыва инструментальной реакции приближалась к уровню, существовавшему до обучения. У обученных животных сразу после перерезки мозолистого тела моторная асимметрия оказалась сниженной, тогда как значения показателей обучения не изменились.

Прочность латерализованного навыка обусловлена пластичной организацией процессов моторной асимметрии в каждом полушарии. Об этом можно судить по тому, насколько легко происходит перенос моторного навыка с одной конечности на другую. После выработки инструментального навыка у

интактного животного перенос возможен при смене стороны подкрепления и ограничении подвижности конечности, ранее использовавшейся в инструментальных реакциях, или при неподкреплении инструментальных реакций этой лапой. У животных после комбинированной перерезки зрительного тракта и комиссур конечного, межзачаточного и среднего мозга перенос моторного навыка от конечности, ипсилатеральной интактному зрительному тракту, на противоположную лапу осуществляется чрезвычайно легко - при смене нанесения электрокожного раздражения, перенос же с конечности, контралатеральной интактному зрительному тракту, на ипсилатеральную лапу либо осуществляется неполностью, либо в отдельных случаях невозможен, даже при применении всех дополнительных средств воздействия (В.Ф. Фокин, 1982).

Таким образом, формирование моторной асимметрии сопряжено с пластическими перестройками в ЦНС. Долговременная память на латерализацию инструментальной реакции сравнима по своим характеристикам с долговременной памятью на сам процесс обучения избегания болевого раздражения. Сагиттальное расщепление мозга и перерезка афферентных каналов существенно влияют на организацию моторной асимметрии у животных.

Функциональное выключение одного полушария

Для изучения межполушарной асимметрии и моторной асимметрии, в частности, большой фактический материал дали методики функционального выключения одного полушария, применяемые как с диагностической целью

(проба Вада), так и с лечебной (унилатеральный электросудорожный шок). Проба Вада заключается в том, что в правую или левую сонную артерию вводится раствор амитал-натрия, что приводит к преимущественному подавлению активности одного полушария в течение определенного времени (J.A. Wada et al., 1975). Эта проба применяется для определения локализации речевого центра. С помощью этого метода было подтверждено высказанное ранее положение об отсутствии однозначной связи между ведущей рукой и латерализацией речевого центра. Введение амитал-натрия в одну из сонных артерий в большинстве случаев вызывало различия и в эмоциональных реакциях пациентов. Выключение доминантного полушария, как правило, приводило к депрессии - выключение субдоминантного полушария - к эйфорическому состоянию, кроме этого, у пациентов наблюдалось нарушение одностороннего пространственного гнозиса.

Другим способом функционального выключения полушарий мозга является использование электрошока. Впервые с лечебной целью электросудорожная терапия начала использоваться с конца 30-х годов. При этом наряду с лечебным эффектом, были обнаружены и преходящие нарушения интеллектуально-мнестической сферы; в ряде случаев эта процедура плохо переносилась пациентами. Поэтому с начала 60-х годов получила распространение щадящая разновидность электросудорожной терапии: унилатеральный электрошок. Наряду с возросшим лечебным действием этой процедуры, удалось из-за большего угнетения активности одного полушария составить представления об основных функциях, выполняемых правым и левым полушариями в процессе нормальной жизнедеятельности. С. Garrick (1978), суммируя литературные данные, определила функции доминантного и субдоминантного полушария, выявленные на основании изучения последствий применения унилатерального электрошока, следующим образом.

Функции доминантного полушария: речь и язык, сложные моторные функции, регуляция внимания, анализ текущего времени, определение концептуального сходства, восприятие деталей, кодирование в языковых

терминах. Субдоминантное полушарие выполняет следующие операции: пространственное восприятие, вычисление, творческое мышление, синтетическое конструирование пространства, определение зрительного сходства, восприятие форм, кодирование в виде образов. Таким образом, несмотря на то, что этот список неполон и по некоторым деталям может вызвать дискуссию, есть основание указать на качественную неоднородность функций обоих полушарий. Следует добавить, что так же, как с пробой Вада, после проведения электрошока над правым или левым полушарием у пациентов обнаруживается полярная эмоциональная окраска восприятия окружающего.

Нами изучались закономерности фиксации латерализованного навыка у кошек. Для этого в качестве амнезирующего агента был использован унилатеральный электрошок, препятствующий процессам консолидации и воздействующий, главным образом, на образования, непосредственно подвергавшиеся действию электрического тока (В.Л. Деглин, 1970; Р.И. Кругликов, Л.Г. Полянская, 1979 и др.). Оказалось, что после применения унилатерального электрошока нервные центры, расположенные в разных полушариях и участвующие в формировании инструментального рефлекса, неодинаково влияют на процесс воспроизведения латерализованного навыка. В зависимости от локализации электродов наблюдается разная степень воздействия на способность животного осуществлять инструментальную реакцию передней лапой. При расположении электродов в поле 4 или гиппокампе обоих полушарий эффект угнетения инструментальной реакции через 10 мин после электрошока в среднем в 1,6—1,8 раза выше при пропускании тока через доминантное полушарие, чем через противоположное. При локализации электродов в зрительной коре межполушарные различия были минимальны.

Если кошка находилась на ранней стадии обучения или была амбидекстром, применение электрошока над каким-либо полушарием способствовало формированию стойкой преференции конечности, ипсилатеральной полушарию, подвергнутому действию тока. В этом случае показатели обучения у амбидекстров могли увеличиться. Если у животного моторный навык прочно закреплен, применение унилатерального электрошока существенно не влияло на моторную асимметрию; наступало лишь кратковременное снижение уровня преференции сразу после проведения шока.

Эти факты подтверждают предположение об участии механизмов пластичности в закреплении моторной асимметрии.

После унилатерального электрошока характерная медленноволновая активность сохраняется дольше в полушарии, над которым располагались раздражающие электроды. В этом, видимо, одна из причин тех изменений моторной асимметрии у кошек с закрепленной латерализацией, которые наблюдаются сразу после судорожного припадка.

В экспериментальной нейрофизиологии интерес к судорожным припадкам, вызываемым пропусканием электрического тока, обусловлен двумя основными причинами. Это возможность в модельных условиях исследовать судорожную активность, и второе - способность электрошока вызывать ретро- и антероградную амнезию. Этот второй аспект исследован особенно подробно не только электрофизиологически, но и биохимическими и фармакологическими методами.

Определенное применение нашли методы функционального выключения полушарий посредством аппликации раствора хлористого калия. Так, В.Л. Бианки (1979), вызывавший выключение одного полушария с помощью распространяющейся депрессии или при интракаротидном введении амиталнатрия, показал, что при выработке условного рефлекса полушария у крыс не являются равноценными, сходные данные были получены А.Б. Коганом и др. (1980) на кошках при латерализации их моторных функций, связанной с выработкой инструментального пищевого рефлекса. При этом показано, что асимметричный пищедобывательный рефлекс является более кортикализированным, чем симметричные формы проявления временной связи. Была предложена методика функционального выключения зрительного тракта с помощью фокусированного ультразвука, которая также может быть использована для определения латерализации функций (В.М. Авиром с соавт., 1980).

Таким образом, при анализе литературы видна высокая эффективность методов функционального выключения полушарий или отдельных афферентных каналов для использования в экспериментах на животных по изучению ФМА. Кроме этого, в клинической практике, с помощью этих приемов было накоплено много ценной информации о функциях правого и

левого полушария при сохранных комиссуральных связях, что значительно расширяет наши представления о свойствах и организации ФМА.

Структурно-функциональная организация моторной асимметрии

Большое количество работ, посвященное исследованию вклада различных нервных образований в организацию функциональной межполушарной и, в частности моторной асимметрии, связано с изучением нервных центров экстрапирамидной системы. В уже упоминавшихся работах S. Glick et al. (1975-1979) найдено, что асимметрия в стрио-нигральной системе определяет в значительной мере двигательную асимметрию у крыс. Если у крыс разрушить хвостатое ядро на ипси- или контралатеральной вращению стороне, такие разрушения усилят вращение, вызванное введением амфетамина. Особенно значительное увеличение количества вращений вызывают разрушения хвостатого ядра, выполненные на ипсилатеральной вращению стороне. Электрическая стимуляция хвостатого ядра обуславливала вращение тела в сторону, контралатеральную стимуляции. В опытах В. Zimmerberg, S. Glick (1975) крыса в пищедобывательном рефлексе обучалась нажимать лапой на педаль и могла осуществлять инструментальное движение правой или левой лапой по своему выбору. Как правило, в таких случаях животные проявляют стойкую моторную преференцию и предпочитают нажимать на рычаг какой-либо одной лапой. Если при выполнении этой инструментальной реакции стимулировать хвостатое ядро, ипсилатеральное ведущей лапе, крыса прекращает нажатие на рычаг; при стимуляции контралатерального хвостатого ядра остановки нажатия не происходило. Кроме того, если животное нажимает на рычаг субдоминантной конечностью, то стимуляция хвостатого ядра, контралатеральное этой конечности, вызывает увеличение количества нажатий. Все эффекты заканчиваются одновременно с прекращением электрической стимуляции.

В уже упоминавшейся работе (Т. Gierl, Н. Distel, 1980) замечено, что можно изменить знак моторной преференции с помощью разрушения хвостатого ядра, произведенным на стороне, контралатеральной предпочитаемой (в большинстве случаев это в левой половине мозга). Подобный же эффект вызывает совместное разрушение хвостатого ядра и сенсомоторной коры, тогда как изолированное разрушение сенсомоторной коры, а также

разрушение хвостатого ядра и сенсомоторной коры на ипсилатеральной (правой) стороне не вызывают изменения знака моторной преференции.

Устойчиво изменить ее знак удавалось у резусов при разрушении ассоциативной коры с одной стороны (A. Cupello et al., 1981), а также при одностороннем удалении передних отделов коры у крыс (G. Pearson, R. Robinson, 1981).

Для определения участия нервных центров в регуляции моторной асимметрии необходимо учитывать пластичность нервной системы. Так, латерализованное повреждение передних и теменных областей коры эффективно влияло на преференции только у взрослых крыс с несформированным моторным навыком. У молодых крыс аналогичное поражение не препятствовало направленному формированию преференции под влиянием асимметрии окружающего пространства (A. Castro, 1977).

Некоторые авторы пытались проследить пути, ответственные за появление вращения после введения амфетамина. Это делалось путем унилатерального введения 6-оксидофамина и разрушения дофаминэргического nigrostriального пути (M. Dennis, 1976). Через две недели введение апоморфина вызывало вращение животных. Разрушение внутренней капсулы на протяжении промежуточного и среднего мозга достоверно снижало число вращений. Морфологическими методами было найдено, что эфферентные нейроны, аксоны которых разрушались, оканчивались в черном веществе. На основании этого авторы считают, что стрионигральные волокна участвуют в поддержании вращения, но дальнейшие пути, по которым распространяются

эфферентные влияния, неизвестны. Черное вещество в свою очередь посылает аксоны в средний мозг и посредством тектоспинального пути может оказывать влияние на двигательную активность животного. Однако удаление верхних бугорков четверохолмия (A. Crossman, Sambrook, 1978) не изменяло количества вращений, вызванных апоморфином. Кроме того, маловероятно, что эфферентные пути управляющие вращением, проходят через моторную кору, например, при активации бледного шара, таламуса и моторной коры на ипсилатеральной стороне. Удаление моторной коры с двух сторон не препятствовало вращению. Авторы полагают, что в организации вращения может принять участие небольшой путь, идущий от бледного шара и черного вещества в тегментум.

При выработке инструментальной активно-оборонительной реакции у кошек и регистрации ЭЭГ от подкорковых образований экстрапирамидной системы (скорлупа, бледный шар, ограда), а также от той части внутренней капсулы, в которой содержатся волокна, идущие от корковых областей к экстрапирамидным нервным центрам, регистрируется реакция усвоения ритма большей амплитуды, в образованиях, расположенных на стороне доминантного полушария, чем на противоположной.

По данным анализа ЭЭГ существует асимметрия распределения корреляционных связей между экстрапирамидными центрами обеих половин головного мозга и корковыми областями. Правые и левые образования экстрапирамидной системы более тесно связаны с корковыми областями правого полушария, чем с соответствующими областями левого. Клиническая практика подтверждает наличие подобной асимметрии (А.М. Вейн с соавт., 1981). В наших экспериментах у кошек правой и левой при осуществлении инструментальной реакции амплитудный спектр ЭЭГ, зарегистрированный от экстрапирамидных образований, изменялся

достоверно чаще на доминантной стороне, чем на субдоминантной. Таким образом, приведенные выше данные указывают как на наличие функциональной асимметрии в образованиях экстрапирамидной системы, так и на различную связанность этих центров с корковыми областями обоих полушарий.

Для изучения роли подкорковых образований экстрапирамидной системы в регуляции моторной асимметрии проводилась коагуляция этих образований на стороне, контралатеральной ведущей конечности. Связь между моторной асимметрией и различными образованиями экстрапирамидной системы неодинакова. После коагуляции скорлупы и ограда наблюдалось преходящее нарушение моторной преференции, заключавшееся в достоверном уменьшении использования ведущей конечности в инструментальных реакциях. Животные в течение 2—3-х дней после коагуляции вели себя как амбидекстры. Через 3—4 дня значения обоих показателей восстанавливались. При этом способность животного с помощью инструментальной реакции избегать электрокожного раздражения практически не снизилась.

Несколько иная картина происходила после поражения бледного шара. Уровень обученности животного также оставался почти на том же уровне, а моторная асимметрия значительно менялась, вплоть до перемены знака, и эти изменения имели необратимый характер. Стабильный сдвиг уровня моторной преференции наблюдался нами и при комбинированном повреждении нескольких образований экстрапирамидной системы.

Влияние коагуляции волокон внутренней капсулы на поведенческие показатели зависели от сроков предшествовавшего обучения. Если коагуляция проведена на животном после кратковременного обучения (2-3 дня), радикально менялась моторная асимметрия, если же кошка обучалась в течение 2-х и более недель, то практически никаких изменений показателей обучения и преференции не было. Однако вне зависимости от того, произошла или нет смена моторной преференции, компенсаторный процесс во всех случаях восстанавливал высокий уровень функциональной моторной асимметрии

Таким образом, ясно, что образования экстрапирамидной системы принимают активное участие в организации функциональной моторной асимметрии, и относительно немного влияют на показатели условно-рефлекторного обучения.

Электрофизиологическое исследование функциональной межполушарной асимметрии

В настоящее время межполушарная асимметрия изучается различными электрофизиологическими методами. К методам, традиционно используемым в нейрофизиологии, относится изучение электроэнцефалограммы, особенно у человека, которое в применении к проблеме ФМА ведется уже в течение нескольких десятилетий. Достаточно часто используют метод вызванных потенциалов (ВП); изучение медленные изменения потенциала, связанные с каким-либо событием, чаще всего с речью или движением правой или левой руки и т.п. В наших исследованиях большое внимание было уделено изучению уровня постоянного потенциала (УПП) в связи их способностью при определенных условиях отражать интенсивность энергетического метаболизма головного мозга.

Электроэнцефалограмма

В электроэнцефалографических реакциях (визуально или после соответствующей компьютерной обработки) можно обнаружить асимметрию характеристик ЭЭГ, зарегистрированную от одноименных корковых формаций правого и левого полушария как в состоянии покоя, так и при различной стимуляции (Е.А. Жирмунская с соавт., 1981; И.И. Гончарова, 1991; К. Osborn, A. Gale, 1976 и др.). Активность доминантного (по речи) полушария обладает меньшей амплитудой альфа-ритма и по некоторым данным большей частотой. Эти сравнительно давно известные факты (D. Lindsley, 1940) подвергались в

более поздних работах тщательной проверке. Оказалось, что в состоянии спокойного бодрствования и при функциональных тестах межполушарные различия проявляются во всем частотном диапазоне ЭЭГ, при этом многие исследователи отмечают, что межполушарные различия наиболее выражены в альфа-диапазоне (S. Butler, A. Glass, 1974; J. Grabov et al, 1978).

Межполушарная асимметрия в ЭЭГ не существует сразу после рождения; отчетливые различия в депрессии альфа-ритма начинают появляться к двум годам (Г.В. Рыжиков, 1979; P. Nava, S. Butler, 1977). Впоследствии динамика межполушарных различий в ЭЭГ развивается параллельно латерализации речи и становлению праворукости. По реакции усвоения ритма (РУР) латерализация полушарий может быть определена в более ранние сроки (D. Crowell, 1973).

В работе (S. Butler, A. Glass, 1974) наиболее четкие межполушарные различия наблюдаются у правой; у левой и амбидекстров они выражены слабо. В состоянии спокойного бодрствования альфа-активность выше в правом полушарии, особенно в лобных и теменных областях, и несколько ниже в височных и затылочных (J. Grabov et al, 1978.). При оценке спектра ЭЭГ в диапазоне 1-35 Гц найдено, что отношение спектральных характеристик между симметричными участками левого и правого полушария меняется в разных направлениях при выполнении испытуемым вербальных и пространственных задач (A. Galin, Ornstein R, 1972 и др.). K.J. Robbins, D.W. MacAdam (1974) предположили, что полушарие, которое активизируется в большей степени, будет обладать меньшей амплитудой альфа-активности по сравнению с противоположным; они показали подобное явление в левом полушарии при решении испытуемыми вербальных задач. Эти же авторы обнаружили уменьшение альфа-активности при выполнении испытуемым пространственных задач. В работе 3.254 производился спектральный анализ ЭЭГ в диапазоне 0-34 Гц. Обнаружена связь между амплитудой ЭЭГ и областью доминирования. При всех частотах ЭЭГ доминирование казалось выраженным наиболее значительно в левой височной области у правой. В группе левой латеральные различия выражены слабее. Другие исследователи (J. Grabov et al, 1978.) обнаружили существенные отклонения от гипотетического предположения, высказанного K.J. Robbins, D.W. MacAdam. Однако все авторы указывают на информативность амплитудных характеристик ЭЭГ для выявления функциональной роли симметричных образований. Если в качестве критерия использовалась амплитуда спектральной мощности альфа-активности она значимо менялась в левом полушарии при решении задач, требующих от испытуемых речевой активности (W. Haynes, 1980). У детей уровень межполушарной асимметрии, определяемой по тета-ритму, значимо увеличивается при эмоциональной активации (П.В. Тараканов, 1980). У взрослых испытуемых состояние аффекта не сопровождается устойчивым изменением асимметрии, определяемой по амплитуде спектральной мощности ЭЭГ в диапазоне 2-12 Гц, При этом вербализованное решение задач, сопровождаемое высокой концентрацией внимания, приводило к более значительной асимметрии по сравнению с образным их решением. Высокая вербализация и концентрация внимания сопровождалась активацией левого полушария, тогда как образное решение - относительно большим активацией

правого. Различные психические состояния коррелируют с межполушарной асимметрией, определенной по отношению к разностям спектральной мощности ЭЭГ в правом и левом полушариях (Н. Erlichman, М. Wiener, 1979-1980 и др.).

Для выявления межполушарной асимметрии В.М. Мосидзе с соавт.(1977) в качестве показателя использовали различие в латентных периодах исчезновения и появления альфа-волн при закрывании и открывании глаз. У правшей скрытый период при закрывании глаз длиннее в левых зрительных и сенсомоторных областях, чем в симметричных правых, а латентный период при открывании глаз - наоборот, более короткий, кроме того, этот период намного больше при закрывании глаз, чем при открывании и соответственно продолжительнее в сенсомоторных областях, чем в зрительных. Авторы первоначально вычисляли отношение между длительностью скрытого периода при закрывании и открывании глаз, а затем определяли нормированную разность между этими коэффициентами для правого и левого полушария, показатель был различен для испытуемых, обладавших различной организацией межполушарной асимметрии.

Кроме этих приемов, при регистрации ЭЭГ наиболее часто используется вычисление корреляционных связей между симметричными, а также находящимися в одном и том же полушарии образованиями головного мозга. Используя этот метод в сочетании с определением величины реакций активации и некоторыми дополнительными методами, Л.П. Павлова (1976) показала, что существуют три вида функциональной асимметрии: асимметрия активационно-дезактивационного баланса различных зон коры; асимметрия активации одноименных образований, лежащих в левом и правом полушариях и фронтоокципитальная асимметрия. Наиболее информативными, меняющимися при различных функциональных состояниях, а также при решении задач вербального характера, либо задач, связанных с пространственно-временным гнозисом, являются фронтоокципитальная и билатеральная асимметрия, определяемые по показателям ЭЭГ. Асимметрия ЭЭГ коррелирует с устойчивыми психологическими характеристика личности.

Латерализация ЭЭГ наблюдается не только в состоянии бодрствования, но и при сне. Этот феномен зарегистрирован как у человека, так и у животных, в частности, выраженная асимметрия ЭЭГ наблюдается во время сна у дельфинов (Л.М. Мухаметов, И.Г. Полякова, 1981). L. Goldstein et al. (1972) зарегистрировали интересный феномен. У испытуемых правшей при переходе от сна с быстрыми глазными движениями в фазу более медленных движений наблюдается изменение относительной спектральной мощности двух полушарий. В фазе медленных глазных движений у всех праворуких испытуемых более активным являлось левое полушарие, а в фазе быстрых движений - правое. Этот феномен был использован двумя группами исследователей для выявления функциональной межполушарной асимметрии у животных.

W.G. Webster (1977) в работе, выполненной на шести кошках три кошки правши и три кошки левши), обнаружил в принципе те же закономерности, что и у человека при отведении ЭЭГ от супрасильвиевой и маргинальных извилин обоих полушарий, доминантность полушарий оценивалась по методу S. Glick et al. (1979) по направлению вращения после введения апоморфина, и в пяти случаях из шести направление вращения происходило в сторону субдоминантной конечности. Ранее доминирующая конечность определялась по частоте ее использования в пищедобывательном поведении. В каждом из четырех отведений по отношению к индифферентному электроду записывалась интегральная амплитуда ЭЭГ, затем рассматривалось отношение амплитуд ЭЭГ при билатеральном и трансполушарном сопоставлении в различных фазах сна. Было найдено, что межполушарные и внутриволушарные сдвиги были примерно одной и той же амплитуды.

В работе J. Nelson et al. (1977) был использован аналогичный прием: сравнивалась спектральная мощность, зарегистрированная в симметричных отделах сенсомоторной и зрительной областях коры кролика. Запись ЭЭГ производилась по отношению к индифферентному электроду, расположенному на носовых костях. Полоса частот от 1,6 до 32 Гц. В состоянии бодрствования у кроликов имелось определенное соотношение между интегрированными амплитудами ЭЭГ левого и правого полушария. Пентабарбитал вызывал в ЭЭГ медленные волны и менял отношение амплитуд в левом и правом полушариях в зависимости от того, каким оно было до введения наркотика, из этого эксперимента авторы сделали вывод: различные уровни бодрствования (и сознания) имеют свое определенное межполушарное отношение амплитуд ЭЭГ в различных частотных диапазонах.

Изучение соотношения амплитуд волн ЭЭГ, зарегистрированных в правом и левом полушариях, проводилось в этой же работе также при выполнении животным инструментального движения - нажатия носом на кнопку. В результате этого движения в кормушку подавалась вода. Нажатие на кнопку считалось эффективным, если выполнялось на фоне звукового сигнала. Оказалось, что в фазу подачи звукового раздражителя соотношение между амплитудами левого и правого полушария возрастало, а после прекращения звукового сигнала возвращалось к среднестатистическому уровню. Соотношение между амплитудами, зарегистрированными в левом и правом полушариях, менялось под действием некоторых психотропных веществ. В частности, амфетамина. Авторы исследовали наличие некоторых корреляционных связей между разностью амплитуд, зарегистрированных в левом и правом полушариях, и средней амплитудой ЭЭГ в двух полушариях, а также амплитудами в левом и правом полушариях. Во всех случаях наблюдалась высокая и достоверная корреляция, которая значительно уменьшалась или становилась недостоверной при действии психотропных веществ. Причем это соотношение выполнялось в том случае, когда амплитуда ЭЭГ была больше или в левом или в правом полушариях.

В наших экспериментах (В.Ф. Фокин, 1982) при биполярной регистрации ЭЭГ, проводившейся на фоне мелькающего света, служившего обстановочной афферентацией при выработке инструментального рефлекса, межполушарные различия в наибольшей мере наблюдались у кошек левшей в сенсомоторной и реже в зрительной коре. Кошки левши наиболее многочисленная группа животных с выраженной моторной преференцией. У кошек правшей и амбидекстров асимметрия ЭЭГ при воспроизведении инструментального навыка непостоянна и, как правило, слабо выражена.

При трансполушарной регистрации ЭЭГ у правшей и левшей, когда один из электродов располагался в сенсомоторной коре, а другой — в зрительной, колебания, изометричные мелькающему свету, имели большую амплитуду в доминантном полушарии, чем в противоположном. У амбидекстров подобной асимметрии не наблюдалось. Сходные данные при трансполушарной регистрации были получены W. Webster (1977) и J. Nelson et al (1977). На основании этих данных можно говорить о большой вовлеченности структур доминантного полушария в осуществление инструментальных движений, осуществляемых правой или левой передней лапой.

Пространственно-временные характеристики ЭЭГ анализировались нами с помощью отношения средних частот волн ЭЭГ в сравниваемых нервных центрах. Сопоставление проводилось между симметричными зрительными и сенсомоторными центрами обоих полушарий, а также трансполушарно между этими же центрами. В каждом интервале в указанных нервных центрах подсчитывались средние частоты, а затем определялось их отношение. Отношение частот волн ЭЭГ, зарегистрированное у животных в симметричных зрительных центрах правого и левого полушарий, оказалось выше у кошек правшей во время осуществления инструментальной реакции. В среднем отношении волн ЭЭГ между зрительным и сенсомоторным центрами правого полушария, напротив, было выше у кошек левшей. У правшей отношение средних частот между зрительными и сенсомоторными центрами выше в левом полушарии, чем в правом.

Таким образом, исследования взаимосвязи между ФМА и ЭЭГ дают основание думать, что у животных и человека, несмотря на существенные видовые различия, существуют характерные особенности ЭЭГ, связанные с межполушарной асимметрией и деятельностью доминантного и субдоминантного полушария.

Вызванные потенциалы

В последнее время появилось довольно много исследований различных аспектов межполушарной асимметрии с помощью вызванных потенциалов (ВП). Найдено, что если использовать такие простые стимулы, как вспышка света, звуковой щелчок и т.п., то в левом и правом полушариях у правшей и

левой в амплитуде и форме ВП отмечаются незначительные различия (А.Е. Davis, J.A. Wada, 1974, 1977; F. Lolas, 1979; и др.). Однако даже при таких условиях все же удается выявить существующую разницу в восприятии сигналов доминантным и субдоминантным полушариями. Показана неодинаковая сопряженность развития ВП в левом и правом полушариях между различными областями коры. Кроме этого, найдено, что цикл восстановления амплитуды зрительных ВП в затылочных отведениях более короткий в левом полушарии у левой. У мужчин и женщин существуют достоверные различия в длительности цикла восстановления, по сравнению с мужчинами большие межполушарные различия наблюдаются у женщин на вторую (тестирующую) вспышку света.

При применении при более сложных, в том числе и эмоционально значимых стимулов межполушарные различия выражены лучше и наблюдались многими авторами (Е.Д. Хомская, 1976; Г.В. Рыжиков, 1979; Д.В. Давыдов, Е.С. Михайлова, 1999; R. Eason et al., 1967; J. Kayser et al., 2000; и др.). При стимуляции сигналами, требующими вербальной обработки или пространственно-временной оценки, наблюдались устойчивые различия в форме и амплитуде, особенно поздних компонентов ВП. Высказывается мнение, что это различие есть результат не столько разницы в восприятии информации в правом и левом полушариях, сколько совместной, комплементарной деятельности обоих полушарий. Восприятие сигналов в некоторых функциональных состояниях также может обуславливать межполушарную асимметрию. В ситуации "сенсорного" внимания наибольшие межполушарные различия существуют в теменно-затылочных областях, а в ситуации "моторного" - в премоторных. Различия возникают, главным образом, из-за изменения ВП в одном полушарии: в правом - при "сенсорном" внимании и в левом - при "моторном", посредством ВП были обнаружены различия у испытуемых, обладающих моторной преференцией разного.

В работах В.Л. Бианки и сотр. (1976, 1979) исследовалась топография распределения вызванных потенциалов в обоих полушариях на зрительную, звуковую и соматосенсорную стимуляцию, и на основании выраженности компонентов ВП делались заключения о различных видах доминирования полушарий при восприятии сенсорного стимула. Исследовалась также роль мозолистого тела в регуляции топического распределения ВП. Опыты проводились на наркотизированных кошках, кроме этого, регистрировалась функциональная межполушарная асимметрия распределения ВП по поверхности полушария на моно- и бинокулярный зрительный стимул слабой и субмаксимальной интенсивности. У большинства животных можно выделить в конкретный момент времени после стимула доминирующее по амплитуде компонентов ВП полушарие. Доминирование никогда не было полным; в доминантном по этой модальности полушарии имелись локусы, где амплитуда ВП была меньше, чем в симметричных точках противоположного полушария, при перерезках мозолистого тела наблюдались изменения однополушарного доминирования, зависящие от интенсивности применяемых стимулов. В

условиях частой световой стимуляции субмаксимальной интенсивности однополушарное доминирование сменялось межполушарной симметрией.

Если одновременно с бинокулярной световой стимуляцией подавать световую помеху, маскирующую сигнал, межполушарная асимметрия уменьшается, главным образом, в результате уменьшения ВП в доминантном полушарии (Г.П. Удалова, 1979). Установлено, что большинство кошек проявило в отношении зрительных стимулов правополушарное доминирование. Это означает, что правое полушарие по сравнению с левым обладало худшей помехоустойчивостью. Показана зависимость помехоустойчивости от интенсивности основного стимула, а также роль мозолистого тела в регуляции контрастирования зрительного сигнала.

Межполушарная асимметрия изучалась при регистрации ВП в слуховой коре кошек (Г.Г. Шургая, И.В. Королева, 1979). Обнаружены при действии звуковых стимулов те же закономерности, что и при действии световой стимуляции, а именно: межполушарная асимметрия, определенная по распределению ВП на моно- и бинауральную стимуляцию, характеризовалась мозаичностью; в некоторых участках коры асимметрия отсутствовала.

Межполушарная асимметрия была выражена более значительно при стимуляции слабым звуком. После перерезки мозолистого тела наблюдалось ослабление асимметрии при слабой и сильной стимуляции, что является некоторым отличием от динамики межполушарной асимметрии, созданной световым раздражением.

При раздражении седалищных нервов в двигательной коре регистрируется распределение ВП, которое так же, как в предыдущих случаях, характеризуется

асимметрией, носящей парциальный характер. При стимуляции чувствительных нервов передних конечностей межполушарная асимметрия выражена более значительно, чем при возбуждении соответствующих нервов задних конечностей. В условиях перерезки мозолистого тела при действии слабых и средней интенсивности стимулов асимметрия ослабляется и усиливается при действии сильных стимулов (В.Л. Бианки, И.А. Макарова, 1978). В отличие от более частого доминирования правого полушария при обработке зрительной информации, в двигательное коре доминирование обоих полушарий встречается одинаково часто.

Таким образом, в упомянутых выше работах выявлены определенные закономерности возникновения межполушарной асимметрии при действии стимулов различной модальности и регулирующая роль мозолистого тела в генерации и сохранении ФМА. Несмотря на то, что регистрация от симметричных точек обеспечивает в большинстве случаев регистрацию ВП от одних и тех же цитоархитектонических формаций, все же существующие вариации корковых полей не гарантируют это во всех случаях. Поэтому коррекция результатов с учетом вариаций морфологической структуры представляет значительный интерес.

Уровень постоянного потенциала головного мозга

Уровень постоянного потенциала (УПП) головного мозга регистрировался неполяризуемыми хлорсеребряными электродами у кошек с различной моторной преференцией и расположением электродов при помощи специальных канюль на костях черепа. Электроды находились над симметричными областями сенсомоторной и зрительной коры. Оказалось, что животные правши имели более высокие значения УПП в левом полушарии, кошки-левши в правом. У амбидекстров знак межполушарной разности УПП, зарегистрированный над симметричными сенсомоторными и зрительными областями, как правило, не совпадал. Величина межполушарной разности УПП, как правило, не превышала 4-6 мВ. После выполнения серии инструментальных движений межполушарная разность УПП менялась в

зависимости от исходной разности УПП. Различия в УПП у крыс предпочитающих различные стороны Т-образного лабиринта были получены Л.Л. Клименко (1987).

Аналогичные результаты были получены при регистрации УПП у праворуких и леворуких взрослых людей молодого и среднего возраста. Регистрация УПП производилась неполяризуемыми электродами от кожи головы, после предварительного подавления электрической активности кожи. У праворуких разность УПП между симметричными двигательными и зрительными областями была достоверно выше в левом полушарии. У леворуких – в правом. Интересно, что при регистрации УПП у праворуких испытуемых с левым ведущим глазом достоверной разности УПП между симметричными зрительными областями зарегистрировано не было (Н.В. Пономарева, 1986).

Таким образом, наблюдается принципиальное сходство в распределении УПП у человека и животных. При этом значения УПП достоверно выше в доминантном полушарии у многих животных, но не у крыс. Исходя из современных представлений о генезе УПП, при его регистрации от кожи головы или костей черепа этот показатель отражает интенсивность энергетического обмена в областях коры, расположенных под отводящими электродами. Подробнее см. (В.Ф. Фокин, Н.В. Пономарева, 2002). Эти данные свидетельствуют о более высоком энергетическом обмене в доминантном полушарии, который, вероятно, является следствием большей активности нейронов этого полушария.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрение разнообразных проявлений асимметрии в эволюционном аспекте показывает наличие практически у всех исследованных животных проявлений асимметрии. Функциональная межполушарная асимметрия естественно может рассматриваться только у позвоночных животных.

Практически у всех исследованных видов позвоночных найдены структурные и функциональные межполушарные различия.

Если не рассматривать латерализацию речевых функций, которая в полном объеме имеет место только у человека, то по другим видам асимметрий имеется значительное сходство в организации и проявлении межполушарной асимметрии, существующих у млекопитающих, включая человека. Создается впечатление, что различия в организации ФМА у разных видов млекопитающих носят, в основном, количественный характер. Это относится в полной мере к лучше изученной функциональной моторной асимметрии.

Выработка инструментального навыка и у человека и животных происходит в результате процесса обучения, который идет параллельно с достижением полезного приспособительного результата. Избирательное подкрепление латерализованной реакции у животных или создание неравноправных условий для действия правой или левой передней конечности формирует моторную асимметрию требуемого знака.

Устойчивую латерализацию обеспечивает деятельность нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих формирование доминантного и субдоминантного полушария, которые различаются различной интенсивностью энергетического обмена. Возможно, что этот процесс обеспечивает активность ряда диенцефальных и стволовых образований (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977).

Формирование моторной асимметрии закрепляется в пластических изменениях нервных центров. Вероятно, что функциональная асимметрия способствует эффективному использованию парного строения головного мозга. Так, в ситуации симметричного выбора функциональная асимметрия однозначно определяет предпочитаемые формы реакций. Кроме того, специализация полушарий расширяет информационные возможности мозга, что позволяет более полно осуществлять параллельную обработку различных видов информации, и облегчает одновременную работу нескольких интегративных механизмов.

Целостность ФМА в рамках центрально-периферической организации обеспечивается всей совокупной деятельностью нейрофизиологических механизмов. Характерные черты нейрофизиологической организации как целого проявляются при унилатеральном повреждении образований экстрапирамидной системы и обнаруживаются не только в том, что в ходе компенсаторного процесса восстанавливается знак моторной асимметрии, но главным образом в том, что сама моторная асимметрия сохраняется или формируется заново.

Исследование показателей выраженности моторной асимметрии в различных условиях дает основание выделить три фактора, обеспечивающих нормальное формирование функциональной моторной асимметрии: асимметрия окружающей сенсорной среды; нарушение симметрии многоканального проведения афферентации к анализаторным структурам мозга; различная функциональная организация парных нервных центров доминантного и субдоминантного полушарий, создаваемая, вероятно, под влиянием наследственных факторов.

Исследование биоэлектрической активности головного мозга показало, что деятельность корковых центров доминантного полушария у человека и животных характеризуется более быстрым и значительным вовлечением этих структур в процесс нейрофизиологического обеспечения целенаправленной поведенческой активности. У человека и животных разных групп моторной

асимметрии существуют количественные межполушарные отличия в амплитудно-частотных характеристиках ЭЭГ в различных областях коры.

Центрально-периферическая организация функциональной асимметрии, участвуя в создании специализированной деятельности парных нервных центров, усиливает адаптивные возможности организма, а ее нарушение часто приводит к дезадаптации.

Автор выражает глубокую признательность Н.И. Фокиной за помощь в подготовке рукописи.

Литература

1. *Абрамов В.В.* Интеграция иммунной и нервной систем. - Новосибирск, 1991.- 167 С.
2. *Абуладзе К.С.* К вопросу о функциях парных органов. – Л., Медгиз, 1961. – 104 с.
3. *Авиром В.М., Адрианов О.С., Выходцева Н.И. и др.* Способ определения локализации функций головного мозга и устройство для его осуществления//Ж. открытий, изобретений и товарных знаков. – 1980. - №15. – а.с. №728844.
4. *Бианки В.Л.* Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных//Ж. высш. нервн. деят. – 1979. – Т.29, №2. – С. 295-304.
5. *Бианки В.Л., Макарова И.А.* Функциональная межполушарная асимметрия в двигательной коре при раздражении нервов задних конечностей//Вестн. Ленинг. Ун-та. – 1978. - №9. – с.67-75.
6. *Бианки В.Л., Филиппова Е.Б.* Топография функциональной межполушарной асимметрии в зрительной коре//Ж. высш. нервн. деят.- 1976.- Т.14, №5.- С.163-170.
7. *Боголепова Н.Н., Малофеева Л.И., Улингс Н.Б.* Соотношение макроскопического и цитоархитектонического строения речедвигательной зоны коры в левом и правом полушариях мозга человека//Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Матер.конф. –М., 2001. – С. 22-26.
8. *Болотов А.В.* Функциональная асимметрия поля 21 у кошки//Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Матер.конф. – М., 2001. – С. 26-27.
9. *Вейн А.М., Голубев В.Л., Берзиньш Ю.А.* Паркинсонизм. Клиника, этиология, патогенез, лечение. – Рига, Зинанте, 1981ю – 325 С.
10. *Вигнер Е.* Этюды о симметрии. Пер с англ. – М., Мир, 1971 – 318 с.
11. *Газзанига М.* Расщепленный человеческий мозг. Пер с англ.//Восприятие. Механизмы и модели.- М., Мир, 1974. - С. 47-57.

12. *Гончарова И.И.* Факторная структура спектра ЭЭГ левого и правого полушария головного мозга человека в покое и при когнитивной деятельности//Физиол. человека. – 1991. – Т.17, №1. – с. 18-29.
13. *Гурова Е.В.* К вопросу о характере межполушарных связей у людей при разных типах доминантности полушарий//Тр. ЦГМИ. – Целиноград, 1967.- Т.1. – С.74-75.
14. *Давыдов Д.В., Михайлова Е.С.* Вызванная активность мозга при опознании лицевой экспрессии в правом и левом полуполях зрения//Физиол. человека. – 1999. –Т.25, вып.4. – с.26-35.
15. *Деглин В.Л.* О латерализации механизма эмоциональной окраски поведения//Фармакологические основы антидепрессивного эффекта. – Л., Изд-во МЗ РСФСР, 1970. – с.158-162.
16. *Дзугаева С.Б.* Проводящие пути головного мозга человека (в онтогенезе) – М. Медицина,1975.–255с.
17. *Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.* Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. – М., Медицина. – 1977. – 359 с.
18. *Жирмунская Е.А., Рыбников А.И., Лосева В.С. и др.* Парная работа больших полушарий мозга по данным электроэнцефалографии//Физиол. человека. – 1981. – Т.7, №3. – С.462-473.
19. *Зальшикин А.М.* Анализ цитоплазматической наследуемости морфологической асимметрии//Тр. Московского НИИ психиатрии МЗ РСФСР, М.- 1976.- Т.78.- С.72-74.
20. *Ильин Е.П.* Парная работа больших полушарий головного мозга в связи с функциональной асимметрией при развитии двигательных качеств//Проблемы восприятия пространства и времени.- Л., Изд-во ЛГУ, 1961.- С.60-62.
21. *Коган А.Б., Кураев С.А., Ренс Т.Э.* Роль функциональной асимметрии полушарий головного мозга в организации инструментального пищевого условного рефлекса у кошек//Ж. высш. нервн. деят.- 1980. – Т.30, №1. – с.37-42.
22. *Клименко Л.Л.* Многоуровневая организация межполушарной моторной асимметрии и закономерности ее изменения в позднем онтогенезе. – Дис. к. биол. наук. – М., 1987. – 155с.
23. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии. – М., Изд-во МГУ, 1973. – 376с.
24. *Любимов Н.Н.* Многоканальная организация афферентного проведения в анализаторных системах головного мозга. – Дис. докт. мед. наук. – М., 1969. – 660с.
25. *Макаров Ф.Н.* Морфологическая конструкция каллозальных связей корковых полей головного мозга млекопитающих//Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Матер. конф. –М., 2001. – С. 102-103.
26. *Макашвили М.А.* Зрительное обучение и межполушарное взаимодействие//Сообщ. ГрузССР. – 1979. – Т.96, №3. –С.685-687.

27. Мосидзе В.М., Рижинашвили Р.С., Самадашвили З.В. и др. Функциональная асимметрия мозга. – Тбилиси, Мецниереба, 1977. – 120 с.
28. Мухаметов Л.М., Полякова И.Г. Электроэнцефалографическое исследование сна у дельфинов-азовок// Ж. высш. нервн. деят.- 1981.- Т.31, №2.- С.333-339.
29. Павлов И.П. (1923) Один из очередных вопросов физиологии больших полушарий//Полн. собр. соч. – М.-Л. АН СССР, 1951 – Т.3, кн.2. – С.18-20.
30. Павлова Л.П. Функциональная асимметрия и работоспособность//Функциональная асимметрия и адаптация человека. – Тр-ды Моск. НИИ психиатрии МЗ РСФСР, 1976. – Т.8. – С. 31-33.
31. Павлова Л.П. Моторная и сенсорная асимметрия у кроликов//Ж. Высш, нервн. деят. – 1998. – Т.48, №5. – с. 902-904.
32. Пономарева Н.В. Пространственное распределение уровня постоянного потенциала головного мозга в норме и при органических заболеваниях ЦНС. - Дис. канд. мед. наук. – М., 1986. – 196 с.
33. Рыжиков Г.В., Сербиненко М.В., Панов Г.Д. Межполушарная функциональная асимметрия, некоторые аспекты современных исследований//Физиол. человека. – 1979. – Т.5, №6. – с.986-997.
34. Симерницкая Э.Г. Доминантность полушарий. – М. Изд-во МГУ, 1978. – 94с.
35. Таммару Ю.В, Симметрия и антиномичность классических представлений о пространстве и времени// Принцип симметрии. Историко-методологические проблемы. – М., Наука, 1978 – с.155-162.
36. Тараканов П.В. Эмоциональные влияния на межполушарную асимметрию тета-активности мозга детей 5-7 лет//Ж. высш. нервн. деятельности. – 1980. – Т.30, №4. – С.844-847.
37. Трут Л.Н, Плюснина И.З, Колесникова Л.А, Козлова ОН. Межполушарные нейрохимические различия в мозге чернобурых лисиц//Генет. – 2000. – Т.36, №7. – с.942-946.
38. Удалова Г.П. Функциональная межполушарная асимметрия и помехоустойчивость зрительной системы кошек//Научн. докл. высш. школы. Биол. н. – 1979. - №9. – с.48-54.
39. Фейнман Р., Лейтон Р., Сэндс М. Фейнмановские лекции по физике. Пер с англ. – М., Мир. 1966, Вып.4. – С. 250-258.
40. Флорес Ц. Память// Экспериментальная психология. Пер. с англ. - М., Прогресс, 1973. - Вып. 17. - с. 209-342.
41. Фокин В.Ф. Центральнo-периферическая организация функциональной моторной асимметрии. Дис. докт. биол. наук. – М., 1982. – 470с.
42. Фокин В.Ф., Пономарева Н.В. Энергетическая физиология мозга – М., 2002. – 287 с.
43. Фолсом К. Происхождение жизни. Пер. с англ. –М., Мир, 1982. – 157 с.

44. Хомская Е.Д. Общие и локальные изменения биоэлектрической активности мозга во время психической деятельности//Физиол. человека. – 1976. – Т.2, №3. – с.372-385.
45. Шургая Г.Г., Королева И.В. Асимметрия вызванных потенциалов в слуховой коре кошек//Вестн. Ленинг. Ун-та. – 1979. - №21. – с.75-84.
46. Annett M. A model of the inheritance of handedness and cerebral dominance//Nature, 1964, Vol.204, N 4953. - P. 59-60.
47. Annett M. Distribution of manual asymmetry//Brit.J. Psychol, 1972, Vol.63, N 3. - P.343-358.
48. Annett M. A single gene explanation of brainedness and handedness//Neurosci Lett.- 1978, Supp. N1. – P.253.
49. Annett M. Predicting combinations of left and right asymmetries//Cortex. – 2000. – Vol.36, N4. – p.485-505.
50. Aydinlioglu A.A., Arslanirliz K.A., Riza Erdogan M.A., Cetin Ragbetli M., Keles P., Diyarbakirli S. The relationship of callosal anatomy to paw preference in dogs//Eur. J. Morphol. – 2000. – Vol.38, N2. - 128-133.
51. Brinknen J., Kuypers H.G. Splits-brain monkeys: cerebral control of ipsilateral and contralateral arm, hand and finger movements// Science. –1972. - Vol.176, N4034. – P.536-538.
52. Brooker R.J., Lehman R.A., Heimbuch R.C. et al. Hand usage in a colony of bonnett monkeys, *Macaca radiata*//Behav. Genet. – 1981. - Vol.11, N1. – P.49-56.
- 53.
- Buxhoeveden D.P., Switala A.E., Litaker M, Roy E, Casanova M.F.* Lateralization of Minicolumns in Human Planum temporale Is Absent in Nonhuman Primate Cortex//Brain Behav. Evol. – 2001. – Vol.57, N6. – p.349-358.
54. Butler S.R., Carter J.C., Glass A. Sex differences in alpha EEG asymmetries and genetic factors influencing cerebral dominance//Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol.- 1977.- Vol.43, N4.- P.533-534.
55. Butler S., Francis F. Specialisation of the left hemisphere in baboon - evidence from directional preferences//Neuropsychologia. – 1973. – Vol.16, N3. – P.351-354.
56. Butler S., Glass A. Asymmetries in the electroencephalogram associated with cerebral dominance// Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol.- 1974. – Vol.36, N5. - P. 481-492.
57. Cain D.P., Wada J.A. Anatomical asymmetry in the baboon brain//Brain, Behav. and Evolut.- 1979.- Vol.104, N.3. – P. 473-511.
- 58.
- Cantalupo C., Hopkins W.D.* Asymmetric Broca's area in great apes//Nature. - 2001. – Vol.414, N6863. – p.505
59. Castro A[^]J. Limb preference after lesions of the cerebral hemisphere in adult and neonatal rats// Physiol. and Behav. – 1977. – Vol.8, N4. – P. 605-608.

60. *Cohen R.M., Carson R.E., Saunders R.C, Doudet D.J.* Opiate receptor avidity is increased in rhesus monkeys following unilateral optic tract lesion combined with transections of corpus callosum and hippocampal and anterior commissures//Brain Res. – 2000. – Vol.879, N1-2. – p.1-6
61. *Collins R.L.* On the inheritance of handedness. I Laterality in inbred mice//J. Heredity, 1968. - Vol.59, N1. - P.9-12.
62. *Collins R.L.* On the inheritance of handedness. II. Selection for sinistrality in mice// J. Heredity. - 1969. - Vol.60, N3.- P.117-119.
63. *Collins R.L.* When Left-handed mice live in Right-handed world//Science.- 1975.- Vol.87, N.4171.- P.181-184.
64. *Concha M.L., Wilson S.W.* Asymmetry in the epithalamus of vertebrates//J. Anat. - 2001. – Vol.199, Pt 1-2. – p.63-84.
65. *Czossman A.R., Sambrook M.* The neurological basis motor asymmetry following unilateral nigrostriatal lesions on the rat: the effect of secondary superior colliculus lesions//Brain Res.- 1970. - Vol.159, N2. - P.211-213.
66. *Davis A.E., Wada J.A.* Hemispheric asymmetry: frequency analysis of visual and auditory evoked responses to non-verbal stimuli//Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol. – 1974. – Vol.37, N1. – P.1-9.
67. *Davis A.E., Wada J.A.* Hemispheric asymmetry of visual and auditory information processing Neuropsychologia. – 1977. - Vol.15, N6. - P.799-806.
68. *Deligina T.G., Grillner S., Orlovsky G.N.* Postural control in the lamprey: A study with a neuro-mechanical model//J Neurophysiol. – 2000. – Vol.84, N6. – p.2880-2887.
69. *Denenberg V.H.* Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience//Behav. and Brain Sci.- 1981.- Vol.4, N1. - P.1-49.
70. *Denenberg V.H., Garbaneti J.A., Sherman G.F. et al.* Infantile stimulation induces brain lateralisation in rats//Science. – 1978. - Vol.201, N4361. - P.1150-1152.
71. *Denenberg V.H., Mobraaten L.E., Sherman G.F. et al.* Effects of autoimmune uterine/maternal environment on cortical ectopias, behavior and autoimmunity // Brain Res. - 1991. - Vol. 563, N 1. - P. 114.
72. *Dennis M.* Impaired sensory and motor differentiation with corpus callosum agenesis: a tack of callosal inhibition during ontogeny//Neuropsychologia. – 1976. - Vol.14, N.4.- P.455-469.
73. *Deuel R.K., Dunlop N.L.* Hand preferences in the rhesus monkey. Implications for the study of cerebral dominance//Arch. Neurol.- 1980. - Vol.37, N.4.- P.217-221.
74. *Dorion A.A., Chantome M., Hasboun D., Zouaoui A., Marsault C., Capron C., Duyme M.* Hemispheric asymmetry and corpus callosum morphometry: a magnetic resonance imaging study//Neurosci. Res. – 2000. – Vol.36, N1. – p.9-13.
75. *Doty R.V., Negrao N.* Forebrain commissures and vision//Handb. of Sens. Physiol. - 1973. - Vol.8. - P.543-576.
76. *Eason R.G., Groves F., White C.T., Oden F.* Evoked cortical potentials: relation to visual field and handedness//Science. - 1967 - Vol.156, N3782. - P.1643-1646.

77. *Erlichman H., Winner M.* Consistency of task-related EEG asymmetries// Psychophysiol. – 1979. – Vol.16, N3. - P.247-252.
78. *Erlichman H., Winner M.* EEG asymmetry during covert mental activity// Psychophysiol. – 1980. – Vol.17, N3. - P.228-235.
79. *Freeman R.D., Pettigrew J.D.* Alteration of visual cortex from environmental asymmetries//Nature. –1973. - Vol.26, N.5432.- P.359-360.
80. *Fuente-Fernandez de la R., Kishore A., Calne D.B., Ruth T.J., Stoessl A.J.* Nigrostriatal dopamine system and motor lateralization//Behav. Brain. Res. – 2000. – Vol.112, N1-2. – p.63-68.
81. *Gaillard P.* Des origines de la lateralisation et des rapports entre lateralite manuele et cerebrale//Bull. Psychol.- 1979-1980. - Vol.33, N 343. - P.61-70.
82. *Galin A., Ornstein R.* Lateral specialization of cognitive mode: an EEG study//Psychophysiology. – 1972. – Vol.9, N4. - P.412-418.
83. *Garrick C.* Field dependence and Hemispheric specialization//Percept. and Mot. Skills. – 1978. - Vol.47, N5. - P.631-639.
84. *Gazzanijga M.S.* Effects of commissurotomy on a preoperatively learned visual discrimination// Exp. Neurol. – 1963. - Vol.8, N1. - P.14-19.
85. *Gazzanijga M.* Interhemispheric communication of visual learning//Neuropsychologia.- 1966. - Vol.4, N2. - P.183-189.
86. *Gerendai I, Halasz B.* Asymmetry of the neuroendocrine system//News Physiol. Sci. – 2001. – Vol.16. – p.92-95.
87. *Geschwind N., Levitsky W.* Human brain: left-right asymmetry in temporal speech region//Science. – 1968.- Vol.161, N.3837, - P.186-187.
88. *Gierl T., Distel H.* Asymmetric distribution of side preference in hamsters can be reversed by lesions of the caudate nucleus//Behav. Brain Res. – 1980. – Vol.1, N2. – P.187-196.
89. *Glick S.D., Grane A.M., Jerussi T.P. et al.* Functional and neurochemical correlates of potentiation of striatal asymmetry by callosal section//Nature.- 1975. - Vol.254, N550. - P.616-617.
90. *Glick S.D., Zimmerberg B., Jerussi T.P.* Adaptive significance of laterality in the rodent//Ann N.Y. Acad. Sci.- 1977. - Vol.299. – P. 180-185.
91. *Glick S.D, Meibach R.C., Cox R.D. et al.* Multiple and interrelated functional asymmetries in rat brain//Life Sci. – 1979. – Vol.25, N4. - P.345-400.
92. *Goldstein L., Stolzsfus N., Gardocki J.P.* Changes in interhemispheric amplitude relationships in the EEG during sleep. - Physiol. and Behav. - 1972. – Vol.8, N5. - P.811-815.
93. *Grabow J., Aronson A.E., Greene R.L. et al.*//A comparison of EEG activity on the left and right cerebral hemispheres in power-spectrum analysis during language and non-language tasks//Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol. – 1979. –Vol.47. - P.466-472.
94. *Gunturkun O., Hellmann B., Melsbach G., Prior H.* Asymmetries of representation in the visual system of pigeons//Neuroreport. – 1998. – Vol.9, N18. – p. 4127-4130.

95. *Hopkins W.D., Pilcher D.L.* Neuroanatomical localization of the motor hand area with magnetic resonance imaging: the left hemisphere is larger in great apes//Behav. Neurosci. – 2001. – Vol.115, N5. – p.1159-1164.
96. *Heacock H., Agranoff B.* Clockwise growth of neuritis from retinal explants// Science. – 1977. – Vol.198, N 4312. – P.64-66.
97. *Jakovlev P., Rakic P.* Pattern of decussation of bulbar pyramids and distribution of pyramidal tract on two sides of the spinal cord//Trans. Americ. Neurol. Assoc. – 1966. - Vol.91, - P.366-367.
98. *Jurgens U., Zwirner P.* Individual hemispheric asymmetry in vocal fold control of the squirrel monkey//Behav. Brain Res. – 2000. – Vol.109, N2. – p.213-217.
99. *Kayser J., Bruder G.E., Tenke C.E., Stewart J.E, Quitkin F.M.* Event-related potentials (ERPs) to hemifield presentations of emotional stimuli: differences between depressed patients and healthy adults in P3 amplitude and asymmetry//Int. J. Psychoph. – 2000. – Vol.6, N3. - 211-236.
100. *Levy J.K.* The origins of lateral asymmetry. - Lateralisation in the Nervous system. - N.Y. Academic Press, 1977. – P.195-212.
101. *Levy J.K., Igarashi M., O-Uchi T., et al.* Laterality analysis of gait in normal squirrel monkeys//Agressologie. – 1980. - Vol.21, N3. - P.147-149.
102. *Lolas F.* Interhemispheric and sex: differences in the visual evoked response recovery cycle//Neuropsychology. – 1979. - Vol.5, N6. – P.301-308.
103. *Morgan M.* Embriology and inheritance of asymmetry// Lateralisation in the Nervous system. - N.Y. Academic Press, 1977. – P.173-194.
104. *Nava P.L., Butler S.R.* Development of cerebral dominance monitored by asymmetries on the alpha-rhythm//Electroencephalog.and Clin. Neurophysiol. – 1977. - Vol.43, N4. – P.582
105. *Nelson J.M., Phillips R., Goldstein L.*//Interhemispheric EEG laterality relationships following psychoactive agents and during operant performance in rabbits//Laterelization in the nervous system, Academic Press. N.Y., 1977, P.451-470.
106. *Nottebohm F.* Asymmetries in neural control of vocalisation in the canary//Lateralization in the nervous system. - N.Y. Academic press, 1977. - P.23-44
107. *Nottebohm F.* Origins and mechanisms in the establishment of cerebral dominance//Handbook Behavioral Neurobiol., N.Y. – 1979.- Vol.2. – P.295-344.
108. *Osborne K., Gale A.* Bilateral EEG differentiation of stimuli// Biol. Psychol. – 1976 – Vol.4, N3 – P.185-196.
109. *Pearson G.D., Robinson R.* Suction lesions of the frontal cerebral cortex in the rat induce asymmetrical behavioral and catecholaminergic responses// Bran Res. – 1981. – Vol.218, N1-2. – P.233-242.
110. *Penfield W., Roberts L.* Speech and brain mechanisms.- Princeton, Univ. Press, 1959. – 286p.
111. *Robbins K.J., MacAdam D.W.* Interhemispheric alfa asymmetry and imagery mode//Brain and Lang. – 1974. – Vol.1, N1. – P.189-193.

112. *Schmidt S.L., Manhaes A.C., de Moraes V.Z.* The effects of total and partial callosal agenesis on the development of paw preference performance in the BALB/cCF mouse // *Brain Res.* - 1991.- Vol. 545, N 1-2. - P. 123.
113. *Sherman G.F., Gasbronati J.A., Rosen G.D. et al.* Brain and behavioral asymmetries for spatial preferences in cats//*Brain Res.* – 1980. – Vol.192, N1. – P.61-67.
114. *Thiel C.M., Schwarting R.K.* Dopaminergic lateralisation in the forebrain: relations to behavioural asymmetries and anxiety in male Wistar rats// *Neuropsychobiology.* – 2001. – Vol.43, N3. - 192-199.
115. *Trevarthen C.B.* double visual learning in split-brain monkeys//*Science.* – 1962. - Vol.136, N3512. - P.250-259.
116. *Vallortigara G., Cozzutti C., Tommasi L., Rogers L.J.* How birds use their eyes: Opposite left-right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick//*Curr. Biol.* – 2001. – Vol.11, N1. – p.29-33.
117. *Vikingstad E.M., George K.P., Johnson A.F., Cao Y.* Cortical language lateralization in right handed normal subjects using functional magnetic resonance imaging//*J. Neurol. Sci.* – 2000. – Vol.175, N1. – p.17-27.
118. *Voneida T.J.* Performance of a visual conditioned response in split-brain cats//*Exp. Neurol.* – 1963. - Vol.3, N6. – P.493-504.
119. *Wada J.A., Clarke R., Hamm A.* Cerebral hemispheric asymmetries in humans: Cortical speech zones in 100 adult and 100 infant brains//*Arch. Neurol.* – 1975. - Vol.32, N4. - P.239-246.
120. *Walker S.F.* Lateralization of function in the vertebrate brain: a review//*Brit. J. Psychol.* – 1980. - Vol.71, N3. - P.329-367.
121. *Warren J.M.* Handedness and laterality in humans and other animals//*Physiol. Psychol.* – 1980. - Vol.8, N3. - P.351-359.
122. *Warrington E.* Constructional apraxia. - *Handbook of clinical neurol.* Amsterdam, North-Holland Publish. 1969. - Vol.4 - P.67-84.
123. *Webster W.G.* Functional asymmetry between the cerebral hemispheres of the cat// *Neuropsychologia.* – 1972.- Vol.10, N1. - P.75-87.
124. *Webster W.G.* Brain asymmetry in the rat: a new look at the old date//*Neuropsychologia.* – 1977. - Vol.15, N4. - P.621-823.
125. *Zangwill C.* Cerebral dominance and its relation to psycholog. function.– London,1960.– 31p.
126. *Zeidel D. Sperry R.* Memory impairment after commissurotomy in man// *Brain.* – 1974. - Vol.97, N2. - P.263-272.
127. *Zimmerberg B., Click S.D.* Changes in side preferences during unilateral stimulation of the caudate nucleus in rats//*Brain Res.* – 1975. - Vol.86 N2, P.335-338.

ПРИРОДА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОТОРНОЙ АСИММЕТРИИ У ЖИВОТНЫХ

М.Е. Иоффе, Е.В. Плетнева, И.С. Сташкевич

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
Москва

Предпочтение одной из передних конечностей в манипуляционных движениях у животных есть результат взаимодействия исходного предпочтения и обучения. Природа исходного предпочтения не ясна. При селекции мышей по признакам «правшества» и «левшества» обнаружено, что наследуется не знак, а степень моторного предпочтения. Существует, однако, корреляция знака предпочтения с рядом морфологических, функциональных и нейрохимических признаков. Обнаружены популяционные сдвиги знака асимметрии в некоторых линиях мышей. Существуют различия между «правшами» и «левшами» в социальном поведении и в характере обучения и устойчивости к переучиванию у крыс. Линии крыс с разными формами генетической эпилепсии характеризуются преобладанием животных с определенным знаком моторного предпочтения. Эти результаты не позволяют полностью исключить генетические влияния на возникновение исходного предпочтения. Вероятно, среди факторов, определяющих моторное предпочтение, генетические влияния и воздействия среды находятся в тесном взаимодействии.

Проблема функциональной моторной асимметрии у животных составляет часть общей проблемы асимметрии организации и функций мозга, куда входит также морфологическая асимметрия различных структур мозга, химическая асимметрия содержания медиаторов, метаболитов и других веществ, асимметрия межполушарных взаимоотношений и электрической активности мозговых структур и т.д. Функциональная моторная асимметрия включает различные двигательные проявления, как, например, пространственная асимметрия (предпочтение правой или левой стороны при локомоции, плавании, выборе рычага), асимметрия позного тонуса в норме и после унилатеральных повреждений мозга, предпочтительное использование правых или левых конечностей в манипуляционных движениях и т.д. В настоящей работе мы в основном рассмотрим лишь последний вид функциональной моторной асимметрии^[1].

Асимметрия при выполнении манипуляционных движений у животных стала систематически исследоваться в 30-е годы XX в., когда были получены основные результаты о характере предпочтения конечности у крыс и обезьян и показано, что: 1) в отличие от человека, число «правшей» и «левшей» у

животных примерно одинаково (G.M. Peterson, 1934; L.S. Tsai et al.,1930); 2) индивидуальное предпочтение при выполнении определенной двигательной задачи довольно стойко и не меняется в течение длительного времени (G.M. Peterson, 1934); 3) в то же время одно и то же животное может менять предпочитаемую конечность при смене двигательной задачи (G.M. Peterson, 1934; J.M. Warren, 1980); 4) степень выраженности предпочтения зависит от сложности и характера выполняемого движения (J.S. Kounin, 1938); 5) предпочтение в значительной степени зависит от обучения и может быть переделано путем специальной тренировки (G.M.Peterson, 1951; K.L. Wentworth, 1942). В дальнейшем эта проблема исследовалась довольно интенсивно (В.Л. Бианки, 1985; R.L. Collins, 1968-1991; V.H. Denenberg, 1981; V.H. Denenberg et al., 1991; R.A.W. Lehman, 1970; D. Martin, W.G. Webster, 1974; J.M. Warren, 1980; и др.). В качестве экспериментальной модели чаще всего использовался предложенный Д.Петерсоном (1934), но нередко называемый тестом Коллинза (Р.Коллинз (1968) применил этот тест при исследовании “рукости” у мышей^[2], см. J.M.Waters, V.H. Denenberg, 1994) тест доставания пищевых шариков из узкой трубки, обычно горизонтальной, но иногда (В.Л. Бианки, 1985) – вертикальной. Исследования были сосредоточены на нескольких аспектах проблемы. Рассмотрим их подробнее.

Предпочтение конечности – результат обучения или индивидуальная особенность?

Одним из основных вопросов, привлекавших внимание исследователей, является вопрос о врожденном или приобретенном характере предпочтения конечности. Существует множество фактов, свидетельствующих, что направление асимметрии – доминирование правой или левой конечности – может определяться особенностями обучения (В.Л. Бианки 1985; D. Martin, W.G. Webster, 1974; E.I. Miklyaeva et al., 1991; G.M. Peterson, 1934; 1951). Обучение, безусловно, играет огромную роль в формировании реального предпочтения конечности. Следует помнить, что предпочтение наиболее выражено в тонких специализированных движениях, которые тоже формируются в процессе обучения, тогда как при выполнении более простых движений те же самые животные, которые проявляют сильную латерализацию в специализированных движениях, нередко являются амбидекстрами (E.I. Miklyaeva et al., 1991; K.L. Wentworth, 1942). Это может быть связано с тем, что мозговое представительство специализированных выученных движений, как правило, унилатерально, на что указывает отсутствие прямого трансфера этих движений при смене активной конечности, показанное ранее как у животных, так и у человека. Простые синергии обычно представлены билатерально.

Исследователи, пытавшиеся выявить исходное предпочтение при минимальном влиянии обучения (И.С. Сташкевич, А.Д. Воробьева, 1997; E.I. Miklyaeva et al., 1991; K.L. Wentworth, 1942), пришли к разным выводам. Согласно K.L.Wentworth (1942), минимальное число проб для выявления предпочтения составляет 10 успешных взятий пищи. E.I. Микляева с соавт., 1991 на довольно большом материале (168 животных) пришли к выводу, что у

нелинейных крыс предпочтение достаточно уверенно выявляется уже после 3 взятий. В то же время И.С.Сташкевич и А.Д.Воробьева (1997) обнаружили, что до 15% крыс линии Wistar, которые могут проявлять выраженное предпочтение в одном или даже нескольких последовательных блоках по 10 взятий, неоднократно меняют его при дальнейшем обучении до 300 взятий. Авторы считают, что именно эти крысы являются настоящими амбидекстрами и для их выявления необходимо длительное обучение. Таким образом, для выявления моторного предпочтения необходимо обучение. В связи с этим еще относительно недавно существовала точка зрения, что предпочтение конечности у животных изначально не существует, а полностью формируется в процессе обучения (С. Спрингер, Г. Дейч, 1983). В самом деле, в процессе формирования специализированного движения доставания пищи из трубки животное, как правило, сначала пытается достать пищу языком, затем совершает быстрые альтернирующие просовывания обеих лап и лишь через некоторое время начинает брать пищу преимущественно одной конечностью. Согласно закону эффекта Торндайка частота движений, приводящих к подкреплению, должна увеличиваться (основной принцип инструментального обучения – “что подкрепляется, то закрепляется”). Иначе говоря, первое успешное движение правой или левой лапой должно привести к тому, что в дальнейшем животное будет использовать в данном тесте преимущественно эту конечность. Такой подход полностью объяснял формирование предпочтения конечности, не требуя привлечения генетических и других возможных механизмов.

Для проверки предположения, что моторное предпочтение целиком является результатом обучения, были проведены специальные эксперименты (Е.И. Микляева et al., 1991). После минимального первичного обучения и выявления предпочитаемой конечности (3 успешных доставания пищи из горизонтальной трубки) у нелинейных крыс электрошоком вызывали ретроградную амнезию. О степени амнезии судили, сравнивая время повторного обучения с временем первичного обучения. У интактных животных и крыс с неполной амнезией время повторного обучения укорачивается. Отсутствие такого укорочения говорит в пользу полной амнезии. Через 2-4 недели после полной амнезии (25 крыс) при тестировании до 3 или до 10 взятий пищи предпочтение сохранилось у 22 животных (88%), 2 крысы (8%, амбидекстры при первичном обучении) приобрели предпочтение, 1 (1,7%) потеряла предпочтение (стала амбидекстром) и лишь 1 крыса (1,7%) сменила предпочитаемую конечность. Эти результаты явно свидетельствовали в пользу точки зрения, что кроме обучения существует исходное предпочтение, которое выявляется при обучении. Правда, некоторая слабость этих экспериментов состоит в том, что степень амнезии определялась по косвенному признаку (время повторного обучения).

Таким образом, реальное предпочтение конечности в манипуляционных движениях, очевидно, определяется двумя факторами – исходным предпочтением и обучением. Было показано, что степень исходного предпочтения в популяции нелинейных крыс варьирует у разных животных.

Так, при обучении животных доставать пищу только одной (например, левой) лапой (у отверстия трубки ставили вертикальную перегородку, препятствующую просовываниям другой конечности) без предварительного определения их исходного предпочтения, разные животные вели себя по-разному: одни крысы обучались легко (предположительно, первичные левши и амбидекстры), другие – с трудом (предположительно, первичные правши, у которых в процессе обучения происходила переделка исходного предпочтения), а некоторые животные не могли обучиться и даже ложились на спину, чтобы иметь возможность взять пищу правой лапой, исходное предпочтение которой было у них, видимо, крайне высоко (Е.И. Miklyaeva et al., 1991).

Было высказано предположение, что вся популяция животных представляет собой континуум, в котором на полюсах находятся животные с очень сильным исходным предпочтением той или другой конечности, а промежуток заполнен особями с постепенным снижением предпочтения одной конечности и (через группу амбидекстров) переходом к постепенно увеличивающемуся предпочтению другой лапы. При этом, чем меньше исходное предпочтение у какой-либо особи, тем выше роль обучения в формировании реального предпочтения (рис.1) (Е.И. Miklyaeva et al., 1991).

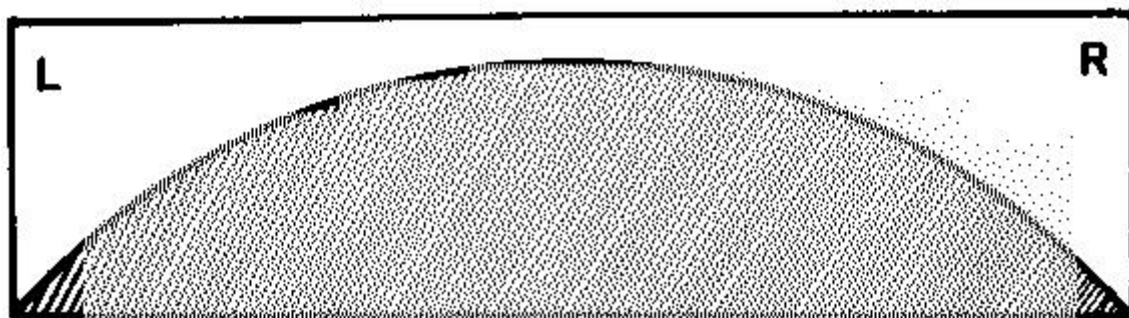


Рис.1. Схема соотношения исходного предпочтения (светлая часть) и обучения (заштрихованная) в реальном предпочтении конечности у животных (Miklyaeva et al., 1991).

Исходное предпочтение – ригидное врожденное свойство или результат пластических изменений в онтогенезе?

В связи с этим встает вопрос о природе так называемого исходного предпочтения. В.Л.Бианки (1985) отмечал, что у домового мыши обнаруживается не только индивидуальная, но и популяционная асимметрия, а именно преобладание использования правой конечности в манипуляционных движениях у большинства животных. У кошек в разных манипуляционных тестах наблюдалось преобладание правой (Г.М. Глумов, 1984) или левой (М. Fabre-Thorpe et al., 1993). Все это могло бы говорить в пользу врожденного

характера моторного предпочтения. Попытки прямого решения вопроса о генетическом характере предпочтения путем скрещивания крыс или мышей с одинаковым предпочтением (В.Л. Бианки, 1985; R.L. Collins, 1985-1991; G.M. Peterson, 1934) показали, что знак моторного предпочтения (доминирование правой или левой конечности) не наследуется, однако наследуется степень его выраженности, т.е. частота использования предпочитаемой конечности в манипуляционных движениях. Последнее наблюдение было неоднократно подтверждено (F.G. Biddle, B.A. Eales, 1999; P. Signore et al., 1991). Получены и широко исследуются сильно и слабо латерализованные по моторному предпочтению линии мышей (F.G. Biddle, B.A. Eales, 1999; R.L. Collins, 1985; D. Martin, W.G. Webster, 1974). Дискутируется вопрос, контролируется ли степень предпочтения одним или несколькими генами (F.G. Biddle et al., 1993; F.G. Biddle, B.A. Eales, 1996) или она связана с разной степенью гетерозиготности (мышь с большей гетерозиготностью обнаруживают большую степень предпочтения конечности) (I.C. McManus, 1992).

Таким образом, до настоящего времени нет прямых доказательств наследственной передачи правшества и левшества у животных. В то же время показано, что и степень латерализации в одной и той же линии животных зависит не только от генетических факторов, но и от процедуры тестирования. Так, после редких, но длительных тестирований (по 2 взятия в день в течение 25 дней) частота использования предпочитаемой лапы была существенно больше, чем после более интенсивных, но кратковременных (по 25 взятий в день в течение 2 дней) (M.V. Vulman-Fleming et al., 1997).

Логично предположить, что, поскольку знак предпочтения не наследуется, видимо, это не врожденное свойство особи, а результат раннего онтогенетического опыта (V.H. Denenberg, 1981, 2000), прежде всего воспитания в асимметричной среде (В.Л. Бианки, 1985; R.L. Collins, 1985; R.A.W. Lehman, 1970). Действительно, обычно трудно полностью исключить асимметричную среду. Даже если в одной клетке воспитывается несколько особей, проявляющих разное предпочтение, всегда остается некоторая возможность того, что животные, занимающие в иерархии подчиненное положение, оттесняются доминантами в углы и к стенкам клетки, что приводит к неравному использованию правых и левых конечностей и в конце концов к формированию разного предпочтения у разных животных.

Асимметричная среда может возникать и в антенатальном онтогенезе, например разное положение плодов в матке могло бы создавать разные условия для развития и использования конечностей. Можно найти и ряд других факторов среды, которые могли бы быть причиной функциональной моторной асимметрии. Показано, в частности (V.H. Denenberg et al., 1991), что аутоиммунные процессы в матке матери усиливают степень, но не определяют знак моторного предпочтения у самок (но не у самцов) мышей, развивавшихся до рождения в соответствующей среде. Последний пример показывает, что даже симметричная среда может влиять на развитие асимметрии мозга и/или предпочтения одной из передних конечностей. Другим примером является

латерализация полушарий мозга у крысят вследствие раннего хэндлинга (взятия на руки), что приводило к мощным перестройкам в организме детеныша и, в частности, к развитию межполушарного торможения. Специальными экспериментами было показано, что у взрослых крыс, подвергавшихся хэндлингу в раннем возрасте, в тесте открытого поля правое полушарие тормозит левое, а в тесте на направление первой побежки – наоборот (V.H. Denenberg, 2000). Измененное вследствие раннего опыта поведение самок, в частности материнское поведение, могло влиять и на последующие поколения. Таким образом, влияния среды очень сложны и нередко неожиданны, что крайне затрудняет деление фенотипических признаков на врожденные и приобретенные.

Пытаясь все же как-то проанализировать вопрос о генезе «исходного» моторного предпочтения, рассмотрим ряд исследований, результаты которых свидетельствуют о связи знака предпочтения (правшество – левшество) с рядом разнообразных функциональных и морфологических особенностей организма, что как будто говорит против предположения о возникновении предпочтения в онтогенезе только в результате влияния среды.

Корреляция «рукости» с морфологическими факторами. Рядом работ установлено, что некоторые структурные изменения мозга у животных разных видов коррелируют с предпочтением определенной конечности в манипуляционных движениях. Показано, например, наличие корреляции между моторной асимметрией и различиями веса полушарий мозга у кошек (U. Tan, N. Kutlu, 1993). Обнаружено, что направление моторного предпочтения отрицательно коррелирует с генетически обусловленной морфологической асимметрией сенсорной системы вибрисс у мышей (P. Barneod, H. Van der Loos, 1993). Авторы задаются вопросом, связаны ли изменения систем мозга, обуславливающие асимметрию чувствительной системы вибрисс, с изменениями, обуславливающими моторное предпочтение, или существуют два ассоциированных набора генов, один из которых обуславливает «вибриссность», а другой «рукость». Возможно, правда, и еще одно альтернативное объяснение, связанное с тем, что одностороннее снижение вибриссной чувствительности может привести к компенсаторному повышению тактильной чувствительности с этой стороны и, как следствие, к преимущественному использованию соответствующей конечности в манипуляционных движениях.

В другой работе исследована связь асимметрии интра- и инфрапирамидных проекций мшистых волокон гиппокампа с направлением и знаком моторного предпочтения у мышей разных линий (H.P. Lipp et al., 1996). Прежде всего было установлено, что проекции мшистых волокон гиппокампа в общей популяции у мышей сильно латерализованных линий на 70% мощнее, чем у животных слабо латерализованных линий (и у мышей с дисплазией мозолистого тела), и показана положительная корреляция между индивидуальным развитием проекций мшистых волокон и степенью моторного предпочтения. Особенно интересно, что асимметрия пучков мшистых волокон

достоверно коррелировала и с направлением моторной асимметрии, т.е. с правшеством или левшеством. Авторы приходят к заключению, что степень выраженности и асимметрия площади проекций пучков мшистых волокон гиппокампа является одним из многих факторов, влияющих на направление и силу моторного предпочтения. Пытаясь объяснить полученные результаты, авторы предполагают, что животные с более мощными пучками мшистых волокон более устойчивы к интерферирующим влияниям и поэтому чаще употребляют определенную лапу (высокая степень асимметрии), тогда как право-левая асимметрия гиппокампальных пучков может влиять на начальный выбор лапы и/или подкреплять (?) его.

У мышей линии BALB/cCF обнаружена связь между степенью развития мозолистого тела и направлением моторного предпочтения (S.L. Schmidt et al., 1991). В группе животных с полной или частичной агенезией мозолистого тела процент левшей (78%) был достоверно выше, чем при случайном распределении, тогда как у здоровых животных распределение правой и левой лапы не отличалось от случайного. В то же время различий между группами по степени моторного предпочтения не обнаружено.

Таким образом, ряд структурных изменений мозга коррелирует с направлением функциональной моторной асимметрии.

Иммунный и гормональный статус и моторное предпочтение. Известно, что морфологические изменения могут быть связаны с гормональными сдвигами, например, при акромегалии. Возможно поэтому, что описанные выше структурные изменения и коррелирующее с ними направление исходного моторного предпочтения (правшество или левшество) могут в какой-то части, например в случае с агенезией мозолистого тела, быть результатом нарушений гормонального статуса. Действительно, в ряде исследований показана корреляция гормональных сдвигов со знаком моторного предпочтения. Обнаружены разные изменения содержания гипофизарного гормона пролактина в ответ на стресс у животных с разным моторным предпочтением, причем эти изменения были различны в разных генетических линиях (N.S. Waters et al., 1996). В генетически гетерогенной группе, полученной от скрещивания мышей аутоиммунной линии NZB и гетерозиготной по окраске линии SM, у самок мышей черной окраски предпочтение левой лапы в тесте Коллинза коррелировало с достоверным увеличением содержания пролактина, а у правой нет. Среди самок окраски агутти, напротив, содержание пролактина было достоверно снижено у левшей, а у правой нет. В генетически гомогенной группе C3H/HeJ только самки-правши реагировали на стресс существенным повышением содержания пролактина. В то же время самцы ни в одной из групп не обнаруживали корреляции моторного предпочтения с изменением содержания пролактина в ответ на стресс. Подобные же результаты (корреляция с рукостью только у самок) были получены при исследовании содержания АКТГ (C. Betancur et al., 1992).

У мышей обнаружена связь между интенсивностью иммунных реакций и знаком моторного предпочтения (С. Betancur et al., 1991; Е. Fride et al., 1990; Р.Ј. Neveu, 1991; Р.Ј. Neveu et al., 1988, 1989). Результаты различались у животных разных линий. У леворуких самок мышей линии СЗН/HeJ пролиферация лимфоцитов более интенсивна, чем у праворуких (Р.Ј. Neveu et al., 1988), а у леворуких самцов линии СЗН/OuJCo активность лимфоцитокиллеров выше, чем у праворуких (С. Betancur et al., 1991). Активность антител у леворуких самок в аутоиммунной линии NZB выше, чем у праворуких (Р.Ј. Neveu et al., 1989). Хотя некоторые авторы (Р.Ј. Neveu, 1991) подчеркивают более активный иммунный статус у левшей, другие (Е. Fride et al., 1990) обращают внимание на различия иммунных реакций в разных линиях мышей. Так, в линиях СЗН/HeJ и 129/J леворукие мыши демонстрировали более сильную иммунную реакцию, а в линиях СЗН/HeNCr MTV- и BALB/cJ – наоборот. В линиях СЗН/HeNCr MTV+ и в гетерогенной контрольной популяции различий между правшами и левшами по интенсивности иммунных реакций не обнаружено (Е. Fride et al., 1990). Таким образом, связь между иммунными реакциями и моторным предпочтением зависит от линии животных, что позволяет думать о генетических влияниях на ее природу.

Различия между линиями животных по направлению моторного предпочтения. Существуют и прямые данные о преобладании различного предпочтения в разных линиях мышей. При исследовании предпочтения в большой популяции мышей ($n=693$) 29 инбредных линий (N.S. Waters, V.H. Denenberg, 1994) были обнаружены различия между линиями по направлению моторной асимметрии в одном из двух применявшихся тестов. В другой работе (F.G. Biddle et al., 1993) при исследовании 12 инбредных линий мышей в некоторых линиях был обнаружен достоверный сдвиг в сторону предпочтения правой или левой лапы, не зависящий от степени латерализации, что, по мнению авторов, говорит о том, что направление предпочтения может быть отдельным генетическим признаком в использовавшихся экспериментальных моделях. Тем не менее селектировать линии правшей и левшей не удастся.

Рассмотрим теперь некоторые особенности поведения, связанные с моторным предпочтением.

Моторное предпочтение и социальное поведение.

Коротко остановимся на социальном поведении, которое, с одной стороны, представляет собой развитие генетически преддетерминированной программы, а с другой – сильно модулируется условиями среды. Показано (Е. И. Варлинская с соавт., 1993), что нарушения социального поведения, возникающие после изоляции беспородных взрослых крыс-самцов, различны, в зависимости от моторного предпочтения. У “абсолютных правшей” (10 взятий пищи правой лапой в 10 пробах) и амбидекстров изоляция увеличивала уровень агрессии, а у “абсолютных левшей” – внутривидовых контактов. При этом у всех животных нарушается видотипическая структура агрессивного поведения. Авторы связывают полученные данные с разной ролью правого и левого

полушарий в регуляции агрессивного поведения и его структуры. При этом априори предполагается, что у левшей активнее правое полушарие, а у правшей левое и что моторная и эмоциональная доминантность полушарий совпадают.

Обучение у животных с разным моторным предпочтением.

Рассмотрим теперь, как исходное моторное предпочтение влияет на обучение манипуляционным движениям. Частично этот вопрос уже затрагивался выше. Полученные недавно данные говорят о том, что животные с разным предпочтением обучаются по-разному. Проблема таких исследований состоит в том, что нельзя определить исходное предпочтение без обучения, которое само модулирует предпочтение. Однако можно подойти к проблеме с другой стороны – ретроспективно проанализировать начало и дальнейший ход обучения у животных с разным финальным предпочтением, сложившимся в процессе обучения. Оказалось (И.С. Сташкевич, М.А. Куликов, 2000), что распределения коэффициента асимметрии,

П - Л

вычисленного из 10 последовательных проб по формуле $K_{ас} = \frac{П - Л}{П + Л}$,

П + Л

где П – число взятий пищи правой лапой, а Л – число взятий левой лапой, различаются на ранних стадиях обучения у крыс линии Wistar ($n=61$), которые в конце обучения становятся левшами и правшами. Как видно из рис.2, в первых 10 пробах будущие правши и левши, на первый взгляд, распределяются довольно равномерно. Часть из них не проявляет выраженного предпочтения (коэффициент асимметрии колеблется в пределах от $-0,4$ до $0,4$), а число абсолютных правшей и абсолютных левшей (коэффициент асимметрии равен ± 1) примерно одинаково.

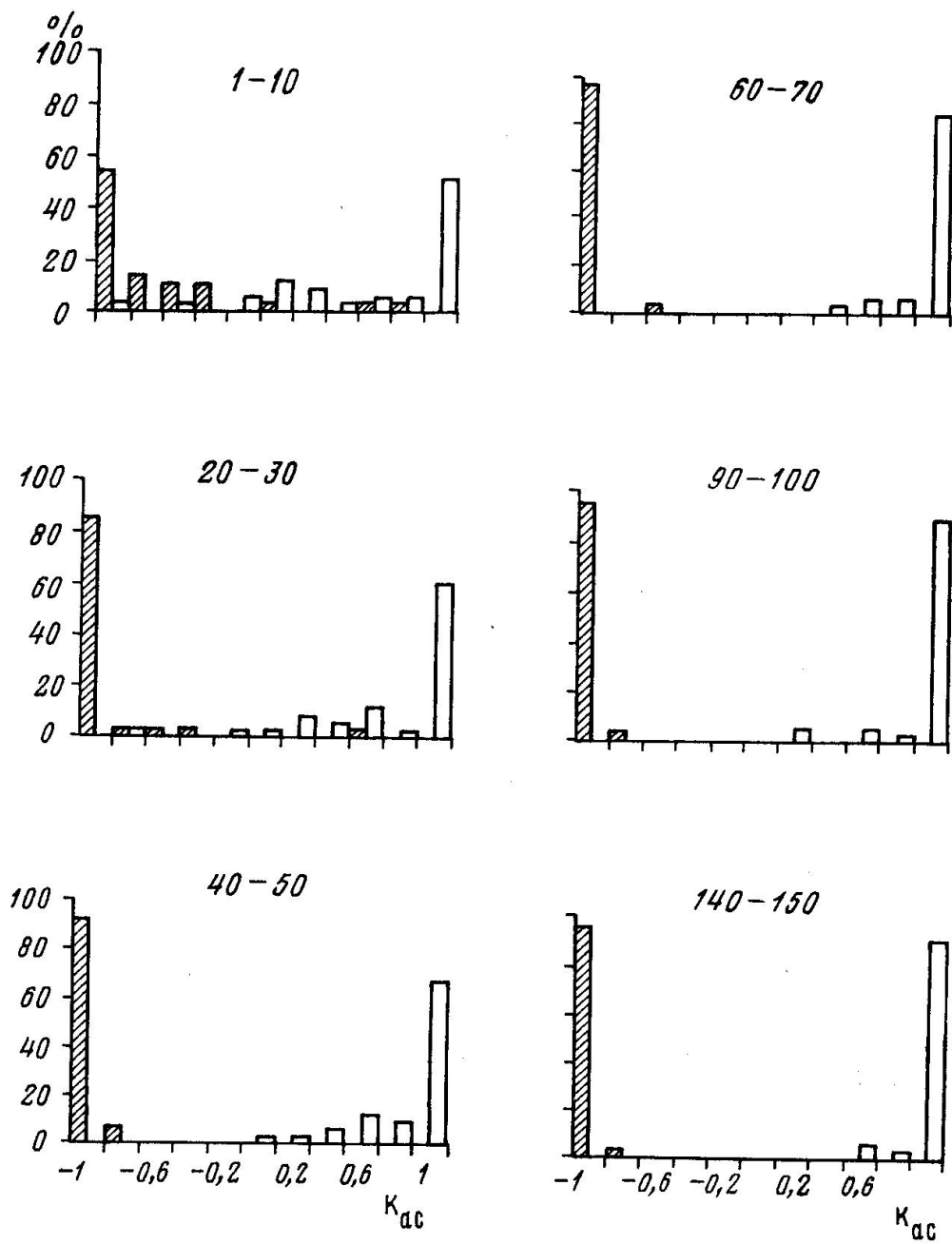


Рис.2. Распределение величин коэффициента асимметрии в процессе обучения у крыс, ставших после обучения «правшами» (светлые столбики) и «левшами» (заштрихованные).

По оси абсцисс - величины коэффициента асимметрии, по оси ординат - процент животных (И.С.Сташкевич, М.А.Куликов, 2000). Цифры над столбиками – последовательные пробы.

Однако более детальный анализ показывает, что распределения будущих правой и будущей левой различаются ($p < 0.003$). Распределение будущей правой более растянуто и бимодально. Видно также, что несколько животных из обеих групп имеют противоположное предпочтение на ранней стадии обучения. При дальнейшем обучении группа левой формируется быстрее правой. Различия между распределениями достоверны ($p < 0.001$) после 30, 50 и 70 проб. После 70 проб практически все левши (96%) достигают максимального уровня латерализации, который не меняется при дальнейшей тренировке, тогда как уровень полной латерализации правой все еще ниже (85%) и только после 100 проб 91% правой достигают максимальной латерализации. Таким образом, при длительном обучении левши обучаются быстрее правой.

Взаимодействию исходного предпочтения и обучения посвящен также ряд работ, касающихся переделки предпочтения путем ограничения возможности выполнять движение предпочитаемой конечностью (D. Martin, W.G. Webster, 1974; E.I. Miklyaeva et al., 1991; E.I. Miklyaeva, J. Bures, 1991; R. Milisen, 1937; G.M. Peterson, 1951; K.L. Wentworth, 1942). Результаты этих работ свидетельствуют, что для смены предпочтения требуется новое обучение (forced practice – термин, введенный Д.Петерсоном (1951)). При этом переделка была более или менее трудной в зависимости от силы исходного предпочтения (E.I. Miklyaeva et al., 1991). Было показано (Ю.В. Васильева с соавт., 1995), что беспородные крысы-правши после кратковременного обучения (10 успешных проб) переучиваются легче, чем левши по показателям времени, необходимого для совершения первого успешного взятия пищи, числа подкреплений за 1 мин (рис.3) и числа попыток использовать исходно предпочитаемую лапу.

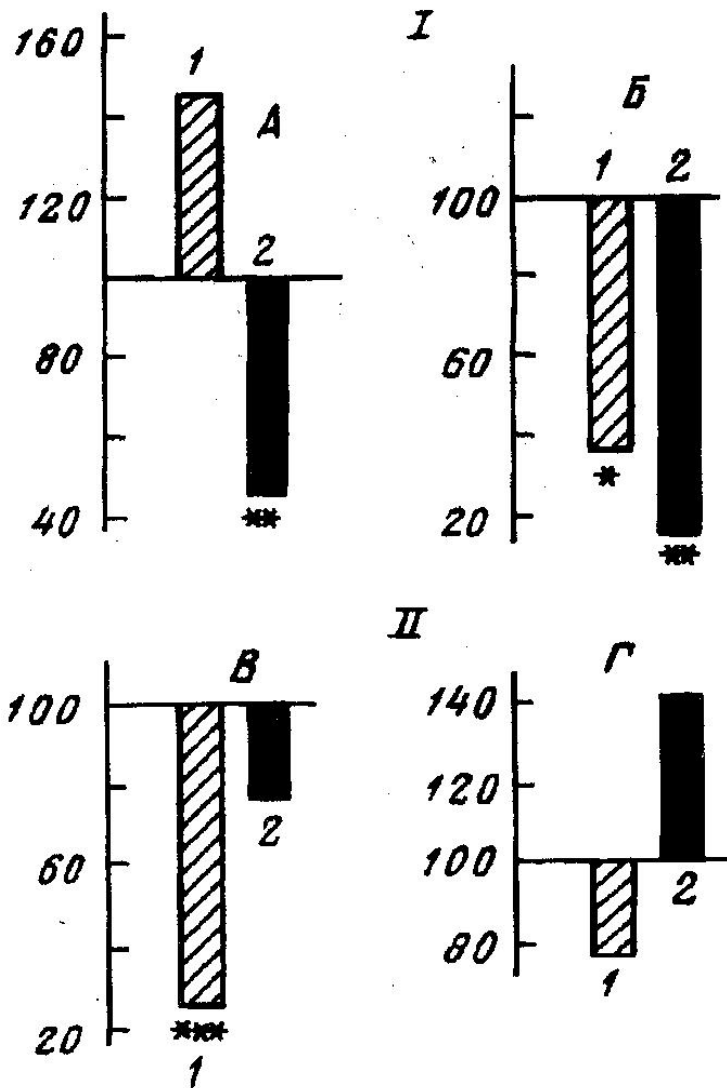


Рис.3. Сравнение длительности одного из периодов обучения (I) и скорости взятий подкрепления (II) при переобучении с показателями при обучении, принятыми за 100%. А, В – левши (1) и правши (2); Б, Г – амбидекстры, обучившиеся использовать только правую (1) и левую (2) лапу. * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$ (Ю.В.Васильева и др., 1995).

В то же время анализ этого феномена у крыс линии Wistar в условиях интенсивного обучения (300 проб) и длительной переделки предпочтения (300 проб) (И.С. Сташкевич с соавт., 2001) показал, что после возврата к свободному выбору конечности животные делятся на несколько групп: 34% крыс сохранили навязанное предпочтение, 23% стали амбидекстрами, а 43% вернулись к первоначальному предпочтению. В каждой из групп было примерно одинаковое число правшей и левшей, однако первоначальные левши проявляли более выраженную тенденцию использовать первично предпочитаемую лапу, чем правши, что наиболее четко видно в группе животных, ставших амбидекстрами (рис.4).

Рис.4. Динамика использования правой и левой конечности у животных – исходных правшей и левшей, после переобучения и возвращения к свободному выбору конечности. I – первичное обучение, II – переобучение, III – свободный выбор после переобучения. По оси абсцисс – блоки по 50 проб, по оси ординат – процент животных. * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$ (И.С.Сташкевич и др., 2001).

Таким образом, крысы обучаются двигательному навыку с разной скоростью и проявляют индивидуальные различия устойчивости к переделке, что, очевидно, связано с разной степенью исходного предпочтения. При этом, однако, обнаруживаются различия правого и левого полушарий в организации исходного предпочтения, проявляющиеся при обучении и переделке. Нельзя исключить, что этот популяционный признак может иметь генетическую основу. Одно из возможных объяснений природы этих межполушарных различий таково. В процессе обучения почти всегда имеется стадия бимануальных альтернирующих движений, после которой животное начинает преимущественно использовать одну лапу. Очевидно, это связано с формированием торможения движений другой конечности (возможно, транскаллозальным (S. Levitan, J.A. Reggia, 2000)). Можно предполагать, что такое межполушарное торможение сильнее выражено при исходном моторном доминировании правого полушария, т.е. у потенциальных левшей, которые быстрее формируют реакцию одной конечности, труднее переделывают ее и проявляют более выраженную тенденцию к возврату к первично предпочитаемой конечности после длительной переделки. Следует, однако, помнить, что и направленное межполушарное торможение может быть результатом влияний среды, как в приводимых выше экспериментах с ранним хэндлингом.

Показано, что переделка предпочтения (обучение в камере со смещенной в одну сторону трубкой) происходит по-разному у мышей разных генетических линий (S. Vetancur et al., 1992). Мыши сильно латерализованной линии C57BL/GJ достаточно быстро обучались использовать определенную конечность, тогда как животные слабо латерализованной линии CDS/Lay не переучивались, оставаясь стойкими амбидекстрами. В то же время из двух других слабо латерализованных линий SWV и NOD/Lt первая оказалась переучиваемой, а вторая – нет. Авторы заключают, что вероятность “правшества” или “левшества” зависит как от генетических факторов, так и от характера теста.

Обучение другим навыкам происходит по-разному у животных-правшей и левшей. Так (V.H. Denenberg et al., 1991), среди мышей аутоиммунной линии

NZB левши (как самцы, так и самки) быстрее правой обучались находить безопасную платформу при плавании. Та же картина наблюдается у мышей линии BXSB, но только у самцов. Однако результаты дискриминативного обучения у самцов линии BXSB были противоположными – правши обучались быстрее левшей.

Таким образом, животные с разным моторным предпочтением и с разными генетическими особенностями по-разному обучаются, по-разному переучиваются и обнаруживают разную устойчивость исходного предпочтения к переделке.

Экспериментальная патология и моторное предпочтение.

Большой интерес представляют исследования моторного предпочтения у животных с экспериментальной патологией. В течение ряда лет группа В.Дененберга исследует моторную асимметрию и обучение у мышей аутоиммунных линий (V.H. Denenberg, 2000; V.H. Denenberg et al., 1991a,b, 1992). Целью этих исследований является выяснение соотносительной роли генетических факторов и раннего опыта, в частности, в формировании моторного предпочтения. Показано (V.H. Denenberg et al., 1991a), что после пересадки оплодотворенной яйцеклетки здоровой мыши (линия DBA) в матку мыши аутоиммунной линии BXSB потомство (самки) обнаруживали повышение титра антител, увеличение степени моторной асимметрии и нарушения выработки реакций избегания и избавления. В то же время пересадка яйцеклетки аутоиммунной мыши в матку неаутоиммунной гибридной мыши приводила к обратным результатам. Авторы заключают, что описанные нарушения носят эпигенетический характер и подчеркивают роль среды, в которой развивается эмбрион и плод, в возникновении аутоиммунных механизмов. С другой стороны, возникновение корковых эктопий у аутоиммунных мышей имеет генетическую природу.

Среди моделей экспериментальной патологии представляют интерес различные формы эпилепсии. В то же время до последнего времени не исследовалась моторная асимметрия у животных-эпилептиков. Недавно (Е.В. Плетнева, 1999; Е.В. Плетнева, М.Е. Иоффе, 2000) были обнаружены разнонаправленные популяционные сдвиги моторного предпочтения у крыс с разными формами эпилепсии. Оказалось, что среди крыс линии WagRij, характеризующихся наличием absence-эпилепсии с пик-волновыми комплексами в корковой ЭЭГ, достоверно преобладают левши, тогда как в группе крыс WagRij со смешанной формой эпилепсии, у которых наблюдаются как absence-эпилепсия, так и аудиогенные судороги, доминируют правши. Преобладание правой было обнаружено и в других линиях крыс с аудиогенной судорожной эпилепсией – в эпилептической популяции крыс Wistar (Е.В. Плетнева, М.Е. Иоффе, 2000) и у крыс линии КМ (Е.В. Плетнева, М.Г. Плескачева, 2001) (таблица). Оказалось при этом, что степень сдвига вправо у крыс линии Wistar прямо коррелирует с интенсивностью судорожного припадка (Е.В. Плетнева, М.Г. Иоффе, 2000). В потомстве крыс с аудиогенными

судорогами процент животных с высокой интенсивностью припадка возрастает, соответственно возрастает и процент правшей. Эти результаты кажутся очень интересными в двух аспектах. Прежде всего, в разных генетических линиях крыс имеют место разнонаправленные сдвиги моторного предпочтения. Этот результат, как и ряд представленных выше данных, говорит в пользу наличия генетического компонента в моторном предпочтении. Этот компонент у ряда животных ассоциирован с некоторыми другими генетически детерминированными признаками, как например, генетическая эпилепсия. Поскольку генетическая основа высокой аудиогенной чувствительности у крыс в значительной мере исследована, в частности, показана полигенная структура этого признака у крыс КМ (Л.Г. Романова с соавт., 1976), это дает некоторую надежду на прогресс в исследованиях генетической структуры моторного предпочтения. Второй аспект связан с физиологическим анализом разных форм эпилепсии, что может помочь понять природу моторной асимметрии. Известно, например, что пик-волновые комплексы при absence-эпилепсии генерируются таламическими структурами (см. M. Steriade, M. Deschenes, 1984 и др.), а аудиогенную эпилепсию связывают с патологией задних бугров четверохолмия (J. Tsutsui et al., 1992; и др.). Кроме того, возможно, разные формы эпилепсии имеют разную нейрохимическую основу. В этом случае, зная ее, можно попытаться подойти к анализу разной нейрохимической природы разнонаправленного моторного предпочтения (конечно, если принять соответствующую гипотезу).

К сожалению, хотя нейрохимические механизмы эпилепсии активно изучаются, различия между формами эпилепсии не до конца ясны. Считается, что в основе эпилептогенеза лежит дисбаланс тормозных (ГАМК) и возбуждающих (глутамат) медиаторов. Известны антисудорожные эффекты потенциации прямых ГАМКергических (A. Depaulis et al., 1994) и блокады непрямых глутаматергических (C. Deransart et al., 1996) проекций стриатума в ретикулярную часть черной субстанции. Показана роль передачи дофамина в *n. accumbens* в возникновении absence-эпилепсии (C. Deransart et al., 2000). Введение агонистов дофаминовых D1 и D2 рецепторов уменьшало, а введение антагонистов увеличивало выраженность absence-эпилепсии. Эффект, по-видимому, опосредован таламическими проекциями базальных ганглиев. Обнаружено увеличение выделения ГАМК и глутамата в вентробазальном ядре таламуса при генерации absence-эпилепсии (P.K. Banerjee, O.K. Sneed, 1995). Таким образом, пока можно говорить лишь о разных структурах, преимущественно связанных с возникновением разных форм эпилепсии.

Нейрохимическая асимметрия и моторное предпочтение.

Приведенные выше данные наводят на мысль, что моторное предпочтение имеет химическую природу и может быть связано с химической асимметрией мозговых структур. Известна химическая асимметрия нигро-стриарной системы (S. Cabib et al., 1985; S.D. Glick et al., 1977; D. M. Nielsen et al., 1997).. Показано асимметричное распределение М-ацетилхолиновых рецепторов в коре крысы (M.F. Pediconi et al., 1993). Выявлена межполушарная асимметрия активности

некоторых ферментов - аденилатциклазы в коре и гиппокампе, а 5'-нуклеотидазы – в амигдале (И. А. Журавин с соавт., 1995). Показано, что внутриутробная гипоксия приводит к более сильным нарушениям функционального состояния клеточных мембран (по уровню активности ряда ферментов) правого полушария эмбрионов по сравнению с левым (Н.Н. Наливаева с соавт., 1998). Обнаружены асимметрично действующие пептиды (G.Ya. Bakalkin, 1989), например вазопрессин (Г.А. Вартанян, Б.И. Клементьев, 1991).

Особый интерес вызывают исследования химической асимметрии в связи с моторным предпочтением. Обнаружено большее содержание дофамина в *n.accumbens*, ипсилатеральной предпочитаемой конечности (S. Cabib et al., 1995). Показано (D.M. Nielsen et al., 1997), что интенсивность спонтанных вращательных движений и степень предпочтения одной конечности у сильно латерализованной линии мышей коррелируют с асимметрией дофамина и его метаболита дигидроксифенилуксусной кислоты соответственно в медиальной префронтальной коре. Хотя знак предпочтения конечности и направление вращательных движений не коррелируют между собой, мышцы с противоположным направлением этих видов моторной асимметрии обнаруживают различия метаболизма дофамина в *n.accumbens* и в стриатуме. Обнаружены различные изменения активности ацетилхолинэстеразы, 5'-нуклеотидазы и аденилатциклазы в сенсомоторной коре крыс на 2-й и 45-й день после кратковременного обучения доставать пищу из трубки (10 проб) (Н.Н. Наливаева с соавт., 1996). По активности всех исследуемых ферментов в обоих полушариях на 2-й день после обучения амбидекстры отличались от животных с выраженным предпочтением, а правши отличались от левшей. Через 45 дней обнаружены различия активности 5'-нуклеотидазы и аденилатциклазы между амбидекстрами и животными с выраженным предпочтением. Асимметрия активности показана у амбидекстров (ацетилхолинэстераза, 45-й день), у правшей (5'-нуклеотидаза, 45-й день) и у левшей (аденилатциклаза, 2-й день).

Таким образом, моторное предпочтение действительно коррелирует с химической асимметрией мозга. Однако вопрос осложняется тем, что предпочтение выявляется только при обучении, а обучение, так же как и преимущественное использование одной конечности, даже при 10 пробах сами по себе могут сопровождаться асимметричными химическими изменениями в структурах мозга. Пока не ясно, можно ли и каким образом дифференцировать химическую асимметрию, возникающую при обучении и тренировке, от асимметрии, связанной с исходным предпочтением. А именно природа исходного предпочтения представляет основной интерес.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: В ПОИСКАХ РЕШЕНИЯ

В настоящей статье мы фиксировали внимание на двух существенных вопросах, интересующих исследователей обсуждаемой проблемы: генетический или приобретенный характер моторного предпочтения и его возможная химическая природа. По поводу первого следует сказать, что в последнее время

альтернатива «врожденное – приобретенное» все больше заменяется принципом взаимодействия и взаимной модификации врожденных и приобретенных форм поведения (З.А. Зорина с соавт., 1999; Д. Мак-Фарленд, 1988; V.H. Denenberg, 2000). Хотя структура генов очень консервативна, их функция может изменяться в процессе эволюции. Показателен пример, приведенный В. Дененбергом (V.H. Denenberg, 2000): мышь и человек имеют примерно то же число генов, причем 94% из них идентичны у обоих видов. Учитывая огромную разницу в анатомии, физиологии и поведении, приходится допустить, что идентичные гены могут обеспечивать разные функции. Существенную роль в развитии генетически детерминированных признаков играет как взаимодействие генов между собой, так и их взаимодействие со средой. В связи с этим классическое противопоставление “nature-nurture” ныне считается устаревшим. Среда может существенно изменить проявление генетически детерминированной поведенческой программы. Согласно выражению В. Дененберга (2000), «эволюция предполагает, а онтогенез располагает». С другой стороны, адаптивные пластические изменения, возникшие в процессе жизни индивидуума, могут закрепляться в процессе эволюции.

Выше приводились примеры очень сложных воздействий среды, влияющих на асимметричное поведение, таких как действие внутриматочной среды на плод, ранний хэндлинг детеныша или даже его предков. С другой стороны, приведенные факты множественных корреляций знака моторного предпочтения с морфологическими, физиологическими, биохимическими, генетическими особенностями организма и с некоторыми патологическими процессами не позволяют полностью исключить генетический механизм. Вероятно, среди факторов, определяющих моторное предпочтение, генетические влияния и влияния среды находятся в тесном взаимодействии. Это не исключает интереса к выделению каждого из этих компонентов, однако крайне затрудняет исследование данного вопроса. В поисках путей решения представляется интересным, в частности, дальнейший анализ (поведенческий, физиологический, генетический и биохимический) связи между разными формами генетической эпилепсии и моторным предпочтением. Если удастся найти четкие нейрхимические различия между формами эпилепсии, это, среди прочих важных последствий, может дать ключ к разгадке природы моторного предпочтения.

Среди других подходов может оказаться интересным анализ связи моторного предпочтения и других видов моторной асимметрии, химическая природа которых в определенной степени изучена. Имеется в виду асимметрия позы, вызванная асимметричными травмами мозга (А.М. Di Giorgio, 1929). Известно, что эта асимметрия индуцируется химическими факторами, одним из которых является аргинин-вазопрессин, действующий в очень низких дозах (Г.А. Вартамян, Б.И. Клементьев, 1991). Интраамниотическое введение вазопрессина приводит к стойкой асимметрии позы хвоста у потомства крыс (Б.И. Клементьев с соавт., 1995). Анализ возможной роли вазопрессина и других

асимметрично действующих пептидов (G.Ya. Bakalkin, 1989) в организации моторного предпочтения кажется весьма интересным.

Существуют и другие актуальные вопросы, касающиеся организации моторного предпочтения, которые остались за рамками настоящей статьи. К ним относится, в частности, структурная организация моторного предпочтения - роль моторной коры, стриатума и других мозговых структур. Известно, что экстирпация моторной коры контралатерально предпочитаемой лапе приводит к смене предпочтения (G.M. Peterson, 1934, 1951), однако после двусторонней экстирпации исходное предпочтение сохраняется. Вероятно, моторная кора связана не с организацией, а с реализацией моторного предпочтения. Вопрос, существует ли структура, ответственная за организацию предпочтения, остается открытым. В тесной связи с этим находится вопрос о соотношении организации и реализации предпочтения (*preference and performance*). До сих пор не вполне ясно, насколько более совершенно выполнение манипуляционных движений предпочитаемой конечностью, есть ли разница в выполнении движений правой и левой лапой и т.д. Крайне интересен вопрос об асимметрии компенсации после асимметричных повреждений мозга. Показана разница в сроках и степени восстановления латерализованного навыка после право- и левосторонних повреждений моторной коры и стриатума. Механизмы этих различий еще не исследованы. Не ясна еще связь механизмов предпочтения конечности и других латерализованных форм поведения, а также межполушарной асимметрии, выявляемой электрофизиологически. Согласно одной точке зрения уже у крыс и цыплят левое полушарие больше связано с переработкой информации, а правое – с аффективным поведением (V.H. Denenberg, 2000). Не ясно, влияют ли эти межполушарные различия на моторное предпочтение. Интересен вопрос об эволюции моторного предпочтения. Существует обширная литература, касающаяся «рукости» у обезьян. Однако обзор этих аспектов исследования моторного предпочтения должен быть предметом специальной (и, вероятно, не одной) статьи.

Возвращаясь к основному вопросу, обсуждавшемуся в настоящей статье, следует сказать, что представленные в литературе результаты не позволяют полностью исключить генетические влияния на возникновение исходного предпочтения. Вероятно, среди факторов, определяющих моторное предпочтение, генетические влияния и влияния среды находятся в тесном взаимодействии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 02-04-48410 и 01-04-48381).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. Л.: Наука, 1985, 295с.
2. Варлинская Е.И., Часовникова Т.И., Макарова Т.М., Васильева Ю.В., Петров Е.С. Последствия внутривидовой изоляции во взрослом возрасте крыс (правшей, левшей и амбидекстров) // Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т.43. № 6. С. 1124
3. Вартанян Г.А., Клементьев Б.И. Химическая симметрия и асимметрия мозга. Л.: Наука, 1991. 150 С.
4. Васильева Ю.В., Варлинская Е.И., Петров Е.С. Исследование переделки двигательного навыка у крыс с различным моторным предпочтением // Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т.45. № 5. С.1029
5. Глумов Г.М. Асимметрия двигательной функции передних конечностей у кошек // Физиол. журн. им. И.М.Сеченова. 1984. Т. 70. № 9. С. 1332
6. Журавин И.А., Наливаева Н.Н., Плеснева С.А. и др. Активность аденилатциклазы и 5'-нуклеотидазы в сенсомоторных и лимбических структурах мозга крыс после обучения манипуляторному навыку // Росс. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. 1995. Т 81. № 1. С. 40.
7. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ. 1999. 383 С.
8. Клементьев Б.И., Рыжова Л.Ю., Игнатьева Т.В. и др. Популяционный профиль асимметрии мозга крыс после внутриамниотического введения вазопрессина // Росс. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. 1995. Т.81. № 8. С. 104.
9. Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М: Мир, 1988. 519 С.
10. Наливаева Н.Н., Плеснева С.А., Чекулаева У.Б. и др. Некоторые биохимические особенности сенсомоторной коры крыс-правшей, левшей и амбидекстров // Журн. эволюц. физиологии и биохимии. 1996. Т.32. № 1. С. 75.
11. Наливаева Н.Н., Клементьев Б.И., Плеснева С.А. и др. Влияние гипоксии на состояние клеточных мембран правого и левого полушарий мозга эмбрионов крыс // Журн. эволюц. физиологии и биохимии. 1998. Т. 34. № 4. С. 485.
12. Плетнева Е.В. Особенности моторной асимметрии у крыс с генетической эпилепсией // Журн. высш. нерв. деят. 1999. Т.49. № 3. С. 483.
13. Плетнева Е.В., Иоффе М.Е. Исследование моторной асимметрии у крыс с аудиогенными судорогами // XXX Всерос. совещ. по пробл. высш. нерв. деят. Т 1. СПб, 2000. С. 371.
14. Плетнева Е.В., Плескачева М.Г. Исследование моторной асимметрии у крыс линии Крушинского-Молодкиной // XVIII Всерос. Съезд физиологов, Казань, 2001, 192.

- 15.** 15. Романова Л.Г., Полетаева И.И., Ремус Б. Анализ чувствительности к звуку у крыс методом диаллельного скреживания // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. № 4. С. 772.
- 16.** Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. Асимметрия мозга. М : Мир. 1983. 253 С.
17. Сташкевич И.С., Воробьева А.Д. Предпочтение конечности при выполнении крысами инструментального навыка: сравнение характера предпочтения на ранних стадиях обучения и в процессе дальнейшей тренировки // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 4. С. 751.
18. Сташкевич И.С., Куликов М.А. К вопросу о формировании латерализованного двигательного навыка у крыс // Журн. высш. нерв. деят. 2000 . Т. 50. № 3. С. 457.
19. Сташкевич И.С., Плетнева Е.В., Куликов М.А. Различная устойчивость двигательного предпочтения у крыс к принудительному переобучению // Журн. высш. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 6, 694-700.
20. Bakalkin G.Ya. Neuropeptides induce directional asymmetry in brain and spinal cord: facts and hypotheses // Intern. J. Neurosci. 1989. V. 48. № 1-2. P. 105.
21. Banerjee P.K., Sneed O.K. Presynaptic Gamma-Hydrobutyric Acid (GHB) and Gamma-Aminobutyric AcidB (GABAB) receptor mediated release of GABA and glutamate (GLU) in rat ventrobasal nucleus (VB): A possible mechanism for the generation of absence-like seizures induced by GHB // J. Pharmacol. and Exptl. Therap. 1995. V.273. P. 1534.
22. Barneod P., Van der Loos H. Direction of handedness linked to hereditary asymmetry of a sensory system // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1993. V. 90. № 8. P. 3246.
- 23.** Betancur C., Neveu, P.J., Vitiello S., LeMoal M. Natural killer cell activity is associated with brain asymmetry in male mice // Brain Behav. Immunol. 1991. V. 5. P. 162.
24. Betancur C., Sandi C., Vitiello S. et al. Activity of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis in mice selected for left- or right-handedness // Brain Res. 1992. V. 589. P. 302.
25. Biddle F.G., Coffaro C.M., Zier J.E., Eales B.A. Genetic variation in paw preference (handedness) in the mouse //Genome. 1993. V. 36. № 5. P. 935.
26. Biddle F.G., Eales B.A. The degree of lateralization of paw usage (handedness) in the mouse is defined by three major phenotypes // Behav Genet. 1996. V. 26. № 4. P. 391.
27. Biddle F.G., Eales B.A. Mouse genetic model for left-right hand usage: context, direction, norms of reaction, and memory // Genome. 1999. V. 42. № 6. P. 1150.
28. Bulman-Fleming M.B., Bryden M.P., Rogers T.T. Mouse paw preference: effects of variations in testing protocol // Behav. Brain Res. 1997. V. 86. № 1. P. 79.

29. Cabib S., D'Amato F.R., Neveu P.J. et al. Paw preference and brain dopamine asymmetries // *Neuroscience*. 1995.V 64. № 2. P. 427.
30. Collins R.L. On the inheritance of handedness. I. Laterality in inbred mice // *J. Hered.* 1968. V. 59. № 1. P. 9.
31. Collins R.L. On the inheritance of direction and degree of asymmetry. In: *Cerebral lateralization in nonhuman species*. Ed. Glick S.D. N.Y.: Acad.Press; 1985. P.41.
32. Collins R.L. When left-handed mice live in right-handed worlds // *Science*. 1975. V.187. № 4172. P. 181.
33. Collins R.L. Reimpressed selective breeding for lateralization of handedness in mice // *Brain Res.* 1991. V. 564. № 2. P. 194.
34. Denenberg V.H. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience // *Behav. Brain Sci.* 1981. V. 4. № 1. P. 1.
35. Denenberg V.H. Evolution proposes and ontogeny disposes // *Brain Lang.* 2000. V. 73. № 2. P. 274.
36. Denenberg V.H., Mobraaten L.E., Sherman G.F. et al. Effects of autoimmune uterine/maternal environment on cortical ectopias, behavior and autoimmunity // *Brain Res.* 1991a.V. 563. № 1. P. 114.
37. Denenberg V.H., Sherman G.F., Schrott L.M. et al. Spatial learning, discrimination learning, paw preference and neocortical ectopias in two autoimmune strains of mice // *Brain Res.*1991b. V. 562. № 1. P. 98.
38. Denenberg V.H., Sherman G.F., Morrison L. et al. Behavior, ectopias and immunity in BD/DB reciprocal crosses // *Brain Res.* 1992. V. 571. № 2. P. 323.
39. Depaulis A., Vergnes M., Marescaux C. Endogenous control of epilepsy: the nigral inhibitory system // *Progr. Neurobiol.* 1994. V. 42. № 1. P. 33.
40. Deransart C., Marescaux C., Depaulis A. Involvement of nigral glutamatergic inputs in the control of seizures in a genetic model of absence epilepsy in the rat // *Neuroscience*. 1996.V. 71. № 3. P. 721.
- 41.** Deransart C., Riban V., Le B.-T. et al. Dopamine in the striatum modulates seizures in a genetic model of absence epilepsy in the rat // *Neuroscience*. 2000.V. 100. № 2. P. 335.
- 42.** Di Giorgio A.M. Persistenza nell' animale spinale di asimmetrie posturali e motorie di origine cerebellare // *Arch. Fisiol.* 1929. V. 27. № 4. P. 518.
- 43.** Fabre-Thorpe M., Fagot J., Lorincz E. et al. Laterality in cats: paw preference and performance in a visuomotor activity // *Cortex*. 1993. V. 29. № 1. P. 15.
44. Fride E., Collins R.L., Skolnick P, Arora P.K. Strain-dependent association between immune function and paw preference in mice // *Brain Res.* 1990. V. 522. № 2. P. 246.
45. Glick S.D., Jerussi T.P., Zimmerberg B. Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats. In: *Lateralization in the Nervous System*. Eds. Harnad S., Doty R.W., Goldstein L. et al. 1977. N.Y.: Acad.Press. P.213.

46. Kounin J.S. Laterality in monkeys // *J. Genet. Psychol.* 1938. V.52. P. 375.
47. Lehman R.A.W. The handedness in rhesus monkeys // *Neuropsychologia.* 1970. V.16. № 2. P. 33.
48. Levitan S., Reggia J.A. A computational model of lateralization and asymmetries in cortical maps // *Neural Comput.* 2000. V. 12. № 9. P. 2037.
49. Lipp H.P., Collins R.L., Hausheer-Zarmakupi Z. et al. Paw preference and intra-/ infrapyramidal mossy fibers in the hippocampus of the mouse // *Behav. Genet.* 1996. V. 26. № 4. P. 379.
50. Martin D., Webster W.G. Paw preference shifts in the rat following forced practice // *Physiol. and Behav.* 1974. V.13. № 6. P. 745.
51. McManus I.C. Are paw preference differences in HI and LO mice the result of specific genes or of heterosis and fluctuating asymmetry? // *Behav Genet.* 1992. V. 22. № 4. P. 435.
52. Miklyaeva E.I., Ioffe M.E., Kulikov M.A. Innate versus learned factors determining limb preference in the rat // *Behav. Brain Res.* 1991. V. 46. № 2. P. 103.
53. Miklyaeva E.I., Bures J. Reversal of handedness in rats is achieved more effectively by training under peripheral than under central blockade of the preferred forepaw // *Neurosci. Lett.* 1991. V. 125. № 1. P. 89.
54. Milisen R. The effect of training upon the handedness of the rat in an eating activity // *Psychol. Monogr.* 1937. V. 49. P. 234.
- 55.** Neveu P.J. Asymmetrical brain modulation of the immune response // *Brain Res.* 1991. V. 17. № 1. P. 101.
56. Neveu P.J., Barneod P., Vitiello S., LeMoal M. Brain modulation of the immune system: association between lymphocyte responsiveness and paw preference in mice // *Brain Res.* 1988. V. 457. № 2. P. 392.
57. Neveu P.J., Betancur C., Barneod P. et al. Functional brain asymmetry and murine systemic lupus erythematosus // *Brain Res.* 1989. V. 498. № 1. P. 159.
58. Nielsen D.M., Visker K.E., Cunningham M.J. et al. Paw preference, rotation, and dopamine function in Collins HI and LO mouse strains // *Physiol. and Behav.* 1997. V. 61. № 4. P. 525.
59. Pediconi M.F., Roccamo de Fernancez A.M., Barrantes F.J. Asymmetric distribution and down-regulation of the muscarinic acetylcholine receptor in rat cerebral cortex // *Neurochem. Res.* 1993. V. 18. № 5. P. 565.
60. Peterson G.M. Mechanisms of handedness in the rat // *Comp. Psychol. Monogr.* 1934. V. 9. P. 1.
61. Peterson G.M. Transfers in handedness in the rat from forced practice // *J. Compar. and Physiol. Psychol.* 1951. V. 44. № 2. P. 184.
62. Signore P., Chaoui M., Nosten-Bertrand M. et al. Handedness in mice: comparison across eleven inbred strains // *Behav Genet.* 1991. V. 21. № 4. P. 421.

63. Schmidt S.L., Manhaes A.C., de Moraes V.Z. The effects of total and partial callosal agenesis on the development of paw preference performance in the BALB/cCF mouse // *Brain Res.* 1991. V. 545. № 1-2. P. 123.
64. Steriade M., Deschenes M. The thalamus as a neuronal oscillator // *Brain Res.* 1984. V. 320. № 1. P. 1.
65. Tan U., Kutlu N. The relationships between paw preference and the right- and left-brain weights in male and female adult cats: ipsilateral and contralateral motor control with regard to asymmetric postural and manipulative actions // *Int. J. Neurosci.* 1993. V. 69. № 1-4. P. 21.
66. Tsai L.S., Maurer S. «Right-handedness» in white rats // *Science.* 1930. V. 72. P. 436.
67. Tsutsui J., Terra V.C., Oliviera J.A.C., Garcia-Cairasco N. Neuroethological evaluation of audiogenic seizures and audiogenic-like seizures by microinjection of bicuculline into the inferior colliculus. I. Effects of midcollicular knife cuts // *Behav. Brain Res.* 1992. V. 52. № 1. P. 7.
68. Warren J.M. Handedness and laterality in humans and other animals // *Physiol. Psychol.* 1980. V. 8. P. 351.
69. Waters N.S., Badura L.L., Denenberg V.H. Differential prolactin responsiveness to stress in left- and right-pawed mice // *Brain Res.* 1996. V. 724. № 1. P. 112.
70. Waters N.S., Denenberg V.H. Analysis of two measures of paw preference in a large population of inbred mice // *Behav. Brain Res.*, 1994. V. 63. № 2. P. 195.
71. Wentworth K.L. Some factors determining handedness in the white rat // *Genet. Psychol. Monogr.* 1942. V. 26. P. 55.

^[1] Нередко используется термин «латерализация полушарий», который, как правило, включает все перечисленные виды асимметрии. В настоящей статье речь идет о «моторном предпочтении одной конечности», что является лишь одним из аспектов общей проблемы латерализации.

^[2] Как правило, объектом таких исследований являются крысы или мыши (реже кошки), причем первые обычно используются в чисто поведенческих исследованиях, а вторые – в работах по генетике поведения. Данные, полученные на животных одного вида грызунов, часто экстраполируются на другой, хотя, конечно, не стоит забывать о межвидовых различиях. Особую группу составляют работы на обезьянах, целью которых в значительной степени является выяснение филогенетических основ предпочтения конечности у человека.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ:

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ И КЛИНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ

Л.Л. Клименко

Институт химической физики РАН, Москва

Будучи актуальной мультидисциплинарной проблемой, возникшей в середине XIX века, функциональная межполушарная асимметрия (ФМА) и по сию пору содержит больше вопросов, чем ответов на них. Как феномен, ФМА достаточно хорошо изучена, отчасти понятна также ее биологическая роль: оптимизация процесса выбора при принятии решения путем ограничения числа степеней свободы; не оставляет сомнений, что полушария различаются по способу обработки информации, однако за границами феноменологии остается совокупность вопросов, касающихся материальных носителей этих различий – биохимических, элементоорганических, нейрофизиологических, энергетических и др. При этом центральным и полностью открытым к настоящему времени остается вопрос о цене – метаболической или энергетической – которую платит организм за формирование и поддержание ФМА. Меняется ли эта цена в процессе онтогенеза? Одинакова ли ФМА при развитии и старении? Исходя из представления о ФМА как о системе, важно понять закономерности отношений в иерархических уровнях системы и принципы обеспечения динамического взаимодействия между отдельными

уровнями в норме, в процессе физиологического старения, а также при экстремальных воздействиях на организм, в том числе и при вовлеченности последнего в патологический процесс.

Таков краткий перечень задач, стоявших перед нами при исследовании ФМА как феномена и проблемы. Алгоритм исследования следующий.

Экспериментальная часть состоит из трех разделов.

В первом исследуется динамика показателей различных уровней ФМА: нейрофизиологического, биохимического, энергетического и поведенческого в процессе онтогенеза экспериментальных животных (при физиологическом старении).

Во втором рассматриваются межполушарные различия этих показателей у животных с разным типом ФМА (правшей, левшей и амбидекстров), отобранных по поведенческому и нейрофизиологическому критериям.

Третий раздел экспериментального исследования посвящен вопросу устойчивости структурно-функциональной организации межполушарной асимметрии при экстремальном воздействии, примером которого является радиационное облучение.

Клиническая часть исследования посвящена анализу роли функциональной межполушарной асимметрии в модуляции иммунного ответа организма при вовлеченности последнего в патологический процесс и изменению структурно-функциональной организации ФМА как при развитии

патологического аутоиммунного заболевания, так и при экстремальном радиационном воздействии.

Экспериментальное исследование.

Нейрофизиологические, биохимические, поведенческие и энергетические паттерны при формировании и инволюции ФМА

Известно, что одним из валидных нейрофизиологических критериев ФМА является межполушарная разность уровня постоянного потенциала (УПП) головного мозга – это показатель типа и выраженности ФМА (В.Ф. Фокин с соавт., 1982; 1986). Было показано, что различие УПП в больших полушариях головного мозга крыс не менее чем на 2 мВ является признаком выраженной латерализации животного (правшества или левшества), а отсутствие этого межполушарного различия УПП свидетельствует об амбидекстрии (Л.Л. Клименко с соавт., 1987; 1998; 1999). Постоянные потенциалы милливольтного диапазона характеризуют стационарную систему управления (в отличие от оперативной, маркером которой является ЭЭГ, регистрирующая постсинаптические потенциалы микровольтного диапазона). Основной вклад в генерацию УПП вносят потенциалы гематоэнцефалического барьера и в меньшей мере мембранные потенциалы нервных и глиальных клеток; в связи с этим фактом УПП принято считать интегральным отражением мембранных потенциалов сосудистого и нейроглиального происхождения (R. Gumnit, 1974; G.G. Somjen et al. 1979; Дж. Дудел с соавт., 1985). Генерация мембранных потенциалов связана с энергозатратами, необходимыми для создания и поддержания ионных градиентов, функционирования К-На насоса и др. Данные экспериментальных исследований свидетельствуют о связи величины постоянного потенциала головного мозга с показателями энергетического обмена: с потреблением кислорода и глюкозы, накоплением гликогена, концентрацией АТФ и других энергетических метаболитов, а также с соотношением окисленных и восстановленных форм дыхательных ферментов NAD-NADH и с интенсивностью реакций свободнорадикального окисления липидов мембран головного мозга (A.L. Hodgkin, 1964; S.D.Glick et al., 1977; A. Lehmenkuhler, 1979; В.Ф. Фокин с соавт., 1994; Hansen A.J., 1985; F. Van Bel et al., 1998; Биохимия мозга под ред. И.П. Ашмарина, 1999). Совокупность этих данных позволяет рассматривать УПП как меру интенсивности энергетического метаболизма в ЦНС.

Согласно современным представлениям, рост, развитие и старение организма (приближение к конечному равновесному состоянию) сопровождается уменьшением энергетического метаболизма, определяемого по интенсивности потребления кислорода, концентрации АТФ в клетках или по

энергетическому заряду Аткинсона (соотношение концентрации АТФ, АДФ и АМФ). При этом в мозге происходят характерные изменения его интегративной деятельности, одним из ведущих механизмов которой является функциональная межполушарная асимметрия (ФМА) (О.С. Адрианов, 1976; В.В. Фролькис, 1991; В.В. Абрамов, 1991).

Исследование нейрофизиологических, биохимических, энергетических и поведенческих характеристик в процессе формирования и старения системы ФМА было разделено на два этапа. Первый этап включал в себя определение моторной асимметрии, регистрацию и анализ УПП, измерение концентрации гидроперекисей, Шиффовых оснований фосфолипидов и липофусцина в полушариях головного мозга крыс разного возраста. На втором этапе исследования после определения моторной асимметрии у крыс регистрировали УПП в моторной области коры каждого полушария и параллельно измеряли температуру коры в той же области. На первом этапе работа была выполнена на 200 белых крысах - самцах в возрастном диапазоне от 3 до 34 месяцев, на втором этапе в эксперименте было использовано 53 крысы в возрастном диапазоне от 3 до 25 месяцев. Поведенческие эксперименты проводили в Т-образном лабиринте. Животных тестировали по побежкам: если из 10 побегов животное осуществляло 8 и более поворотов в одну сторону, его относили к группе, латерализованной по поведению - правой или левой, в зависимости от стороны поворота, остальных животных относили к амбидекстрам. Моторная асимметрия оценивалась по коэффициенту асимметрии, вычисляемому по формуле: $K_{ас} = |P_{пр} - 5|$, где $P_{пр}$ - количество побегов направо.

Перед регистрацией УПП животных наркотизировали этиминалом натрия из расчета 0,34 мг на 100 г массы. После окончания острого опыта находящихся под наркозом крыс декапитировали.

Постоянные потенциалы отводили от твердой мозговой оболочки в лобных областях каждого полушария неполяризуемыми хлорсеребряными электродами с сопротивлением 10 кОм. Регистрировали УПП с помощью электрометра с входным сопротивлением 10^{14} Ом. Характеристикой ФМА служила разность в значениях УПП в лобных областях каждого полушария $\Delta = (F_d - F_s)$, мВ.

Определение концентрации продуктов свободнорадикального окисления гидроперекисей (ГП) и Шиффовых оснований фосфолипидов (ШО) проводили в экстрактах фосфолипидов из каждого полушария в отдельности согласно методике, описанной ранее (Л.Л. Клименко с соавт., 1987). Концентрацию пигмента старения липофусцина определяли иначе - не в экстрактах фосфолипидов, а в гомогенатах коры головного мозга методом синхронного сканирования люминесценции (Я. Рабек, 1985) с помощью спектрофлуориметра Hitachi MPF-4. Параметром, характеризующим накопление липофусцина в коре, служило отношение интенсивности флуоресценции липофусцина ($\lambda_{max} = 440$ нм) к интенсивности флуоресценции триптофанила ($\lambda_{max} = 340$ нм). Таким образом, содержание липофусцина нормировалось на содержание белка в пробе.

Температуру в моторной области коры полушарий измеряли с помощью константан-манганиновых термопар, соединенных с компьютерно - измерительной системой "Аксамит" (Л.Л. Клименко, 2000).

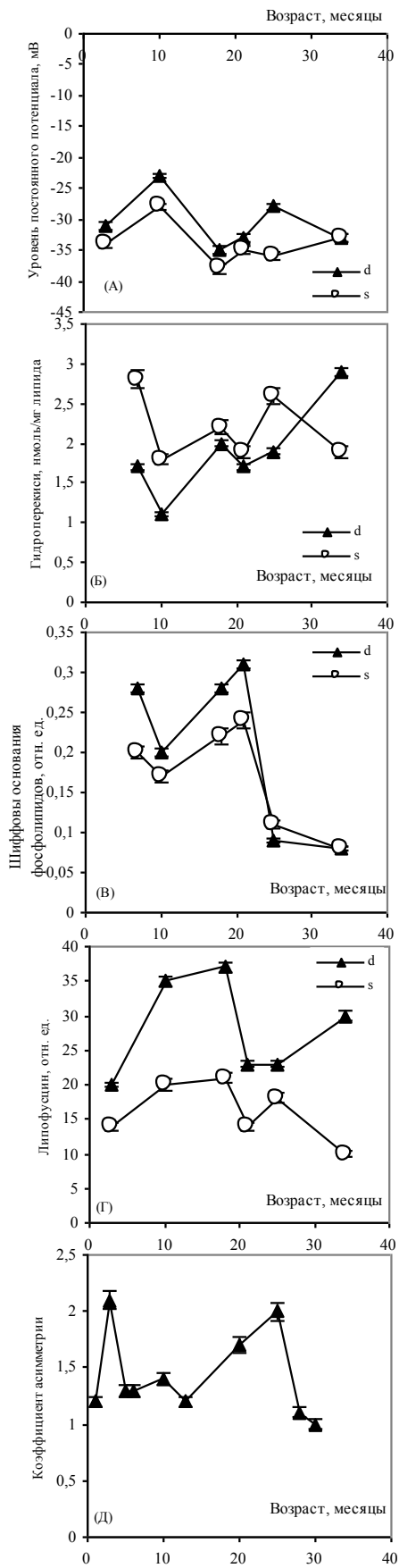


Рисунок 1

отражены на графиках (рис. 1)

Результаты первого этапа исследования

Рис. 1. Динамика уровня постоянного потенциала (а), гидроперекисей (б), Шиффовых оснований фосфолипидов (в) и липофусцина (г) в полушариях головного мозга крыс в процессе старения. Динамика коэффициента асимметрии поведения в Т-образном лабиринте (д).

Динамика уровня постоянного потенциала в возрастном диапазоне от 3 до 34 месяцев представлена М-образной кривой, имеющей два максимума. Постоянный потенциал головного мозга имеет максимальные значения в возрасте 10 и 28 месяцев, минимальные - в возрасте 3 и 21 месяц. Существенно при этом, что значения УПП в полушариях различаются в течение всего исследованного периода, т.е. в процессе онтогенеза между полушариями имеется существенная разница в интенсивности энергетического обмена (рис. 1 - а).

Динамика гидроперекисей, Шиффовых оснований фосфолипидов и липофусцина в полушариях головного мозга крыс представлена на графиках (рис. 1 - б, - в, - г). Все кривые имеют многофазный характер и концентрация исследованных продуктов ПОЛ различается в полушариях в течение всего периода онтогенеза. Графики, описывающие динамику ГП в полушариях, имеют два переломных момента, приходящиеся на молодой (10 мес.) и зрелый (20 мес.) возраст. Динамика конечных продуктов ПОЛ - Шиффовых оснований фосфолипидов также имеет сходный с динамикой ЛФ многофазный характер. Очевидное сходство динамических кривых ЛФ и ШО вполне объяснимо, так как в состав ЛФ входят соединения типа Шиффовых оснований, которые люминесцируют в той же области, что и ЛФ. Несмотря на традиционное представление о ЛФ, как о пигменте старения, накопление ЛФ - немонотонная функция возраста: скорость накопления различна в полушариях и максимальна в молодом возрасте. В правом полушарии скорость накопления ЛФ в период от 3 до 9 месяцев в 16,8 раза выше, чем в зрелом возрасте - от 9 до 20 месяцев. Такое большое различие в скорости накопления ЛФ в разные периоды онтогенеза ассоциируется как с высокой интенсивностью свободнорадикальных реакций - "в молодости старение идет быстрее" (Age pigments, 1981)., - так и с высокими затратами энергии, сопровождающими созревание мозга. Существует мнение, что ЛФ - это внутриклеточное депо кислорода (S. Bjorkerud, 1964; В.Н. Карнаухов, 1973), а его накопление и утилизация в процессе онтогенеза - это приспособление к гипоксии в молодом и старческом возрасте. Известно, что в процессе онтогенеза существует ряд критических периодов, связанных с созреванием мозга, когда значительно меняется его деятельность. Эти периоды соответствуют основным периодам жизни: достижения половой зрелости, репродуктивному и периоду угасания репродуктивной функции.

С этими периодами совпадают изменения в активности защитных ферментных систем, под контролем которых протекают процессы

свободнорадикального окисления. Многофазность динамических кривых связана с соответствующими возрастными изменениями активности защитных ферментов. Ряд исследователей показал (K. Nandy, 1978; Tolmasoff J.M. et al., 1980; D. Roy et al., 1983), что СОД и ферментная система глутатион-трансфераза - глутатион-редуктаза в процессе онтогенеза претерпевают изменения активности, которые можно описать М-образной кривой, при этом переломные моменты этой кривой приходятся на те же возрастные периоды, что и в наших графиках. Объектом исследований возрастных изменений активности защитных ферментов был у этих авторов, как и в наших опытах, головной мозг крыс.

Многофазная динамика УПП, синхронизированная с таковой же всех исследованных продуктов, также находит объяснение в возрастных изменениях активности защитных ферментов. Действительно, изменение электрического сопротивления мембран и нарушение их барьерных функций, происходящие под влиянием свободнорадикального окисления липидов мембран головного мозга и под контролем защитных ферментов, не может не отразиться на интегральном мембранном потенциале, каким является УПП.

Межполушарный различия, наблюдаемые во всех возрастных периодах и для всех продуктов свободнорадикального окисления, включая липофусцин, ассоциируется с представлением о различии в скорости старения полушарий. Благодаря тому, что в течение всего периода онтогенеза поддерживается концентрационный градиент свободных радикалов, можно сказать, что в полушариях головного мозга часы старения идут с разной скоростью.

Моторная асимметрия животных ранее, чем другие виды асимметрий привлекла внимание исследователей (R.L. Collins 1968; 1975; 1985; 1991; S.D. Glick et al., 1977; В.Ф. Фокин, 1982; J. Cengaces, 1991), однако механизм ее возникновения и связь с нейрофизиологическими, а тем более с биохимическими процессами, протекающими в полушариях головного мозга, долгое время не была исследована. Однако поведение – это высший иерархический уровень всего каскада адаптивных реакций, поэтому механизм возникновения моторной асимметрии, которая принимает самое непосредственное участие в осуществлении процесса выбора, нуждается в пристальном внимании.

На поведенческом уровне ФМА отражена в динамике коэффициента асимметрии, характеризующем поведение крыс в Т-образном лабиринте (рис. 1, д). Исходя из представления о сопряженности нейрофизиологических и биохимических процессов (постоянного потенциала и свободнорадикального окисления) в полушариях головного мозга, можно объяснить наличие двух максимумов (в 3 и 24 месяца) на графике зависимости коэффициента асимметрии от возраста. Эти возрастные периоды характеризуются недостаточной сбалансированностью процессов ПОЛ с процессами утилизации токсичных продуктов, связанной с низкой активностью ферментов защиты в молодом и позднем возрасте, что в свою очередь может приводить к большей биохимической и электрофизиологической асимметрии полушарий и, как

следствие, к большей латерализации поведения. Корреляционный анализ выявил наличие достоверных связей между параметрами поведенческого, нейрофизиологического и биохимического уровней системы ФМА (Л.Л. Клименко 1986, Л.Л. Клименко с соавт, 1998).

Таким образом, поведенческий акт формируется под многоуровневым контролем, а взаимная сопряженность уровней, их иерархическое соподчинение и соблюдение количественных взаимоотношений между ними позволяет рассматривать ФМА как систему, обеспечивающую оптимизацию адаптивных реакций организма в течение всего периода онтогенеза.

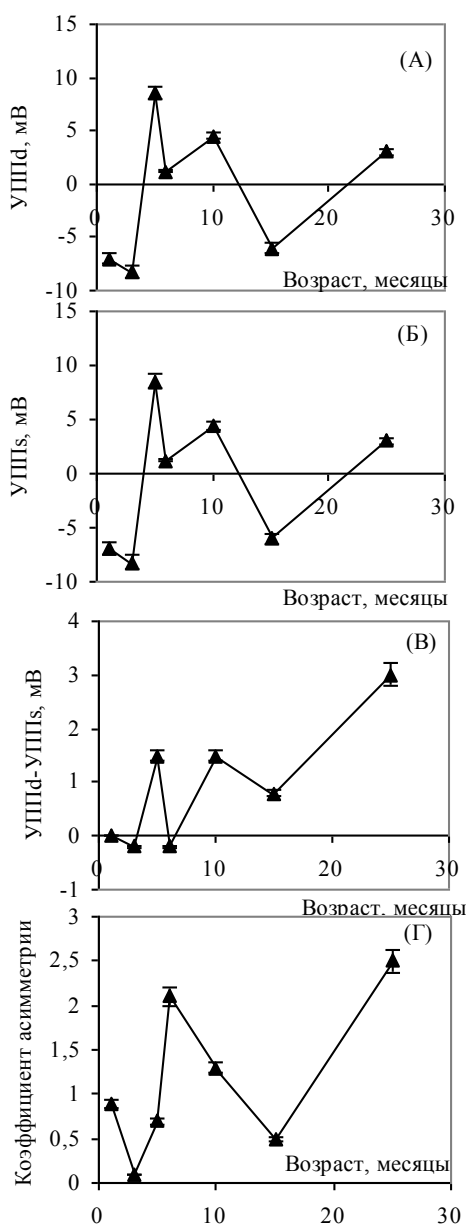


Рисунок 2.

Динамика уровня постоянного потенциала в правом (а) и левом (б) полушариях. Динамика асимметрии распределения постоянного потенциала (в) и коэффициента моторной асимметрии (г).

Очевидно, что поддержание межполушарной разности УПП, а также биохимических межполушарных различий не может происходить без соответствующих энергозатрат, таким образом, энергетический аспект формирования и поддержания ФМА оставался открытым. В связи с этим обстоятельством возник ряд вопросов. Что стоит за асимметрией распределения постоянного потенциала? Различается ли энергетический гомеостаз полушарий так же, как различаются параметры нейрофизиологического и биохимического уровней?

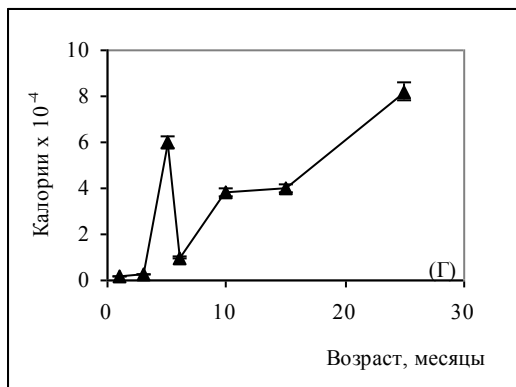
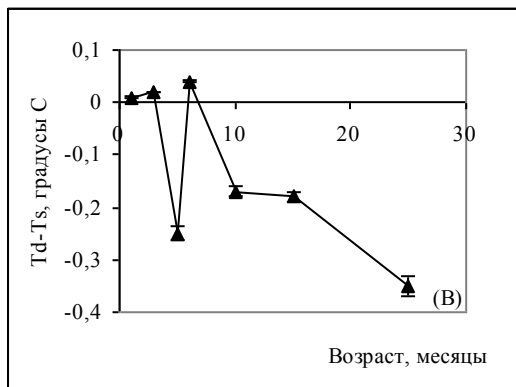
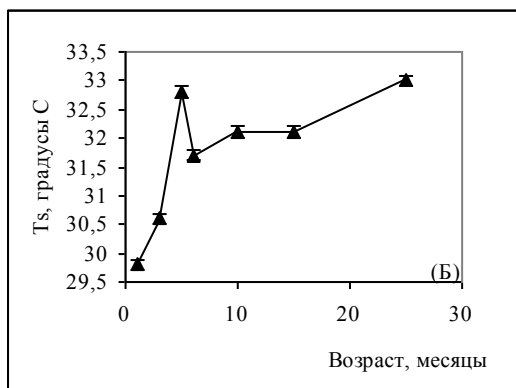
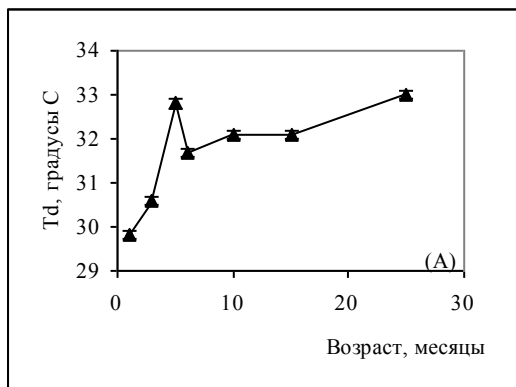


Рис. 3. Температурная динамика в правом (а) и левом (б) полушариях. Динамика температурной асимметрии (в) и энергозатрат мозга (д) в онтогенезе.

Таким образом, мы подошли к заявленному ранее вопросу о метаболической, а следовательно, об энергетической цене выбора. Для ответа

на поставленные вопросы был выполнен второй экспериментальный этап исследования, при котором одновременно регистрировались УПП и температура в моторной области коры каждого полушария.

Результаты второго этапа представлены на графиках (рис. 2 и 3), из анализа которых следует: температура коры полушарий и УПП в процессе старения претерпевают синхронные многофазные изменения.

Динамику температуры, как и динамику УПП, можно разделить на три фазы: фазу быстрого роста (от 1 до 5 месяцев), фазу резкого уменьшения (от 5 до 6 месяцев) и фазу стабилизации с постепенным ростом температуры и потенциала (от 6 до 25 месяцев) (рис. 2 (а, б); рис. 3 (а, б)). Эти периоды соответствуют определенным этапам формирования коры головного мозга: до 5 месяцев происходит образование новых клеток и связей, что сопровождается высоким уровнем энергообмена; в позднем возрасте вторичное повышение температуры связано с катаболическими процессами, идущими с высвобождением энергии.

Это повышение можно назвать пассивным, связанным с процессом утилизации энергии. Полученные динамические кривые в значительной степени совпадают с динамикой концентрации АТФ и потребления кислорода в различных органах и тканях белых крыс в процессе онтогенеза. При исследовании ректальной температуры мышей в процессе онтогенеза аналогичную температурную динамику авторы связывают с возрастным изменением гормонального статуса и метаболизма (M.J. Talan et al., 1986). Как видно из графиков, на которых представлены показатели температурной асимметрии полушарий и межполушарная разность потенциалов, УПП и температура в полушариях различаются во всех возрастных периодах (рис. 2- в; рис. 3- в). Этот факт можно рассматривать как показатель различной интенсивности энергообменных процессов в полушариях, поскольку оба исследуемых параметра являются мерой энергетического метаболизма.

Максимальных значений асимметрия распределения УПП, как и температурная асимметрия, достигает в 5 и 25 месяцев. В ряде работ (В.И. Пасечник, 1987; И.А. Шевелев с соавт., 1987) был проведен расчет теплопродукции (количества энергии), обеспечиваемой метаболизмом, в условной единице коры головного мозга (площадью 1мм^2). Эти расчеты показали, что увеличение температуры коры в результате изменения метаболической активности или локального кровотока в элементарном объеме коры на $0,1^\circ$ соответствует теплопродукции величиной 10^{-4} Вт или $(10 \times 0,239^{-4})$ калорий.

$$0,239 \times 10^{-4} \text{ Кал} \times \Delta T^\circ / 0,1^\circ \quad (1)$$

Используя эти расчеты, можно определить энергетическую цену поддержания межполушарной асимметрии, изменяющуюся на протяжении всей жизни. Между постоянным потенциалом и температурой в различных

возрастных группах существует достоверная корреляционная связь, максимальное количество связей приходится на возраст 15 месяцев. Понятно, что наибольшие энергетические траты приходятся на период наиболее выраженной межполушарной асимметрии.

Таким образом, очевидно, что информационные, энергетические и пластические процессы в ЦНС крыс связаны в единую систему межполушарной асимметрии. Параметры, характеризующие биологические уровни этой системы, синхронно и взаимосвязанно изменяются в процессе старения. Маркеры энергетического метаболизма коры больших полушарий головного мозга – постоянный потенциал и температура – претерпевают в позднем онтогенезе многофазные изменения, качественно сходные в обоих полушариях, но различающиеся количественно. Этот факт можно рассматривать как одно из объяснений асимметрии старения полушарий, показанной ранее. Выявленная многофазность динамики уровня постоянного потенциала, концентрации продуктов ПОЛ и температуры коры головного мозга ассоциируется со сменой типов регулирования обменных процессов и церебральных функций, обеспечивающих гомеостаз в разные периоды жизни.

Изложенные результаты свидетельствуют о том, что УПП является не только маркером интенсивности метаболизма и показателем энергетического гомеостаза мозга, но также характеризует тип межполушарной асимметрии, вносящей принципиальный вклад в организацию поведенческого акта. Таким образом, УПП представляет собой ключевой показатель, объединяющий нейрофизиологический, биохимический и поведенческий уровни межполушарной асимметрии.

При этом очевидно, что в формировании системы ФМА принимают участие и показатели других, более низких уровней биологической организации. Известно, что в энергетическом метаболизме мозга принимают участие металлоферменты, обладающие высокой биологической активностью.

Микроэлементы в нейрофизиологических механизмах формирования межполушарной асимметрии

Высокая биологическая активность микроэлементов связана с их участием в синтезе витаминов и гормонов и их роли в качестве структурных единиц в молекулах ферментных систем (В.А. Дельва, 1965; Л.Р. Ноздрюхина, 1977; M.S. Black et al., 1981). Головной мозг, в частности кора больших полушарий, по содержанию микроэлементов занимает одно из первых мест среди других органов и тканей. Большинство микроэлементов (медь, алюминий, кремний, железо и др.), содержащихся в мозговой ткани, связаны с белками (K.S. Rajan, 1976), таким образом, микроэлементы участвуют во всем спектре метаболических процессов, что в полной мере относится и к метаболизму головного мозга (М. Диксон, Э. Уэбб, 1982). Белки, содержащие медь, преимущественно сосредоточены в коре головного мозга. Распределение

микроэлементов в различных цитоархитектонических полях коры головного мозга человека неравномерно: выявлен более высокий уровень содержания микроэлементов в проекционных зонах различных анализаторов, что отражает значительную биохимическую активность этих высоко специализированных нервных образований (G.M. Gumming, 1948). При исследовании действия некоторых микроэлементов на функции высших отделов центральной нервной системы показано изменение основных процессов коркового возбуждения и торможения при введении в организм животных ионов кадмия, кобальта, железа, цинка и меди (В.С. Райцес, 1981). Существуют связанные с развитием концентрационные паттерны микроэлементов в коре и таламусе крыс, например у старых крыс более низкие концентрации алюминия, чем у молодых животных. Harold H. Sanstead (1986) провел широкое исследование влияния микроэлементов на деятельность мозга. R. Palm (1990) с соавторами выявил взаимосвязь между паттернами, определяющими хронологический возраст, и концентрацией Cu и Zn в различных отделах мозга.

N. Nakagawa (1998) обнаружил в гиппокампе мышей снижение концентрации Zn, Mn и Rb и повышение концентрации Cu при старении, что свидетельствует об участии именно этих микроэлементов в процессе старения мозга. В серии исследований, проведенных A. Takeda (1994–1999) с соавторами, выявлено, что изотопы Mn и Zn мозга проходят в кору мозга через гематоэнцефалический барьер, а роль ионов Mn в функции обонятельной системы и миндалина динамически связана с управляющими процессами в ЦНС. Этот же автор, исследуя изменение концентрации Mn в процессе старения крыс, показал, что в молодом возрасте требуется высокое содержание Mn и оно является критичным для нормального развития мозга.

Итак, рассмотренные нами микроэлементы оказывают принципиально важное влияние на развитие и функцию мозга. Однако все приведенные выше исследования были выполнены без анализа типа и выраженности асимметричной организации мозга. Исследование многоуровневой организации межполушарной асимметрии включало еще и анализ распределения микроэлементов в коре больших полушарий у животных с различным типом ФМА (правшей, левшей и амбидекстров).

У 30 крыс-самцов линии Вистар в возрасте 10 месяцев после тестирования в Т-образном лабиринте и измерения УПП, проводилась декапитация под наркозом. После экстирпации полушарий выделяли кору головного мозга. Затем с помощью эмиссионного спектрального анализа на спектрохимической системе GBC (Австралия) определяли концентрацию микроэлементов Cd, Co, Cu, Fe, Mn, Mo, P, S, и Zn в коре каждого полушария в отдельности.

Для анализа полученных результатов животные были разделены на 3 группы, различающиеся по моторной асимметрии: группу правшей, левшей и амбидекстров. При статистическом анализе было проведено сравнение концентрации микроэлементов в полушариях головного мозга у животных с

разным типом ФМА и сравнение концентрации МЭ между полушариями внутри каждой из групп. Было показано, что в группе левшей достоверно выше концентрация кадмия, кобальта и меди в левом полушарии, чем в правом. Вероятно, при более интенсивном метаболизме субдоминантного полушария, чем доминантного, в нем значительно выше концентрация и активность специфических металлоферментов.

На рис. 4 графически представлено это различие, оцененное по критерию Стьюдента.

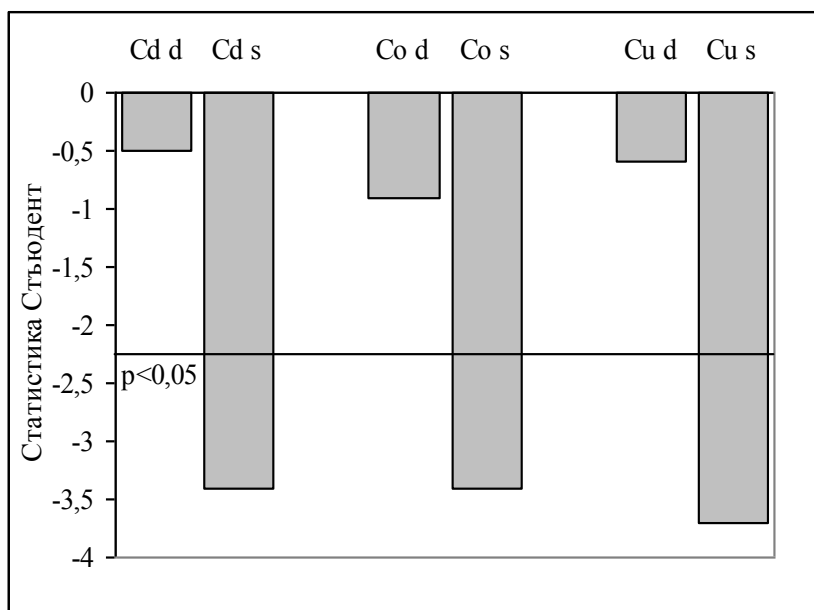


Рис. 4. Сравнение содержания микроэлементов (кадмия, кобальта и меди) в группах крыс левшей в правом (d) и левом (s) полушарии. На оси ординат отложены значения статистики Стьюдента. Пунктиром показан 5-процентный уровень значимости.

Межполушарное различие по кадмию и кобальту особенно важно, так как металлоферменты, активируемые этими ионами, принимают участие в формировании процессов возбуждения и торможения в ЦНС. Так, кадмий повышает критический уровень деполяризации мембран нервных клеток, а кобальт, входя в состав кобамидных ферментов, участвует в реакциях, протекающих с образованием свободных радикалов, что меняет электрогенные свойства мембран. Цианокобаламин (В 12) участвует в синтезе метильных групп и образовании холина.

Детальный анализ межполушарных различий в распределении микроэлементов был выполнен при помощи критерия Колмогорова-Смирнова, сравнивающего распределение МЭ в отдельных полушариях внутри групп и между ними.

В группе крыс правой достоверно отличаются распределение молибдена и серы в полушариях. В правом полушарии распределение молибдена имеет

крутой фронт и сосредоточено при более низких концентрациях, чем в левом - в нем распределение более пологое и концентрация молибдена выше. Можно предположить, что энергетический обмен, контролируемый флавопротеидными ферментами с молибденом в качестве активной группы, асимметричен в полушариях правшей.

В группе левшей показано достоверное межполушарное различие в распределении кадмия, марганца, серы. Вероятно, процессы окисления и восстановления, катализируемые марганцем, и процессы белкового синтеза протекают с разной интенсивностью в доминантном и субдоминантном полушариях левшей.

По критерию Колмогорова-Смирнова выявлено также различие в распределении микроэлементов в полушариях головного мозга у животных правшей и левшей. Достоверно отличаются эти группы по распределению кадмия, марганца, молибдена и серы – в левом полушарии (рис.5).

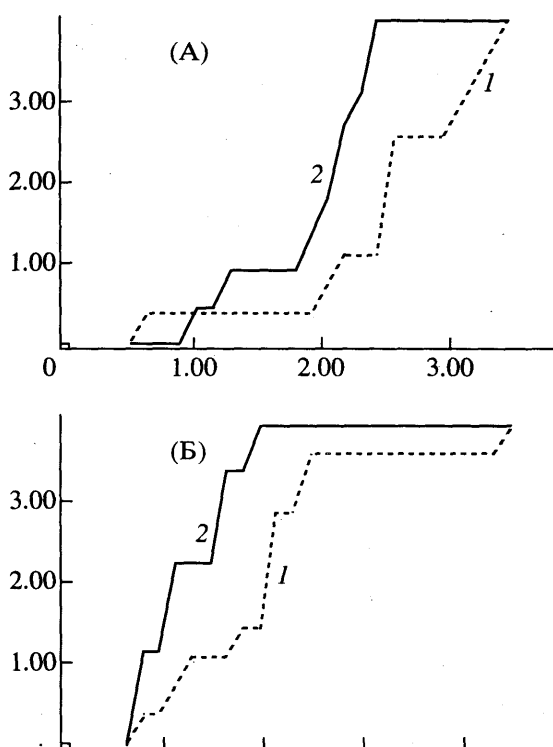


Рис. 5. Сравнение эмпирических функций распределения для содержания кадмия (А), марганца (Б) в левых полушариях правшей (1) и левшей (2). По оси абсцисс - концентрация, мкг/мл, по оси ординат - число случаев.

Таким образом, статистический анализ подтверждает положение о существовании единой системы межполушарной асимметрии, в которой низший (элементоорганический) и высший – нейрофизиологический и

связанный с ним поведенческий уровень представляют собой единую иерархическую структуру.

Нейрофизиологические и биохимические межполушарные различия в группах с моторной и энергетической асимметриями

Получив представление о динамическом соотношении между уровнями системы функциональной межполушарной асимметрии, необходимо ответить на не менее актуальный вопрос о механизмах поддержания межполушарного нейрофизиологического и концентрационного градиента, обеспечивающего латерализацию поведения, в одном из возрастных периодов онтогенеза. Был выбран возрастной период 15 месяцев, где, как показано ранее, прослеживалась наибольшая плотность корреляционных связей между уровнями внутри системы ФМА.

Были сформированы четыре группы животных (в каждой из групп N=20) одинакового возраста – 15 месяцев, но отличающихся по поведению в Т-образном лабиринте (правши и левши по поведению) или по распределению УПП в полушариях головного мозга (левополушарные и правополушарные по УПП, с межполушарной разностью потенциала не менее 5 мВ). Результаты измерений приведены на гистограмме (рис.6).

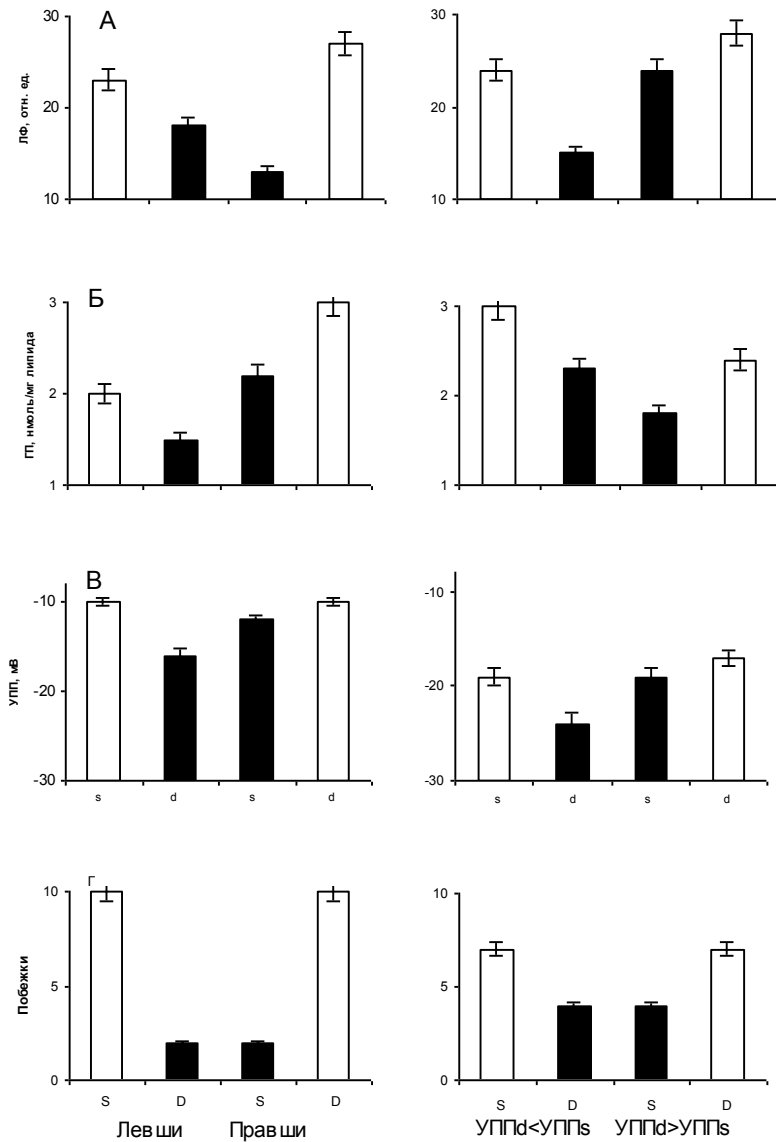


Рис.6. Гистограмма распределения показателей поведенческого, нейрофизиологического и биохимического уровней (побежки в Т-образном лабиринте; УПП, мВ; ГП, нМоль/мг и ЛФ, отн.ед., соответственно) в полушариях головного мозга крыс с выраженной асимметрией поведения и УПП. Доминантные полушария закрашены

На горизонтальных осях гистограммы условно представлены левши и правши. Индексами D и S (на оси «г») обозначены правая и левая части пространства. На оси ординат этой гистограммы отложено число побегов направо D в группах животных, латерализованных по поведению и потенциалу. На (а) - (в) гистограммы по оси абсцисс индексами d и s обозначены правое и левое полушария; по оси ординат – концентрация липофусцина (ЛФ) в отн. ед. и гидроперекисей (ГП) в нмоль/мг липида, а также значение УПП, мВ, соответственно в правом (d) и левом (s) полушариях.

В группах, сформированных по признаку асимметрии распределения потенциала (правая часть гистограммы), распределению потенциала соответствует определенная латерализация поведения: группа с превышением УПП справа обнаруживает тенденцию к «правшеству» (66% побегов направо), группа с превышением УПП слева обнаруживает тенденцию к «левшеству» (36% побегов направо). Это согласуется с существующим представлением о роли УПП в отражении функциональной моторной асимметрии. В группах правой и левой (левая часть рис. 6) значения УПП в доминантных полушариях меньше, чем в субдоминантных как минимум на $2 \pm 0,08$ мВ. Известно, что высоким значениям УПП соответствует более высокий уровень метаболизма: утилизация глюкозы у человека выше в той области мозга, в которой выше УПП (Иванов К.П., 1972; Bures J., Buresova O., Krivanek J, 1974; Hansen A.J, 1975; Илюхина В.А., Заболотских И.В., 1993; Шевелев И.А. и др., 1989). Таким образом, в субдоминантных полушариях, характеризующихся повышенным УПП по сравнению с доминантными, уровень метаболизма выше.

При рассмотрении биохимических параметров в отобранных группах животных становится очевидно, что концентрация ГП и ЛФ в полушариях также асимметрична: в доминантных полушариях их концентрация достоверно меньше, чем в субдоминантных, т.е. наличие концентрационный биохимический градиент в группах животных правой и левой, сформированных по различным критериям. Так, в правом, субдоминантном, полушарии у правой концентрации ГП в два раза выше, чем в правом, доминантном, у левой. Превышение концентрации ГП в субдоминантном полушарии по сравнению с доминантным в группах правой и левой составляет 31% и 21% соответственно. Концентрация ЛФ в субдоминантном и доминантном полушариях в группе правой различается в 1,9 раза. Аналогичное соотношение между концентрацией продуктов ПОЛ в полушариях головного мозга наблюдается в группах, латерализованных по УПП. Так же как в группах правой и левой по поведению, в этих группах концентрация ГП в субдоминантном полушарии превышает их концентрацию в доминантном на 31%, а ЛФ - на 38%.

Итак, доминантные полушария в каждой из этих групп характеризуются меньшим УПП и меньшей концентрация продуктов ПОЛ по сравнению с субдоминантными – такова единая закономерность, прослеженная на всех уровнях.

Таким образом, латерализация поведения животных обеспечивается асимметрией процессов на нейрофизиологическом и биохимическом уровнях, т.е. наличием нейрофизиологических и биохимических различий.

Представление параметров всех уровней асимметрии в виде гистограммы продемонстрировало их четкое зеркальное отражение в правом и левом полушариях в группах с выраженной асимметрией поведения и постоянного потенциала. Такое зеркальное отражение показателей всех уровней в

полушариях в группах, сформированных по различным критериям, не может быть случайным. Этот факт свидетельствует о взаимной сопряженности процессов различных уровней, их количественной взаимообусловленности и иерархической соподчиненности, т.е. об организации всех компонентов в единую функциональную систему межполушарной асимметрии.

Более высокая концентрация ЛФ в субдоминантном полушарии также ассоциируется с неодновременностью старения полушарий. Так как концентрация ЛФ – показатель не только хронологического, но и функционального возраста, то его меньшая концентрация в доминантном полушарии представляется биологически целесообразной. Действительно, почти двукратное превышение концентрации ЛФ в субдоминантном (правом полушарии у правой и в левом у левой) не может быть случайным. Поскольку хронологический возраст этих групп животных одинаков, концентрацию ЛФ в доминантном и субдоминантном полушариях можно рассматривать как показатель различного биологического возраста полушарий. Известный факт, что ЛФ является внутриклеточным депо кислорода, также хорошо соотносится с представлением о различной интенсивности метаболизма в субдоминантном и доминантном полушариях. Более высокая концентрация ЛФ в субдоминантном полушарии по сравнению с доминантным у крыс свидетельствует о более высоком уровне метаболизма, более высоком темпе старения именно субдоминантного полушария и соответственно о лучшей защищенности наиболее важного, доминантного полушария.

Статистически достоверные корреляционные связи объединяют все исследованные показатели: коэффициент асимметрии, УПП и концентрацию ГП и ЛФ. Структура корреляционных связей у правой и левой существенно отличается (Л.Л.Клименко, 1986).

Итак, взаимная сопряженность уровней, их иерархия и соблюдение количественных взаимоотношений между уровнями является условием, обеспечивающим доминантность полушария при организации целенаправленного поведения. Так как асимметрия поведения животных определяется, кроме всего прочего, и асимметрией биохимических процессов в полушариях головного мозга, истоки поведенческого акта можно проследить, начиная с регуляторных структурно-конформационных изменений мембраны, связанных с процессами свободнорадикального окисления и происходящих под контролем защитных ферментов.

Различия в температурных характеристиках правого и левого полушария у крыс

В ранее представленном выше разделе мы рассмотрели динамику температуры как показателя энергетического метаболизма коры больших полушарий головного мозга в позднем онтогенезе крыс. Однако открытым оставался вопрос о температурной асимметрии физиологически неравнозначных полушарий. Ранее выявленная рядом исследователей температурная неравнозначность полушарий не связывалась с их функциональной ролью и не рассматривалась как одно из проявлений функциональной межполушарной асимметрии (R. Busto et al., 1987; D.P. Cain et al., 1994). Из предыдущего раздела следует, что особенно велики межполушарные различия температуры в полушариях с различной функциональной ролью (доминантном и субдоминантном) у крыс с выраженной моторной преференцией – правшей и левшей (Л.Л. Клименко с соавт., 1998; 1999). Однако оставался неясным главный вопрос: существует ли различие между энергетическим метаболизмом мозга у крыс с разным типом ФМА – правшей, левшей и амбидекстров? Очевидно, что выявление температурной асимметрии коры полушарий, различающихся своей функциональной ролью, а также анализ связи между показателями энергозатратных процессов – постоянным потенциалом и температурой – может пролить свет на энергетический аспект формирования ФМА.

Для анализа полученных результатов все животные были разделены на группы, отличающиеся по независимым критериям: по поведенческому критерию – моторной асимметрии и по нейрофизиологическому – асимметрии распределения постоянного потенциала в полушариях – так называемые правши, левши и амбидекстры по поведению и по УПП. К правшам по поведению относили животных, которые в Т-образном лабиринте делали от 7 до 10 поворотов направо (N=11), к левшам – делавших от 0 до 3 поворотов направо (N=13) к амбидекстрам – тех, кто делал от 4 до 6 поворотов направо (N=29). Разделение животных на группы по поведению проводилось в широком диапазоне (отбирались животные не только с ярко выраженной латерализацией поведения, но и проявляющие тенденцию к латерализации) для того, чтобы исследовать возможные проявления температурной асимметрии у слабо латерализованных животных. При разделении на группы по распределению потенциала к правшам относили животных, у которых значение потенциала в левом, доминантном, полушарии было меньше, чем в правом, субдоминантном, на 2 мВ (N=22), к левшам – тех, у которых постоянный потенциал был ниже на 2 мВ в правом полушарии (N=14), к амбидекстрам относили животных, у которых межполушарная разность потенциала не превышала 1 мВ (N=17). Подобная идентификация типов асимметрии по нейрофизиологическому критерию

совпадает с идентификацией по поведенческому критерию: правши, левши и амбидекстры, разделенные на группы по распределению постоянного потенциала, демонстрируют в Т-образном лабиринте поведение, соответствующее данному типу асимметрии. Достоверных различий по возрасту во всех указанных группах выявлено не было: возрастной состав групп был одинаков и составлял в среднем $5 \pm 0,2$ месяцев. (Рис.7).

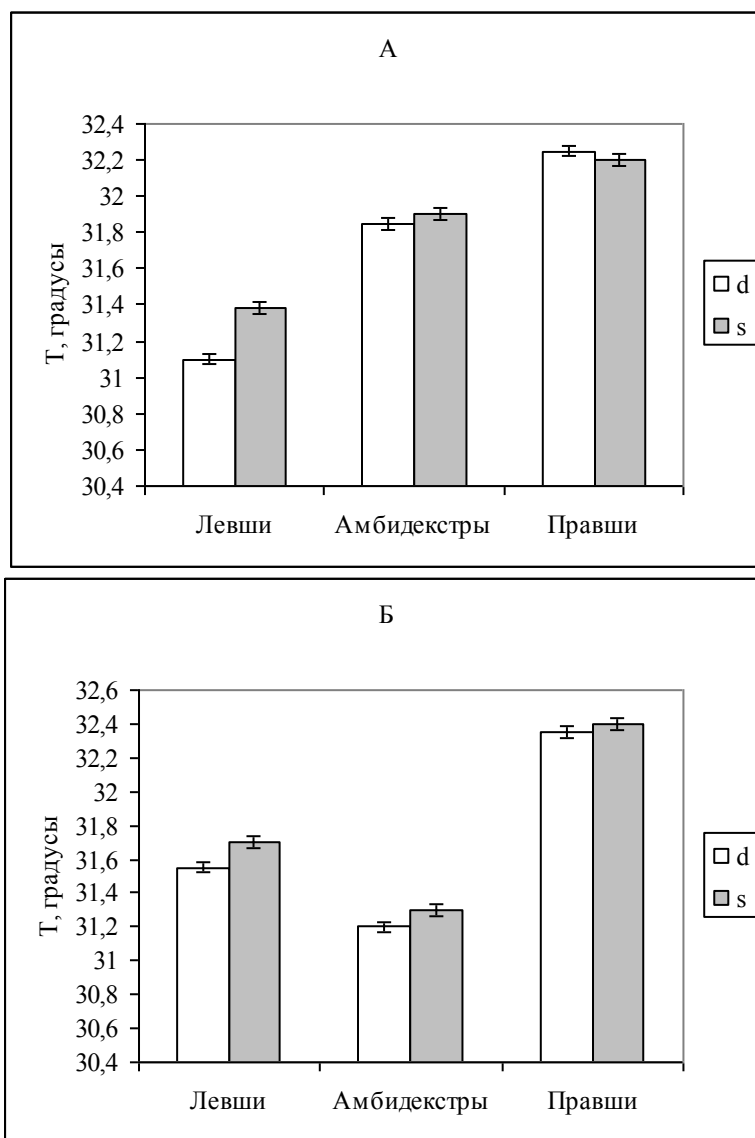


Рис. 7. Температура моторной области коры больших полушарий головного мозга крыс – правшей, левшей и амбидекстров. Группы сформированы по поведенческому (А) и по нейрофизиологическому (Б) критериям. d-правое полушарие; s-левое полушарие

Сравнение средних значений температуры моторной области коры полушарий проводилось с помощью непараметрических критериев и в несколько этапов. Средние значения температуры (по критерию Вилкоксона - Манна - Уитни) в группах крыс – правшей, левшей и амбидекстров, отобранных

по поведению и потенциалу представлены на рис.7- а и -б. В группах, сформированных по поведенческому критерию, выявлено близкое к достоверному различие между температурой мозга правой и левой: правое полушарие правой на $1,19 \pm 0,02$ градуса, а левое – на $0,88 \pm 0,01$ теплее, чем одноименные полушария левой (рис. 7-а). В группах, сформированных по нейрофизиологическому критерию, достоверно различается температура мозга правой и амбидекстров: правое полушарие правой на $1,24 \pm 0,03$ градуса, а левое – на $1,21 \pm 0,02$ градуса теплее, чем у амбидекстров (рис. 7-б), что ассоциируется с ранее высказанным представлением об амбидекстрии как наименее функционально активном состоянии ЦНС, характеризующимся низким уровнем энергообмена.

При сравнении с помощью критерия Вальда-Вольфовица различия температуры между полушариями в группах крыс – правой, левой и амбидекстров, сформированных как по поведенческому, так и по нейрофизиологическому критерию, было показано, что температура между полушариями в группе левой и в группе амбидекстров достоверно различается ($p < 0,05$) (рис.8). Левое полушарие у левой оказалось теплее на $0,3 \pm 0,01$ градуса, чем правое, а у амбидекстров - на $0,08 \pm 0,02$ градуса теплее, чем правое.

В группах правой и амбидекстров по поведению с помощью того же критерия было выявлено достоверное ($p < 0,05$) различие температуры между полушариями; при этом температура в левом полушарии правой была выше на $0,08 \pm 0,01$ градуса, а в левом полушарии амбидекстров – выше на $0,11 \pm 0,02$ градуса, чем в правом. Очевидно, более высокая температура левого полушария соответствует более высокому уровню энергообменных процессов в нем.

Сравнение средних значений температурной асимметрии полушарий в разных группах с помощью критерия Вилкоксона-Манна-Уитни показало наличие достоверных различий этого параметра у правой и левой по поведению: температурная асимметрия левой на порядок больше, чем у правой (рис.8-а).

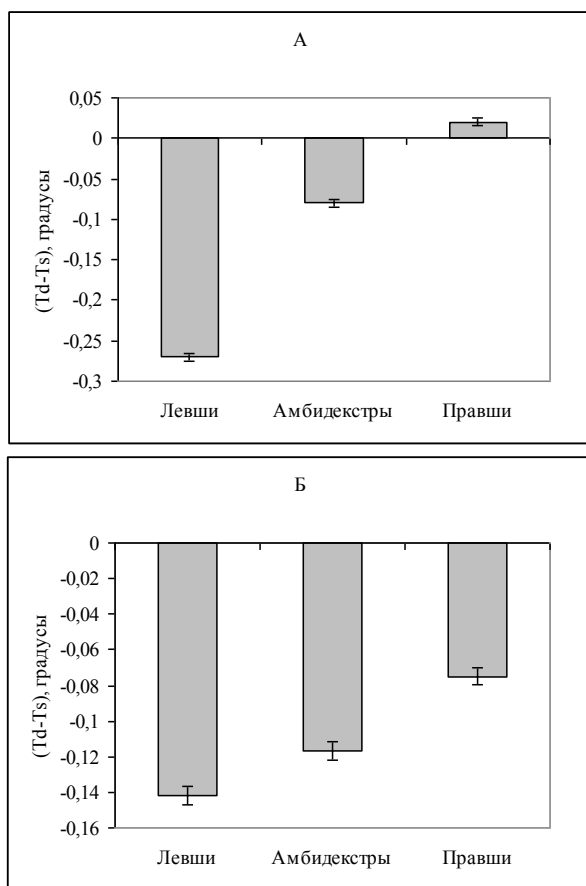


Рис.8. Температурная межполушарная асимметрия крыс-правшей, левшей и амбидекстров. Группы сформированы по поведенческому (А) и по нейрофизиологическому (Б) критериям.

Таким образом, температурная асимметрия полушарий в группах, сформированных по поведению, максимальна у левшей, минимальна - у правшей, амбидекстры занимают промежуточное положение. В группах, сформированных по потенциалу, максимальная и близкая по значению температурная асимметрия выявлена в группах левшей и амбидекстров, а минимальная - также у правшей (рис. 8-б). Температурная асимметрия полушарий правшей, левшей и амбидекстров, как видно из рисунка 8, практически не зависит от критерия, по которому формируются группы животных (по поведению или по потенциалу) и имеет близкие значения в одноименных группах.

Таким образом, выявлен не только температурный градиент между полушариями, но и его различие у животных с разным типом ФМА. Высокие значения температурной асимметрии у левшей и амбидекстров, по нашему мнению, могут свидетельствовать о более высоких энергетических затратах организма на поддержание функциональной межполушарной асимметрии у животных именно с этими видами асимметрии.

Таким образом, в результате проведенного исследования выявлен межполушарный температурный градиент, различающийся у крыс с разным

типом межполушарной асимметрии. Оба показателя энергетического метаболизма – постоянный потенциал и температура коры больших полушарий – связаны между собой достоверными корреляционными связями, структура которых у правой, левой и амбидекстров различна (Л.Л.Клименко с соавт., 1999).

Температурная асимметрия полушарий, достоверно различающаяся у животных с разным типом ФМА, свидетельствует о том, что в основе ранее выявленных межполушарных асимметрий – биохимической, нейрофизиологической, элементоорганической – лежит различие в интенсивности энергетического метаболизма полушарий ("асимметрия метаболизма").

Итак, итогом экспериментального раздела исследования являются следующие основные положения: ФМА – это многоуровневая иерархическая система, внутри которой, по выражению фон Бергаланфи, в свою очередь существует «система переплетающихся иерархий», т.е. нейрофизиологические, биохимические, энергетические и поведенческие корреляты ФМА находятся между собой в динамическом взаимодействии, их возрастная динамика синхронизирована и взаимообусловлена, а структура связей внутри системы меняется в пространстве и времени. Однако остается открытым вопрос об устойчивости этой системы. До сих пор мы рассматривали ее изменение в процессе нормального физиологического старения, в следующем разделе мы рассмотрим особенности структурно-функциональной организации асимметрии при ускоренном (радиационном) старении.

Структурно-функциональная организация функциональной асимметрии при ускоренном (радиационном) старении

Итак, феноменология старения и инволюции функциональной межполушарной асимметрии (ФМА) включает в себя возрастные изменения показателей различных уровней: поведенческого, нейрофизиологического, биохимического, молекулярного, энергетического и других. Изучение взаимосвязи между этими уровнями в процессе позднего онтогенеза дает представление о старении системы ФМА в целом.

Исследуя системную организацию ФМА и ее изменение в процессе старения, мы задались вопросом: насколько прочны количественные и иерархические отношения между различными уровнями системы, сохраняется ли структурно-функциональная организация ФМА при неблагоприятных воздействиях на организм, например, когда нормальное, физиологическое старение, становится патологическим, ускоренным?

Известно, что кроме естественного (физиологического) старения с различными целями исследуется "ускоренное" старение, которое вызывается неблагоприятными воздействиями на организм. Чаще всего это

облучение, или температурный шок, или разного происхождения стрессы (Wheller K.T. et al, 1981). Преждевременное старение может быть "ускоренным" по отношению к естественному, а также обладать специфическими чертами. Общепринятым является мнение, что причинные события, определяющие скорость старения, происходят в постмитотических клетках, в особенности в клетках центральной нервной системы ввиду ее важной интегрирующей роли в организме. В качестве модели патологического старения мы использовали ускоренное "преждевременное" старение, вызываемое радиационным воздействием на организм. При использовании этой модели программа старения реализуется быстрее на 15-20%, чем при нормальном старении, однако структура вариационного ряда продолжительности жизни не меняется: т.е. кривые выживания остаются стандартными, они совмещаются в относительных координатах. При ускоренном старении не наблюдается каких-либо патологических соматических повреждений, но в клетках печени и головного мозга возникают дефекты структуры ДНК, опознаваемые нуклеазой S1, характерные для нормального старения (Потапенко А.И. с соавт., 1988; А.И. Потапенко, Л.К. Обухова, 1992).

Исследование структурно-функциональной организации ФМА при ускоренном радиационном старении проходило в несколько этапов.

В ранее проведенном исследовании было показано изменение моторной асимметрии мышей-самок (N=40) линии СВА в возрасте от 5 до 29 месяцев, подвергнутых рентгеновскому облучению дозой 10 Гр. Использовалась рентгеновская установка РУТ-200-20-3 мощностью 2.5 Гр/мин. Облучали только голову животного, тело было закрыто стальным экраном толщиной 9 мм. Перед облучением вводили подкожно нембутал в дозе 40 мг/кг массы тела. В зависимости от индивидуальной чувствительности состояние наркоза длилось от 0.5 до 3 ч. В результате исследования было показано изменение моторной асимметрии в контрольной и облученной группе, причем кривые динамики асимметрии в обеих группах являются зеркальным отображением: в то время как у интактной группы в возрасте 12-15 мес. наблюдается максимальное значение Кас, у облученных животных на тот же возрастной период приходится минимум. В облученной группе наблюдается увеличение количества крыс-левшей в 1,5 раза, т.е. облучение приводит к отчетливо выраженному полевению популяции. Значения Кас в точках экстремумов близки и составляют 3,4 для интактной когорты и 3,1 - для облученной. Динамика моторной асимметрии мышей аналогична таковой же у крыс, отличие состоит лишь в том, что экстремальное значение Кас у крыс приходится на более поздний возраст 25 мес, а у мышей этот экстремум достигается в возрасте 14-16 мес. Периоды эквипотенциальности мозга в возрасте 5-10 мес. соответствуют снижению половой функции мышей и глубокой старости (больше 20 мес.). Четко выраженная латерализация в средних возрастах не связана с вымиранием популяции: в это время все животные были живы (Л.К. Обухова, Л.Л. Клименко, А.С. Соловьева, 1997). Парадокс в том, что максимум не связан с физиологическим расцветом (2-5 мес.), он приходится на возраст близкий к средней продолжительности жизни. Известно, что наибольшая

продуктивность творческой деятельности людей также отмечена в среднем возрасте. Ее динамика удивительным образом напоминает кривую динамики моторной асимметрии, приведенную на рис. 1-д: значительный максимум в 40-45 лет, спад и второй меньший максимум после 60 лет (Д. Пельц, Ф. Эндрюс, 1973).

Наиболее естественной причиной инверсии поведения следует считать радиационное повреждение мозга после облучения дозой 10 Гр. При этом более чувствительным к радиационному повреждению оказалось доминантное левое полушарие.

Сравнение динамики УПП и липофусцина в полушариях головного мозга при нормальном и ускоренном старении

Исследовав динамику межполушарной моторной асимметрии при ускоренном старении, мы показали, что у ускоренно стареющих мышей моторная асимметрия отличается от контрольной увеличенным количеством левшей, т.е. при ускорении старения происходит инверсия типа межполушарной асимметрии. Такое "полевение" популяции можно рассматривать как показатель неодинаковой скорости старения полушарий, наиболее отчетливо проявляющейся при ускорении старения. Однако более глубокие причины инверсии ФМА при ускоренном (радиационном) старении нуждались в дополнительном исследовании. Чтобы внести ясность в понимание причин инверсии ФМА на следующем этапе было проведено сравнение показателей нейрофизиологического и биохимического уровней – УПП и липофусцина при нормальном и ускоренном старении.

В работе было использовано 70 мышей-самок линии СВА в возрасте 2, 7, 14 и 26 месяцев. Всего было 5 групп мышей по 10 животных в каждой группе. В возрасте 2 месяца была одна контрольная группа, в возрасте 7 месяцев было две группы контрольных мышей и одна группа – экспериментальных. В возрасте 14 месяцев была одна группа контрольная, другая – с экспериментальными (облученными) животными и в возрасте 26 месяцев была одна группа с контрольными животными.

После измерения УПП в полушариях головного мозга определяли концентрацию липофусцина в гомогенатах коры с помощью метода синхронного сканирования люминесценции. На представленном графике (рис. 9) видно, что в процессе нормального старения мышей УПП претерпевает многофазные изменения, близкие по типу к динамике потенциала при нормальном старении крыс (рис. 9, верхний график).

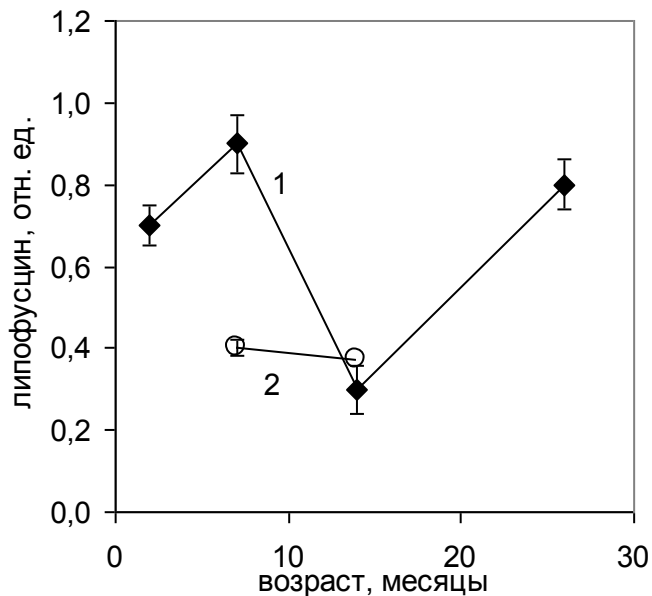
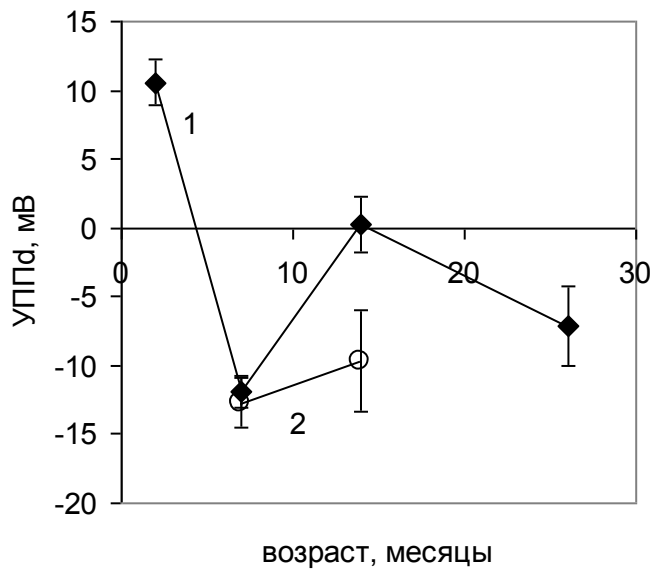


Рис.9 .Динамика уровня постоянного потенциала (вверху) и концентрации липофусцина (внизу) в правом полушарии головного мозга мышей при нормальном (1) и ускоренном (2) старении.

В раннем возрасте (2 мес.) значение УПП максимально, в возрасте 7 и 26 месяцев УПП имеет минимальные значения. Показатели УПП в экспериментальных группах достоверно отличаются от контрольных. Снижение УПП наблюдается как в возрасте 7 месяцев, так и в возрасте 14 месяцев.

Особенно сильно это снижение выражено в возрасте 14 месяцев: у экспериментальных животных УПП снижен в 37,4 раза, что ассоциируется как с представлением об энергодефиците позднего возраста, так и с пострадиационным энергодефицитом. Межполушарная разность потенциала сохраняется в течение всего периода онтогенеза (рис.10,

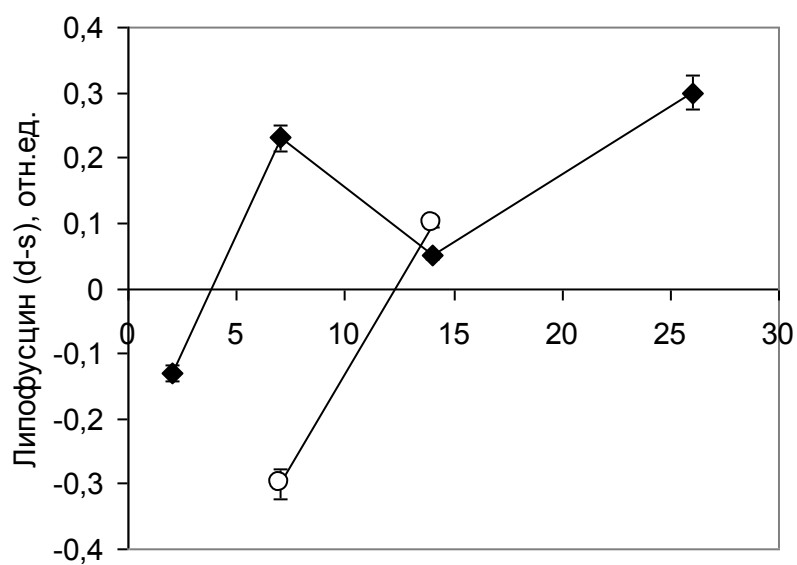
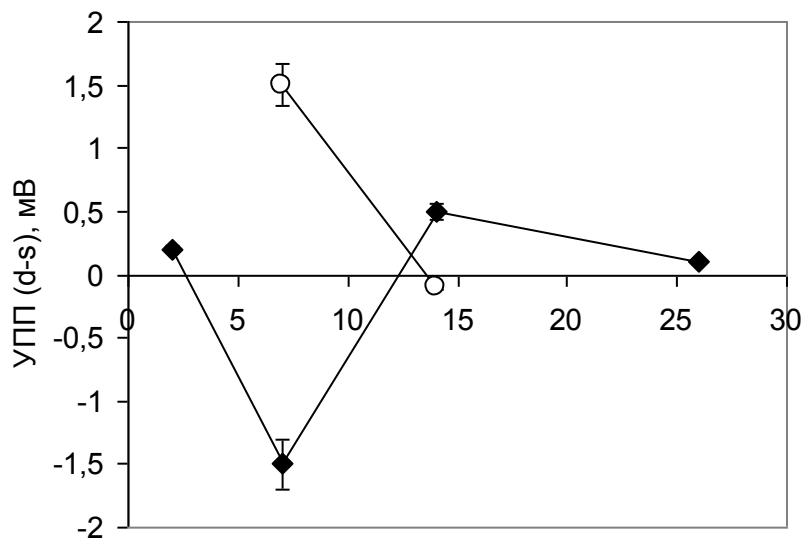
верхний график), однако у ускоренно стареющих животных она радикально отличается от контрольных.

1

1

2

2



возраст, месяцы

Рис.10. Динамика межполушарной разности потенциала (вверху) и межполушарной разности липофусцина (внизу) при нормальном (1) и ускоренном (2) старении.

Особенно сильно это отличие выражено в возрасте 7 месяцев: при ускорении старения межполушарная разность потенциалов УПП (d-s) мВ на 106% больше, чем в контроле! Таким образом, мы наблюдаем инверсию межполушарных различий, иначе говоря, если в контроле у большинства животных в возрасте 7 месяцев доминантным было левое полушарие, определяющее правостороннюю поворотную тенденцию, то при ускорении старения доминантным стало правое полушарие, что привело к показанному ранее "полевению" популяции.

Динамика концентрации липофусцина в полушариях головного мозга мышей при нормальном старении также синхронизирована с изменением УПП и носит многофазный М-образный характер (рис. 10, нижний график). Концентрация ЛФ максимальна в 7 и 26 месяцев и минимальна в 14 месяцев. Межполушарная разность концентрации липофусцина – биохимический градиент – также сохраняется в течение всего периода онтогенеза, при этом концентрация ЛФ в правом, субдоминантном для большинства животных, полушарии остается выше, чем в левом, почти во всех возрастных группах, кроме группы двухмесячных мышей (рис. 10, нижний график). Этот результат подтверждает сделанные ранее выводы о том, что накопление ЛФ – немонотонная функция возраста и различная концентрация его в полушариях свидетельствует о различии в скорости старения полушарий. Поскольку ЛФ является внутриклеточным депо кислорода, его накопление и утилизация в процессе онтогенеза может рассматриваться как приспособление к гипоксии в молодом и старческом возрасте. Как известно, ЛФ представляет собой одну из адаптивных метаболических систем, поэтому динамика его концентрации в онтогенезе отражает возрастные изменения функционального состояния и энергозатрат головного мозга и сбалансирована с активностью ферментов антиоксидантной защиты. Аналогично полученным ранее результатам исследования динамики потенциала при нормальном старении крыс, УПП уменьшается при снижении сопротивления мембран нервных и глиальных клеток, (увеличении проницаемости мембран) сопровождающим процессы ПОЛ. Сходство динамики УПП с динамикой активности защитных ферментов также свидетельствует о том, что все исследованные процессы являются составными частями единой адаптивной системы.

Концентрация ЛФ в полушариях головного мозга ускоренно стареющих, под влиянием радиационного облучения, мышей снижена в два раза в возрастной группе 7 месяцев. В то же время у экспериментальных животных в 14 месяцев концентрация ЛФ не отличается от контроля. Таким образом, на примере ЛФ можно наблюдать возрастные различия скорости старения полушарий головного мозга. Можно предположить, что уменьшение концентрации ЛФ у экспериментальных животных в возрасте 7 месяцев

связано с высокой антиоксидантной активностью ферментов, характерной для этого возраста.

Как видно из рисунка, межполушарная разность концентрации ЛФ (d-s) в возрасте 7 месяцев у экспериментальных животных снижается, переходя в отрицательное значение, таким образом, наблюдается инверсия биохимического концентрационного межполушарного градиента, так же, как и нейрофизиологического, т.е. межполушарной разности потенциалов. Очевидно, что биохимическая инверсия является одной из причин поведенческой инверсии, т.е. лежит в основе "полевения" популяции животных после применения модели ускоренного старения.

С помощью корреляционного анализа в контрольных группах разного возраста были выявлены достоверные корреляционные связи между УПП и ЛФ, подтверждающие положение о единой многоуровневой системе межполушарной асимметрии (таблица 1). Однако в группах ускоренно стареющих животных корреляционные связи между показателями нейрофизиологического и биохимического уровней отсутствуют: ускорение старения приводит к разрыву связей, т. е. нарушению согласованности между уровнями ФМА, что ассоциируется с возрастным нарушением интегративной деятельности мозга.

Таблица 1.

Корреляционные связи между постоянным потенциалом и концентрацией липофусцина в коре больших полушарий головного мозга здоровых мышей 14 месяцев

	ЛФs	ЛФ(d-s)
УППd	-0,76 p=0,01	0,70 p=0,021
УППs	Нет корреляции	0,64 p==0,044
УПП(d-s)	-0,78 p==0,008	Нет корреляции

Таким образом, проведенное исследование показало, что многофазная возрастная динамика уровня постоянного потенциала синхронизирована с многофазной динамикой липофусцина, а ускорение старения приводит к снижению постоянного потенциала, что ассоциируется с возникновением радиационного энергодефицита в ЦНС; ускорение старения, под влиянием облучения, вызывает также уменьшение концентрации липофусцина в

полушариях головного мозга; межполушарная разность потенциалов, как и межполушарная концентрационная разность липофусцина при ускорении старения претерпевает инверсию, что приводит впоследствии к поведенческой инверсии – "полевению" популяции экспериментальных животных.

Сравнение динамики уровня постоянного потенциала и микроэлементов в полушариях головного мозга мышей при нормальном и ускоренном старении

Как было показано ранее, концентрация микроэлементов, вносящих существенный вклад в формирование системы межполушарной асимметрии, достоверно различается в физиологически неравнозначных (доминантном и субдоминантном) полушариях головного мозга крыс. Кроме того, концентрация МЭ связана статистически значимыми корреляционными связями с показателем нейрофизиологического уровня – УПП, который одновременно является и маркером энергетического метаболизма мозга. Таким образом, концентрация микроэлементов является показателем элементоорганического уровня, являющегося дополнительным структурным элементом в иерархии системы ФМА. Известно участие МЭ в функциональной активности мозга, также как и в механизме старения мозга. Однако участие микроэлементов в феномене старения системы функциональной межполушарной асимметрии нуждается в дальнейшем исследовании. Анализ состояния системы ФМА при ускоренном старении дает представление об устойчивости системы к такому неблагоприятному воздействию, как радиационное облучение.

В экспериментальном исследовании было использовано 68 мышей-самок линии СВА в возрасте 14 и 26 месяцев. 32 контрольных и 36 экспериментальных животных были разделены на 4 группы. Контрольные мыши: возраст 14 месяцев (N=17) и 26 месяцев (N=15); экспериментальные мыши: возраст 14 месяцев (N=17) и 26 месяцев (N=19).

Моторная асимметрия исследовалась по поведению в Т-образном лабиринте, измерение УПП проводили традиционным методом. После окончания острого опыта находящихся под наркозом мышей декапитировали.

В экспериментальных группах животных определение межполушарной асимметрии мышей по двум критериям – поведенческому (побежкам в Т-образном лабиринте) и нейрофизиологическому (межполушарному градиенту УПП) – было проведено дважды: до и после облучения.

Для исследования концентрации микроэлементов в коре головного мозга применялся эмиссионный спектральный анализ. Определяли концентрацию Al, Cd, Co, Cu, Fe, Mg, Mn, Mo, P, Pb, S, Zn. Нижний предел концентрации в зависимости от элемента составляет от 1×10 до 1×10^3 мкг/мл. Инструментальная точность определения была не ниже 5% от определяемой концентрации. Количественно микроэлементы оценивались в мкг/100 мг мозговой ткани.

Анализ средних значений исследованных параметров в контрольных группах показал снижение концентрации меди в полушариях головного мозга в возрасте 26 месяцев по сравнению с 14-ю месяцами: в 14 месяцев в правом полушарии концентрация меди составляла $(6,193 \pm 0,035)$ мкг/100 мг, а в 26 месяцев концентрация меди снизилась до значения $(5,123 \pm 0,028)$ мкг/100 мг. При сравнении контрольных и экспериментальных групп наблюдаются многочисленные достоверные различия.

Статистика сравнения проводилась по критериям Стьюдента и Вилкоксона-Манна-Уитни; по всем критериям получены сходные результаты.

При сравнении средних значений в контрольных и экспериментальных группах было показано, что средние значения моторной асимметрии мышей в возрасте 26 месяцев до и после облучения достоверно различались: у облученных мышей количество побегов направо снижается, т.е. популяция экспериментальных мышей "левеет", что свидетельствует о различной чувствительности к облучению полушарий головного мозга (таблица 2).

Таблица 2

Изменение моторной и нейрофизиологической асимметрии мышей в возрасте 26 месяцев до и после облучения

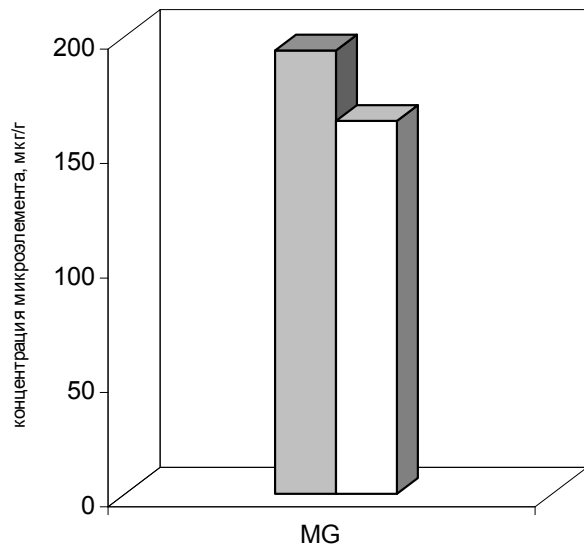
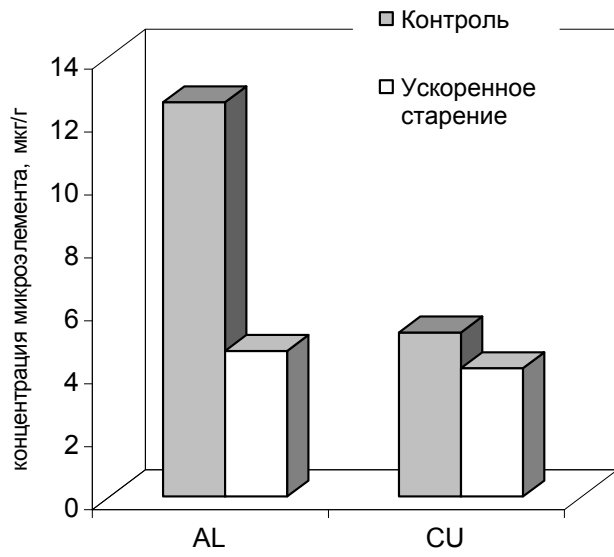
	Контроль, возраст	Облучение,
--	-------------------	------------

	26 месяцев.	возраст 26 месяцев
Побежки в Т-образном лабиринте	$5 \pm 0,4$	$2,8 \pm 0,3$
УППd, мВ	$7,1 \pm 1,0$	$-8,07 \pm 1,05$
УППs, мВ	$7,7 \pm 1,1$	$-5,5 \pm 1,03$
УПП(d-s) ,мВ	$-0,26 \pm 0,6$	$-2,5 \pm 0,4$

Подобное поведение популяции облученных мышей наблюдали мы и в предыдущем эксперименте. Снижение средних значений УПП наблюдается при облучении как в возрасте 14, так и 26 месяцев, что можно объяснить радиационным усилением свободнорадикального окисления и связанным с ним увеличением проницаемости мембран и падением мембранных потенциалов, интегральной характеристикой которых является УПП. Аналогичное снижение УПП в позднем онтогенезе наблюдали мы ранее при физиологическом старении крыс. Как видно из таблицы 2, при облучении наблюдается увеличение отрицательного значения межполушарной разности потенциалов, которая, как известно, является нейрофизиологической характеристикой ФМА: таким образом, УПП в правой полушарии снижается гораздо больше, чем в левой, по нейрофизиологическому критерию это полушарие стало доминантным, что повлекло за собой выявленную инверсию моторной асимметрии – поведение популяции.

Средние значения концентрации микроэлементов. Сравнение всей контрольной группы со всей экспериментальной, без деления на подгруппы, отличающиеся по возрасту и латерализации, выявило достоверные концентрационные различия как в правой, так и в левой полушарии: концентрация Al, Cu, Mg, Mn и Zn в контроле выше, чем у облученных животных.

В различных возрастных контрольных и экспериментальных группах также выявлены достоверные концентрационные различия. В 14 месяцев у ускоренно стареющих мышей в обоих полушариях наблюдается снижение концентрации Al и Zn. В 26 месяцев в левой полушарии у облученных мышей снижаются концентрации Al и Mn, а в правой полушарии кроме снижения концентрации этих же микроэлементов, выявлено также снижение концентрации Cu и Mg (рис. 11).



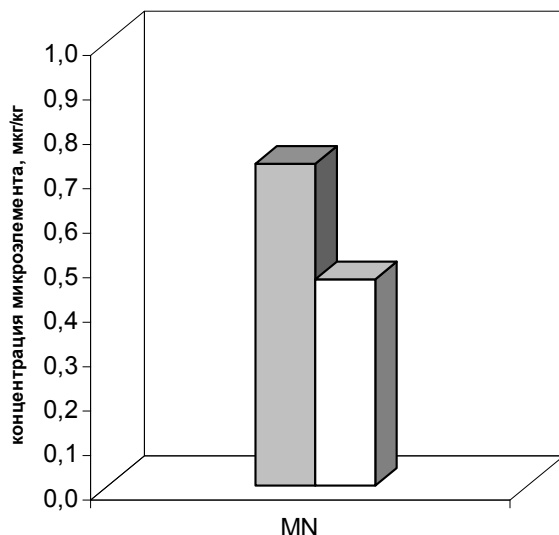


Рис. 11. Изменение концентрации микроэлементов в правом полушарии головного мозга мышей при ускоренном старении (контроль – серого цвета, ускоренное)

Подобное возрастное снижение микроэлементов в различных отделах мозга наблюдали ранее N. Nakagava (1998) и A. Takeda (1999); таким образом, в связи с жизненно важной биологической ролью микроэлементов, их участие в возрастном изменении метаболизма является ключом к пониманию механизма старения мозга.

Сравнение концентрации микроэлементов в правом и левом полушариях у контрольных и экспериментальных мышей было проведено после предварительного деления групп в возрасте 26 месяцев на правшей и левшей по моторной асимметрии. Сравнение концентраций микроэлементов проводили между идентичными полушариями правшей и левшей. В контрольных группах не было выявлено достоверных концентрационных различий между сравниваемыми полушариями, однако в группе облученных существует достоверное различие в концентрации Zn – в правом (доминантном) полушарии левшей концентрация Zn меньше, чем в правом (субдоминантном) полушарии правшей: $(18,7 \pm 0,07)$ мкг/100 мг у левшей и $(23,6 \pm 0,03)$ мкг/100 мг у правшей; таким образом, можно говорить о различном содержании МЭ в функционально неравнозначных полушариях.

Между показателями различных уровней существуют многочисленные достоверные корреляционные связи, что ассоциируется с объединением рассматриваемого нами в данном исследовании элементоорганического уровня в единую систему функциональной межполушарной асимметрии с характерными для понятия "система" причинно-следственными и иерархическими отношениями между уровнями. Однако общее количество корреляционных связей, которое можно рассматривать в качестве оценки степени согласованности изменений сравниваемых величин, различается в полушариях головного мозга у контрольных и экспериментальных животных.

После облучения происходит перераспределение связей, заключающееся в частичном распаде связей между всеми исследованными показателями и выравнивании количества связей в правом и левом полушариях. Так, в левом полушарии в контроле выявлены достоверные связи между Zn и Fe; Zn и Al, а при облучении эти связи отсутствуют, но возникает связь между Zn и Cu, Zn и Mg. Корреляционная связь между Cu и Mg остается неизменной в контроле и в экспериментальной группе, а связь между Mn и Cu возникает лишь при облучении. Аналогичная картина наблюдается и в правом полушарии. Уменьшение числа (или распад) достоверных корреляционных связей между микроэлементами при ускоренном старении соответствует ранее полученным данным о распаде корреляционных связей при нормальном старении системы межполушарной асимметрии (Л.Л. Клименко с соавт., 1994). Выравнивание же количества связей в полушариях при облучении свидетельствует об изменении степени согласованности различных показателей метаболизма в ЦНС, следствием которого может явиться нарушение пластических, энергетических и информационных составляющих системы ФМА.

Итак, исследование динамики уровня постоянного потенциала и микроэлементов в полушариях головного мозга мышей при нормальном и ускоренном старении показало, что облучение приводит к появлению в популяции большого количества животных с левой поворотной тенденцией; к снижению УПП и инверсии межполушарной разности потенциалов; к снижению концентрации микроэлементов в полушариях облученных животных; к перераспределению корреляционных связей между микроэлементами и выравниванию количества связей в полушариях головного мозга.

Отвечая на вопрос об устойчивости системы ФМА к неблагоприятным экстремальным воздействиям, необходимо отметить, что физиологически неравнозначные полушария обнаруживают различную чувствительность к радиационному повреждению: более чувствительным во всех экспериментах оказывалось доминантное полушарие, что приводило к нейрофизиологической, биохимической, а затем и к поведенческой инверсии ФМА.

Проблема устойчивости ФМА к неблагоприятному экстремальному воздействию, примером которого явилось радиационное повреждение ЦНС, также получила определенное разрешение: благодаря различной чувствительности к радиации физиологически неравнозначных полушарий,

ФМА при радиационном воздействии претерпевает инверсию. Однако экстремальные неблагоприятные воздействия на организм имеют не только внешнее, техногенное, происхождение, но и внутренний, стрессогенный, генез. К таким воздействиям относятся патологические процессы, в частности, аутоиммунного генеза благодаря их системному характеру, вовлекающему в патологический процесс все жизненно важные системы, включая нервную и иммунную.

Изменению структурно-функциональной организации ФМА при развитии аутоиммунных системных ревматических заболеваний и ее роли в формировании иммунного ответа посвящена клиническая часть исследования.

Клинические исследования

Развитие нейроиммунологии в настоящее время привело к пониманию глубокой связи между нервной и иммунной системами. Изучению механизмов нейро-иммунной интеграции посвящены многочисленные исследования последних лет. Комплекс полученных результатов позволяет теперь рассматривать нервную и иммунную систему как единый структурно-функциональный блок, обладающий всеми признаками понятия "система" (включающего в себя три основных признака: структура, информация, управление). По определению фон Бергаланфи, живая система представляет собой иерархически организованную открытую систему, сохраняющую себя или развивающуюся в направлении достижения состояния подвижного равновесия. Таким образом, нейро-иммунные взаимодействия в рамках единой системы выполняют в организме основные функции по адаптации к изменяющимся внешним (и внутренним) воздействиям (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1981; В.В. Абрамов с соавт., 1991; 1996; А.В. Черноситов, 1995).

Многочисленные данные о сходстве фенотипических и функциональных параметров клеточных элементов иммунной и нервной систем, как и самих систем в целом, ставят вопрос об анализе закономерностей и основных принципов их взаимодействий. Поскольку ФМА является основным – интегрирующим – принципом организации ЦНС, ответ на поставленный вопрос невозможен без исследования роли ФМА в нейро-иммунных взаимодействиях. Существуют экспериментальные данные об изменении функциональной активности иммунокомпетентных клеток мышей в зависимости от повреждения того или иного полушария головного мозга. P.Varneoud, (1990; 1993) показал, что мозговая кора модулирует иммунную систему асимметричным способом: экстирпация левосторонней коры влияет на иммунные параметры, в то время, как симметричная правая экстирпация или не влияет на иммунную систему или увеличивает ее активность. По мнению многих исследователей, нет никаких иммунных систем или гомеостатических механизмов защиты, которые в естественных условиях не подчинены взаимодействию между поведенческими и физиологическими событиями. В связи с этим традиционное представление о функциях иммунной системы, ограниченной клеточными взаимодействиями в пределах лимфоидных тканей, недостаточно, чтобы объяснить изменения в иммунитете, наблюдаемыми у животных и человека при реальных взаимодействиях организма и среды. Иммунная система может регулироваться, не только с помощью механизма обратной связи с нервными и эндокринными процессами, но с помощью механизмов прямой связи также. Результаты изучения механизма прямой связи иммунной системы свидетельствуют о том, что подобно прямым невральным и эндокринным воздействиям, поведение, при соответствующих обстоятельствах, может выполнять иммунорегуляторную функцию в естественных условиях.

В работе V.H. Denenberg (1991-a) крысы были подвергнуты двусторонним или односторонним токсическим повреждениям базальных ядер, в результате этого эксперимента было показано, что клетки базальных ядер включаются в комплексные взаимосвязи, существующие между ЦНС и иммунной системой.

Как известно, интерлейкины – естественно встречающиеся белки, которые регулируют и таким образом связывают иммунную систему и ЦНС, не проникая через гематоэнцефалический барьер. После инъекции меченого интерлейкина в мозг, в нем регистрировалась радиоактивность (с появлением меченого цитокина). Этот факт свидетельствует о наличии системы, которая переносит рекомбинант интерлейкина-альфа в неповрежденной форме от крови в ЦНС, осуществляя прямое соединение иммунной системы с ЦНС.

В работах С. Betancur (1991; 1992) показано, что мозг модулирует иммунную систему асимметричным способом. У мышей имеется зависимость между хиральностью и иммунной реакцией; также показано, что одностороннее удаление правого или левого полушария оказывает противоположное действие на некоторые параметры иммунной системы. Зависимость между продукцией аутоантител и предпочтением лапы наблюдалась у мышей-самцов, что ассоциировалось со связью между иммунной реактивностью, функциональной

мозговой асимметрией и половой принадлежностью. У левшей обнаруживалось угнетение деятельности НК-клеток по сравнению с правшами. Левостороннее удаление коры подавляет действие НК-клеток, в то время как повреждения коры в правом полушарии не влияют на этот показатель. Р. J. Neveu и соавторами (1988; 1991; 1992) считают, что существует обратная связь между центральной нервной системой и иммунной системой. Активация иммунной системы приводит к выработке медиаторов; эти медиаторы активируют гипоталамус, который в свою очередь стимулирует выработку иммуносупрессивных молекул. В аутоиммунных процессах или других заболеваниях с чрезмерной активацией иммунной системы (например, рассматриваемые в этом разделе системные ревматические заболевания) в процессе стабилизации участвует гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая ось. Стресс является одной из причин снижения устойчивости к возбудителям инфекции и реактивации латентных вирусов. С другой стороны, стресс стимулирует продукцию цитокинов, которая в свою очередь может способствовать патогенезу воспалительных процессов неизвестной этиологии. Основываясь на том, что реакции иммунной системы включают ЦНС, гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось и иммунную систему, авторы исследовали влияние поведенческой латерализации на реакцию нервной, нейроэндокринной и иммунной системы к введению полисахарида LPS. Оказалось, что введение LPS вызвало улучшение мозговой деятельности благодаря увеличению норадренэргического, серотонинэргического и дофаминэргического обмена. Однако увеличение обмена серотонина, наблюдаемое в гипоталамусе и гиппокампе, произошло только в левом полушарии; кроме того, увеличение обмена серотонина в среднем гипоталамусе, повышение в плазме адренкортикотропина и уменьшение роста Т-лимфоцитов наблюдалось у мышей-правшей, но не у левшей. Таким образом, реакции иммунной системы выражены асимметрично и зависят от поведенческой латерализации.

С. Betancur и соавторы (1991) показали, что иммунитет мышей связан с латерализацией поведения: мыши-левши имели более низкую концентрацию IgM и IgG, чем мыши-правши. Авторы утверждают, что иммунные реакции животных, не отличающихся по возрасту, полу и генетическому фону связаны с функциональной асимметрией головного мозга, а гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая (ГГН) ось и симпатическая нервная система включаются в устойчивое соединение после инфекционной агрессии, инициируя асимметричный иммунный ответ. В серии экспериментальных исследований, проведенных Р. Neveu с соавторами, показано, что центральная нервная система может модулировать иммунную систему, при этом иммуномодуляция может быть латерализованной. После односторонней экстирпации коры левого полушария у грызунов снижалась функциональная активность Т и В лимфоцитов, хотя те же функции оставались неизменными или даже возросли после удаления коры правого полушария. Тот же автор отмечает, что у людей с левосторонней моторной асимметрией (левшей) замечены нарушения в деятельности иммунной системы. С другой стороны, иммунная система может посылать информацию в ЦНС, которая кодируется и декодируется асимметрично. Эксперименты, проведенные Р. Neveu (1992) на грызунах,

показывают, что асимметричная мозговая модуляция может происходить также в подкорке с включением в нейроиммунотуляцию дофамина. Таким образом, исследования, проводимые в течение многих лет этим автором, показали, что полушария мозга могут по-разному включаться в модуляцию иммунных реакций. Повреждения правой или левой стороны неокортекса приводит к противоположным изменениям различных иммунологических характеристик, таких, как пролиферация лимфоцитов, продукция интерлейкина-2, активация макрофагов или действие НК-клеток. Эти модели полезны для понимания иммуномодулирующих свойств мозга людей. Влияние межполушарной асимметрии на модуляцию иммунной системы можно наблюдать и на интактных животных: латерализация моторной асимметрии, то есть предпочтение лапы при пищевом подкреплении, коррелирует с реактивностью лимфоцитов, действием НК-клеток и продукцией аутоантител. Поэтому каждый биологический организм может быть охарактеризован типом латерализации вместе со специфическим типом иммунных и нейроэндокринных реакций. Эти межиндивидуальные различия могут быть ответственны за варибельность среди членов популяции в реакциях на различные повреждающие воздействия, включая психологические стрессогенные факторы и инфекционные болезни. Кроме того, мозговая асимметрия проявляется в обмене веществ нейромедиатора и нейроэндокринной модуляции. Поскольку гиппокамп модулирует действие ГГН оси, авторы исследовали асимметрию распределения гиппокампально-кортикоидных рецепторов, предположив, что и эта асимметрия может различаться так же, как различается поведенческая латерализация животных. Результаты показывают, что независимо от поведенческой латерализации, имеется тенденция для правостороннего преобладания кортикоидных рецепторов в гиппокампе. Эти результаты свидетельствуют о том, что гиппокампальные рецепторы для кортикоидов могут играть важную роль в асимметричной мозговой модуляции иммунной системой.

Таковы теоретические предпосылки для исследования модулирующей роли функциональной межполушарной асимметрии при формировании иммунного ответа у людей, страдающих системными ревматическими заболеваниями.

По данным N. Geschwind (1984), заболевания иммунологической природы у леворуких людей встречаются в 2.5 раза чаще, чем у праворуких. Т.Я. Абрамова (1996) отмечает различия в иммунологических характеристиках у больных ревматоидным артритом с преимущественным повреждением суставов правой или левой стороны. Таким образом, данные разных авторов указывают на роль функциональной асимметрии полушарий головного мозга в патогенезе заболеваний, связанных с изменением функциональной активности иммунной системы. Однако, роль правого или левого полушария, как и всей системы межполушарной асимметрии в регуляции активности иммунных процессов нуждается в дальнейшем исследовании.

В клинических исследованиях на примере аутоиммунных заболеваний была проанализирована взаимосвязь между типом ФМА и иммуно-биохимическими показателями крови, характеризующими формирование иммунного ответа при ревматических заболеваниях. Сам факт наличия такой связи, как и достоверных различий в характеристиках иммунного ответа у больных с разным типом ФМА, является основанием для создания представления о модулирующей роли ФМА в формировании иммунного ответа при развитии системных ревматических заболеваний.

Поскольку инструментом для определения типа ФМА был УПП, т.е. его распределение в полушариях головного мозга, первый этап данного исследования был посвящен доказательству выдвинутого предположения о том, что постоянный потенциал является маркером аутоиммунного процесса. Исследования последних лет в области нейроиммунологии позволяют рассматривать аутоиммунные процессы как проявление дезинтеграции нервной и иммунной систем.

Одним из способов изучения взаимодействия центральной нервной и иммунной систем является анализ связей между иммунобиохимическими и нейрофизиологическими характеристиками. Аутоиммунные процессы сопровождаются явлениями энергодефицита и атрофии в ЦНС. В качестве показателя трофических и энергообменных процессов в ЦНС большой интерес вызывает изучение динамики УПП. Аутоиммунная агрессия сопровождается образованием иммунных комплексов, повреждающих эндотелий сосудов, и специфических антинейрональных антител. Таким образом, при развитии аутоиммунного процесса повреждаются все структуры, принимающие участие в формировании УПП. Системные ревматические заболевания в 80% случаев сопровождаются атрофическими процессами в ЦНС (В.А. Насонова, 1978; Р.Х. Кормейн с соавт., 1983; М. Bradbury, 1983; Bluestein H.G., 1988; Иванова М.М. с соавт., 1989; Я.А. Сигидин с соавт; 1994).

Клинические исследования были проведены на нескольких нозологических группах системных ревматических заболеваний, было обследовано 247 пациентов.

Больные находились на стационарном лечении в ревматологическом отделении КБ № 83, Москва, и получали одинаковую (гормональную) терапию. По нозологическим группам больные распределились следующим образом. Больных системной красной волчанкой (СКВ) было обследовано 109 человек,

ревматоидным артритом (РА) – 102 человека, васкулитом (В) – 15, болезнью Бехтерева (ББ) – 11 и системной склеродермией (ССД) – 10 человек. Для статистической обработки результатов из всего контингента обследованных больных формировались группы по различным независимым критериям: нозологическим, нейрофизиологическим, по критерию остроты (активность), глубины и тяжести (стадия) патологического процесса и другим признакам. Возраст больных – от 15 до 64 лет. Группа сравнения была представлена 97 здоровыми донорами в возрасте от 18 до 60 лет. Для каждого больного был проведен общий клинический, биохимический и иммунологический анализ крови. Биохимические исследования касались трех видов обмена – белкового, липидного и углеводного, с широким спектром исследования ферментов. Электрофизиологические исследования (измерение и анализ УПП) были проведены у всех больных одновременно с клиническими, биохимическими и иммунологическими.

Кроме того, с целью исследования устойчивости структурно-функциональной организации межполушарной асимметрии при агрессивных экстремальных воздействиях на организм, было проведено электрофизиологическое обследование 13 человек – мужчин, участвовавших в 1986 г. в ликвидации аварии на ЧАЭС. Средний возраст обследованных составлял 50 ± 1.2 лет. В качестве контроля были проведены измерения УПП у 13 доноров – мужчин такого же возраста, не имевших контакта с радиационным излучением.

Клинические методы определения диагноза, активности и стадии системных ревматических заболеваний проводилось на основе критериев Американской ревматологической ассоциации (1987), которые представляют собой список от 5 до 14 клинических признаков и данных инструментальных методов для каждого заболевания. Диагноз считается достоверным при наличии у больного определенного количества (от 3 до 7) этих критериев. Признак "активность" процесса был квалифицирован врачами-экспертами на основании как клинических, так и лабораторных проявлений заболевания с присвоением балла от 1 до 3 и основывался на совокупности биохимических и иммунологических показателей, свидетельствующих о тяжести заболевания.

Биохимические исследования были проведены по трем видам обмена – белковому, липидному и углеводному с широким спектром исследования ферментов. В основе всех исследований лежали унифицированные методики (Ф.И. Комаров с соавт., 1981). Всего было определено 32 клинических, биохимических и иммунологических показателя крови, представленных в таблице 3.

Таблица 3.

Показатели крови, определяемые у больных

Клинические	Нв, СОЭ, лейкоциты, лимфоциты, эритроциты, моноциты, сегментоядерные клетки, нейтрофилы
Биохимические	Серомукоид, β -ЛП, ОБ, α_1 , α_2 , β , γ -глобулины, альбумин, АлАТ, АсАТ, КФК, ЩФ, ЛДГ, K^+ , Na^+ , глюкоза, мочеви́на, креатинин, моче́вая кислота.
Иммунологические	СРБ, ЦИК, IgA, IgM, IgG

Биохимические показатели сыворотки крови (общий белок, альбумин, креатинин, мочевую кислоту, α_1 , α_2 , β - и γ -глобулины, β -липопротеины, серомукоид, глюкозу, лактатдегидрогеназу (ЛДГ), креатинфосфокиназу (КФК), аспартатаминотрансферазу (АСТ), аланинаминотрансферазу (АЛТ), щелочную фосфатазу (ЩФ)) определяли на автоанализаторе Super-Z-818 фирмы Мицубиси (Япония). Концентрацию ионов натрия и калия в сыворотке измеряли на анализаторе Ciba Corning (Англия). Концентрации иммуноглобулинов IgA, IgM, IgG в сыворотке, уровень циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) и С-реактивного белка, компоненты ревматоидного фактора – лактекс-тест и реакция Ваалер-Розе были определены стандартными лабораторными методами, основанными на реакциях преципитации.

Активность компонентов сывороточного комплемента классического пути – C1, Cq, C2, C3, C4 и C5, а также общую гемолитическую активность классического пути CH50 определяли с использованием микропанелей для титрования и реагентов производства "Реаком" для определения индивидуальных компонентов комплемента по их гемолитической активности (Л.В. Козлов с соавторами, 1985; 1991).

УПП регистрировали с помощью аппаратно-программного диагностического комплекса "Нейроэнергон-01" – в котором используются методы анализа и топографического картирования УПП, что позволяет производить оценку суммарных энергозатрат головного мозга и его отдельных областей (В.Ф. Фокин с соавт., 1994).

Для регистрации УПП использовали неполяризуемые хлорсеребряные электроды, заполненные 30% раствором NaCl. Сопротивление электродов 10-20 кОм. Регистрация УПП производилась неинвазивно, непосредственно от кожи головы в пяти точках: лобной (F), центральной (C), затылочной (O), правой (Td) и левой (Ts) височных. Референтный электрод располагают на запястье с внутренней стороны.

После монополярной регистрации УПП головного мозга происходит компьютерный анализ распределения потенциала по поверхности головы с последующим картированием в соответствии со шкалой условных цветов. Заключительным этапом электрофизиологического обследования является сравнение УПП в различных областях мозга с последующим заключением о распределении энергозатрат в коре головного мозга пациента.

Статистические методы обработки результатов проводили с использованием различных программ: Statgrafics и Statistica и включали в себя вычисление средних значений, сравнительный, дисперсионный и корреляционный анализ (А. Афифи, С. Эйзен, 1982; Р. Рунион, 1982).

При вычислении множественных линейных коэффициентов корреляции применяли линейную пошаговую регрессию. В большинстве случаев значение F-включения признака в модель устанавливали равным 4, F-исключения – равным 3,9.

Начальный этап клинического исследования заключался в исследовании маркерной роли постоянных потенциалов в мониторинге развития патологического аутоиммунного процесса.

Формирование параметров УПП для анализа

В данном исследовании исходили из представления о том, что информативными являются не только значения УПП в областях отведения (F, C, O, Td и Ts), но и параметры, характеризующие взаимоотношения между УПП разной локализации. Для целей настоящей работы наибольший интерес представляет взаимосвязь межполушарной разности УПП между правым и левым височным отведением (Td-Ts) с совокупностью иммунологических и биохимических показателей.

Множественные линейные регрессии параметров УПП по иммунологическим и биохимическим показателям. С помощью процедуры пошаговой регрессии изучали связь между межполушарной разностью УПП и биохимическими и иммунологическими показателями. Таблица 4.

Величина R^2 соответствует доле дисперсии зависимой переменной, объясненной линейной моделью. Включение всех признаков в модель высоко достоверно ($p < 0,005$). Величина стандартизованного коэффициента регрессии (указана в скобках после каждого параметра в таблице) пропорциональна «вкладу» каждого предиктора в регрессию.

Таблица 4

Результаты множественной регрессии межполушарной разности УПП с иммунологическим и биохимическим показателям

Параметр УПП	Иммунологические и биохимические показатели (в порядке вхождения в модель)	R	R^2
--------------	--	---	-------

(Td-Ts)	ЛДГ (0,40), Hb (-1,5), мочевая кислота (0,56), ЩФ (-0,75), у-глобулин (-0,46), IgA (0,19), СРБ (-0,23), лимфоциты (-0,36), креатинин (-0,35)	0,97	0,95
---------	--	------	------

Показатель межполушарной асимметрии (Td-Ts) имел высокую корреляцию с иммунобиохимическими показателями. Коэффициент множественной корреляции равен 0,97. Этот результат соответствует представлениям о модулирующей роли межполушарной асимметрии в организации иммунного ответа. Положительная связь (Td-Ts) с уровнем ЛДГ полностью соответствует показанной выше отрицательной связи между Ts и ЛДГ и нарастанию амбидекстрии при развитии повреждения клеток и тканей. Кроме того с этим показателем связана и концентрация IgA – специфическая характеристика для аутоиммунного процесса.

Аутоиммунная агрессия распространяется в направлении от крови к ткани мозга, затрагивая при этом все структуры, принимающие участие в генезе УПП. Иммунные комплексы повреждают стенки сосудов головного мозга. Проницаемость мембран эндотелиальных клеток увеличивается, их потенциал, по-видимому, уменьшается. Процессы повреждения распространяются на глиальные элементы, а затем и на нейроны. Все эти явления происходят несинхронно в разных полушариях головного мозга, что может приводить к увеличению разброса межполушарной разности УПП.

Полученные результаты дают основание для использования метода регистрации и анализа межполушарной разности УПП при изучении процессов интеграции нервной и иммунной систем, а также при мониторинге состояний организма, сопряженных с аутоиммунными процессами.

Активность аутоиммунного процесса при системных ревматических заболеваниях и распределение постоянного потенциала головного мозга

Глубина и характер повреждения ЦНС, а также скорость развития полиорганных нарушений при ревматических заболеваниях определяются, в первую очередь, активностью развивающегося аутоиммунного процесса. Задача мониторинга активности является актуальной как в фундаментальном, нейробиологическом, так и в практическом, медицинском, аспектах.

Традиционные методы нейрофизиологического исследования – ЭЭГ, компьютерная томография, вызванные потенциалы и др. – ориентированы либо на оценку процессов обработки информации в ЦНС, либо на регистрацию выраженных структурных изменений. Вероятно, поэтому они не всегда

позволяют судить о характере и степени повреждения ЦНС и об активности аутоиммунного процесса.

Для этой цели оказался информативным интегральный нейрофизиологический показатель стационарных процессов в ЦНС – УПП. Поскольку он определяется потенциалами гематоэнцефалического барьера, глии и нейронов, т.е. именно тех структур, которые повреждаются при аутоиммунной агрессии, изменения УПП оказываются связанными с глубиной поражения ЦНС и активностью развивающегося аутоиммунного процесса.

В настоящем разделе исследования мы проанализировали связи между параметрами УПП и биохимическими и иммунологическими показателями крови, характеризующими активность аутоиммунного процесса. Методами статистического анализа показано, что независимо от нозологической формы активность процесса при СРЗ находит отражение в распределении УПП у конкретного больного.

На данном этапе были проанализированы данные 64-х больных с различной нозологией СРЗ (ББ-9 человек, РА-29, СКВ-18, ССД-8) в возрасте от 15 до 64 лет. Признак "активность" был квалифицирован врачами-экспертами с присвоением каждому клиническому наблюдению бала от 1 до 3-х.

Связь межполушарной разности УПП с активностью аутоиммунного процесса

Иммунологическое и биохимическое описание признака «активность».

Признак «активность» аутоиммунного процесса, определенный экспертами, связан с комплексом биохимических и иммунологических показателей, и энергетических показателей измеренных при данном обследовании. Эта связь была подтверждена в нашем исследовании с помощью метода линейного дискриминантного анализа.

Признак «активность» вошел в модели для межполушарной разности УПП (Td-Ts).

При построении регрессионной модели для межполушарной разности потенциалов (Td-Ts) наиболее значимым предиктором оказался показатель ЛДГ. Второе место занял признак «активность». Оба предиктора уменьшили исходную дисперсию межполушарной разности потенциалов примерно на 36%, что соответствует коэффициенту множественной корреляции $R=0,60$. При дальнейшем включении в модель показателей "лейкоциты", "серомукоид" и "латекс-тест" удалось объяснить 75% исходной дисперсии (Td-Ts) (коэффициент множественной корреляции $R=0,87$).

Анализ регрессионного уравнения показал, что возрастанию активности аутоиммунного процесса соответствует выравнивание значений потенциалов во

всех точках отведения: межполушарные различия сглаживаются. Подтверждением этого факта является прогрессивное изменение коэффициента латерализации при увеличении активности процесса. Определённый по формуле: $K=2(Td-Ts)/(Td+Ts)$ коэффициент межполушарной асимметрии распределения постоянного потенциала для первой активности он равен (-0,23), для второй(-0,06), для третьей он приобретает положительное значение и становится равным (0,01), таким образом, в терминальной стадии заболевания коэффициент межполушарной асимметрии по модулю в 20 раз меньше, чем в начальной (рис.12).

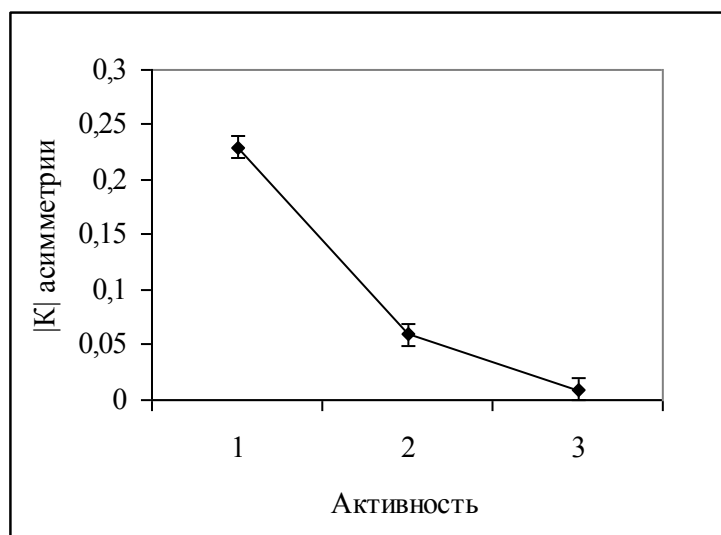


Рис. 12. Изменение коэффициента межполушарной асимметрии распределения постоянного потенциала в зависимости от активности СРЗ.

Таким образом, активность заболевания характеризуется закономерным изменением ФМА, что свидетельствует о непреходящем участии последней в формировании иммунного ответа при развитии патологического процесса. Подобные явления наблюдали ранее при тяжелых старческих деменциях, сопровождающихся резким снижением энергозатрат головного мозга (В.Ф. Фокин с соавт., 1994).

Изменение ФМА на разных стадиях ревматических заболеваний

Известно, что разной степени тяжести заболеваний соответствует определенная стадия синдрома неспецифической адаптации (Г. Селье, 1960; В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988; Гаркави Л.Х. с соавт., 1990). Это относится и к аутоиммунным ревматическим заболеваниям: активный патологический процесс включает в себя и процесс неспецифической адаптации, влияющей на характер нейроиммунных и межполушарных отношений. Эти изменения взаимно обусловлены и характер их взаимного влияния меняется в зависимости от стадии патологического процесса.

При формировании адаптивного ответа на экстремальные воздействия различной этиологии существенную роль играет функциональная межполушарная асимметрия (ФМА). Известно, что, кроме генетических предпосылок, ревматические заболевания могут возникать также из-за сбоя в

работе иммунной системы, вызванных нарастающим стрессогенным влиянием неблагоприятных условий внешней среды. Характер межполушарных отношений, изменяющийся при этом, может служить критерием уровня адаптивных возможностей человека. Как было показано ранее, среди множества показателей, используемых в настоящее время для характеристики ФМА, выделяется своей репрезентативностью показатель интенсивности энергетических процессов в полушариях головного мозга – уровень постоянного потенциала (УПП). У здоровых людей в состоянии спокойного бодрствования значение УПП над височными областями доминантного полушария выше на несколько милливольт, чем над субдоминантным (В.Ф. Фокин, 1996 с соавт.).

Из предыдущего раздела ясно, что распределение УПП в коре больших полушарий головного мозга связано с активностью аутоиммунного процесса, влияющего на трофику ткани и состояние энергетического обмена в ЦНС. Можно предположить, что на разных стадиях ревматических заболеваний меняется вовлеченность правого или левого полушария в управление иммунными реакциями, изменяя при этом интенсивность энергозатрат в обоих полушариях и межполушарное распределение УПП. По мере углубления патологического процесса нарастает энергетическое истощение ЦНС, что может привести к выравниванию значений УПП в правом и левом полушариях.

На данном этапе работы были проанализированы результаты всего обследованного контингента больных СРЗ (247 человек) и всех нозологий: СКВ, РА, васкулит, ББ и ССД). Анализировали межполушарное распределение УПП. К типу ФМА с левополушарным доминированием по УПП относили пациентов, у которых $(T_d - T_s) < 2$ мВ; к правополушарному типу с $(T_d - T_s) > 2$ мВ; в остальных случаях считали, что доминирующее полушарие отсутствует.

У больных, находящихся в момент обследования на разных стадиях ревматического заболевания, исследовали динамику основного параметра, определяющего характер ФМА – межполушарную разность УПП в височных областях правого и левого полушарий ($T_d - T_s$). Результаты исследования приведены на рисунке 13, из которого видно, что межполушарная разность потенциалов претерпевает достоверное изменение по мере развития заболевания. Левополушарное доминирование, наблюдаемое в группе сравнения и на начальной стадии СРЗ, постепенно сменяется правополушарным на второй и третьей стадиях. На четвертой стадии асимметричное распределение УПП в полушариях значительно снижается, сменяясь эквипотенциальными значениями УПП в обоих полушариях.

Детальное распределение полушарного доминирования в норме и на разных стадиях заболеваний приведено в таблице 5, эти данные соответствуют результатам, приведенным в предыдущем разделе, где показано нарастание эквипотенциальности коры полушарий при повышении активности ревматического процесса.

Таблица 5

Полушарное доминирование в норме и на разных стадиях системных ревматических заболеваний

Стадии заболеваний	Тип межполушарной асимметрии полушарий		
	Левополушарное доминирование	Правополушарное доминирование	Эквипотенциальность полушарий
Норма	85	5	6
1	25	2	0
2	17	14	3
3	5	31	26
4	0	0	21

Примечание: цифры в таблице обозначают количество пациентов с тем или иным типом ФМА (из числа всех обследованных).

Исчезновение нейрофизиологического межполушарного градиента (по критерию УПП) рассматривается как неблагоприятный прогностический признак, свидетельствующий об истощении адаптивных возможностей ЦНС. Развитие неспецифической реакции адаптации при заболевании приводит к большему вовлечению правого полушария в управление иммунными процессами сначала за счет его активации; затем, по мере развития атрофических процессов в головном мозге, происходит снижение активности обоих полушарий до уровня их эквипотенциальности. По-видимому, левополушарное доминирование в большей степени, чем правополушарное, способно обеспечить надежную и экономичную (в смысле адаптационных резервов) резистентность организма к экстремальному воздействию. Этот вывод хорошо согласуется с работой N. Geschwind с соавторами (1984), в которой показано, что правши обладают более высоким иммунным статусом, чем левши.

Таким образом, можно заключить, что разным стадиям системных ревматических заболеваний соответствуют различные типы ФМА. На ранних стадиях преобладает левополушарное доминирование, на развернутых – правополушарное доминирование, терминальная стадия характеризуется потерей ФМА.

Модулирующая роль функциональной межполушарной асимметрии в формировании иммунного ответа при ревматических заболеваниях

Данные разных авторов указывают на роль асимметрии полушарий головного мозга в патогенезе заболеваний, связанных с изменением функциональной активности иммунной системы. Однако, роль правого или левого полушария, как и всей системы межполушарной асимметрии в регуляции активности иммунных процессов нуждается в дальнейшем исследовании. Была исследована взаимосвязь между типами межполушарных отношений и иммунно-биохимическими показателями крови, характеризующими формирование иммунного ответа при ревматических заболеваниях. Наличие такой связи, как и достоверных различий в характеристиках иммунного ответа у больных с разным типом ФМА, является основанием для создания представления о модулирующей роли ФМА в формировании иммунного ответа при развитии системных ревматических заболеваний.

Сравнение средних значений иммунно-биохимических показателей крови у правшей, левшей и амбидекстров было проведено с помощью t-критерия.

Анализировали данные обследования выборки из 47 больных - только ревматоидным артритом (РА) и системной красной волчанкой (СКВ). По результатам измерения УПП 20 человек были отнесены к левополушарным, 13 – к правополушарным, 14 – к эквипотенциальным.

Среднее арифметическое значение концентрации α_2 -глобулинов у правополушарных было достоверно ниже ($p < 0.05$), чем у эквипотенциальных. В то же время активность ЛДГ в крови правополушарных была значительно ($p < 0.01$) выше, чем у левополушарных (таблица 6).

Таблица 6

Среднее значение биохимических показателей у больных СРЗ с разными типами функциональной асимметрии

Биохимические характеристики	Левополушарные	Правополушарные	Эквипотенциальные
Альфа(2)-глобулины	8.2±0.38	7.4±0.33	9.06±0.46
Лактат дегидрогеназа	290.7±11.9	438.08±60.7	324.07±15.3

В таблице указаны средние арифметические значения параметров и ошибки среднего. Выделены значения, имеющие достоверные различия ($p < 0,05$) в пределах строки.

Известно, что α_2 -глобулины являются наиболее ярким показателем активности воспалительного процесса. Повышение их уровня у эквипотенциальных по сравнению с правополушарными соответствует результатам наших предшествующих исследований, согласно которым правополушарность и эквипотенциальность характеризуют развернутую и терминальную стадии заболевания (Л.Л. Клименко с соавторами, 1999), в то время как левополушарность соответствует начальной фазе заболевания (Рис.13.).

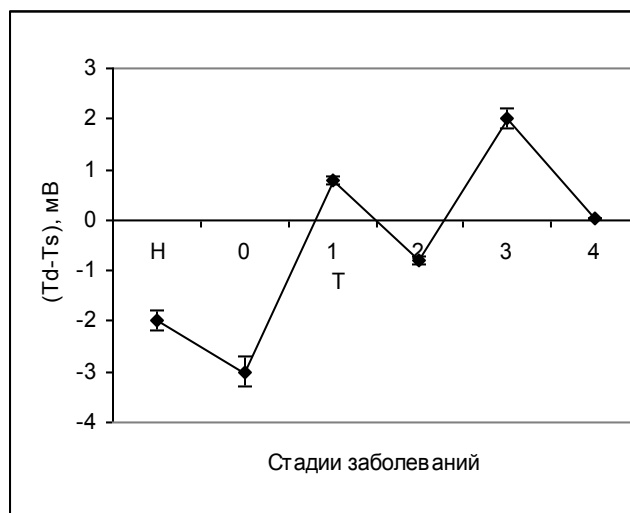


Рис. 13. Изменение межполушарной разности потенциалов (Td-Ts, мВ) на разных стадиях ревматических заболеваний. Н - контрольная группа.

Различия в активности ЛДГ у лево- и правополушарных – это, фактически, различия между начальной и развернутой стадиями заболевания.

Очевидно, что повреждение тканей у правополушарных больных более выражено, чем у левополушарных, что отражается в различной активности ЛДГ.

При сравнении дисперсий иммунологических и биохимических показателей в обследованных группах различия наблюдались гораздо чаще, чем при сравнении средних арифметических значений. В таблице 7 показана встречаемость дисперсий параметров при сравнении больных, разделенных по нейрофизиологическому критерию (УПП) на группы с различным полушарным преобладанием УПП.

При сравнении левополушарных и правополушарных больных, дисперсии иммунно- биохимических параметров были достоверно больше у правополушарных (9 случаев) и лишь дисперсия уровня альбумина была больше у левополушарных. При сравнении левополушарных и эквипотенциальных, большие дисперсии чаще наблюдались у эквипотенциальных – 9 случаев, у левополушарных только для активности ЩФ и уровня креатинина дисперсии были больше, чем у эквипотенциальных. При сравнении правополушарных с эквипотенциальными количество больших дисперсий было примерно одинаково.

Иммунно-биохимические показатели можно условно разделить на две части: характеристики активности воспалительного процесса (уровни иммуноглобулинов, концентрация белка, количество иммунокомпетентных клеток) и показатели повреждения тканей (активность тканевых ферментов в крови и концентрация продуктов белкового метаболизма). Как видно из таблицы 7, параметры, характеризующие активность, - первые 11 параметров - наиболее сильно варьируют в группах правополушарных и эквипотенциальных. Наиболее переменными по показателям деструкции тканей оказываются правополушарные, наименее - левополушарные.

Дисперсию показателя можно рассматривать как меру устойчивости системы. В этом случае повышение дисперсии может свидетельствовать о переходном, т.е. неустойчивом состоянии системы. В группе левополушарных, в которой представлены преимущественно больные на начальной стадии заболевания, изменения метаболизма еще невелики и касаются только альбумина – главного неспецифического транспортного белка организма.

В развернутой стадии, характеризующейся инверсией ФМА, неустойчивость захватывает большее число параметров организма и становится в этом смысле системной. Этому состоянию соответствует распространение повреждения тканей и эндотелия сосудов головного мозга в результате

аутоиммунной агрессии. Различия в скорости развития процесса повреждения, переход основных иммунных и биохимических параметров в область “патологических” значений отражаются в нарастании дисперсии по этим показателям внутри группы правополушарных.

Терминальная стадия заболевания, ассоциированная с эквипотенциализацией коры полушарий (амбидекстрией) соответствует более устойчивому (чем в группе левшей) состоянию системы, но уже качественно иному, чем вначале, необратимо от него отличающемуся. Этот период СРЗ характеризуется генерализованной атрофией тканей, в том числе ЦНС, и иммунно - биохимические различия между больными уменьшаются по сравнению с левшами, хотя остаются все же больше, чем в группе правшей.

Таблица 7

Встречаемость различий дисперсий иммунно - биохимических показателей в группах левополушарных, правополушарных и эквипотенциальных

Буквами обозначены группы с достоверно ($p < 0,01$, критерий F) большей дисперсией для каждой сравниваемой пары.

Показатель	Сравниваемые группы		
	Левополушарные	правополушарные – эквипотенциальные	Левополушарные - эквипотенциальные
Лимфоциты		Э	Э
Моноциты	П	П	
СЯ-клетки			Э
Латекс-тест	П	П	
Тест реакции Ваалер-Розе		Э	Э
IG A		А	
IG M		Э	Э
IG G	П	П	
Общий белок	П		Э
Альбумин	Л	Э	Э
Альбумин/Глобулин		Э	
АЛАТ	П	П	Э
АСАТ	П		Э
КФК	П		Э
ФЩ			Л
ЛДГ	П	П	
Мочевина	П	П	

Мочевая кислота		П	
Калий	П		
Креатинин	П	П	Л

П, Л, Э - правополушарные, левополушарные, эквипотенциальные, соответственно.

СЯ-клетки – сегментоядерные клетки, Ig A – иммуноглобулин А, Ig G – иммуноглобулин G, Ig M – иммуноглобулин М, АЛАТ – аланинаминотрансфераза, АСАТ – аспаратаминотрансфераза, КФК – креатинфосфокиназа, ЩЦ – щелочная фосфатаза, ЛДГ – лактатдегидрогеназа.

Для выявления связи ФМА и иммуно - биохимических показателей провели множественный регрессионный анализ. Зависимой переменной взяли межполушарную разность потенциалов (Td-Ts), независимыми – все измеренные в работе иммунологические и биохимические параметры. В результате была получена функция регрессии, включающая показатели (в порядке вхождения в модель): активность ЛДГ, общий белок, число лейкоцитов, концентрация гемоглобина, активность КФК, уровень мочевой кислоты, активность щелочной фосфатазы, концентрация эритроцитов и С-реактивного белка:

$$(Td-Ts)_{\text{расч}} = 0,40 \text{ ЛДГ} - 1,5 \text{ Нб} + 0,56 \text{ Моч. к-та} - 0,75 \text{ ЩФ} - 0,46 \gamma\text{-глобулин} + 0,19 \text{ IgA} - 0,23 \text{ СРБ} - 0,36 \text{ Лимфоциты} - 0,35 \text{ Креатинин}$$

$$R = 0,97; R^2=0,95$$

Таким образом, тип ФМА, может быть определен и через комплекс иммуно-биохимических характеристик. Этот факт служит подтверждением модулирующей роли ФМА в формировании иммунного ответа.

Структурно-функциональная организация межполушарной асимметрии при радиационном облучении. Особенности медленной электрической активности головного мозга у ликвидаторов аварии на Чернобыльской АЭС

Нейрофизиологические паттерны при повреждающем действии ионизирующего облучения на организм носят многоуровневый характер. Радиационное поражение головного мозга вызывает структурные, нейрохимические, сосудистые, биоэлектрические, энергетические и многие другие изменения, приводящие в конечном итоге к атрофическим процессам и полному истощению ЦНС.

В ряде клинических и экспериментальных исследований показано, что биоэлектрическая активность головного мозга чрезвычайно чувствительна к радиационному воздействию: зарегистрировано снижение амплитуды вызванных потенциалов, замедление ритмов ЭЭГ и появление судорожных пиковых разрядов (W.L. McFarland et al., 1974; Б.И. Давыдов и др., 1991; E.M. Caparelli-Draquer et al., 1991; Л.К. Обухова и др., 1997).

Облучение вызывает падение артериального давления и снижение церебрального кровотока, что в свою очередь сопровождается снижением температуры мозга. Радиационное воздействие вызывает деструктивные процессы в барьерных механизмах мозга (А.Д. Рева, 1974; Доклад ООН, 1982; Ушаков И.Б. и др., 1987). Возрастание свободнорадикального окисления одновременно со снижением активности ферментов защиты – супероксиддисмутазы и системы глутатионовых ферментов – приводит к увеличению проницаемости мембран нейронов и глии и изменению их электрогенных свойств (В.Ф. Фокин и др., 1989; В.А. Барабой, 1991; De la Torre, 1998). Увеличение проницаемости гематоэнцефалического барьера тесно связано с радиационным повреждением эндотелия капилляров (Cockerman et al., 1986; Ушаков и др., 1987).

Облучение вызывает глубокие нарушения энергетического метаболизма в ЦНС, сопровождаемые структурными изменениями в митохондриях нервных клеток, разобщением окислительного фосфорилирования и снижением концентрации АТФ в мозге (E.Pausescu et al., 1974; О.В. Протасова и др., 1997; F. Van Bell, 1998).

Исследования последних лет позволяют рассматривать постоянный потенциал как удобный инструмент для исследования механизма пострadiационного изменения энергетического метаболизма ЦНС (Л.Л.Клименко с соавт., 1999).

На данном этапе работы мы исследовали пострadiационные изменения ФМА и энергетического метаболизма ЦНС у ликвидаторов аварии на ЧАЭС с помощью регистрации и анализа медленной электрической активности головного мозга.

Было обследовано 13 человек – мужчин, средний возраст которых составлял 50 ± 1.2 лет, участвовавших в 1986 г. в ликвидации аварии на ЧАЭС. В качестве контроля были проведены измерения УПП у 13 доноров – мужчин такого же возраста, не имевших контакта с радиационным излучением. УПП регистрировали согласно описанной ранее методике. неинвазивно от кожи головы с помощью аппаратно-программного диагностического комплекса "Нейроэнергон-01".

Особенно важным в этом исследовании является факт достоверного различия показателя межполушарной асимметрии – разности потенциалов в правой и левой височных областях ($T_d - T_s$): у ликвидаторов этот показатель в 4

раза выше, чем у доноров, что связано с достоверно более низким, чем у доноров, постоянным потенциалом в правой височной области (таблица 8)

Таблица 8

Средние значения показателей постоянного потенциала коры головного мозга у доноров и ликвидаторов последствий аварии на ЧАЭС

Параметры УПП	Доноры	Ликвидаторы
F	4.03 ±1.40	3.08±1.37
C	7.85±1.06	9.44±1.56
O	4.67±2.15	3.12±1.54
Td	5.45±1.09*	2.00±1.11*
Ts	6.12±1.80	4.67±1.82
Td-Ts	-0.67±0.55*	-2.66±1.05*

* отмечены достоверно различающиеся значения ($p < 0,05$)

Известно, что правое полушарие мозга больше, чем левое, связано с вегетативными функциями организма и меняет свою биоэлектрическую активность при стрессе различного происхождения (О.С. Адрианов, 1976; Н.Н. Брагина и др., 1981; В.Л. Бианки, 1989). Экстремальное повреждающее воздействие радиации приводит к накоплению токсичных продуктов свободнорадикального окисления, играющих роль неспецифического первичного медиатора радиационного стресса (В.А. Барабой и др., 1992). Адаптация к неблагоприятным воздействиям внешней среды осуществляется под контролем центральной нервной системы; очевидно, что управление многими измененными вегетативными функциями в ходе развития стресс-реализующих реакций происходит на фоне снижения медленной электрической активности различных областей коры головного мозга, в том числе и правого полушария. При сохранении близкого к норме значения постоянного потенциала в левом полушарии высокий показатель межполушарной асимметрии ($Td - Ts$) у ликвидаторов может быть как показателем высокой пластичности ЦНС, так и отражением мобилизации адаптивных резервов организма в условиях стресса, вызванного облучением (известно, что межполушарная асимметрия является показателем устойчивости ЦНС) (Н.Н. Брагина с соавт., 1981; В.Л. Бианки, 1985; 1989; А.В. Черноситов, 1995).

При исследовании нейрофизиологических паттернов как у людей, подвергшихся радиационному облучению в результате аварии на ЧАЭС, так и у здоровых доноров, было показано достоверное различие средних значений постоянного потенциала, зарегистрированного в разных областях мозга. Во всех отведениях, кроме центрального, показатели постоянного потенциала у ликвидаторов были ниже, чем у доноров, что свидетельствует о пострадиационном энергодефиците мозга.

Заключение

Итак, в результате проведенного исследования удалось ответить на заявленные во вступлении вопросы. ФМА – это многоуровневая иерархическая система, внутри которой предыдущий уровень рассматривается как механизм для последующего, более высоко расположенного уровня. Нейрофизиологические, биохимические, энергетические и поведенческие корреляты ФМА находятся между собой в динамическом взаимодействии, их возрастная динамика синхронизирована и взаимообусловлена, а структура связей внутри системы меняется в пространстве и времени. Именно система связей обеспечивает структуру ФМА, поддержание которой требует энергозатрат, меняющихся в процессе старения: энергозатраты максимальны в репродуктивный период, когда процесс выбора ассоциируется с выполнением генетической программы продолжения вида. ФМА – устойчивая система, она сохраняется и при старении, и при агрессивном радиационном воздействии, однако полушария стареют с разной скоростью и обладают разной чувствительностью к радиационному облучению.

При вовлеченности организма в стресс-реализующий патологический процесс ФМА принимает участие в модуляции иммунного ответа, закономерно изменяясь с развитием аутоиммунного заболевания. Характеризующая ФМА межполушарная разность УПП является значимым предиктором иммунного ответа и, соответственно, активности и стадии аутоиммунного процесса. При генерализованной аутоиммунной агрессии, распространяющейся в направлении от крови к ткани мозга, затрагиваются все компоненты, принимающие участие в генезе УПП. Иммунные комплексы повреждают стенки сосудов головного мозга, проницаемость мембран эндотелиальных клеток увеличивается, их потенциал уменьшается, процессы повреждения распространяются на глиальные элементы, а затем и на нейроны. Все эти явления происходят несинхронно в разных отделах головного мозга, что вначале приводит к увеличению разброса УПП. Однако при распространении повреждений и расширении очагов атрофии на значительные области головного мозга разнообразие сокращается вследствие тотального повреждения мембран клеток нервной системы. Результатом развития этого драматического сценария становится эквипотенциализация коры мозга, дезинтеграция нервной и иммунной систем, утеря асимметричной организации.

При повреждающем радиационном воздействии ФМА сохраняется, но динамически изменяется вместе с изменением энергообмена. Эти изменения сохраняются и в отдаленные сроки после облучения: спустя 12 лет после аварии на ЧАЭС мозг ликвидаторов «помнит» о полученном в 1986 году радиационном поражении, демонстрируя пострadiационный энергодефицит, деструкцию межцентральных отношений и, соответственно, ухудшение процессов передачи информации в ЦНС.

Таким образом, все многообразие изменений ФМА и сопряженных с ними изменений иммуно-биохимического статуса организма в конечном итоге служит для оптимизации адаптивных процессов при стресс-реализующем патологическом процессе внешнего или внутреннего генеза. Отводя ЦНС традиционно ведущую роль в процессах управления, можно утверждать, что структурно-функциональная организация межполушарной асимметрии подчинена задаче мобилизации и оптимизации многоуровневого каскада адаптивных реакций, осуществляя управление формированием адаптивными реакциями в пространственно-временном континууме внешних и внутренних воздействий на организм как открытую систему.

Литература

1. *Абрамов В.В.* Интеграция иммунной и нервной систем. Новосибирск: Наука, 1991. С. 167.
2. *Абрамов В.В., Абрамова Т.Я.* Асимметрия нервной, эндокринной и иммунной систем. Новосибирск: Наука, 1996. С. 97.
3. *Адрианов О.С.* О принципах организации интегративной деятельности мозга. -М.:Медицина, 1976.-279 с.
4. *Анисимов В.Н.* Солнечные часы старения // Природа.- 1995.- № 10.- С. 3 - 12.
5. *Афифи А., Эйзен С.* Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир. 1982. 488 с.
6. *Барабой В.А., Брехман И.И., Глотин В.Г., Кудряшов Ю.Б.* Перекисное окисление и стресс. - Санкт- Петербург: Наука. - 1992. -148 с.
7. *Барабой В.А., Орел В.Э., Карнаух И.М.* Перекисное окисление и радиация. - Киев: Наукова думка. - 1991. - 256 с.
8. *Бианки В.Л.* Механизмы парного мозга - Л.: Наука, 1989.- 264с.
9. Биохимия мозга. Под ред *И.П. Ашмарина.* –С-Пб. 1999. 325 с.
10. *Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А.* Функциональная асимметрия человека. - М.: Медицина. -1981.-288 с.

11. *Гаркави Л.Х., Квакша Е.Б., Уколова М.А.* Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1990. С. 222.
12. *Давыдов Б.И., Ушаков И. Б., Федоров В.П.* Радиационное поражение головного мозга. - М.: Энергоатомиздат. - 1991. - 240 с.
13. *Дельва В.А.* Содержание и топография некоторых микроэлементов в головном мозгу человека в норме и патологии. Автореф. дисс.... док. мед. наук. Киев. 1965.
14. *Диксон М., Уэбб Э.* Ферменты М: Мир. ТТ 1, 2, 3 1982.
15. *Дудел Дж., Рюэнт И., Шмидт Р., Янг В.* Физиология человека. М.: Мир, 1985. Т.1. С.228.
16. *Иванов К.П.* Биоэнергетика и температурный гомеостазис. - Л.: Наука. - 1972 - 171с.
17. *Иванова М.М., Близнюк О.И., Тодуа Ф.И.* Поражение центральной нервной системы при системной красной волчанке по данным компьютерной томографии // Клин. Мед. – 1989. – №12. – С. 93-98.
18. *Илюхина В.А., Заболотских И.В.* Энергодефицитные состояния здорового и больного человека. - С - Пб.: Наука, 1993. - 192 с.
19. *Ионизирующее излучение: источники и биологические эффекты.* Нью-Йорк: ООН. 1982. 779 с.
20. *Карнаухов В.Н.* Функции каротиноидов в клетках животных. М.: Наука, 1973. 104 с.
21. *Клименко Л.Л.* Динамика показателей энергетического метаболизма коры больших полушарий головного мозга в позднем онтогенезе крыс. // Известия АН. Сер. Биол. – 2001. – №2. – С. 213-219.
22. *Клименко Л.Л.* Многоуровневая организация функциональной межполушарной моторной асимметрии // Биофизика. 1987. Т. 32. В. 4. С. 696.
23. *Клименко Л.Л.* Температурная асимметрия больших полушарий головного мозга крыс. // Известия АН. Сер. Биол. – 2000. – №6. – С. 721-727.
24. *Клименко Л.Л., Фокин В.Ф., Деев А.И., Конрадов А.А.* Динамика корреляционных связей между уровнями системы межполушарной асимметрии при старении крыс // Цитология-1994.-Т. 36, № 7.-С. 738.

25. Клименко Л.Л., Грызунов Ю.А., Кудряшова Л.П., Турна А.А., Матвеев Г.Н., Протасова О.В., Максимова И.А., Комарова М.Н., Фокин В.Ф. Активность аутоиммунного процесса при системных ревматических заболеваниях и распределение постоянного потенциала головного мозга // Биофизика.– 1999 – Т. 44, вып. 2.– С. 368-371.
26. Клименко Л.Л., Грызунов Ю.А., Кудряшова Л.П., Турна А.А., Матвеев Г.Н., Протасова О.В., Максимова И.А., Комарова М.Н., Фокин В.Ф. Постоянные потенциалы головного мозга как нейрофизиологические маркеры аутоиммунного процесса // Биофизика.– 1999.- Т. 44, вып. 2.– С. 372-377.
27. Клименко Л.Л., Деев А.И., Протасова О.В., Конрадов А.А., Фокин В.Ф., Пирузян Л.А. Синхронизация изменений уровня постоянного потенциала и концентрации продуктов перекисного окисления липидов головного мозга в онтогенезе у крыс.// Биофизика. – 1999. – Т.44, вып. 3. – С. 540-544.
28. Клименко Л.Л., Деев А.И., Протасова О.В., Конрадов А.А., Фокин В.Ф. Системная организация функциональной межполушарной асимметрии. Зеркало асимметрии. // Биофизика. – 1999. – Т.44, вып. 5. – С. 916-920.
29. Клименко Л.Л., Деев А.И., Протасова О.В., Фокин В.Ф. Системная организация функциональной межполушарной асимметрии и ее изменение в позднем онтогенезе крыс.// Успехи геронтологии. – 1998. – выпуск 2. – С. 82-89.
30. Клименко Л.Л., Деев А.И., Протасова О.В., Фокин В.Ф., Пирузян Л.А. Динамика функциональной межполушарной асимметрии и половой диморфизм в онтогенезе у крыс. // Биофизика. – 1999. – Т.44, вып. 5. – С. 921-922.
31. Клименко Л., Деев А., Протасова О., Фокин В., Пирузян Л. Асимметрия старения больших полушарий головного мозга крыс.//Биофизика.– 1998 – Т. 43. – Вып. 6.– С. 1063-1065.
32. Клименко Л.Л., Деев А.И., Фокин В.Ф. Корреляция содержания флуоресцирующих пигментов старения в гомогенатах коры мозга крыс с уровнем постоянного потенциала мозга в позднем онтогенезе // Биофизика.- 1987.-№ 4.-С.691-692.
33. Клименко Л.Л., Козлов Л.В., Кудряшова Л.П., Протасова О.В., Максимова И.А., Комарова М.Н., Конрадов А.А., Турна А.А., Союстова Е.Л., Матвеев Г.Н., Фокин В.Ф. Физические критерии патологических процессов. III. Структура корреляционной связи уровня постоянных потенциалов головного мозга с белками сывороточного комплемента при

- ревматических заболеваниях // Биофизика.– 1999.- Т. 44, вып.1.– С. 128-131.
34. *Клименко Л.Л., Коломина Л.Н., Фокин В.Ф.* Связь параметров перекисного окисления липидов с уровнем постоянного потенциала головного мозга крыс // Биофизика.- 1987.-№4.-С.689-690.
35. *Клименко Л.Л., Кудряшова Л.П., Протасова О.В., Максимова И.А., Комарова М.Н., Конрадов А.А., Матвеев Г.Н., Фокин В.Ф.* Физические критерии патологических процессов. I. Изменение асимметрии функциональной межполушарной на разных стадиях ревматических заболеваний // Биофизика.– 1999.- Т. 44, вып.3.– С. 537-539.
36. *Клименко Л.Л., Кудряшова Л.П., Протасова О.В., Максимова И.А., Комарова М.Н., Союстова Е.Л., Турна А.А., Матвеев Г.Н., Фокин В.Ф.* Физические критерии патологических процессов. II. Модулирующая роль функциональной межполушарной асимметрии в формировании иммунного ответа при ревматических заболеваниях // Биофизика.– 1998.- Т. 43, вып.6.– С. 1066-1070.
37. *Клименко Л.Л., Обухова Л.К., Деев А.И., Протасова О.В., Комарова М.Н., Фокин В.Ф., Пирузян Л.А.* Нейрофизиологические и биохимические паттерны функциональной межполушарной асимметрии мышей при нормальном и ускоренном старении. // Клиническая геронтология. – Т.7.– №5-6. С. 30-34.
38. *Клименко Л.Л., Протасова О. В., Конрадов А. А., Фокин В.Ф. и др.* Микроэлементы в нейрофизиологических механизмах формирования межполушарной асимметрии // Известия РАН. Сер. биологическая. -1995.- № 4.-С. 422-429.
39. *Клименко Л.Л., Протасова О.В, Обухова Л.К., Комарова М.Н., Пирузян Л.А.* Динамика уровня постоянного потенциала и микроэлементов в полушариях головного мозга мышей при нормальном и ускоренном старении. // Клиническая геронтология. – Т.7.– №7. С. 23-28.
40. *Клименко Л.Л., Протасова О.В., Конрадов А.А, Фокин В.Ф. Пирузян Л.А.* Микроэлементы в нейрофизиологических механизмах формирования межполушарной асимметрии // Известия РАН. Сер. биологическая. -1995.- № 4.-С. 422-429.
41. *Клименко Л.Л., Протасова О.В., Максимова И.А., Турна А.А., Матвеев Г.Н., Союстова Е.Л., Комарова М.Н., Фокин В.Ф.* Особенности медленной электрической активности головного мозга у ликвидаторов аварии на Чернобыльской АЭС // Известия РАН, сер. Биол. – 1999. – №3. – С. 337-342.

42. *Клименко Л.Л., Фокин В.Ф., Деев А.И., Конрадов А.А.* Динамика корреляционных связей между уровнями системы межполушарной асимметрии при старении крыс // *Цитология-1994.-Т. 36, № 7.-С. 738.*
43. *Козлов Л.В., Агеев В.П., Сизой М.Н., Мельник Е.И., Дедов И.И., Шамхалова М.Ш., Абугова И.А.* Инсулинзависимая активность комплемента в сыворотке больных сахарным диабетом. // *Клиническая медицина. – 1991. – №3. – С.60-64.*
44. *Козлов Л.В., Вавилова Л.М., Голосова Т.В.* Микрометод определения факторов комплемента. // *Иммунология. –1985. – №3. – С. 66-68.*
45. *Комаров Ф.И., Коровкин Б.Ф., Меньшиков В.В.* Биохимические исследования в клинике. М.: Медицина. 1981. 406 с.
46. *Кормейн Р.Х., Асгар С.С.* Иммунология и болезни кожи. М.: Медицина, 1983. 254 с.
47. *Леутин В.П., Николаева Е.И.* Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск: наука. 1988. 192 с.
48. *Насонова В.А, Соловьев С.К, Иванова М.* Клиническая ревматология. М.М Медицина. 1989.
49. *Ноздрюхина Л.Р.* Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М.: Наука. 1977. 183 с.
50. *Обухова Л.К, Эмануэль Н.М.* Роль свободнорадикальных реакций окисления в молекулярных механизмах старения живых организмов. // *Успехи химии. –1983.– Т. 52, № 3. –С. 353-372.*
51. *Обухова Л.К.* Свободнорадикальные механизмы старения в биологической эволюции // *Итоги науки и техники. Общие проблемы биологии- 1986.- Т. 5.- С. 36-68.*
52. *Обухова Л.К., Клименко Л.Л., Соловьева А. С.* Изменение функциональной моторной асимметрии при старении и после облучения // *Известия РАН. Сер. биологическая.-1997.-№ 3.-С. 315-319.*
53. *Пасечник В.И., Кузнецова Г.Д.* Оценка теплопродукции, вызываемой волной распространяющейся депрессии // *Биофизика.-1987.- Т. 32, № 1.-С. 145-149.*
54. *Д. Пельц, Ф. Эндрюс* Ученые в организациях. Об оптимальных условиях для исследований и разработок. М.: Прогресс, 1973. 471 с.
55. *Потапенко А.И., Обухова Л.К.* Дефекты вторичной структуры ДНК, опознаваемые нуклеазой S1, и их возможная роль в старении соматических клеток млекопитающих. // *Известия Ран. Сер. Биол.– 1992. – №6.- С. 940*

56. *Протасова О.В., Максимова И.А., Клименко Л.Л., Турна А.А., Конрадов А.А.* Отдаленные последствия действия облучения при ликвидации последствий Чернобыльской катастрофы на концентрацию макро- и микроэлементов в сыворотке крови человека. // Известия АН. Сер биол. – 1997. – №5. – С. 592-595.
57. *Рабек Я.* Экспериментальные методы в фотохимии и фотофизике. М.: Мир, 1985 С.799-801.
58. *Райцес В.С.* Нейрофизиологические основы действия микроэлементов. Л. 1981. С. 149.
59. *Рева А.Д.* Ионизирующее излучение и нейрохимия. М.: Атомиздат, 1974. 274 с.
60. *Рунион Р.* Справочник по непараметрической статистике: англ. - М: Финансы и статистика, 1982 - 197 с.
61. *Селье Г.* Очерки об адаптации. М.: Медгиз. 1960. 251 с.
62. *Сигидин Я.А., Гусева Н.Г., Иванова М.М.* Диффузные болезни соединительной ткани. М. Медицина, 1994. 541 с.
63. Справочник по ревматологии. Под ред. *В.А. Насоновой.* М.: Медицина, 1978. 256 с.
64. *Ушаков И.Б., Карпов В.Н.* Изменение проницаемости гематоэнцефалического барьера при комбинированном воздействии γ - облучения и измененной газовой среды // Радиобиология. - 1987. - Т. 33, В. 2 - С. 839-841.
65. *Фокин В.Ф.* Центральнo - периферическая организация функциональной моторной асимметрии: Дис. д-ра биол. наук: 03.00.13 М., 1982. 460 с.
66. *Фокин В.Ф., Пономарева Н.В., Андросова Л.В., Секирина Т.П.* Нейроимунные отношения при нормальном старении и деменциях Альцгеймеровского типа // Вестник РАМН.- 1996.- №3 - 4.- С. 32 - 39.
67. *Фокин В.Ф., Пономарева Н.В., Букатина Е.Е.* Уровень постоянного потенциала головного мозга человека в молодом, зрелом и старческом возрасте // Патол. физиол. и экспер. терапия,-1986.- №6.-С.-72-74.
68. *Фокин В.Ф., Пономарева Н.В., Гаврилова С.И.* Энергетический аспект деятельности головного мозга при нормальном старении и болезни Адьцгеймера // Вестник РАМН.- 1994.-№ 1.-С. 39-42.
69. *Фокин В.Ф., Пономарева Н.В., Орлов О.Н. и др.* Связь электрических реакций головного мозга с процессами перекисного окисления липидов при патологическом старении // Бюлл. экспер. биологии.-1989.- № 6.- С.682-684.

70. *Черноситов А. В.* Неспецифическая резистентность к экстремальным воздействиям в зависимости от характера функциональных межполушарных отношений: Дис .. д-ра биол. наук. Ростов-на-Дону, 1995. 255 с.
71. *Шевелев И.А., Кузнецова Г.Д., Цыкалов Е.Н., Горбач А.М. и др.* Термозэнцефалоскопия.- М.: Наука, 1989.- 223 с.
72. Age pigments / Ed. by *R.S. Sohal*. North Holland: Elsevier, Amsterdam: Biomedical Press, N.Y.: Oxford, 1981. 394 p.
73. *Barneod P., Van der Loos H.* Direction of handedness linked to hereditary asymmetry of a sensory system // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1993. V. 90. № 8. P. 3246.
- 74. Betancur C., Neveu, P.J., Vitiello S., LeMoal M. Natural killer cell activity is associated with brain asymmetry in male mice // Brain Behav. Immunol. 1991. V. 5. P. 162.**
75. *Betancur C., Sandi C., Vitiello S. et al.* Activity of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis in mice selected for left- or right-handedness // Brain Res. 1992. V. 589. P. 302.
76. *Bjorkerud S.* Isolated lipofuscin granules a survey of a new field. // Advances Gerontol. Res.– 1964.– V. 1.- P. 257.
77. *Black M.S., Thomas M.B., Browner R.F.* Determination of metal chelates by inductively coupled plasma atomic emission spectrometry and application to biological materials // Anal. Chem. 1981. V. 53. № 14. P. 2224.
78. *Bluestein H.G.* Nervous system disease in systemic lupus erythematosus// Immunol. Allerg. Clin. N. Amer. – 1988. – V.8., № 2. – P. 315-329.
79. *Bradbury M.* The concept of a Blood - Brain Barrier-N-Y-1983.- 479 P.
80. *Bures J., Buresova O., Krivanek J.* The Mechanism and Application of Leao Spreading Depression of Electroencephalographic Activity. Prague: Acad. Press, 1974.
81. *Busto R, Dietrich W.D., Globus M.Y. et al.* Small differences in intraschemic brain temperature critically determine the extent of ischemic neuronal injury // J. Cereb. Blood Flow Metab.-1987-V. 7-№ 6-P. 729-738. - 1990. - V. 15. - N8. - P. 815 - 820.
82. *Busto R., Dietrich W.D., Globus M.Y. et al.* Small differences in intraschemic brain temperature critically determine the extent of ischemic neuronal injury // J. Cereb. Blood Flow Metab.-1987-V. 7.-№ 6-P. 729-738.

83. *Cain D.P., Hargreaves E.L., Boon F.* Brain temperature- and behavior-related changes in the dentate gyms field potential during sleep, cold water immersion, radiant heating, and urethane anesthesia // *Brain Res.*- 1994-V. 658.-N 1-2-P. 135-144.
84. *Caparelli -Draquer E.M., Schmidt S.L.* Absence of population cerebral asymmetries in mice with callosal defects induced by prenatal gamma irradiation // *Braz. J. Med. Biol. Res.* - 1991. -V. 24. -P. 1233 - 1238.
85. *Cenravec J.* Interaction of the cerebral hemispheres in relation to their functional asymmetry // *Bratislav. Lek Listy.* - 1991 - V. 92. - P. 515 - 520.
86. *Cockerman L.G., Cervený T.J., Hampton J.D.* Postradiation regional cerebral blood flow in primates // *Aviat. Space and Environ. Med.* - 1986. - V. 57, N 6. -P. -578 - 582.
87. *Collins R.L.* On the inheritance of direction and degree of asymmetry. In: *Cerebral lateralization in nonhuman species.* Ed. Glick S.D. N.Y.: Acad.Press; 1985. P.41.
88. *Collins R.L.* On the inheritance of handedness. I. Laterality in inbred mice // *J. Hered.* 1968. V. 59. № 1. P. 9.
89. *Collins R.L.* Reimpressed selective breeding for lateralization of handedness in mice // *Brain Res.* 1991. V. 564. № 2. P. 194.
90. *Collins R* When left-handed mice live in right-handed worlds//*Science.* 1975 V.187 №4172 P.181.
91. *De la Torre J.C., Nelson N., Sutherland R.J., Pappas B.A.* Reversal of ischemic-induced chronic memory a free radical scavenger-glycolytic intermediate combination // *Brain Res.* -1998—V. 777, N 1-P. 285-288.
92. *Denenberg V.* Evolution proposes and ontogeny disposes // *Brain Lang.* 2000. V. 73. № 2. P. 274.
93. *Denenberg V.H.* Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience // *Behav. Brain Sci.* 1981. V. 4. № 1. P. 1.
94. *Denenberg V., Mobraaten L., Sherman G. et al.* Effects of autoimmune uterine/maternal environment on cortical ectopias, behavior and autoimmunity//*Brain Res.* 1991a.V.563. №1. P. 114.
95. *Denenberg V.H., Sherman G.F., Morrison L. et al.* Behavior, ectopias and immunity in BD/DB reciprocal crosses // *Brain Res.* 1992. V. 571. № 2. P. 323.

96. *Denenberg V.H., Sherman G.F., Schrott L.M. et al.* Spatial learning, discrimination learning, paw preference and neocortical ectopias in two autoimmune strains of mice // *Brain Res.* 1991b. V. 562. № 1. P. 98.
97. *Fokin V.F., Ponomareva N. V., Klimenko L.L.* Dynamiks of catabolic processes in the human brain and development of psychopathologic reactions in aging and degenerative diseases // *Behavioural Pharmacology.*-1995.-Vol. 6, Suppl. 1.-P. 54-55.
98. *Geschwind N., Behan P.* Hormones, handedness and immunity // *Immunol. Today.*- 1984. – V. 5, №7.– P.190-191.
99. *Glick S.D., Jerussi T.P., Zimmerberg B.* Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats. In: *Lateralization in the Nervous System.* Eds. Harnad S., Doty R.W., Goldstein L. et al. 1977. N.Y.: Acad.Press. P.213.
100. *Gumming G.M.* The copper and iron content of brain and liver in the normal and hepato-lenticular degeneration // *Brain.* 1948. V. 71. №1-4. P. 109.
101. *Gumnit R.* DS shifts accompanying seizure activity // *Handbook of Amsterdam, Elsevier.*- 1974a:-V.10, part. A.-P. 66-76..
102. *Gumnit R.* Field potentials in partial seizures.-A reappraisal // *Origin of fields potentials: Intern Symposium, Muenster, Germany.-Stuttgart.*-1979-P. 183-194.
103. *Hansen A.J.* Effect of anoxia on ion distribution in the brain // *Physiol. Rev.* – 1985. – V. 65, N1. – P.101-148.
104. *Hodgkin A.L.* The conduction of the nervous impulse // *Liverpool: Univ. Press.*-1964.
105. *Lehmenkuhler A.* Interrelationships between DC potentials, potassium activity, pO₂ and pCO₂ in the cerebral cortex of the rat // *Origin of fields potentials: Intern. Symposmm, Muenster Germany-Stuttgart*-1979-P.49-50.
106. *McFarland W.L., Levin S.* Electroencephalographic responses to 2500 rads of whole-body gamma-neutron radiation in the monkey *Macaca mulatta* // *Radiat. Res.* -1974.-V. 58, N1.- P.60-73.
107. *Nandy K.* Centrophenoxine: effects on aging mammalian brain. // *J. Amer. Geriat.* 1978. V. 26. P. 74-81.
108. *Nakagawa N.* Studies on changes in trace elements of the brain related to aging. // *Hokkaido Igaku Zasshi.* – 1998. V.73. I. 2. P. 181-199.

109. **Neveu P. Asymmetrical brain modulation of the immune response // Brain Res. 1991. V. 17. № 1. P. 101.**
110. *Neveu P.J., Barneod P., Vitiello S., LeMoal M.* Brain modulation of the immune system: association between lymphocyte responsiveness and paw preference in mice // Brain Res. 1988. V. 457. № 2. P. 392.
111. *Neveu P.J., Betancur C., Barneod P. et al.* Functional brain asymmetry and murine systemic lupus erythematosus // Brain Res. 1989. V. 498. № 1. P. 159.
112. *Palm R., Wahlstrom G., Hallmans G.* Age related changes in weight and the concentrations of zinc and copper in the brain of the adult rat // Lab Anim. – 1990. – V.24, Is. 3. – P. 240-5.
113. *Paulescu E., Paun C., Teodosiu T.* Efecte ale expunerii la radiatii ionizante asupra ultrastructurii si metabolismului creierului de mamifere // Rev. Sanit. Milit. -1974.- N4.-P.325 -334.
114. *Rajan K.S.* Distribution of metal ions in the subcellular fractions of several rat brain areas // Life Sci. –1976.– V. 18. № 4. –P.423.
115. *Roy D., Pathak D. N., Singh R.* Effect of centropheoxine on the antioxidative enzymes in various regions of the aging rat brain. // Exper. Gerontology. –1983.– V. 18, № 3.– P. 185-187.
116. *Sandstead H.H.* A brief history of the influence of trace elements on brain function // Am. J Clin Nutr. – 1986.– V.43, Is. 2.– P.293-298
117. *Somjen G.G., Rosenthal M.* Evoked sustained potentials and oxidation of intramitochondrial enzymes in normal and in pathological states // Origin of fields potentials: Intern. Symposium, Muenster, Germany.-Stuttgart.-1979.-P. 164-174.
118. *Takeda, A., Akiyama, T., Sawashita, J., Okada, S.* Brain uptake of trace metals, zinc and manganese, in rats // Brain Res. - V. 640, I. 1-2, P. 341-344.
119. *Talan M.I., Engel B.T.* Temporal Decrease of Body Temperature in Middle-aged C57BL/6J Mice // J. of Gerontol.-1986-V. 41, N 1-P. 8-12.
120. *Van Bel F., Shadid M., Dorrepaal C.A, Fontijn J. and all.* Effect of allopurinol on postasphyxial free radical formation, cerebral hemodynamics, and electrical brain activity // Pediatrics.-1998.-N101 .-P. 185-193
121. *Wheller K.T., Wierowski S.V., Ritter P.* Are inducible components involved in repairing irradiated neuronal and brain tumor DNA? // Int. Radiat. Biol. – 1981. – V. 40. – P.293.

ФОРМИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА В ДИНАМИКЕ ОБУЧЕНИЯ

Г.А. Кураев, И.В. Соболева, Л.Г. Сороколетова

Ростовский Государственный Университет

Проблема симметрии и асимметрии в природе принадлежит к числу фундаментальных естественно-научных и философских проблем [1, 82, 74, 76, 92].

В эволюции любая биологическая система стремится к устойчивому состоянию, а следовательно, к симметрии. Однако внутри таких систем возникают процессы, нарушающие симметрию, что способствует дальнейшему развитию, и в то же время, к перестройке ранее сформировавшейся системы. Наиболее наглядно это выявляется при анализе функциональной организации процессов, происходящих в центральной нервной системе, построенной по билатеральному типу.

Взаимоотношения симметричных структур больших полушарий головного мозга привлекают внимание нейрофизиологов в связи с расширившимися исследованиями роли межполушарных отношений в таких интегративных процессах, как замыкание временной связи, хранение следов обучения, пространственный анализ, организация эмоциональной окраски поведения, компенсаторные процессы, распознавание образов [2, 16, 17, 89, 90, 71, 3, 25 и др.].

В эволюционных перестройках головного мозга особое значение имеет прогрессирующее функциональное и морфологическое дифференцирование корковых полей, усиление комиссуральных межполушарных систем, на основе чего происходит функциональная доминирующая специализация симметричных структур мозга, венцом которой является специализация полушарий у человека. Накопленные в физиологии данные свидетельствуют о том, что функциональная асимметрия полушарий головного мозга имеет место и у животных [18, 19, 72, 58].

На исследования симметрии и асимметрии больших полушарий головного мозга, особенно за последние годы, обращено пристальное внимание специалистов разного профиля, работающих в области общей биологии, медицины, нейроморфологии, нейрофизиологии, иммунологии, спорта. В теоретическом плане такие исследования необходимы для познания принципов организации и механизмов совместной деятельности симметричных структур

мозга. В практическом отношении раскрытие механизмов межполушарных отношений необходимо для решения ряда вопросов, связанных с клиникой и патогенезом некоторых форм заболеваний мозга, с проблемой управления функциональным состоянием организма и разработкой новых рациональных методов оптимизации обучения [6, 20, 100, 9, 71, 45, 92, 25, 3, 62].

Большой фактический материал, накопленный в исследованиях симметричных структур головного мозга, хотя и дает представление о некоторых механизмах их взаимодействия, тем не менее до настоящего времени оставляет нерешенным фундаментальный вопрос о функциональном значении симметричного строения высших отделов головного мозга в организации различных форм поведения.

Динамика межполушарных отношений в процессе образования условного рефлекса

С тех пор как Броуа [106] установил факт о левополушарной локализации нервных структур, организующих речевую функцию, на длительное время утвердилось мнение о тотальном доминировании левого полушария и в других функциях у человека. Причем, наличие полушарной специализации считалось особенностью эволюционного развития, присущей только человеческому мозгу. В дальнейшем рядом исследователей была обоснована точка зрения о неправомерности такого заключения.

В.Л. Бианки [19] отмечен ряд факторов, явившихся причиной отрицания распределения функций между полушариями у животных: равная вероятность встречаемости у них правшества и левшества; отсутствие различий в анализе сигналов левым и правым полушариями в опытах с расщепленным мозгом. Автор вполне справедливо замечает, что причиной таких результатов были: а) ослабление исходной асимметрии при расщеплении мозга; б) опыты с повреждением симметричных зон коры не могли быть абсолютно идентичными по степени повреждения, развитию отека после операции и т.д., поэтому, такие исследования не могут служить основой для выяснения вопроса о наличии асимметрии у животных; в) отсутствие в большинстве исследований учета пола животного. К сказанному можно добавить, что большое значение для выявления асимметрии имеет адекватность выбранного стимула. На наш взгляд, прежде всего, этот факт следует учитывать при попытке выявить межполушарную асимметрию в разных зонах коры.

Существует множество методических подходов исследования межполушарной асимметрии мозга [2, 65, 16, 67, 25] из которых можно сделать вывод, что наиболее успешно функциональная организация симметричных структур мозга

раскрывается при изучении ее в динамике становления какой либо из форм поведения.

В наших экспериментах по электрофизиологическим и поведенческим коррелятам прослежены отношения симметричных систем коры мозга в исходном состоянии и их качественные перестройки в ходе выработки условных рефлексов.

Уже по показателями поведенческих условно-рефлекторных двигательных (оборонительных и пищевых) реакций на сигнал стало ясно, что межполушарное взаимодействие в процессе формирования рефлекса характеризуется сменой функциональных состояний симметрии и асимметрии. Внешне это проявилось в определенной динамике двигательных реакций на сигнал, что позволило нам выделить 5 этапов взаимодействия полушарий головного мозга при выработке оборонительного условного рефлекса (рис.1).

На первом этапе сигнал еще не вызывал условной двигательной реакции, ответ был только на подкрепление, что хорошо иллюстрируется активностью миограммы рисунка 1. На втором этапе на стороне подкрепления появлялись локальные двигательные реакции на сигнал. Видимо, на этом этапе в организации условного рефлекса доминирующую роль играло то полушарие мозга, в которое преимущественно адресовалось подкрепляющее раздражение. На этом этапе генерализация условного рефлекса еще не охватывала симметричные пункты второго полушария. На 3-м и 4-м этапах двигательные реакции на сигнал были двусторонними, но на 3-м этапе они были синергичными, а на 4-м – реципрокными. Различия в характере эффекторных реакций на 3-м и 4-м этапах, видимо, обусловлены тем, что на 3-м этапе выработки рефлекса возбуждение одновременно охватывает моторные центры полушарий, обеспечивающие флексорную реакцию конечности. Это приводит к торможению, на основе индукционных отношений, центров, обеспечивающих экстензию конечности. На 4-м этапе, вследствие усиливающегося тормозного влияния со стороны доминирующего полушария, флексорный центр в субдоминантном полушарии тормозится, а это приводит к временному возбуждению экстензорного центра, что и проявляется реципрокностью двигательных реакций на сигнал.

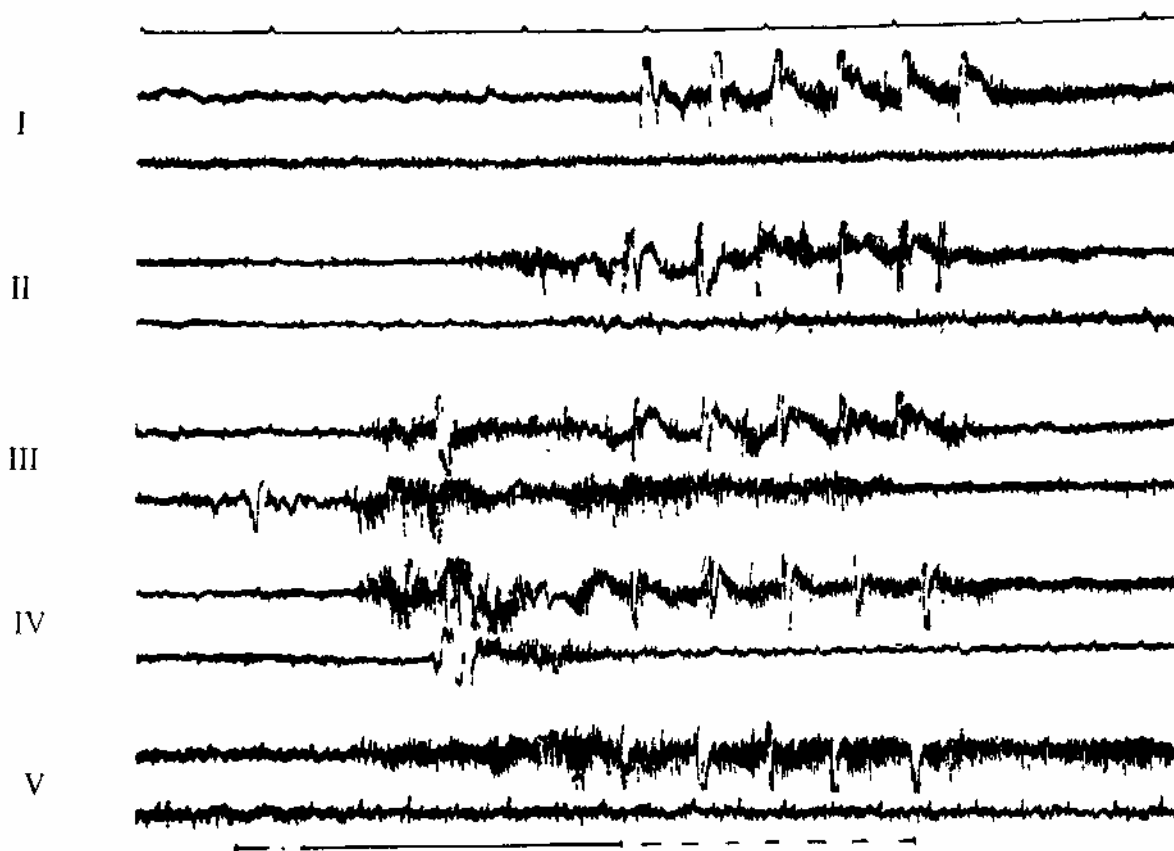


Рис. 1. Миограммы мышц конечностей на I-V этапах выработки рефлекса. Верхние записи в каждой паре - регистрация от мышц конечности, на которую наносилось подкрепляющее раздражение, нижние - от мышц симметричных конечностей. Сплошная линия-время действия сигнала, пунктир - время действия подкрепления. Отметка времени - 1 с.

На пятом этапе выработки рефлекса сигнал вызывал локальные условные реакции только на стороне подкрепления. Следовательно, на этом этапе генерализация сменялась концентрацией нервных процессов в полушарии, организующем условно-рефлекторный ответ. Такая динамика наблюдалась при выработке оборонительного условного рефлекса с применением в качестве подкрепления электрокожного раздражения лапы или уха животного.

Наличие межполушарной генерализации условно-рефлекторной деятельности проявилось и в опытах с выработкой пищевого условного рефлекса в условиях свободного выбора лапы для сигнальной инструментальной реакции, которую животные выполняли вначале только доминирующей лапой, затем доминирующей и субдоминантной (с одинаковой вероятностью). Лишь после

этого наступало упрочение рефлекса с четкой односторонней реакцией на сигнал (Рис.2).

Такая динамика в использовании лапы для инструментальной реакции свидетельствует о динамике активности полушарий от асимметричного их состояния к симметричному и вновь к асимметричному [58, 24].

В наших экспериментах с выработкой пищевого инструментального условного рефлекса в условиях, когда животное имело возможность свободного выбора конечности для манипуляции (нажим на рычаг) в ответ на сигнал, по мере упрочения рефлекса «выбиралась» одна и та же лапа, независимо от латерализации рычага относительно животного, движущегося к кормушке. При этом, в случаях, когда рычаг был расположен на одной стороне с доминирующей лапой, скорость упрочения рефлекса была большей, чем при разноименной латерализации.

Выбор животным лапы для инструментального воздействия можно расценить как свидетельство наличия у кошек исходной функциональной асимметрии полушарий.

В другой постановке опыта, с выработкой оборонительного условного рефлекса оказалось, что время условно-рефлекторных процессов, необходимое для упрочения рефлекса (о чем можно судить по количеству сочетаний, предшествовавших исчезновению условной реакции на раздражаемой стороне), зависело от совпадения или несовпадения стороны подкрепления с доминирующей лапой. Так, у кошек-правшей при нанесении подкрепления на правую лапу для исчезновения условной реакции, неподкрепляемой конечности в среднем требовалось около 260 сочетаний. В

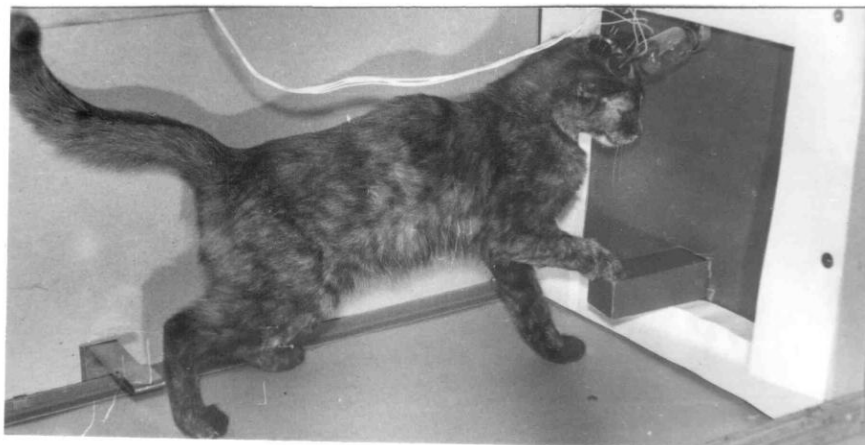
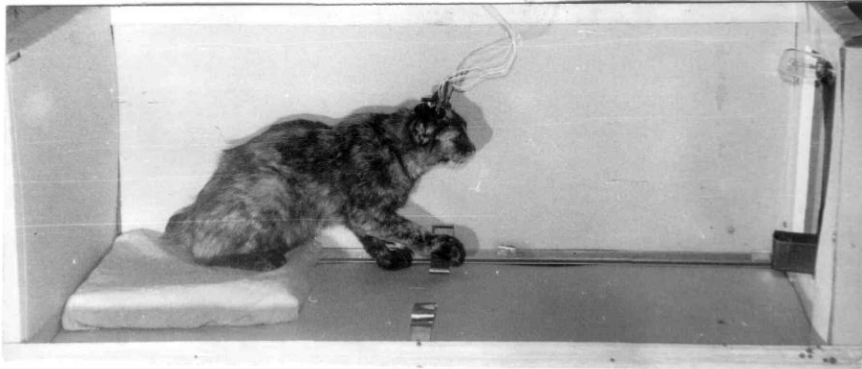
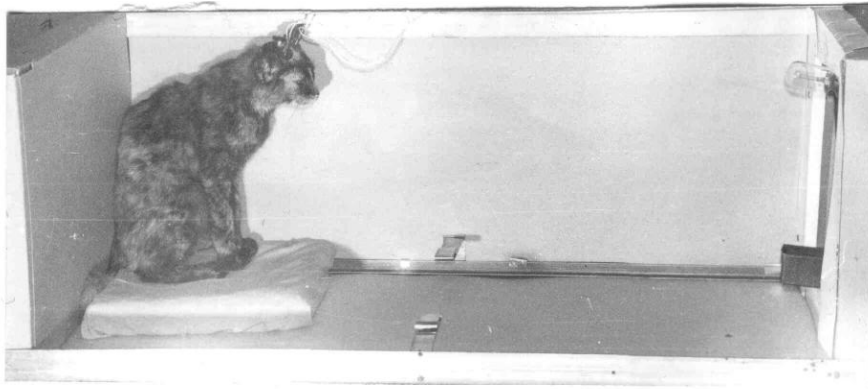


Рис.2. Динамика выработки условного инструментального рефлекса у кошки. Пояснения в тексте.

тех же случаях, когда у правой подкрепление наносилось на левую лапу, среднее число сочетаний, необходимое для аналогичного результата, было более 400 сочетаний. Это, видимо, обусловлено тем, что доминантность полушария, необходимая для организации условной реакции, формировалась в конкурентной борьбе с исходной, врожденной доминантностью коры противоположного полушария.

Возможно, что за счет преимущественной афферентации в полушарие, доминирующее по организации двигательной активности животного, ускоряется концентрация нервных процессов после их генерализации. По всей вероятности, это происходит благодаря усилению тормозных влияний со стороны доминантного полушария на субдоминантное.

Таким образом, на основе анализа динамики образования условного оборонительного и пищевого рефлексов, можно выделить в межполушарных отношениях пять этапов межполушарного взаимодействия. Время генерализации и концентрации условного рефлекса зависит от преимущественной адресации подкрепляющего воздействия в доминантное или субдоминантное полушарие. В первом случае скорость выработки условного рефлекса выше, исходная межполушарная асимметрия усиливается. Во втором – скорость выработки условного рефлекса ниже, исходная межполушарная асимметрия для данной двигательной реакции инвертируется.

Особенности функциональной организации симметричных пунктов зрительной и соматосенсорной коры

Выявленная в поведенческих опытах динамика межполушарных отношений при формировании условно-рефлекторных двигательных реакций, зависимость их от совпадения стороны подкрепляющего раздражения с доминирующей конечностью, ставят вопрос о существовании различий полушарной активности априорно, т.е. в фоновом и вызванном режимах.

Наши исследования суммарной и импульсной активности показали, что в фоновой электрокортикограмме (ЭкоГ), регистрируемой в симметричных пунктах зрительной и соматосенсорной коры полушарий более высокочастотные ритмы преобладали в полушарии, контралатеральном относительно ведущей конечности. Эта зависимость была достоверной для соматосенсорной коры и в форме тенденции наблюдалась в зрительной коре.

Асимметрия волн медленных ритмов ЭкоГ [32] в сенсомоторной коре доминирующего по моторике полушария, как правило, была менее выражена и чаще имела отрицательный знак, что можно расценить как преобладание в этом полушарии возбуждательных процессов.

У большинства животных в субдоминантном полушарии было больше нейронов с пачечной и групповой формами активности, а в доминантном с тонической (рис.3).

Средняя частота импульсных разрядов была больше у нейронов, зарегистрированных в соматосенсорной коре доминирующего полушария. Кроме того, нейронная активность доминирующего полушария имела большую вариабельность и меньшую скоррелированность импульсных потоков соседних нейронов.

Выявленные отличия в наших исследованиях по фоновой активности доминирующего и субдоминантного полушарий подтвердились исследованиями с применением световой и электрокожной стимуляций.

Так, в ЭкоГ зрительной коры световая стимуляция усиливала выраженность быстрых ритмов глубоких слоев, преимущественно в полушарии, доминирующем по лапе.

Межполушарные отличия однотипных зон коры отмечены и при анализе фокальной активности. Световое раздражение вызывало в 17-м поле доминирующего полушария достоверно более коротколатентные (сравнительно с субдоминантным) фокальные ответы. В 18-м поле, наоборот, коротколатентные ответы были в субдоминантном полушарии. Неадекватные стимулы, хотя и вызывали изменения фокальной активности коры, но они были однотипны в обоих полушариях.

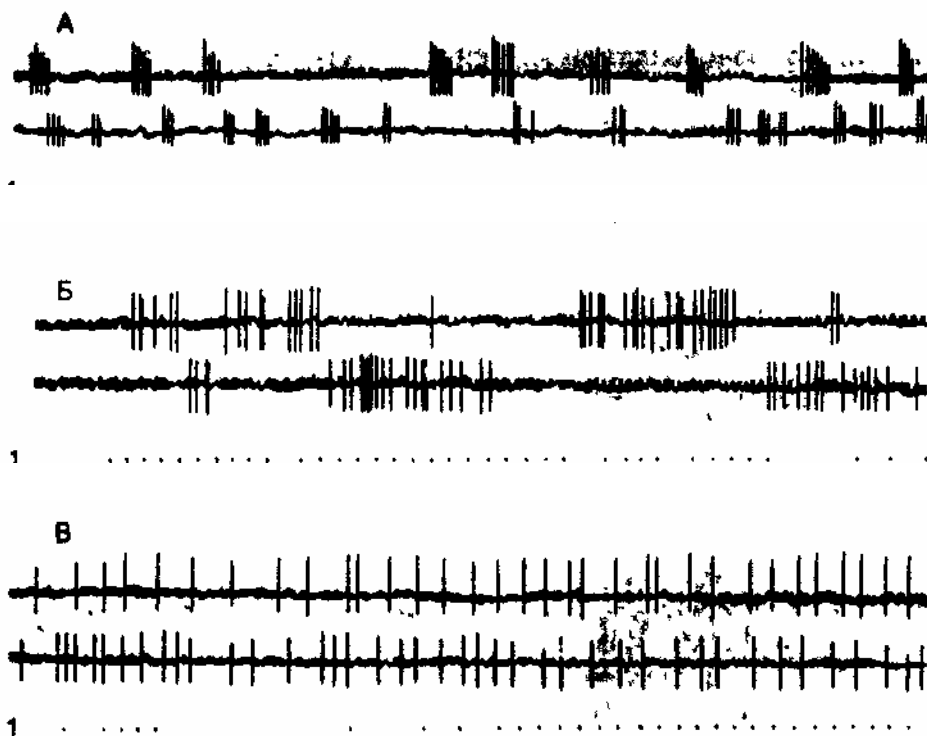


Рис. 3 . Тип фоновой активности и реакций нейронов»

А — пачечные; Б — групповые; В — тонические нейроны; I — отметка времени. Стрелкой отмечен момент нанесения раздражения.

В 17-м поле зрительной и соматосенсорной коры доминантного полушария реагирующих нейронов было больше (за счет возбуждающихся), латентные периоды их реакций были короче, вариабельность средней частоты потоков импульсов ниже, чем в субдоминантном. В 18-м поле зрительной коры превосходящее число реагирующих нейронов отмечено в субдоминантном полушарии. В нем же была несколько большая средняя частота разрядов нейронов, короче ЛП реакций, однако, вариабельность средней частоты была выше в доминантном полушарии.

В 17-м и 18-м полях зрительной коры количество полисенсорных нейронов превалировало в доминантном полушарии. Точно также, в соматосенсорной коре у кошек-правшей в левом, а у кошек-левшей в правом полушарии бисенсорных нейронов больше, чем в симметричных пунктах противоположного полушария.

При неадекватной стимуляции (свет для соматосенсорной, ЭКР для зрительной) нейрональная активность симметричных пунктов коры, как правило, мало отличалась. В этом, видимо, проявляется эволюционное развитие анализаторных областей коры, заключающееся в разделении ее на зоны с преобладанием элементов, настроенных реагировать на специфические раздражители (моносенсорных нейронов), и зоны с преобладанием элементов ассоциативного типа (полисенсорных нейронов). Одновременно с этим происходит дифференциация функций между полушариями.

Нашими опытами установлено, что функциональное доминирование возникает лишь в случае, если применяется раздражение, адекватное по своей сенсорности для коркового конца данного анализатора. Так, применение светового раздражения сопровождалось межполушарной асимметрией только зрительных зон коры, а применение электрокожного — соматосенсорных.

В динамике образования оборонительного условного рефлекса, что прослеживалось по изменениям суммарной, фокальной и импульсной активности межполушарные различия этих показателей были существенно иными, чем при действии индифферентных стимулов [55, 60]. Это проявилось в том, что в динамике образования условного рефлекса корковые процессы имеют специфические особенности на разных этапах его формирования [48].

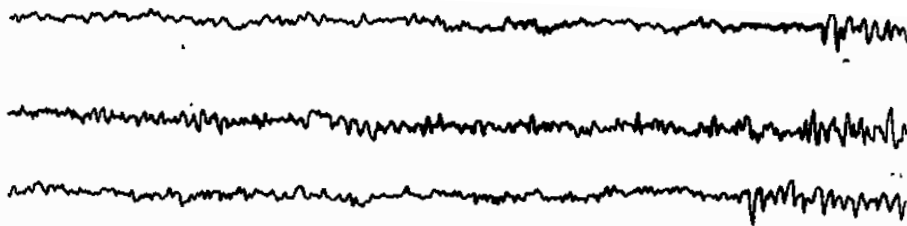
Т.С. Наумовой [73] выделено пять стадий изменений электрической активности коры при формировании условного рефлекса. Первые две из них характеризовались диффузными изменениями ЭЭГ, проявляющимися и при воздействии индифферентными стимулами, либо в форме депрессии электрической активности, либо в форме ее экзальтации. Стадия генерализации,

согласно Т.С. Наумовой [73], продолжалась у разных животных в течение 100-110 сочетаний, что в наших исследованиях соответствовало первым этапам выработки рефлекса. Поверхностные электроды, которые использовались указанным автором, как справедливо отмечал М.Я. Рабинович [80], слабо отражают быстрые процессы глубоких структур, поэтому при упроченном рефлексе в ЭкоГ-активности не удавалось отметить каких-либо изменений. Такое представление согласуется с результатами работы И.Н. Книпст [48], установившей при выработке условного рефлекса в зонах проекции сигнального и подкрепляющего раздражений определенную динамику усвоения ритма условной стимуляции от верхних слоев коры к нижним.

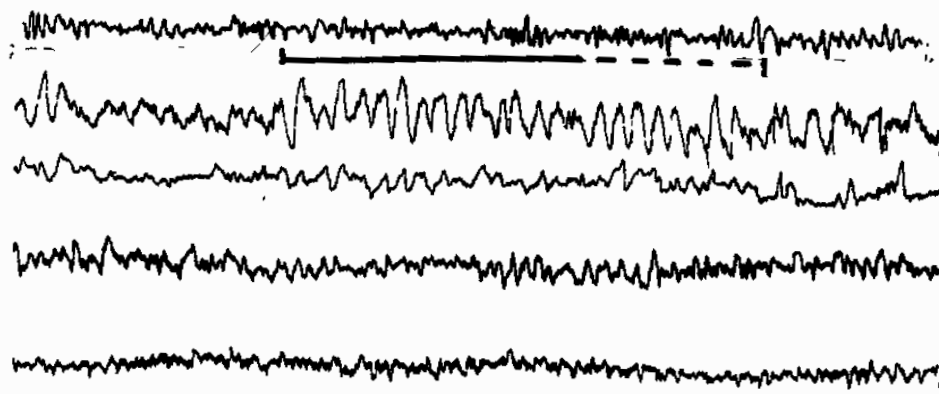
Как уже отмечалось выше, на основании анализа опытов с выработкой оборонительного и пищевого рефлексов нами было выделено пять этапов становления условного рефлекса. Эти этапы определялись, как уже говорилось, не по характеру электрической активности, а по динамике условной двигательной реакции симметрично расположенных мышечных групп. Однако, упрочение условного рефлекса имело на этих этапах и специфические особенности, отражаемые в активности корковых процессов.

На первом этапе, когда двигательная реакция возникала только на безусловный стимул, в зрительной коре верхних и нижних слоев контралатерального относительно подкрепления полушария в последствии сочетаний усиливалась медленная ритмика. В предсигнальный, сигнальный периоды и период подкрепления полушарных отличий в суммарной активности не было (рис.4).

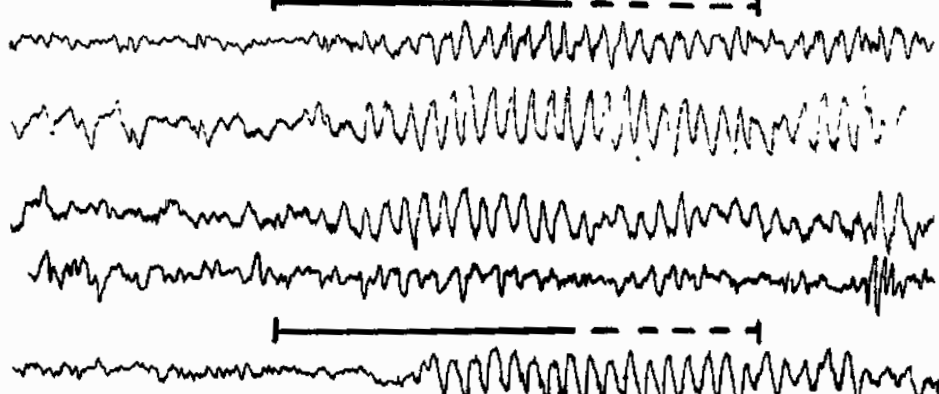
I этап



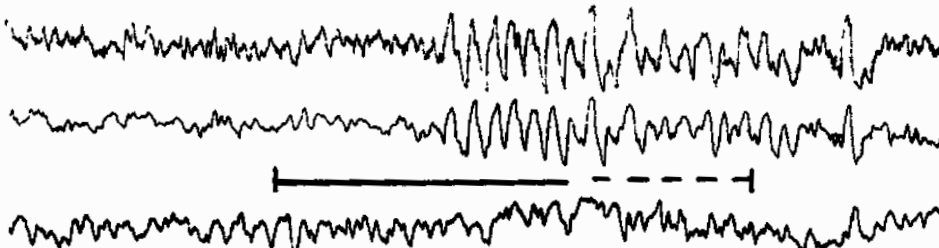
II этап



III этап



IV этап



V этап

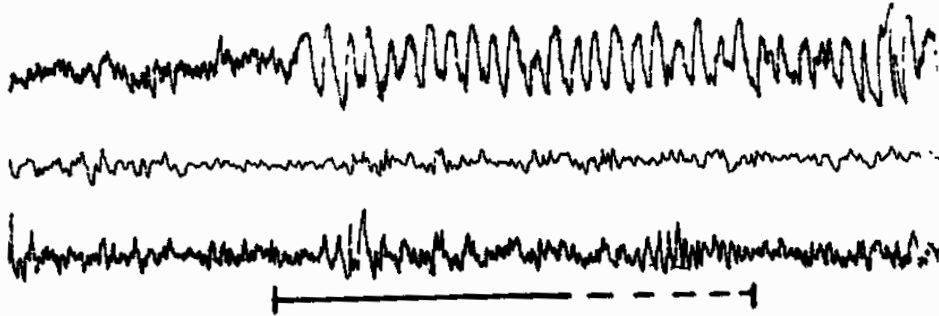


Рис. 4. Динамика электрокортикограммы симметричных пунктов зрительной коры мозга кошки на разных этапах выработки условного рефлекса. Внизу: отметка условного (сплошная линия) и безусловного раздражителей.

Несколько иная ситуация наблюдалась на этом этапе в соматосенсорной коре. Оказалось, что здесь в предсигнальный и сигнальный периоды межполушарных отличий, как и в зрительной коре, не было. Однако в контралатеральном полушарии выраженность тэта-ритма и возбудимость коры усиливались в период подкрепления в глубоких слоях, а в период последствий – в верхних.

На втором этапе, когда стали проявляться первые односторонние условные реакции, в ЭкоГ зрительной коры, регистрируемой на всех периодах условного рефлекса (предсигнальный, сочетания и последствий) выраженность медленной ритмики увеличивалась, причем больше в контралатеральном полушарии. Увеличивалась и возбудимость нижних слоев коры. Для этого этапа, особенно в период подкрепления, было характерно увеличение межполушарной асинхронности ритмов медленной активности.

В соматосенсорной коре в предсигнальный и сигнальный периоды медленные ритмы преобладали в верхних слоях обоих полушарий, а в период последствий во всех слоях коры, при этом после предъявления сочетаний послонные различия в ЭкоГ исчезали. Следует отметить, что в большинстве случаев медленная ритмика преобладала в контралатеральном полушарии. Асинхронность межполушарной активности между глубокими слоями коры отмечалась в основном в период действия сигнала и подкрепления.

Наметившиеся на втором этапе выработки рефлекса различия полушарий в функциональной организации зрительной и соматосенсорной коры не получили дальнейшего развития на третьем этапе, когда возникала билатеральная реакция на сигнал. На этом этапе близкие функциональные состояния в обоих полушариях выявились в форме повышения сходства активности и возбудимости всех слоев коры, в том числе в форме сниженной межполушарной асинхронности медленных ритмов.

На четвертом этапе, когда появились реципрокные двигательные реакции на сигнал, сходство состояний активности симметричных пунктов зрительной коры сохранялось, но это происходило на фоне уменьшения в верхних слоях выраженности медленных ритмов и ее усиления в нижних, параллельно с этим в сигнальный и предсигнальный периоды происходило усиление возбудимости коры. В те же периоды отмечалась и межполушарная функциональная асимметрия, что отразилось в асинхронности возникновения в полушариях медленных ритмов. В соматосенсорной коре на данном этапе выработки рефлекса продолжала сохраняться одинаковая выраженность медленных ритмов во всех слоях коры обоих полушарий в предсигнальный период и в период действия сигнала. При подкреплении и после сочетания высокие значения тэта-индекса сохранялись только в глубоких слоях коры контралатерального полушария. Большая возбудимость коры была, как правило, в

контралатеральном полушарии. На этом фоне лучшая выраженность межполушарной асинхронности развития медленных ритмов проявлялась в предсигнальный и сигнальный периоды. Следовательно, на этом этапе как в зрительной, так и в соматосенсорной коре начинает вновь формироваться межполушарная асимметрия корковых процессов.

Наиболее четкие межполушарные отличия в характере суммарной активности наблюдались на пятом этапе выработки условного оборонительного рефлекса (при локальной односторонней реакции на сигнал) между глубокими слоями коры. В период действия сигнала в этих слоях сохранялась высокая возбудимость и выраженность тэта-ритма, а в остальных слоях и в ипсилатеральном полушарии, активность становилась близкой к фоновой до выработки рефлекса. Данная динамика выраженности тэта-ритма в симметричных пунктах полушарий соответствует фазам генерализации и концентрации условного рефлекса. При упроченном рефлексе сохранение сигнальных перестроек обычно отмечается только в тех пунктах, которые расположены в зонах проекции анализаторов, участвующих в осуществлении условного рефлекса [63, 56].

Таким образом, анализ суммарной активности показал, что усиление тэта-ритма и усвоение ритма в динамике выработки рефлекса вначале наиболее выражено происходит в верхних слоях коры контралатерального относительно стороны подкрепления полушария, а затем в тех же слоях ипсилатерального, глубоких слоях контралатерального, и, наконец, ипсилатерального полушария. При упроченном рефлексе наибольшие изменения ЭкоГ-активности сохраняются в глубоких слоях коры контралатерального полушария. Такая динамика имела место в разные периоды: в предсигнальный, сигнальный, подкрепления и последствия. Однако, время появления таких изменений от начала выработки рефлекса для всех периодов не было одинаковым.

Раньше всего они возникали в последствии, затем в периоды подкрепления и действия сигнала и, наконец, в предсигнальный. Следовательно, начальные изменения активности происходят на следах предшествующих сочетаний [73] и это характерно для обоих полушарий. В отмеченной последовательности изменялась и возбудимость коры, о чем можно судить по динамике асимметрии волн тэта-ритма в ходе выработки рефлекса. Сходная динамика выявлена при анализе асинхронности корковой активности симметричных областей мозга.

Исследования, проведенные с применением регистрации фокального потенциала, принципиально подтвердили динамику развития межполушарного взаимодействия, выявленную по ЭкоГ-показателям, но при этом определились некоторые особенности динамики возбудительных и тормозных процессов. В качестве критерия выработки рефлекса нами было использовано появление в фокальном ответе позднего позитивного колебания (Рис.5).

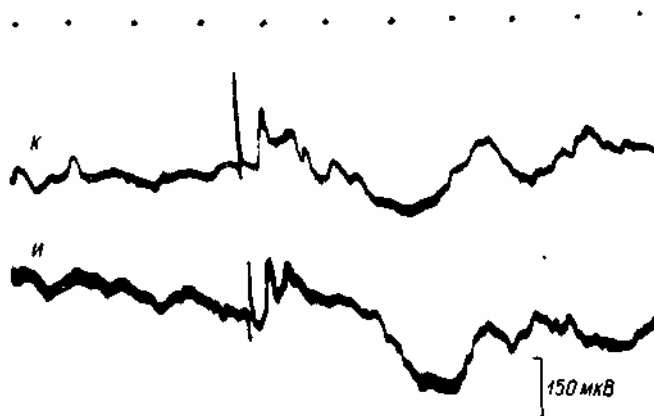


Рис.5. Фокальные вызванные потенциалы симметричных пунктов поля 18 зрительной коры. И — ипси-, К — контралатеральное полушарие относительно стороны подкрепляющего раздражения. Отметка времени — 50 мс. Стрелки — момент предъявления вспышек. Отметка времени — 50 мс.

На первом этапе выработки рефлекса в фокальных ответах поздний позитивный потенциал на вспышки света, используемые как сигнал, не встречался. Первичные негативные колебания в разных полушариях имели однотипные величины латентных периодов и длительностей. По мере упрочения рефлекса появлялись различия в характере ответов, регистрируемых в разных полушариях: в ипсилатеральном — длительность первичных негативных колебаний, латентные периоды и их вариабельность становились больше (рис.6).

Поздний позитивный потенциал, появление которого свидетельствует об усилении тормозных процессов, на первых этапах выработки рефлекса был мало отличим в обоих полушариях, но количественно в ответах на повторяющиеся вспышки света он преобладал в полушарии, контралатеральном относительно подкрепления. Следовательно, тормозные явления в последнем были более интенсивны.

Начиная с третьего этапа, межполушарные различия проявлялись по характеру поздних позитивных колебаний. В ипсилатеральном полушарии ЛП и длительность позитивных волн были больше, чем в контралатеральном. Следовательно, лабильность процессов в последнем была выше.

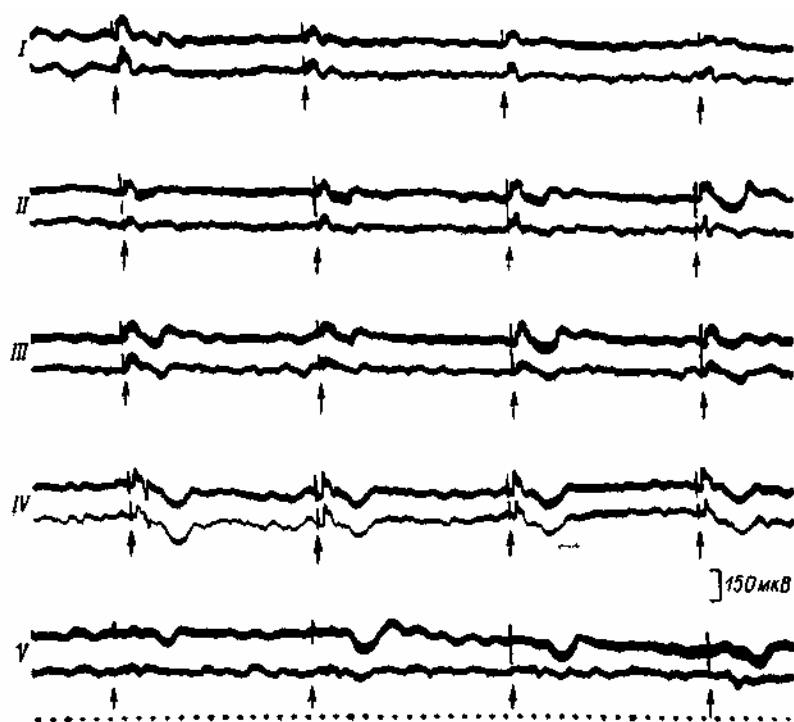


Рис. 6. Фокальные ответы симметричных пунктов поля 18 зрительной коры. Римские цифры — этапы выработки условного рефлекса. Стрелки — момент предъявления вспышки света. Верхние осциллограммы в каждой паре — запись из коры контралатерального полушария, нижние — ипсилатерального. Отметка времени — 50 мс.

Повторение сочетаний на четвертом и пятом этапах приводило к резкому урежению появления поздних позитивных колебаний в фокальных ответах, регистрируемых из ипсилатерального полушария. Скорость появления этих колебаний в контралатеральном полушарии и урежение их в ипсилатеральном были выше, если латеральность подкрепления совпадала с доминирующей по лапе стороной, и наоборот.

В динамике выработки рефлекса изменялся рисунок позднего позитивного колебания: передний фронт его удлинялся, задний — укорачивался. Эти изменения в основном отмечались в полушарии, контралатеральном относительно подкрепления.

Таким образом, в динамике выработки условного рефлекса поздний позитивный потенциал вначале появляется в контралатеральном полушарии, затем в ипсилатеральном, что в итоге приводит к однотипности характера активности обоих полушарий, а на пятом этапе он вызывается только в контралатеральном. На пятом этапе число сигнальных вспышек, сопровождающихся поздними позитивными колебаниями, уменьшается. Так как эти колебания свидетельствуют об усилении тормозных процессов, то, следовательно, по мере выработки рефлекса торможение вначале растет в контралатеральном, а затем

ипсилатеральном полушариях; при упроченном же рефлексе оно более выражено в контралатеральном.

Анализ нейронной активности, регистрируемой в симметричных пунктах зрительной и соматосенсорной коры, показал, что условно-рефлекторное обучение сопровождается определенным изменением последовательности разрядов отдельных нейронов. Эти изменения в разных полушариях были выражены неоднозначно. Прежде чем обсудить межполушарные отличия нейронной активности в динамике выработки оборонительного рефлекса, остановимся на некоторых общих моментах.

Хорошо известно, что в динамике выработки условного рефлекса уменьшается или полностью исчезает условная активность нейронов сигнальной зоны коры [104]. Однако, исчезновение реакции нейронов в форме изменения частоты разрядов (признак, на который опирается большинство авторов) не может служить доказательством прекращения участия нейронов в условно-рефлекторном процессе. Примененный нами метод угашения рефлекса и наблюдаемые при этом изменения реактивности нейронов доказывает, что условно-рефлекторная реакция при упроченном рефлексе обеспечивается иным, чем в процессе выработки, способом.

В работах Doty [109], Э.Г. Заркешева [41, 42] указывается, что в любой структуре мозга имеются обучающиеся клетки, реализующие замыкание данного вида временной связи. В нашем исследовании нейроны, усиливающие реакцию на сигнал в начале угашения рефлекса были отнесены к «обучающимся», а неизменявшие – к «необучающимся». У «обучающихся» нейронов в динамике выработки условного рефлекса независимо от зоны регистрации (первичная и вторичная зрительная, соматосенсорная кора), вариабельность частоты разрядов уменьшалась в фоне при предъявлении сочетаний и в последствии. Это, по-видимому, связано с возрастанием упорядоченности работы систем нейронов, участвующих в условно-рефлекторном процессе. Параллельно этому увеличивалась корреляция потоков импульсных разрядов нейронов, зарегистрированных одновременно по одному каналу. «Обучающиеся» нейроны реагировали на сигнальные стимулы с более длинными латентными периодами. В структуре их импульсного потока (в динамике выработки условного рефлекса), как правило, формировалась тормозная пауза, которая по времени строго соответствовала позитивному колебанию фокального ответа, регистрируемого тем же электродом, что и импульсный разряд.

Для «необучающихся» нейронов указанные закономерности как при выработке рефлекса, так и при его угашении не были характерны.

Итак, на основании нейрофизиологических исследований можно считать, что в динамике выработки оборонительного условного рефлекса в зонах сигнала и подкрепления характер активности зависит от участия или неучастия их в условно-рефлекторном процессе [27, 102, 103]. Так, если для «необучающихся»

нейронов было характерно изменение степени активности – вначале усиление с последующим снижением ее до исходного уровня, то у большинства «обучающихся» на первых этапах выработки рефлекса частота разрядов в ответах на сигнал также увеличивалась, а затем их разряды приобретали особый порядок следования импульсов.

Это, по-видимому, обусловлено тем, что центральные нейроны используют разные коды и могут при обучении приобретать новые способы кодирования, обучаться им. Последнее доказывает тот факт, что нейроны при образовании временной связи изменяют свою активность соответственно реакции, вызванной подкрепляющим стимулом. Здесь следует оговориться относительно нейронов коры, детектирующих специфические стимулы. Эти нейроны отличаются низкой способностью к пластическим изменениям своей активности. Качественные перестройки в функционировании нейронов коры при обучении, возможность одним нейроном использовать разные коды, его способность обучаться новым кодам имеет большое значение для объяснения высокой пластичности нервной системы.

Способы кодирования не одинаково распространены на различных уровнях центральной нервной системы. Частотное кодирование интенсивности стимула имеет место преимущественно в ее периферических отделах и прежде всего в рецептирующих структурах [77]. На этом уровне обнаружено кодирование вероятностью ответа, латентностью [99]. Признавая такие способы. Г.Г. Вайтквичус и др., [28] сообщают о возможности кодирования в периферических рецепторах номером канала, что обеспечивает селективность реакций нейрона на определенную интенсивность раздражения.

По данным Б.Я. Пятигорского [79], уже на рецепторном уровне при наличии контроля его работы со стороны других структур или конвергенции импульсов на одном элементе, кодирование частотой меняется на более сложный интервальный код.

По-видимому, в центральной нервной системе наблюдается кодирование преимущественно структурой потока импульсов с различным чередованием межимпульсных интервалов. Это доказывает ряд работ. Так, Segundo et al., [122] выявлено, что сила сокращения мышечного препарата зависит от характера распределения коротких и длинных интервалов импульсации, идущей из центра. П.Г. Костюком [54] показана способность мотонейронов спинного мозга к выделению физических компонентов разрядов в афферентных потоках; В.Д. Глезер и др., [33] установили наличие кодирования группами разрядов в центральных отделах зрительного анализатора позвоночных.

При такой сложной форме поведения, как условно-рефлекторное, выявлено, что нейроны зоны корковой проекции условного раздражения используют частотный код, но при этом повышается значимость паттерна межимпульсных интервалов [29, 85].

Исследования Gerstein et al. [110], связанные с изучением временной структуры возбуждения нейронов слуховой коры как функции параметра стимула, показали, что, хотя каждый нейрон на многие предъявления стимула отвечал вариабельно, в его ответах имелся статистически значимо повторяемый паттерн импульсной последовательности. Возможность кодирования паттерном импульсов доказывается тем, что полимодальные нейроны могут отвечать разными паттернами на разные стимулы. К этому следует добавить, что характерные паттерны возбуждения в обширной зоне коры на один и тот же условный стимул были одинаковыми, в то же время в одних и тех же пунктах коры на два отличающихся стимула возникали существенно различные паттерны возбуждения, причем во всех случаях интенсивность реакции изменялась незначительно.

Все приведенные факты свидетельствуют в пользу наличия в центральной нервной системе кодирования информации узором импульсного потока, величинами межимпульсного интервала. В то же время по паттерну возбуждения одиночного нейрона невозможно предсказать, какова будет двигательная или иная поведенческая реакция животного. Видимо, обработка информации для организации поведения опосредуется одновременной активностью ансамблей нейронов, имеющих определенные границы и взаимоотношения, которые варьируют в зависимости от характера выполняемой задачи и других факторов.

По представлению А.М. Иваницкого [43], в нервной системе специфичность сигнала сохраняется с помощью определенной архитектуры нервной связи, особенности нервного пути. Поэтому один и тот же импульс имеет разное значение в зависимости от того, по какому пути он пришел к нервному центру или клетке. При телеграфной связи такой способ потребовал бы всего 32 линии – по одной для каждой буквы. Это, с точки зрения автора, освобождает нервный импульс от нагрузки нести «смысловую информацию». Следовательно, данное представление полностью исключает участие самой нервной клетки в переработке информации и отводит ей только роль в переориентации пути импульсного потока. Таким образом, специфика нервной информации определяется не последовательностью импульсов, не количеством разрядов в единицу времени, не величиной импульсного интервала, а местом нейрона в сложной системе нейрональных связей. Однако, следует учитывать, что нервная клетка не столь уж индифферентна к значению сигнала, о чем свидетельствуют данные Р.С. Мнухиной и др. [70], показывающие, что при замыкании временной связи происходят изменения длительности потенциалов действия нейрона.

Известен ряд работ, свидетельствующих о большой пластичности нейрональных реакций при обучении. В то же время, как уже отмечалось, исследования нейрональных механизмов обучения по электрическим проявлениям показали, что по мере становления и упрочения рефлекса реакции фоновой ритмики, а также вызванные потенциалы и импульсная активность, сопровождающие условно-рефлекторную реакцию, ярко выраженные вначале,

на более поздних стадиях ослабевают или не выявляются вовсе [29]. Это может быть связано как с реализацией выработанного условного рефлекса лишь небольшим числом клеточных элементов, так и обеспечением условно-рефлекторных реакций скорее перестройками узора импульсного потока, чем существенными изменениями его интенсивности.

Исследования в опытах с оборонительным условным рефлексом, динамики его становления, позволили нам предположить, что значительная часть нейронов для организации условной реакции вначале использует частотный код, который по мере упрочения условного рефлекса не выявляется. Однако, анализ узора потока межимпульсных интервалов позволил заметить стабильное увеличение частоты встречаемости некоторых из них – определенных для данного нейрона.

В.Л. Силаковым [85] выдвинуто положение о существовании в зрительной коре двух типов дистрибутивного кодирования: пачечного и группового. Наши данные [58] показывают, что нейроны с такими формами активности встречаются в фоне в относительно малом числе случаев, но в динамике выработки рефлекса встречаемость таких нейронов возрастала. Причем больше таких нейронов было в 18 поле, сравнительно с 17 полем, зрительной коры. Следовательно, пачечная и групповая форма активности нейронов являются одними из форм кодирования сигнальной информации при условно-рефлекторной деятельности. Тем более, что, по мнению того же В.Л. Силакова [85], переход на пачечный режим обеспечивает высокую надежность передачи информации, поскольку эффективность пачки импульсов выше, а вероятность случайной блокады ее ниже, чем одиночных разрядов.

При выработке рефлекса повышается сходство активности по характеру межимпульсных интервалов в фоне с интервалами в момент условной реакции. Это свидетельствует, что в нейрональной системе происходят существенные перестройки на оптимальное решение задачи до предъявления пускового сигнала. В.Л. Силаков [85], Н.П. Бехтерева [15] предполагают, что это связано с генерализацией паттернов активности, связанных с обуславливанием и отражающих этап фиксации следов условного сигнала. Следовательно, определенный межимпульсный интервал, доминирующий в период условной стимуляции, при выработке рефлекса имеет место в фоновой активности, предшествующей условному стимулу. В наших исследованиях оказалось, что в случаях, когда животное проявляло условную реакцию в межсигнальный период, характер распределения межимпульсных интервалов активности нейронов был сходен с выявленным при условной стимуляции. Однако, чаще количественная выраженность специфического узора межимпульсных интервалов в фоне была незначительной и увеличивалась при предъявлении условного стимула. Следовательно, для вызова условного рефлекса необходимо оптимальное число определенных межимпульсных интервалов. Это, естественно, связывает условную реакцию с некоторыми изменениями частоты импульсации. Кодирование условного сигнала, по-видимому, осуществляется двояко: узором межимпульсных интервалов и частотой разрядов. Вес каждого

из этих способов на разных этапах образования условного рефлекса и его реализации различен. По нашим данным перестройки импульсной активности нейрона в динамике обучения сопровождаются превалированием вначале изменений частоты импульсации, а затем проявлением особого паттерна межимпульсных интервалов. По данным Н.Н. Василевского [29], кодирование интенсивностью потока используется для срочной, надежной, но грубой передачи информации, а упорядоченными потоками – для точной ее передачи.

Сравнение динамики межимпульсных интервалов потоков активности нейронов симметричных пунктов коры показало, что при выработке оборонительного условного рефлекса перестройки характера импульсной активности раньше происходят в коре контралатерального полушария, затем появляются в коре ипсилатерального. На этапе упроченного рефлекса, когда имела место изолированная односторонняя двигательная реакция, в ответ на сигнал специфический узор возникал у нейронов только этого полушария (рис.7).

Видимо, в обоих полушариях способы кодирования сигнальной информации одинаковы, но на стадии упроченного рефлекса световое раздражение, используемое при выработке оборонительного условного рефлекса, в ипсилатеральном полушарии не воспринимается как сигнальное. В этом, видимо, проявляются взаиморегулирующие отношения полушарий головного мозга при условно-рефлекторной деятельности.

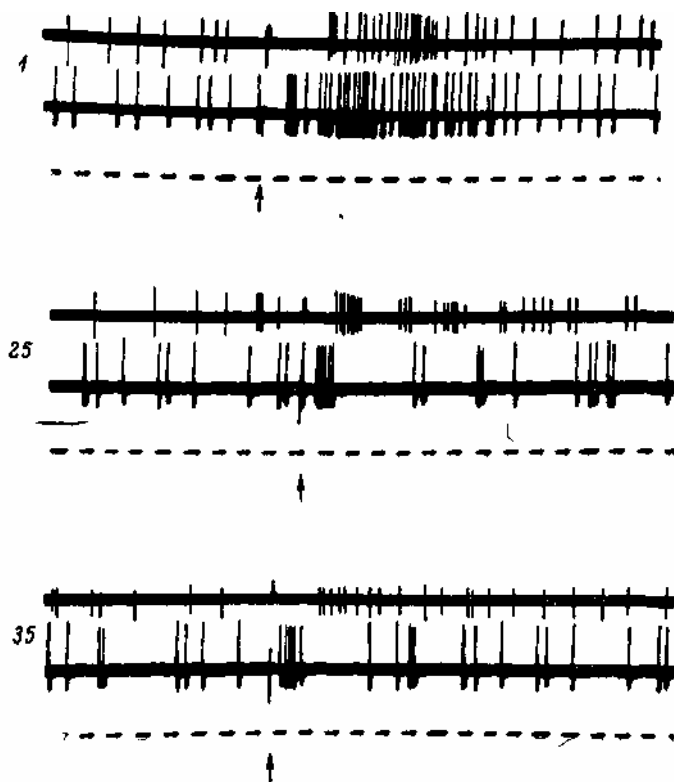


Рис.7. Импульсная активность пары нейронов симметричных пунктов

зрительной коры.

Верхние нейронограммы — из ипсилатерального, нижние — из контралатерального относительно стороны подкрепления полушария. Цифры слева — номера сочетаний. Стрелка — момент предъявления сигнальной вспышки света. Отметка времени — 50 мс.

Однако кодирование информации не ограничивается характером импульсной последовательности [10]. Как показали наши исследования, на всех этапах условно-рефлекторной деятельности имеет место изменение взаимосвязи активности соседних нейронов в сторону ее усиления.

Анализ корреляционной зависимости импульсных потоков «обучающихся» и «необучающихся» нейронов показал, что значимые корреляционные отношения наиболее часто встречаются среди первых, т.е. при выработке рефлекса след об обучении сохраняется в рисунке взаимосвязи между нейронами, преимущественно участвующими в данном условно-рефлекторном процессе.

Указанные изменения нейронной активности в результате обучения были выражены в разных полушариях и на разных этапах упрочения условного рефлекса не однозначно.

В предсигнальный период на первом этапе выработки рефлекса, когда условной реакции у животных еще не было, не отмечалось и межполушарных различий в активности нейронов, хотя в фоне они имели место.

Общая реактивность исследуемых областей не отличалась и в период предъявления сигнала, но количество «обучающихся» нейронов было больше в контралатеральном относительно стороны подкрепления полушарии.

В период безусловной стимуляции в начале выработки рефлекса полушарных отличий активности нейронов зрительной коры также не выявилось. Это и понятно, так как еще не сформировалась условно-рефлекторная система, вызывающая асимметрию полушарного взаимодействия, и, как показано нами [58], индифферентный, неадекватный для зрительной коры стимул вызывает в этой зоне обеих полушарий одинаковое состояние активности.

В последствии на первом этапе выработки рефлекса особых различий в активности нейронов симметричных областей зрительной коры также не отмечено.

В соматосенсорной коре, как и в зрительной, на первом этапе уже были нейроны, реагирующие на обучение, но по количеству «обучающихся» нейронов, по средней частоте их импульсов, вариабельности средней частоты, величине корреляции потоков импульсов межполушарных отличий не было, т.е.

в этих зонах коры исчезали различия в активности полушарий, имеющие место в ответах на адекватную электрокожную стимуляцию до выработки рефлекса.

Следовательно, начало выработки рефлекса как бы стирает имеющиеся в фоне априорные различия нейронной активности зрительной и соматосенсорной коры полушарий.

На втором этапе, когда появляются первые односторонние условные реакции, картина отношений симметричных пунктов зрительной коры существенно меняется. В предсигнальный период возбудимость нейронов (о чем можно судить по средней частоте разрядов в единицу времени) стала выше в контралатеральном полушарии, здесь же стала больше и корреляция потоков импульсной активности одновременно зарегистрированных нейронов.

В период условной стимуляции в ипсилатеральном полушарии уменьшалось число нейронов, проявляющих признаки обучения, уменьшалось общее число нейронов, реагирующих на свет, но и среди последних увеличивалось количество тормозящихся. В контралатеральном полушарии реакции нейронов на сигнал были сильнее. Нужно отметить, что наряду с усилением корреляции между «обучающимися» нейронами, зарегистрированными внутри полушарий, увеличивалась корреляция между потоками активности нейронов, зарегистрированных в разных полушариях.

Для периода безусловной стимуляции было характерно проявление новых межполушарных отношений. Если ранее безусловный стимул, как неадекватный для зрительной коры, вызывал однотипное состояние ипсилатерального и контралатерального полушарий, то на втором этапе выработки рефлекса он чаще вызывал у нейронов контралатерального полушария возбуждение, а у нейронов ипсилатерального – торможение активности. Следовательно, с этого этапа в коре, организующей условную реакцию, начинают усиливаться тормозные процессы. Об изменении полушарного соотношения активности на втором этапе свидетельствует большое количество нейронов контралатерального полушария, сохраняющих в последствии следовые явления условной и безусловной стимуляции.

В соматосенсорной коре, как и в зрительной, в сигнальный период, в периоды подкрепления и последствия увеличивалась корреляция импульсных потоков «обучающихся» нейронов, число которых в разных полушариях было близким. Другие показатели нейронной активности изменялись незначительно. Однако, в предсигнальный период в контралатеральном полушарии относительное количество нейронов, изменяющих активность в ходе опыта, было выше, чем в ипсилатеральном.

На третьем этапе, когда имеет место билатеральная реакция на сигнал в обоих полушариях на всех стадиях рефлекса наблюдались однотипные процессы: снижение средней частоты разрядов, сокращение числа возбуждающихся и увеличение числа тормозящихся нейронов, уменьшение вариабельности

частоты разрядов, усиление корреляционных отношений между потоками импульсов нейронов, проявивших признаки обучения.

В соматосенсорной коре на третьем этапе была достоверная межполушарная разница в количестве «обучающихся» нейронов – в контралатеральном полушарии их было больше в предсигнальный период, вариабельность их потоков импульсов ниже, чем у нейронов ипсилатерального полушария. Однако, несмотря на эти отличия, можно отметить, что на третьем этапе, как в зрительной, так и в соматосенсорной областях повышалось сходство состояния симметричных пунктов полушарий.

Дальнейшая выработка рефлекса приводила к усилению сходства полушарной активности зрительных зон коры. Так, на четвертом этапе, когда появились реципрокные двигательные реакции, в предсигнальный период, периоды подкрепления и последствий межполушарных отличий активности не отмечалось. Однако, на этом этапе во вторичной зрительной коре сигнальный период характеризовался сохранением большей частоты разрядов «обучающихся» нейронов в контралатеральном, а не в ипсилатеральном полушарии.

Отличия нейрональной активности разных полушарий четко сформировались на пятом этапе, т.е. при упроченном рефлексе. На этом этапе в зрительных и соматосенсорных областях коры число нейронов, изменяющих активность, «обучающихся», число пар нейронов со значимыми коэффициентами корреляции между потоками их импульсов было больше в контралатеральном относительно стороны подкрепления полушарии. Эти различия наиболее четко отмечались в период условной стимуляции.

Следовательно, как и в опытах с регистрацией суммарной, фокальной активности, так и в опытах с регистрацией импульсной активности отмечалась единая динамика межполушарных отношений: в начале выработки рефлекса стирались существующие в фоне полушарные особенности активности коры, затем усиливалось сходство ее по всем исследуемым зонам, и, наконец, когда имела место локальная односторонняя двигательная реакция на сигнал, формировалась функциональная межполушарная асимметрия. Эта асимметрия не сопровождалась различиями средней частоты разрядов. И, если бы не разделение нейронов на «обучающиеся» и «необучающиеся», то межполушарных отличий выделить бы не удалось. Оказалось, что наибольшие различия между полушариями мозга заключались в количественном представительстве «обучающихся» нейронов, величине вариабельности средней частоты их разрядов, взаимоскоррелированности потоков их импульсных реакций. Активность этих нейронов, видимо, и создает в ответ на сигнал то состояние, которое необходимо для возникновения условно-рефлекторного ответа [47].

Установлена высокая корреляция отношений активности «обучающихся» нейронов, расположенных в коре одного и в коре разных полушарий, а также

отсутствие подобных отношений у «необучающихся» нейронов, что соответствует представлениям М.М. Хананашвили и др. [97], В.Л. Силакова [85] о клеточных микросистемах, «предназначенных для реализации некоторой функции и выступающих по отношению к другим нейронам, объединенным как единое целое» [85]. Нейронные микросистемы образуются не только за счет нейронов корково-подкорковых структур одного полушария [42, 85 и др.], но и за счет тормозно-облегчающих влияний симметричных пунктов полушарий.

Следовательно, в процессе обучения формируется нейрональная многоуровневая микросистема, обеспечивающая условную реакцию. Естественным становится вопрос о нейрональном механизме формирования такой системы.

А.А. Ухтомский [93] отмечал, что в естественных условиях доминанта представляет собой разветвленную систему связей и возбуждений, объединенную какой-либо функциональной задачей. В наших исследованиях показано, что применение билатерального сигнального раздражения приводило к формированию в полушариях контрастных изменений возбудимости. В контралатеральном, относительно стороны подкрепляющего стимула полушарии в результате обучения увеличивается число «обучающихся» нейронов, которые обладают большей чувствительностью к сигнальным стимулам. Об этом говорит также возникновение на эти стимулы позднего позитивного потенциала в контралатеральном полушарии и исчезновении его в ипсилатеральном. Указанный феномен наблюдался на II-III-IV этапах образования условного рефлекса, но наиболее четко он имел место на V-м этапе, т.е. при упроченном рефлексе. Это может свидетельствовать о формировании стойкого очага повышенной возбудимости относительно сигнального стимула в контралатеральном полушарии.

Каким образом развивается такое доминирование. Судя по развитию тэта-подобных ритмов, ритма усвоения, позднего позитивного потенциала, паттерна импульсной активности нейронов в начале выработки рефлекса билатеральный сигнальный стимул вызывал увеличение различий в полушарной активности, что, видимо, объясняется усилением исходной доминантности, обеспечивающей большую активность ведущей лапы.

Под влиянием сочетаний наблюдалось параллельное развитие доминанты в обоих полушариях, что приводило к двусторонним двигательным эффектам. Затем наступал период конкурентной борьбы доминантных очагов. В этот период не происходило полного подавления активности одной из доминант, а, видимо, только временное смещение ее фокуса, что и выявлялось в форме реципрокных двигательных реакций.

Повторение сочетаний за счет одностороннего подкрепления при оборонительном условном рефлексе, или за счет односторонней инструментальной реакции при пищевом условном рефлексе, приводило к формированию доминантного очага, обеспечивающего условную реакцию в

контралатеральном относительно стороны подкрепления. Эти данные можно расценить как то, что функциональная межполушарная асимметрия обучающегося мозга формируется на основе механизма доминанты. Видимо, постоянная афферентация к одним и тем же корковым проекционным системам за счет одностороннего подкрепления или за счет односторонней инструментальной реакции, в контралатеральном полушарии создается стационарное возбуждение, обеспечивающее посылку разряда в конечный путь, завершающийся конкретным рефлексорным актом. Такое проявление доминанты А.С. Батуев [11] определяет как вектор поведения организма при разнообразных влияниях окружающей среды.

Таким образом, на основании полученных в экспериментах результатов по электрической активности нейронов, фокальной активности и суммарной ЭкоГ, а также по результатам поведенческих реакций, прослеженным в динамике образования условного рефлекса, можно полагать, что в основе межполушарной асимметрии при реализации временной связи лежит формирование в полушарии доминантного очага, т.е. в основе природы функциональной межполушарной асимметрии и ее модуляции лежит доминантный механизм [16, 21].

Динамика межполушарных отношений не однозначна даже в области коры одного анализатора. Этот факт установлен нами при анализе нейронной активности первичных (17-е поле) и вторичных (18-е поле) зрительных полей.

Особенности нейрональной организации 17-х и 18-х зрительных полей выявились при анализе участия этих структур в динамике образования временной связи и на разных стадиях проявления условного рефлекса. Причем, эти особенности при качественной однозначности количественно отличались в ипсилатеральном и контралатеральном относительно стороны подкрепления полушариях (табл.1).

Приводимые разными авторами цифры о количестве нейронов зрительной коры, участвующих в условно-рефлексорной деятельности, весьма отличаются. Так, по данным Г.Н. Сметанкина [87], в этой коре на сигнал реагировало до 25% нейронов, по данным М.Я. Рабиновича [81] – 48%, а по данным А.П. Багдонас и др. [8] – около 6%. Видимо, такие различия обусловлены, прежде всего зоной исследования коры и этапом

выработки рефлекса, на котором была сделана выборка.

В наших исследованиях анализировались перестройки нейрональной активности в динамике выработки рефлекса в периоды: предсигнальный, сигнальный, подкрепления и после сочетания, а также определялась зависимость перестроек активности нейронов от их полушарной принадлежности.

Оказалось, что в первичных и вторичных зрительных полях обоих полушарий в предсигнальный период на двух первых этапах выработки рефлекса число

нейронов, участвующих в организации условно-рефлекторной реакции, было близко. Начиная с третьего этапа и включая пятый, больше таких нейронов становится во вторичной зрительной коре (табл. 1).

Таблица 1

Число нейронов (в %) первичной (I) и вторичной (II) зон зрительной коры, изменяющих активность в динамике выработки оборонительного условного рефлекса

Период анализа	Этапы выработки рефлекса									
	первый		второй		третий		четвертый		пятый	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Ипсилатеральное полушарие (относительно подкрепления)										
Предсигнальный	57	60	60	54	55	71	30	55	3	7
Сигнальный	51	63	76	76	67	77	44	77	55	58
Подкрепления	33	66	52	60	58	17	28	15	9	16
Последействия	24	37	27	45	16	27	28	12	9	13
% обучающихся нейронов (по сигналь-ному периоду)	24	30	12	49	14	52	14	40	12	54
Контралатеральное полушарие (относительно подкрепления)										
Предсигнальный	62	62	67	66	62	72	47	77	37	48
Сигнальный	59	55	71	87	56	84	57	78	73	77
Подкрепления	49	61	84	89	72	33	31	37	21	26
Последействия	28	58	36	40	20	23	21	28	11	31
% обучающихся нейронов (по сигналь-ному периоду)	34	39	24	54	24	53	22	60	18	67

В ипсилатеральном полушарии в период предъявления сигнала на первом этапе реагирующих нейронов было больше в 18-м поле, чем в 17-м; на втором этапе наблюдается уравнивание числа реагирующих нейронов в обоих полях; на последующих этапах – вновь увеличение в 18-м поле. В контралатеральном полушарии за исключением первого этапа выработки рефлекса количество

реагирующих нейронов сравнительно с 17-м полем было всегда больше в 18-м поле.

В период подкрепления в ипсилатеральном полушарии на первых двух этапах количество нейронов, реагирующих на подкрепляющий стимул, больше во вторичной коре, на третьем-четвертом – в первичной и, наконец, на пятом этапе превосходящее число таких нейронов вновь отмечалось во вторичной зрительной коре. Близкой к описанной была динамика количественных отношений нейронов контралатерального полушария за исключением четвертого этапа. Следует отметить, что в этом полушарии число реагирующих нейронов было больше, чем в ипсилатеральном.

В период последствий на большинстве этапов следовые процессы более выражено сохранялись во вторичных зрительных полях контралатерального полушария.

Эти факты свидетельствуют о большей значимости в условно-рефлекторной деятельности 18-го поля зрительной коры, что подтверждается и преобладанием в нем, особенно в контралатеральном полушарии, числа «обучающихся» нейронов. Так, при упроченном рефлексе в 18-м поле ипсилатерального полушария признаки обучения отмечались у 54% нейронов, а в контралатеральном у 67%, в то время как в 17-м поле их было 12% и 18% соответственно.

Таким образом, нашими опытами установлено, что первичные зрительные поля также участвуют в условно-рефлекторной деятельности, но относительно незначительным количеством нейронов.

Большее участие вторичных (ассоциативных) зрительных полей обусловлено, по-видимому, их обширными морфологическими связями с симметричными областями полушарий [66, 12, 123].

Имея такие критерии условно-рефлекторных перестроек корковой активности, как проявление специфического узора в последовательности импульсной активности и возникновение в фокальном ответе на кондиционирующий стимул позднего позитивного потенциала, мы поставили задачу исследования характера активности симметричных зон коры в процессе обучения в условиях депрессии локального участка зрительной коры ипсилатерального относительно стороны подкрепления полушария. Оказалось, что в этих условиях скорость формирования специфического узора импульсной и фокальной активности в симметричном пункте контралатерального полушария была меньше, чем при интактных полушариях. Когда специфический узор импульсной и фокальной активности стабилизировался, то в обученном полушарии подвергали депрессии локальный участок, симметричный ранее выключавшемуся пункту ипсилатерального полушария. В этом случае в необученном пункте условно-рефлекторные перестройки активности формировались заново, но быстрее, чем в контралатеральном полушарии. Следовательно, недепрессированные области

уже обученного полушария способствовали более быстрому возникновению условно-рефлекторных перестроек в участке коры, ранее не участвующего в этом процессе.

В другой серии экспериментов на фоне стабильно появляющегося в активном полушарии условно-рефлекторного ответа предъявлялся ряд сочетаний при совместной работе полушарий. Можно было ожидать, что при снятии депрессии специфический узор активности на сигнал возникнет сразу в ранее депрессированном участке и, конечно, сохраняется в этой зоне коры, где он уже был.

Однако этого не произошло. Как в ранее обученном полушарии, так и в необученном в начале совместной их работы в фокальном ответе отсутствовал поздний позитивный потенциал. Только повторение сочетаний вызывало постепенное восстановление характера фокальной активности в коре интактного полушария, а затем появление его в полушарии, которое ранее функционально выключалось. Статистическое сравнение величин ЛП и других характеристик нейрональной активности показало, что после снятия депрессии они становились сходными с таковыми до выработки рефлекса и только после предъявления сочетаний постепенно приобретали значения, присущие стадиям упроченного рефлекса.

По данным Bures et al., [107], спонтанный межполушарный перенос обучения отсутствует, но его можно вызвать вставочными сочетаниями в промежутках между депрессиями. Билатеральный опыт облегчает выработку условного рефлекса в необученном полушарии. Bures et al., [107] считают, что вставочные тренировки вызывают перенос информации. Однако, по нашим данным, это не совсем так. Как показали опыты с фокальной и импульсной активностью, после снятия депрессии необученная зона коры мешает проявлениям условно-рефлекторной активности в ранее обученном симметричном пункте. Это проявляется в неспецифической генерализации активности. Следовательно, прямого переноса обучения не существует, а обучение происходит как бы заново. В этом случае генерализация исчезает намного быстрее, чем при первичном обучении.

Таким образом, в норме, когда функционируют оба полушария, специфическая активность при обучении возникает в обоих полушариях, хотя и с небольшим разрывом во времени. В основе этого процесса лежит механизм условно-рефлекторной генерализации.

Условно-рефлекторные эксперименты позволяют заключить, что у животных помимо врожденной межполушарной асимметрии функций, возникает функциональная асимметрия и в результате обучения. В этом плане мозг человека не является исключением. И, несмотря на то, что в литературе накоплен колоссальный материал, доказывающий наделенность каждого полушария человека способностями, слабо выраженными или отсутствующими в другом [113, 112, 111, 25], трудно согласиться с представлением о полной

специализации полушарий головного мозга. Такое представление противоречит прежде всего самой сути основных свойств нервных структур мозга: их высокой пластичности, адаптивности, надежности, обучаемости. И действительно, любые нейронные системы левого и правого полушарий могут быть обучены реагировать на одни и те же сигналы. В наших опытах с выработкой оборонительного условного рефлекса, в частности, установлено, что латерализация функций в коре мозга зависит от условий эксперимента (например, от стороны мозга, в которую адресуется афферентация от подкрепления). К этому следует добавить, что в опытах с расщепленным мозгом показано, что правому полушарию, как и левому, присущи явления, которые относятся к логическому мышлению и пр. [116].

В связи с этим более импонирующим является представление о высококомпенсирующем, облегчающем сотрудничестве полушарий при организации и осуществлении той или иной нервно психической функции [53, 86, 72]. В этом плане наши эксперименты с выработкой оборонительного и пищевого условных рефлексов могут служить хорошей иллюстрацией. В них показано, что доминирование полушария в организации какой-либо функции может быть результатом обучения. Это же явление было отмечено и у человека на примере становления зрительно-моторной реакции в онтогенезе.

На основе опытов с регистрацией вызванных потенциалов В.Л. Бианки [18, 19, 23] выявлена парциальная асимметрия в зрительной системе полушарий. В то же время можно предположить, что такая асимметрия имеет место и в функционировании других анализаторов. Как показали морфологические и нейрофизиологические исследования, первичные и вторичные зоны коры одного анализатора связаны межполушарными комиссурами неодинаково. По-видимому, само разделение коры на первичные и вторичные области создает возможность парциального доминирования в пределах одного анализатора, так как трудно представить последнее в малодифференцированных структурах с эквипотенциальными функциями.

В наших исследованиях также выявлено наличие парциальной асимметрии у кошек. Оказалось, что не всегда животные, у которых доминировало левое полушарие (по более активной лапе), имели в 17-м и 18-м полях в этом полушарии и большее количество реагирующих нейронов. У некоторых животных с ведущей правой лапой количество реагирующих нейронов в зрительной коре было больше не в контралатеральном, а в ипсилатеральном полушарии.

W.G. Webster, [125] выявил факт корреляции предпочтения передней конечности с латерализацией анализа зрительных раздражений у кошек. Оказалось, что дифференцирование зрительных раздражений у части кошек происходили лучше в полушарии, ипсилатеральном предпочитаемой лапы. Но, все же, у большинства животных ведущая лапа определяла более активное полушарие.

Таким образом, парциальное доминирование у животных в ряде случаев проявляется несовпадением доминирующего по лапе полушария с более активным полушарием по реактивности нейронов зрительной коры. Кроме того, зрительная кора не целиком доминирует в одном полушарии. Об этом свидетельствует тот факт, что количество реагирующих элементов и другие показатели активности нейронов 18-го и 17-го полей одного полушария были не одинаковы.

Исходя из того, что в результате обучения, особенно при оборонительном условно-рефлекторном поведении, как правило, создаются условия преимущественной афферентации в одно полушарие, парциальное доминирование полушарий может быть обусловлено наряду с врожденными, и факторами внешних воздействий.

Исходная парциальная асимметрия 17-х и 18-х полей зрительной коры при выработке рефлекса усиливалась, если подкрепление адресовалось в доминирующее полушарие. Это сказывалось в изменении количества нейронов, участвующих в условно-рефлекторной деятельности.

При неадекватном для данной коры раздражении межполушарные отличия исчезают. Эти факты, по-видимому, означают, что в эволюции коры головного мозга помимо деления ее областей на сенсорные зоны с последующей дифференцировкой в них первичных, вторичных зон, происходит дальнейшее их дифференцирование по уровню чувствительности к сенсорным раздражениям. Такое дифференцирование приводит к так называемой парциальной межполушарной асимметрии в пределах одного анализатора.

Что означает парциальное доминирование? Каков биологический смысл в этом процессе, возникшем в эволюции? В определенной мере ответ на эти вопросы получен в исследованиях В.М. Мосидзе и др. [71] и в нашей работе, показывающих, что при одностороннем доминировании полушария скорость выработки условных рефлексов, их переделка, скорость зрительно-моторной реакции, возбудимость нервных структур выше, чем при парциальном. Однако, последнее, проигрывая в скорости, выигрывает в устойчивости нервных процессов.

Рассматриваемые в данной работе формы условно-рефлекторного поведения, анализ фонового состояния коры полушарий и его изменений в условиях воздействий адекватных и неадекватных стимулов, а также в динамике образования временной связи, выявили ряд закономерностей в отношениях активности коры разных полушарий. Эти закономерности не являются порождением только внешних влияний на организм, но имеют и врожденную природу. О последнем свидетельствует то, что фоновая суммарная и импульсная активности, возбудимость коры в полушариях отличались неоднозначностью, которая, судя по изменению суммарной ЭкоГ, фокальным и импульсным ответам усиливалась при сенсорных воздействиях. Следует подчеркнуть, что существующие в фоне различия в активности полушарий

усиливаются только при адекватной стимуляции (световой для зрительной коры, электрокожной для соматосенсорной и т.д.).

Оказалось, что выработка временной связи облегчается при подкреплении, не вызывающем противоречий с имеющейся асимметрией. В противном случае возникает необходимость преодоления фоновой асимметрии и создания ее вновь, но уже с доминированием другого полушария.

Это представление базируется на ряде исследованных нейрофизиологических показателей и на анализе поведенческих реакций в динамике выработки условных рефлексов разной формы – оборонительной и пищевой. Так, оказалось, что применение сочетаний условного и подкрепляющего сигналов в начале выработки рефлекса вызывает формирование однозначного состояния в симметричных пунктах разных полушарий. Чем она обусловлена?

По данным М.Н. Ливанова [64], John [116], Olds et al. [119], О.С. Адрианова [4]; В.Б. Швыркова [101] и др., при осуществлении поведения во многих структурах мозга происходит синхронизация активности. Однако, в этих работах не рассматривается вопрос о значении неадекватной стимуляции для синхронизации деятельности полей коры разных полушарий. Как нам представляется, исходно разная активность, возникающая в областях мозга, становится однотипной за счет сочетания двух разных по сенсорности стимулов, адекватных лишь для своей зоны коры, так как неадекватные стимулы не вызывают отличий активности между зонами коры полушарий. Следовательно, в динамике выработки рефлекса формирование однотипности импульсной, фокальной и суммарной активности между симметричными пунктами зрительной и соматосенсорной коры обусловлено (в наших опытах) сочетанием стимулов, один из которых является неадекватным для зрительной, другой – для соматосенсорной коры. Следовательно, сочетание неадекватной для зоны коры проекции сигнальной и подкрепляющей стимуляций является необходимым условием для синхронизации активности разных полушарий, а это в свою очередь, является одним из условий образования временной связи.

Существенным условием передачи возбуждения между корковыми зонами является пространственная синхронизация, в основе которой лежит θ -ритм [91, 49]. Анализ механизма межполушарного переноса обучения (в наших экспериментах) позволил выявить, что при обучении одного полушария условно-рефлекторная активность в другом образуется лишь при совместной даже кратковременной их работе, которая приводит к однотипному состоянию симметричных пунктов коры. Последнее создает условия для межполушарного обмена условно-рефлекторной информацией. После его осуществления вновь формируется физиологическая межполушарная асимметрия характера активности.

Таким образом, полученные экспериментально материалы показали, что наблюдавшаяся в спокойном состоянии у животных относительная асимметрия биоэлектрических процессов симметричных пунктов коры разных полушарий в

динамике выработки рефлекса под воздействием сочетания раздражителей меняется от усиления к стиранию различий и вновь к их усилению при упроченном рефлексе.

Такое развитие электрофизиологических коррелятов межполушарных отношений подтверждалось и в поведенческих опытах с произвольным выбором лапы для реакции на инструмент воздействия при выработке пищевого условного рефлекса.

Таким образом, в ходе формирования временной связи в условно-рефлекторный процесс постепенно вовлекаются оба полушария, а затем происходит концентрация возбуждения в одном из них. Какой в этом физиологический смысл? Не рациональней ли было бы при выработке рефлекса постепенно усиливать создаваемую односторонним подкреплением асимметрию, столь нужную для организации условно-рефлекторного ответа? Однако этого не происходит, условно-рефлекторная асимметрия формируется через стадию симметрии состояния. Возникновение при выработке рефлекса двух симметричных очагов возбуждения необходимо, так как они создают условия для фиксации в обоих полушариях однотипных энграмм памяти. Ввиду того, что контралатеральное полушарие, в которое афферентация от безусловного стимула поступает более интенсивно, занимает доминирующее положение, активность ипсилатерального постепенно тормозится. Однако, это торможение развивается лишь после того, как зафиксирована информация о значении сигнального стимула. Видимо, генерализация условного рефлекса на начальных этапах его выработки препятствует функционально доминирующему полушарию тормозить активность симметричных систем до тех пор, пока в их памяти не произойдет фиксации происходящих событий.

Межполушарное взаимодействие у человека

В настоящее время не вызывает сомнений факт функциональной специфичности полушарий головного мозга человека. Суммируя литературные данные можно выделить для каждого полушария преимущественно выполняемые ими функции.

Для правого полушария мозга характерно преимущество в процессах анализа невербальных сигналов: оно оценивает и воспроизводит положение объектов в пространстве, осуществляет пространственный анализ схемы тела и зрительных сцен лучше, чем левое полушарие. Люди с доминированием правого полушария отличаются медлительностью, в том числе речи, они предпочитают запоминать образный, а не логический материал, в своей деятельности опираться на личный опыт, а не переданный ему словесно, зрительная память его лучше, чем у левополушарного.

Левое полушарие лучше, чем правое анализирует вербальные сигналы, обеспечивает тонкие двигательные дифференцировки и жестикоуляции правой руки. Левополушарные люди отличаются расторможенностью, эйфоричностью, проявляют более выраженные положительные реакции при восприятии вербальных сигналов, им свойственна легкость речи, они быстро запоминают словесный материал, легко используют чужой опыт, логическая память у них лучше, чем у правополушарных.

Кора левого полушария человека функционально более дифференцирована, чем правого [51]. Более активное доминирующее полушарие обладает большей частотой и меньшей амплитудой α -ритма [34, 36, 120, 105]. Внутриполушарные связи левого полушария короче, чем правого, что обуславливает фокальный тип активности в левом и диффузный в правом мозговом полушарии [22]. У правшей временные связи легче образуются в левом, а у левшей – в правом мозговом полушарии [61].

Принято считать, что формирование функциональной межполушарной асимметрии в онтогенезе является необходимым условием гармоничного развития личности.

Известно, что при старении изменения в организации зрительно-пространственного анализа не одинаковы в разных полушариях [78]. Наше исследование на разных возрастных группах показали, что межполушарная асимметрия в организации зрительно-моторной реакции активно развивается в онтогенезе к 6-7 годам жизни, хотя, как отмечает D.Taylor [124], впервые преимущественное использование одной руки у детей замечается уже к концу первого года. Однако, реакция активации ЭЭГ становится различной в левом и правом полушариях с 6-7 лет [94, 13, 38, 96]. Существует значительное число исследований, посвященных вопросам периодизации в развитии ребенка, определения возрастных этапов, но эти работы в основном базируются на морфологических признаках (темпы роста, масса тела, смена зубов), социальных определениях (ясельный, дошкольный, младший школьный, старший школьный возраст). Наряду с этим, конечно, имеются разработки, посвященные изучению возрастной динамики психического статуса ребенка [95, 14, 37].

В литературе мало работ, которые учитывали бы роль парциального или одностороннего доминирования полушарий в созревании функциональной готовности различных систем организма. Наши исследования показали, что в случае парциального доминирования (более дробного распределения функций между полушариями, чем при одностороннем) созревание мозга происходит быстрее. Это, видимо, необходимо учитывать при определении оптимальных нагрузок на растущий организм [35, 5, 98]

А.Г. Хрипкова и др., [98] считают, что переломным этапом развития ребенка является возраст между 4 и 6-7 годами; к 6 годам происходят

качественные перестройки процессов восприятия от генерализованных к локальным. К 6-7 годам происходит совершенствование точности движений, механизмов совершенствования произвольной регуляции двигательных актов [30]. Возраст 6-7 лет является критическим этапом установления новых взаимоотношений эндокринной системы [83, 52].

Исходя из сказанного, наши данные о различии зрительно-моторной реакции при парциальной асимметрии с 6 лет, а при односторонней асимметрии с 7 лет, получают определенную обоснованность.

Исходя из собственных наблюдений и литературных данных [68], нами высказано предположение, что асимметрия полушарий головного мозга в организации зрительно-моторной реакции формируется в онтогенезе как результат обучения. Это предположение основывается, например, на том, что распределение латентных периодов реакций левой и правой руки у детей 4-5 лет имело мономодальный характер. У детей с парциальным доминированием, начиная с 6-летнего возраста, а у детей с односторонним – с 7-ми летнего, в таком распределении ЛП реакций ведущей руки появляются два пика: относительно коротколатентный и длиннолатентный. В то же время ЛП реакций субдоминантной руки имели один пик в области длиннолатентных величин (рис. 8).

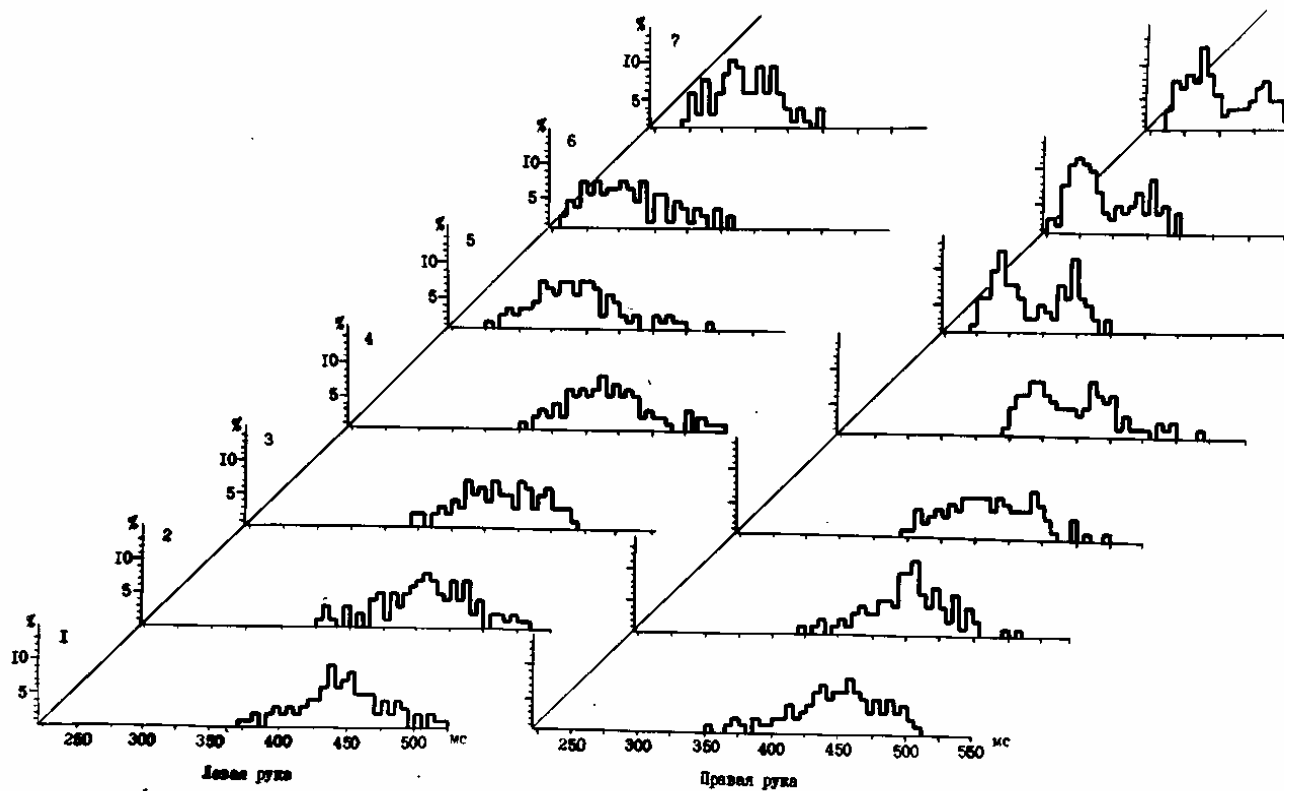
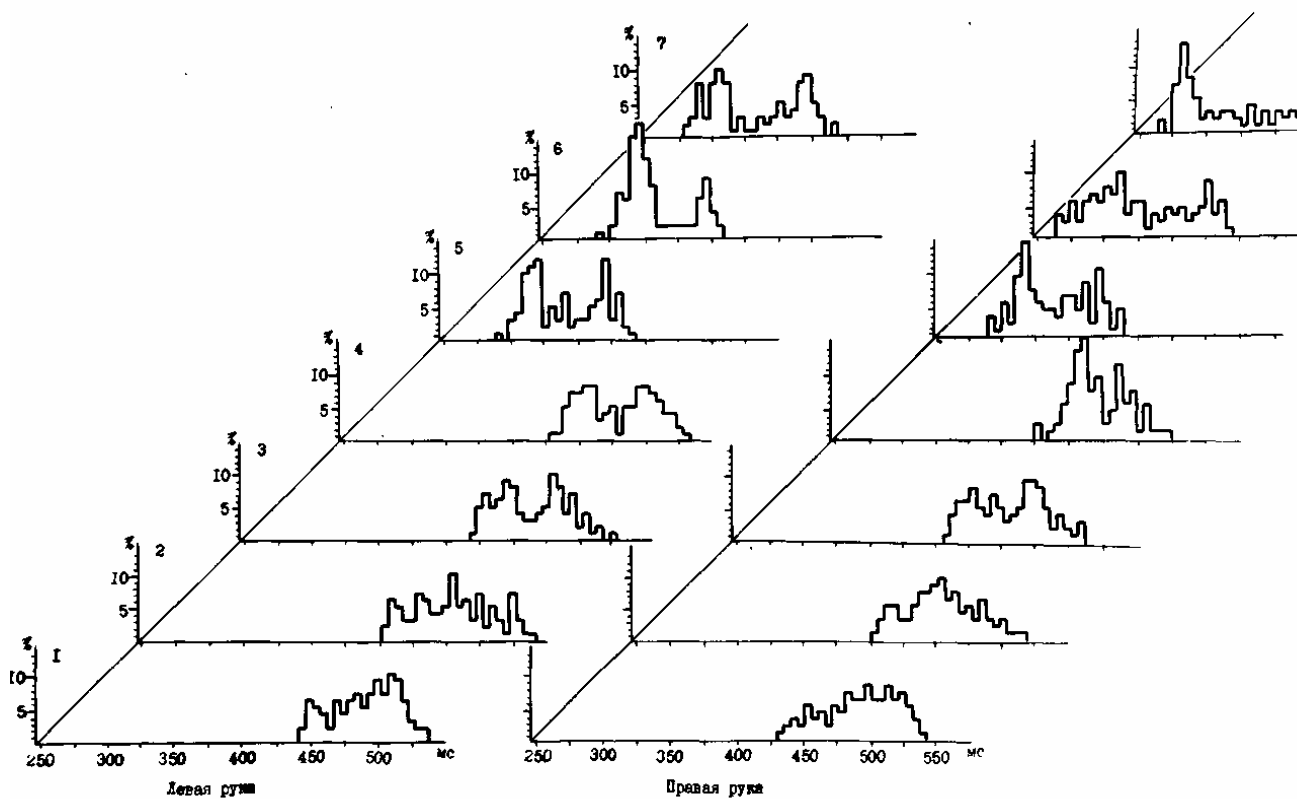


Рис. 8. Нормированные гистограммы распределения ЛП зрительно-моторных реакций испытуемых с парциальным (вверху) и односторонним (внизу)

доминированием мозга. Цифры слева соответствуют возрастным группам: 1 – 4 года, 2 – 5 лет, 3 – 6 лет, 4 – 7 лет, 5 – 15 лет, 6 – 18-20 лет, 7 – 21-30 лет.



Само по себе это различие еще не говорит о том, что межполушарная асимметрия формируется как результат обучения. Однако с возрастом формирование двух пиков в распределении ЛП реакций ведущей руки становится более четким. Следовательно, тренировка, частое использование одной руки в двигательных актах способствует появлению более коротких ЛП. Второй факт, который также подтверждает роль обучения в функциональной асимметрии полушарий, заключается в том, что коротколатентные ответы исчезают у испытуемых с развитием утомления (рис.9).

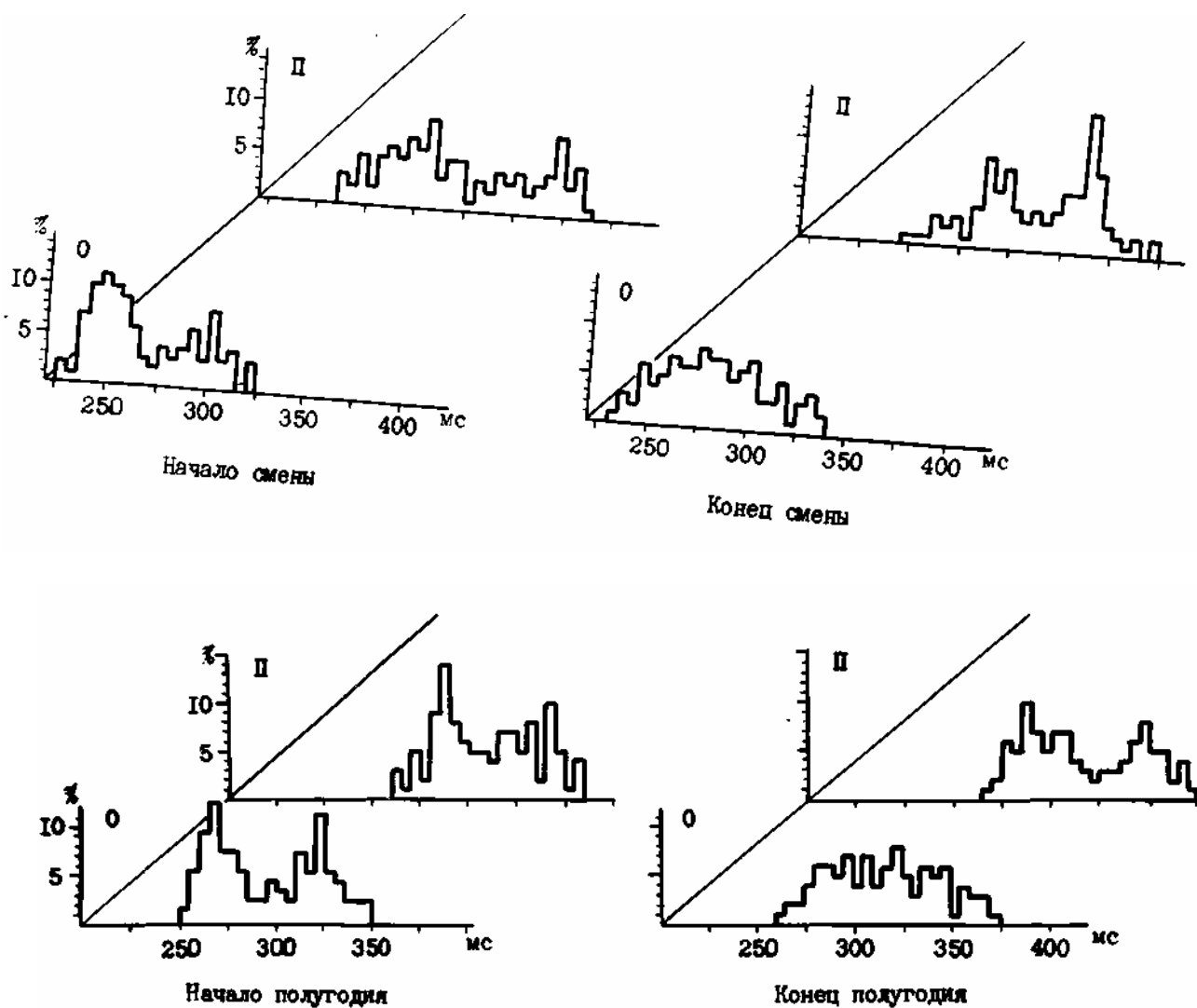


Рис.9. Нормированные гистограммы распределения ЛП зрительно-моторных реакций. Вверху: у испытуемых рабочих в начале и в конце смены. Внизу: у школьников в начале и конце полугодия. О – испытуемые с односторонним, П – парциальным доминированием мозга.

Известно, что условно-рефлекторная часть поведения более утомляема, чем, безусловно-рефлекторная, и что левое полушарие у человека преимущественно связано с процессами обучения. Отсюда появление коротких ЛП ответов, организуемых левым полушарием и исчезающих при утомлении, можно считать результатом обучения.

То, что межполушарная асимметрия обеспечивает большую быстроту выполнения зрительно-моторной реакции доминирующей руки, не означает, естественно, что этим исчерпывается ее функциональное значение. Еще одно из ее значений было выявлено при анализе ЭЭГ-активности симметричных систем мозга в динамике развития утомления.

Оказалось, что в обоих полушариях с ухудшением работоспособности испытуемых увеличивается α -индекс, удлиняются периоды α -волн, снижается возбудимость коры, межполушарная асинхронность колебаний α -ритма либо

значительно ослабевала, либо чрезмерно усиливалась. Высокая работоспособность, как правило, коррелировала с определенным, по-видимому, оптимальным для данного индивида уровнем межполушарной асинхронности.

В литературе [46, 44, 118] показано, что при утомлении усиливается межполушарная асимметрия активности.

В наших исследованиях утомление сопровождалось изменением уровня межполушарной асинхронности активности. Однако это изменение могло быть двунаправленным – в сторону усиления или в сторону ослабления. Противоречие в этом случае решается, видимо, тем, что для оптимальной работоспособности нужен и оптимальный уровень асимметрии идентичных систем разных полушарий. И действительно, снижение асимметрии или ее резкое увеличение приводят к росту относительного количества ошибок. Для нормальной работоспособности человека необходим определенный для данного индивида уровень асинхронности, а, следовательно, определенный уровень функциональной межполушарной асимметрии в активности симметричных пунктов полушарий головного мозга. Превышение или снижение этого уровня нарушает работоспособность.

Развитие исследований межполушарного взаимодействия и распределения функций между полушариями головного мозга показало, что доминирование левого полушария у человека не является полным. Так, например, пространственный анализ зрительных сигналов обеспечивается в основном корой правого полушария. Выявлено множество функций, преимущественно организуемых либо левым, либо правым полушарием [115, 117, 121]. Эти факты позволили сформулировать представление о парциальном доминировании, т.е. превалировании полушария в организации одной функции и недоминировании его в организации другой.

И у детей и у взрослых межполушарная асимметрия в покое выражена слабее, чем при умственной деятельности. У здорового взрослого человека в состоянии покоя межполушарная асимметрия сглаживается, сигнал к работе и любая ориентировочная реакция увеличивают ее, а монотонная работа – уменьшает. При решении арифметических задач амплитуда колебаний ЭЭГ-активности снижалась в левом полушарии, оставаясь без изменений в правом [108]. Предъявление вербальной информации вызывают более выраженную депрессию α -ритма в левом полушарии мозга. Характер межполушарного взаимодействия зависит от специфики задачи: при решении логических задач фокус изменения α -активности у правшей отмечается в левой лобно-височной области, а при слежении за световым сигналом – в симметричных затылочных областях [84].

Исследования показывают, что у детей правое полушарие более активно, чем у взрослых, участвует во всех видах умственной деятельности [50, 94].

Проблема парной деятельности мозговых полушарий интересна также с точки зрения их взаимодействия при разных функциональных состояниях человека и на различных фазах работоспособности. Электрографические исследования Л.П Павловой и др., [75] свидетельствуют о различной динамике межполушарных отношений в процессе развития утомления. По данным Г.А. Сергеева и сотрудников [84] при развитии умственного утомления фокус максимальной активности смещается в правое полушарие мозга. Аналогичные данные приводятся в работе Е.Б. Сологуб [88] при мышечных нагрузках: при вработывании и утомлении «меченные» ритмы регистрируются в правом, а в период высокой работоспособности – в левом полушарии мозга.

У лиц с высоким уровнем интеллекта средняя частота ЭЭГ в лобных и теменных областях выше, чем у людей с обычным уровнем интеллекта.

Таким образом, в настоящее время исследованы некоторые электрографические проявления межполушарной асимметрии у человека, однако вопросы, связанные с ее значением при разных формах деятельности человека, в процессах связанных с обучением, а также вопросы развития асимметрии в онтогенезе остаются далеко не решенными.

Несмотря на факты, свидетельствующие о существовании различий в функциональной организации полушарий [26, 57, 69] в литературе встречается мало работ, в которых исследуются особенности пространственно-временной организации ЭЭГ-активности в зависимости от профиля латеральной организации (ПЛО) мозга человека. В литературе принято выделять 3 основных вида ПЛО: правый, левый и смешанный [26].

В нашей работе исследовались характеристики α -ритма симметричных областей мозга в динамике зрительного сканирования у правшей с ведущим правым (одностороннее доминирование) и левым (парциальное или смешанный тип доминирования) глазом. Обнаружено, что у большинства правоглазых правшей (ПП) альфа индекс в исходном фоновом состоянии был выше в затылочных и двигательных зонах коры правого полушария мозга. В процессе развития утомления отмечалось возрастание α -индекса в левом полушарии мозга и изменение асимметрии α -волн, свидетельствующее о снижении уровня возбудимости в обоих полушариях мозга. Параллельно отмечалась синхронизация активности симметричных зон коры и снижение эффективности зрительного сканирования. При этом периоду необнаружения сигнала соответствовало ослабление возбудительного процесса в коре.

Таким образом, асинхронность в активности мозговых полушарий является необходимым условием высокой работоспособности человека.

У правшей с ведущим левым глазом (парциальное доминирование) величины α -индекса в обоих полушариях в исходном состоянии были близкими и недостоверно изменялись в динамике зрительного сканирования.

Показатели возбудимости и асинхронность колебаний ЭЭГ в группе с парциальным доминированием была ниже, чем в группе с односторонним мозговым доминированием.

Исследование показателей спектральной мощности фоновой ЭЭГ в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами у испытуемых с разным ПЛО показало, что межгрупповые различия спектров мощности ЭЭГ отмечаются в левом полушарии мозга. Так у испытуемых с парциальным доминированием мощность Δ -активности в левой лобной коре (F3) в два раза выше, чем у лиц с односторонним левополушарным типом доминирования (праволатеральным ПЛО). Статистически достоверные различия спектральной мощности ЭЭГ отмечались и в альфа диапазоне: средняя мощность α -ритма в левом теменном отведении была ниже у «левополушарных» испытуемых по сравнению с этим же показателем у испытуемых с парциальным доминированием. В спокойном состоянии отмечались также различия пространственных характеристик ЭЭГ. Внутриполушарная когерентность была выше у испытуемых с парциальным доминированием, а межполушарная – у лиц с односторонним левополушарным доминированием (рис. 10).



Рис.10. Усредненные значения функции когерентности фоновой ЭЭГ испытуемых с односторонним (толстая линия) и парциальным (тонкая линия) доминированием мозга. Статически значимые различия отмечены звездочками.

Таким образом, в состоянии спокойного бодрствования отмечается более высокий уровень активации левого полушария мозга испытуемых с

праволатеральным ПЛО по сравнению с лицами со смешанным ПЛО. У последних за счет более мощных внутрислошарных связей полушария функционируют независимо друг от друга, в то время как у праволатеральных испытуемых межполушарное взаимодействие протекает на более высоком уровне, что может способствовать их объединению в единую интегрированную систему.

Динамика ЭЭГ показателей симметричных зон коры головного мозга человека в процессе интеллектуальной деятельности.

Исследовались показатели ЭЭГ и усредненных зрительных ВП (УЗВП) в процессе зрительного распознавания вербальной (слова с пропущенными буквами) и образной (невербализуемые фигуры А.Р. Лурия) у испытуемых с односторонним и парциальным доминированием мозга. Вербальный и пространственный тесты предъявлялись испытуемым на карточках на фоне световых вспышек. УЗВП служили индикатором уровня активации мозга (по показателям их блокирования в процессе вербальной и образной интеллектуальной деятельности по сравнению с состоянием спокойного бодрствования с открытыми глазами). В исследовании принимали участие 22 студента Ростовского государственного университета в возрасте от 20 лет.

Предварительно все испытуемые проходили психометрическое обследование, включающее регистрацию времени простой и сложной реакции на зрительные и слуховые раздражители, критической частоты слияния мельканий (КЧСМ), частоты теппинга правой и левой рукой.

Анализ данных психометрического обследования выявил преимущество в скорости сенсомоторных реакций и показателей подвижности структур зрительной и двигательной сенсорных систем у испытуемых с односторонним левополушарным типом доминирования мозга по сравнению с лицами с парциальным мозговым доминированием.

Сравнение амплитудно-временных характеристик УЗВП показало, что у испытуемых с парциальным доминированием в процессе интеллектуальной деятельности УЗВП блокируются в обоих полушариях мозга независимо от характера деятельности (вербальная или образная). У лиц с односторонним левополушарным доминированием мозга в процессе интеллектуальной деятельности УЗВП блокировались в меньшей степени, чем у испытуемых с парциальным доминированием, причем блокада УЗВП была более выражена преимущественно в левом полушарии мозга, что указывает на его преимущественную активацию при зрительном распознавании вербальной и образной информации. Качество деятельности, оцениваемое по количеству

ошибок, было выше у испытуемых с односторонним доминированием, чем у лиц с парциальным доминированием.

То есть, одностороннее левополушарное доминирование мозга обеспечивает более высокую скорость и безошибочность интеллектуальной деятельности испытуемых. Это преимущество, по-видимому, базируется на формировании асимметричного состояния мозговой активности (левополушарной активации) в процессе зрительного распознавания слов и фигур. Симметричная активация мозговых полушарий испытуемых с парциальным доминированием, вероятно, оказывает отрицательное влияние на скорость и качество деятельности испытуемых.

Анализ спектральных и пространственных характеристик ЭЭГ симметричных лобных (F3, F4), центральных (C3, C4), теменных (P3, P4), затылочных (O1, O2) и височных (T3, T4) отведений показал, что у “левополушарных” испытуемых с правым профилем ПЛО при распознавании слов активируются преимущественно лобная кора левого полушария, а у испытуемых с парциальным доминированием – его затылочные области, а активация лобных зон коры осуществляется симметрично.

У лиц с правым ПЛО при распознавании слов отмечался низкий уровень когерентности как внутри- так и межполушарной (рис. 11).

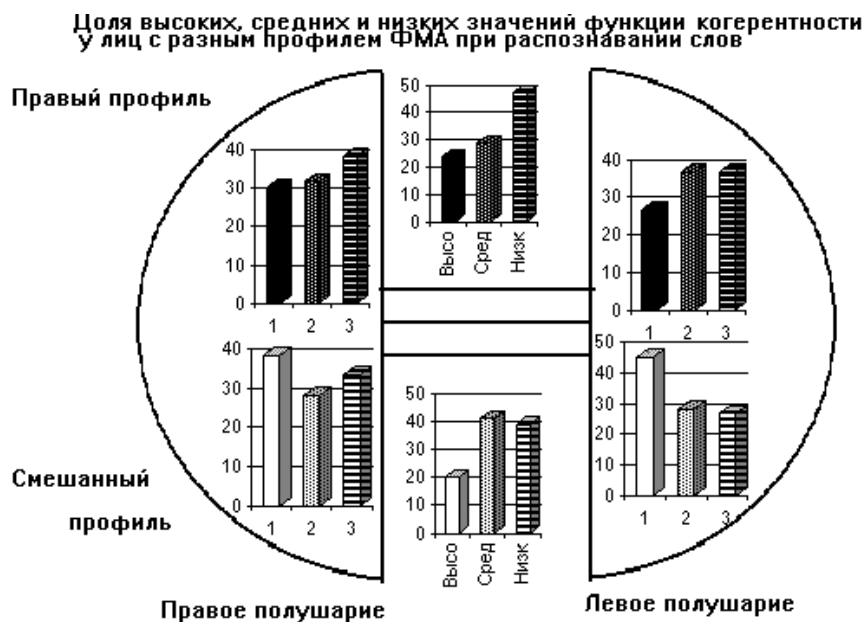


Рис. 11. Процентное соотношение высоких, средних и низких значений функции внутри- и межполушарной когерентности у испытуемых с

односторонним левополушарным (правый профиль ФМА) и парциальным (смешанный профиль ФМА) типами доминирования мозга.

У испытуемых с парциальным доминированием мозга в процессе вербальной деятельности отмечался высокий уровень внутрислоушарной когерентности при среднем уровне межполушарной когерентности биопотенциалов мозга. Последнее, по данным литературы [31], может служить указанием на параллельное участие мозговых полушарий в процессах вербальной деятельности у испытуемых с парциальным доминированием мозга.

Наиболее высокое качество гностической деятельности при распознавании невербализуемых фигур отмечалось у испытуемых со смешанным типом мозгового доминирования. Качество распознавания невербализуемых геометрических фигур испытуемых с праволатеральным ПЛО было достоверно ниже, чем у лиц с парциальным доминированием. Испытуемые с односторонним правополушарным доминированием обнаруживали наихудшие показатели при распознавании невербализуемых фигур (рис.12).

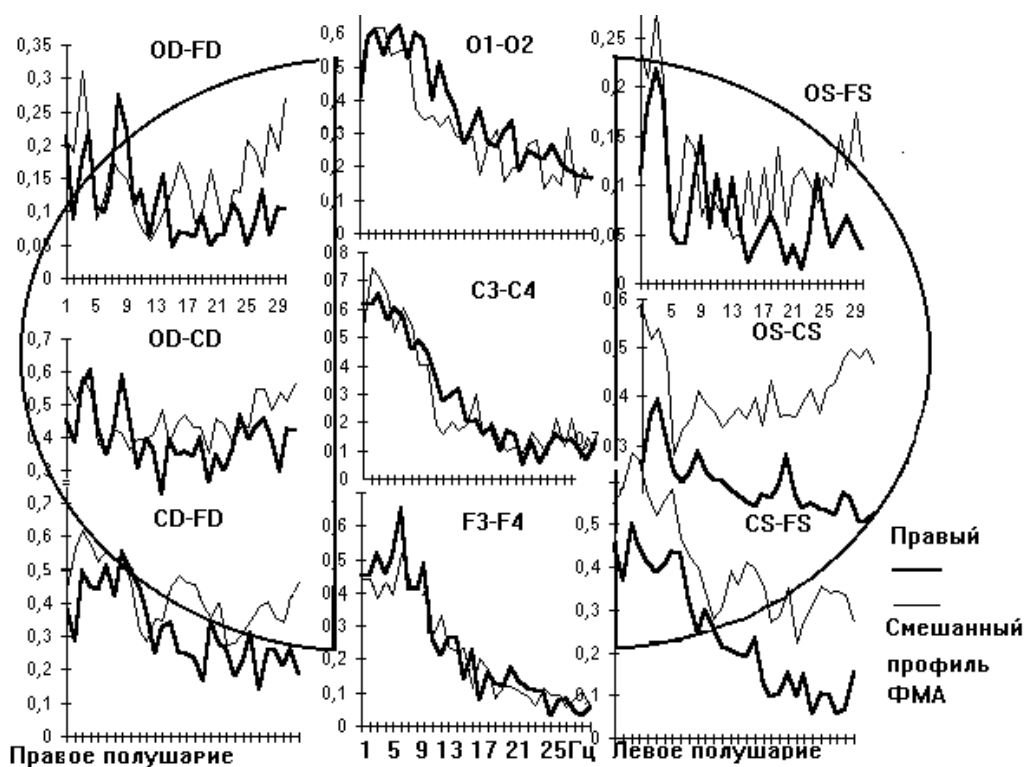


Рис.12. Усредненные значения функции когерентности ЭЭГ для испытуемых с односторонним и парциальным типами мозгового доминирования. Различия статистически значимы для отведений CS-FS, OS-CS, OS-FS, O1-O2, OD-FD, OD-CD, CD-FD.

Анализ спектров мощности ЭЭГ при эффективном и неэффективном зрительном распознавании выявил достоверные различия спектральных характеристик ЭЭГ в ситуации успешного и неуспешного зрительного распознавания у всех обследованных испытуемых независимо от их ПЛО. Эти различия проявлялись в изменении ритмических составляющих ЭЭГ. В ситуации успешного распознавания предъявляемых фигур спектры ЭЭГ были более сглажены. В ситуации, когда опознать эталонную фигуру среди тестовых испытуемому не удалось, в спектрах ЭЭГ появлялись дополнительные пики в диапазонах θ -, α -, а иногда и β - частот. (рисунок 13).



Рис. 13. Спектры мощности ЭЭГ правой затылочной области коры при эффективном и неэффективном зрительном распознавании.

Пояснения в тексте.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в ситуации неуспешного зрительного распознавания предъявляемых зрительных стимулов имело место снижение уровня активации коры больших полушарий по сравнению с ситуацией эффективного распознавания фигур. Электрографические показатели в этом состоянии отражали усиление активности синхронизирующих систем мозга, что проявляется в появлении дополнительных пиков в спектрах мощности ЭЭГ преимущественно в диапазонах α - и θ - частот.

Основные различия пространственно-временной организации ЭЭГ при зрительном распознавании геометрических фигур заключались в более высоком уровне психоэмоционального напряжения в процессе зрительного распознавания образной информации: в лобных зонах коры правого полушария мощность медленных ритмов была выше у лиц со смешанным

ПЛО мозга по сравнению с испытуемыми с правым ПЛО как при успешном, так и при неуспешном зрительном распознавании, а также более высоких значениях внутрислоушарной когерентности во время распознавания зрительной информации у лиц со смешанным типом мозгового доминирования по сравнению с односторонним левослоушарным доминированием мозга (рисунок 4).

Поскольку правые лобные зоны коры относят к зонам, связанным с генерацией эмоций и, в частности, отрицательных эмоций, то наблюдаемые различия могут, с нашей точки зрения, отражать различия эмоционального статуса испытуемых с разным ПЛО мозга. Повышенный эмоциональный статус испытуемых со смешанным ПЛО находит свое отражение в более высокой активации у них эмоциогенных структур, в первую очередь структур лимбической системы, что выражается в повышенной мощности у этих испытуемых медленноволновой части спектра по сравнению с "левослоушарными" испытуемыми с правым ПЛО. При распознавании невербализуемых фигур более высокие значения внутрислоушарной когерентности отмечаются у лиц со смешанным доминированием полушарий по сравнению с односторонним как в передних, так и задних отделах левого полушария мозга.

Межполушарная когерентность, напротив, более высокая у лиц с левослоушарным доминированием в зрительных областях коры, что может указывать на более тесное взаимодействие у них этих областей по сравнению с испытуемыми со смешанным типом мозгового доминирования. По-видимому, эти различия обуславливают индивидуальную стратегию зрительного опознания у лиц с разным типом мозгового доминирования, и лежат в основе наблюдаемых различий качества их деятельности.

Значение профиля латеральной организации мозга в процессах адаптации

Индивидуальные особенности функциональной межполушарной асимметрии мозга человека (ПЛО) тесно связаны с процессами адаптации организма в системе человек - среда. Показано, что адаптация к физическим и психическим стрессирующим факторам, тип вегетативной регуляции, «физиологическая цена» интеллектуальной деятельности, уровень работоспособности, утомления различны у лиц с разным профилем асимметрии мозга [7, 26, 40, 58, 59].

Освоение и использование спортивных двигательных действий, а также эффект специальной тренировки, возникающий у человека в процессе спортивной деятельности, обусловлены особенностями его морфо-функциональной организации, среди которой одно из главных мест принадлежит билатеральной асимметричности двигательного аппарата. Теоретический и практический аспект использования знаний об асимметриях функции парных органов человека в спорте наиболее полно обсуждается в исследованиях В.М. Лебедева [88], подчеркивающего необходимость их учета в «решении вопросов физиологии спорта. Возможность такого подхода диктуется самой природой человеческого организма, а необходимость - еще далеко не выясненным значением этого явления в практике спорта». Данные литературы по этому вопросу свидетельствуют, что моторная асимметрия, с одной стороны, связана со спецификой конкретного вида спорта, а с другой стороны, ее динамика отчетливо проявляется в зависимости от уровня подготовленности, стажа занятий и других факторов [39].

Исследовалась взаимосвязь индивидуальных особенностей межполушарной асимметрии мозга человека (ПЛО) и способности организма адаптироваться к физическим нагрузкам различного уровня по показателям регуляции сердечного ритма. В исследовании принимали участие студенты, регулярно не занимающиеся спортом в количестве 30 человек и студенты института физкультуры - 30 человек, в числе последних группа спортсменов высшей квалификации - мастеров спорта международного класса (10 человек).

Анализ ПЛО у обследуемых групп испытуемых: студентов РГУ, студентов ИФК и мастеров спорта показал, что по таким показателям зрительно-моторной асимметрии как ведущая рука, ведущее ухо и ведущий глаз, наиболее выраженной правосторонней латерализацией обладали мастера спорта, а наименее выраженной - студенты ИФК. Среднее положение по этим показателям занимали студенты-биологи, регулярно не занимающиеся спортом. Исследование особенностей ФМА мозга студентов, регулярно не занимающихся спортом, физкультурников и мастеров спорта показало, что большинство обследованных студентов имели правый или преимущественно правый профиль функциональной межполушарной асимметрии. У мастеров спорта зрительно-слухо-моторная асимметрия была наиболее высокой.

Студенты ИФК имели минимальную степень латерализации функций по сравнению с другими обследуемыми.

Исследование показателей регуляции сердечного ритма у этих групп студентов показало, что доля нормальных показателей суммарного эффекта регуляции (нормосистолия) была максимальной у студентов ИФК и минимальной у мастеров спорта. Функция автоматизма сердца также была максимально близка к норме у студентов ИФК. Среди студентов, не занимающихся спортом, почти у половины испытуемых этот показатель отличался от нормы (чаще всего для них была характерна тахикардия). У мастеров спорта в 50% случаев отмечалась брадикардия, что типично при больших физических нагрузках. По показателю устойчивости регуляции сердечного ритма лидировали мастера спорта. По-видимому, увеличение этого показателя у мастеров спорта отражает долгосрочные адаптивные сдвиги в организме при усиленных тренировках.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что оптимальное состояние регуляции ритма сердца связано с умеренными физическими нагрузками. Интенсивные физические нагрузки у мастеров спорта вызывают развитие одних механизмов регуляции за счет других. Отсутствие физических нагрузок приводит к выраженным нарушениям регуляции ритма сердца в виде тахикардии в состоянии покоя, а также наличию дисрегуляции центрального типа, что характерно для студентов, подверженных значительным интеллектуальным нагрузкам и не занимающихся спортом. У студентов ИФК и мастеров спорта в результате адаптации к физическим нагрузкам развивается брадикардия и умеренная синусовая аритмия. Эти изменения могут отражать динамику адаптационных процессов в ходе тренировок и зависят от их интенсивности.

Важным показателем регуляции сердечного ритма является баланс вегетативных систем и связанный с ним вегетативный тонус. Анализ полученных результатов показал, что для большинства студентов ИФК была характерна нормотония, т.е. сбалансированность систем, управляющих работой сердца. Минимальное количество нормотоников отмечалось среди мастеров спорта (юношей и девушек). Студенты РГУ занимали по этому показателю среднее положение, среди них преобладали симпатотоники. В группе мастеров спорта отмечалась тенденция к преобладанию ваготоников, что может быть связано с долговременными адаптационными сдвигами в организме при больших и систематических физических нагрузках. Необходимо отметить, что вегетативный тонус у девушек был ниже, чем у юношей во всех обследуемых группах, что может быть связано с половыми различиями гормонального статуса испытуемых.

Другим важным показателем адаптационных возможностей и резервов организма является его реакция на нагрузку, которая является важным показателем состояния регуляторных систем организма в целом, а также их резервов и функциональных возможностей. В нашей работе в качестве нагрузки использовалась ортостатическая проба (переход из положения «лежа» в положение «стоя»).

Доля испытуемых с нормальной реакцией на нагрузку была наиболее высокой среди мастеров спорта (юношей и девушек) и студентов ИФК. Среди студентов, не занимающихся спортом, только половина девушек и 40% юношей обладали нормальной реактивностью, а у остальных реакция на ортостаз была либо избыточной, либо недостаточной. Причем среди студентов, не занимающихся спортом, в целом преобладали лица с повышенной реакцией на нагрузку, что может быть связано с недостаточной тренированностью организма, ограниченностью его функциональных резервов.

Таким образом, проведенное исследование показало, что оптимальное состояние организма обследуемых и их адаптационных резервов и возможностей коррелирует со смешанным типом доминирования мозговых полушарий. При больших физических нагрузках усиливается латерализация одних систем за счет других. Отсутствие физических нагрузок при интенсивной умственной деятельности приводит к усилению правосторонней асимметрии и активации симпатического и центрального контуров регуляции ритма сердца, что снижает функциональные резервы и возможности организма.

Список литературы

- 1.Абрамян Л.А. Принцип симметрии и диалектика. // Известия АН АрмССР, 1961, №1. С. 3-12.
- 2.Абуладзе К.С. К вопросу о функции парных органов. // М.: Медгиз, 1961. 104с.
- 3.Адрианов О.С. Об особенностях структурной организации функциональной межполушарной асимметрии мозга. // Взаимоотношения полушарий мозга: Материалы всесоюзн. конф. Тбилиси, 1982. С.147.
- 4.Адрианов О.С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М.: Медицина. 1976. 176с.
- 5.Алферова В.В., Горев А.С., Дубровинская Н.В. Возрастные особенности и нейрофизиологические механизмы произвольной регуляции внимания. // Новые исследования по возрастной физиологии. М.: Изд. АПН СССР. 1982, №1 (14). С.7-10.
- 6.Ананьев Б.Г. Билатеральное регулирование как механизм поведения. // Вопросы психологии. 1963, №5. С.83-98.
- 7.Аршавский В.В. Межполушарная асимметрия в системе поисковой активности. // Автореф. дисс. докт. биол. наук. Л., 1990. 41с.
- 8.Багдонас А.П., Полянский В.Б., Соколов Е.Н. Участие нейронов зрительной коры кролика в условном рефлексе на время. // Ж. высш. нервн. деят. 1968, т.18, №5. С.791-798.
- 9.Балонов Л.Я., Деглин В.Я. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. // Л.: Наука. 1976. 218с.

10. Батуев А.С., Куликов Г.А., Каменская В.Г., Футер Л.И. кодирование биологической значимости звукового сигнала в коре мозга кошки. // Проблемы нейрокибернетики. Нейрофизиологические аспекты. Ростов-на-Дону. 1978. С.13-15.
11. Батуев А.С. Принципы конвергенции и доминанты. // Физиол. ж. СССР. 1976, т.62, №6. С.817-824.
12. Батуев А.С., Верещагина Е.М., Пирогов А.А. Особенности функциональных взаимоотношений парных отделов специфических и ассоциативных систем мозга животных. // Вестник Ленинградского ун-та. 1975, №3. С.60-67.
13. Бетелева Т.Г. Участие проекционной и непроекционной областей коры в сенсорном анализе у детей 3-10 лет. // Физиология человека. 1980, т.6, №5. С. 776-783.
14. Бетелева Т.Г., Дубровинская Н.В., Фарбер Д.А. Сенсорные механизмы развивающегося мозга. // М.: Наука. 1977. 176с.
15. Бехтерева Н.П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. //Л.: Медицина. 1974. 151с.
16. Бианки В.Л. Эволюция парной функции мозговых полушарий. // Л.: Изд. Ленинградского университета, 1967. 260с.
17. Бианки В.Л., Удалова Г.П., Михеев В.В. Полушарная специализация у крыс при дифференцировании зрительных стимулов. // Ж. высш. нервн. деят., 1981, т.31, вып.1. С. 180-182.
18. Бианки В.Л. Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных. // Ж. высш. нервн. деят., 1979, т.29, №2. С. 295-303.
19. Бианки В.Л., Абдурахимов А.С. Взаимодействие симметричных кортикальных доминант, сформированных при одновременной двусторонней поляризации. // Ж. высш. нервн. деят., 1980, т.30, №1. С.88-96.
20. Бианки В.Л., Курочкин В.А. Анализ межполушарных взаимоотношений в зрительной коре кошек на основании закона контрастного восприятия света. // Ж. высш. нервн. деят. 1975, т.25, №6. С.1061-1067.
21. Бианки В.Л., Филиппова Е.Б. Бинокулярное взаимодействие в парастриарной коре крыс при изменении интенсивности одного из монокулярных стимулов. // Нейрофизиология. 1973, т.5, №2. С.128-132.
22. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. // Л.: Наука. 1989. 264с.
23. Бианки В.Л., Харитонов Е.В., Шрамм В.А. Асимметричность фокуса максимальной активности транскаллозальных ответов. // Физиол. ж. СССР. 1978, т.64, №7. С.897-904.
24. Брагин А.М. Влияние одностороннего выключения коры больших полушарий головного мозга кошек на тонические и фазные инструментальные рефлексy в условиях переключения. //

Взаимоотношения полушарий мозга: Мат-лы Всесоюзной конференции. Тбилиси, 1982. С.15.

25. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональные асимметрии человека. // М.: Медицина, 1981. 288с.
26. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональные асимметрии человека. // М.: Медицина, 1988, 240 с.
27. Бусель Б.И. Реакции нейронов зоны С1 при оборонительном условном рефлексе на звук. // Нейрофизиология. 1975, т.7, №2. С.126-133.
28. Вайткявичус Г.Г., Соколов Е.Н., Фомин С.В., Блознялис М.О. О принципах максимальной чувствительности в системах детекторов. // Биофизика. 1974, т.19. С.154-161.
29. Василевский Н.Н. Нейрональные механизмы коры больших полушарий. // Л.: Медицина. 1968. 191с.
30. Васильева О.Н. Совершенствование физиологического механизма управления точностными движениями у детей. // Физиология развития человека. Тезисы II Всесоюзн. конф. М. 1981. С.214.
31. Вольф Н.В. Функциональная организация процессов полушарной обработки речевой информации. // Автореф. докт. дисс., Новосибирск, 1997. 34с.
32. Генкин А.А. Об асимметрии длительности возрастающих и убывающих фаз электроэнцефалограмм задних отделов головного мозга здорового человека. // Докл. Акад. пед. наук РСФСР, 1962, №4. С.99-102.
33. Глезер В.Д., Дудкин К.Н., Иванов В.А., Кульков А.П. О кодировании сигналов нейронами зрительной коры. // Исследование принципов переработки информации в зрительной системе. Л.: Наука. 1970. С.86-94.
34. Голиков Н.В. Электрическая активность головного мозга и ее зависимость от функционального состояния нервной системы. // Уч. зап. ЛГУ. Серия биол. наук. 1950. Т.22. С.202-228.
35. Громбах С.М. Принципы возрастной периодизации в гигиене детей и подростков. // Биологический возраст и возрастная периодизация. М.: 1978. С.5
36. Дарвей Б., Смык К. Межполушарная асимметрия амплитуды – ритма в электроэнцефалографической записи и проблема доминантности полушарий мозга. // Вопросы психологии. 1972, №3. С. 149-154.
37. Денисова З.В., Брендстед А.Н., Тараканов П.В. Межполушарная асимметрия тета-активности у детей при эмоциональных нагрузках. // Ж. высш. нервн. деят. 1978, т.28, №1. С.169-171.
38. Дубровинская Н.В. Формирование процессов активации коры головного мозга у детей по данным ЭЭГ. // Физиология человека. 1983, т.9, №1. С.33-42.
39. Ермаков П.Н. Психомоторная активность и функциональная асимметрия мозга. // М.: Изд. МГУ. 1988. 166с.

40. Ефимова И.Е., Хомская Г.Д. Межполушарная асимметрия функций и вегетативная регуляция при интеллектуальной деятельности // Физиология человека. 1990, №5. С.147-154.
41. Заркешев Э.Г. Нейронные механизмы корковой интеграции. // Л.: Наука. 1980. 144с.
42. Заркешев Э.Г. Нейронные механизмы корковой интеграции. // Автореф. дисс. докт. мед. наук. Ленинград. 1982. 40с.
43. Иваницкий А.М. Кортикальный синтез и две информационные системы мозга. // Ж. высш. нервн. деят., 1973, т.23, №2. С.375-383.
44. Караджов К.В. Исследование электрофизиологических показателей при различных видах умственной деятельности и развитии утомления. // Автореф. дисс. канд. мед. наук. М. 1976. 24с.
45. Карпинская Р.С. Идея сохранения и принцип симметрии в современной биологии. // Принцип симметрии. Историко-методологические проблемы. М.: Наука, 1978. С.303-318.
46. Касьянов В.М., Хан А.Б. влияние учебных занятий на согласованность в работе больших полушарий головного мозга школьника. // Детский организм и среда. М. 1973. С.19-33.
47. Книпст И.Н., Курова Н.С., Кориневский А.В. Динамика топограмм потенциалов и функциональное состояние коры больших полушарий. // М.: Наука. 1982. 166с.
48. Книпст И.Н. Биоэлектрическая активность разных уровней коры головного мозга при выработке оборонительного условного рефлекса на неритмические раздражения у кроликов. // Труды Института ВНД. Серия физиол. 1958. т.3. С.59-67.
49. Книпст И.Н., Кориневский А.Б., Курова Н.С. Динамика пространственных соотношений биопотенциалов коры больших полушарий. // М.: Наука. 1976. 248с.
50. Князева М.Г. Межполушарная асимметрия альфа-ритма ЭЭГ в процессе когнитивной деятельности различной успешности. // Физиология человека, 1991, т.17, вып.5. С.50-60.
51. Кок Е.П. (1967) Общее и различное в высших функциях симметричных отделов правого и левого полушарий мозга. // Физиология человека. 1975, т.1, №3. С.427-439.
52. Колесов Д.В., Чемоданов В.И., Сельверова Н.Б. Система гипофиз-гонады в период полового созревания у мальчиков. // Новые исследования в возрастной физиологии. 1980, №1. С.72.
53. Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий и эмоции. // Взаимоотношения полушарий мозга: Материалы Всесоюзн. конфер. Тбилиси. 1982. С.40.
54. Костюк П.Г. Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. // М.: Медицина. 1965. С.28-34
55. Кратин Ю.Г., Зубкова Н.А., Лавров В.В., Рассказовский С.П. Электрические реакции мозга кошки при дифференцировании световых стимулов. // Ж. высш. нервн. деят., 1975, т.25, №6. С.1203-1210.

56. Кратин Ю.Г. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы. // Л.: Наука. 1967. 257с.
57. Кроль В.М., Специфика работы зрительных механизмов правого и левого полушарий мозга человека. // Ж. высш. нервн. деят., 1995, т.5, вып.6. С.1075-1084.
58. Кураев Г.А. Функциональная асимметрия коры мозга и обучение. // Ростов-на-Дону, Изд. Ростовского унив., 1982. 158с.
59. Кураев Г.А., Соболева И.В. Функциональная межполушарная асимметрия мозга и проблемы валеологии. // Валеология, 1996, №2. С.29-34.
60. Лавров В.В. Взаимодействие анализирующей и активирующей систем мозга кошки при анализе условных световых сигналов. // Автореф. дисс. канд. биол. наук // Ленинград, 1978. 23с.
61. Лебедев Б.А. К вопросу о парной работе больших полушарий мозга у человека. // Ж. высш. нервн. деят. 1954, т.4, №4. С.474-481.
62. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б. Асимметрия полушарий головного мозга с точки зрения опознания зрительных образов. // Сенсорные системы. Зрение. Л.: Наука. 1982. С.76-92.
63. Ливанов М.Н. О замыкании условных связей. // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. // М.: Изд. АН СССР. 1962. С.174-186.
64. Ливанов М.Н. Пространственная организация процессов головного мозга. // М. Наука, 1972. 182с.
65. Лурия А.Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. // М.: Изд. Московского унив., 1962. 432с.
66. Макаров Ф.Н. Комиссуральные связи двигательной коры у некоторых млекопитающих. // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1969, т.5, №5. С.507-512.
67. Макарова И.А. Характеристика асимметрии в двигательной коре мозга кошек. // Научные доклады высшей школы. Биол. н. 1979, 38. С.62-69.
68. Матова М.Л. Формирование асимметрии и симметрии зрительного восприятия в процессе практической деятельности человека. // Вопросы психологии. 1980, №1. С.64-72.
69. Меерсон Я.А. Проявление функциональной асимметрии полушарий головного мозга в осуществлении зрительно-гностических функций. // Физиология человека, 1996, т.22, №3. С.52-58.
70. Мнухина Р.С., Самойлова Л.А. К вопросу о механизме тормозящего влияния аминазина на замыкательную функцию коры. // Докл. АН СССР. 1970, т.191, №1. С.253-256.
71. Мосидзе В.М., Рижинашвили Р.С., Самадашвили У.В., Турашвили Р.Т. Функциональная асимметрия мозга. // Тбилиси: Мецниереба, 1977. – 120с.

72. Мосидзе В.М., Эзрохи В.Л. Взаимоотношения полушарий мозга. // Тбилиси: Мецниереба. 1986. 160с.
73. Наумова Т.С. Электрофизиологический анализ механизмов формирования условного рефлекса. // Л.: Медицина. 1968. 232с.
74. Овчинников Н.Ф. Симметрия – закономерность природы и принцип познания. // В кн.: Принцип симметрии. Историко-методологические проблемы. М.: Наука, 1978. С.5-46.
75. Павлова Л.П. Точилон К.С. К электроэнцефалографической характеристике парной работы больших полушарий человека при мышечной работе. // Физиол. ж. СССР. 1960, т.46, №7. С.777-785.
76. Печенкин А.А. Симметрия и структура познания. // Принцип симметрии. Историко-методологические проблемы. М.: Наука, 1978. С.89-121.
77. Подвигин Н.Ф., Куперман А.М., Миртов В.К., Чуева И.В. Описание изображений рецептивными полями сетчатки и наружного коленчатого тела кошки. // Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону: РГУ. 1976. с.131.
78. Полюхов А.М. Моторная асимметрия мозга в позднем онтогенезе. // Ж. физиол. человека. 1982, т.8, №1. С.162-163.
79. Пятигорский Б.Я. Взаимодействие афферентных и нисходящих систем потоков на нейронах дорсального спинно-мозжечкового тракта. // Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л.: Наука. 1974. С.93-99.
80. Рабинович М.Я. Электрофизиологический анализ активности различных слоев коры больших полушарий при формировании условного рефлекса. // Ж. высш. нервн. деят., 1961. т.11, №3. С.463-468.
81. Рабинович М.Я. Нейрофизиология условной связи. // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М.: Наука. 1973. С.95-114.
82. Сачков Ю.В. Развитие представлений физики об элементарных объектах в свете идей симметрии. // Вопросы философии, 1963, №2. С. 121-139.
83. Семенова Л.К. Развитие эндокринной системы у детей от рождения до 7 лет. // Биологический возраст и возрастная периодизация. М. 1978. С.96-101.
84. Сергеев Г.А., Павлова Л.П., Романенко А.Ф. Статистические методы исследования электроэнцефалограммы человека. //Л.: Наука. 1968. С.47-122.
85. Силаков В.Л. Регуляция центральных механизмов зрения. // Л.: Наука. 1982. 187с.
86. Симмерницкая Э.Г. Доминантность полушарий. // М.:Изд. МГУ. 1978. 95с.

87. Сметанкин Г.Н. Включение во временную связь нейронов зрительной и ассоциативной областей коры полушарий кошек. // Ж. высш. нервн. деят. 1970, т.20, №4. С.563-569.
88. Сологуб Е.Б. Электрическая активность мозга человека в процессе двигательной деятельности. // Л.: Медицина. 1973. 247с.
89. Трауготт Н.Н. Выявление эволюционных закономерностей в картине тотального полушарного и очагового выключения коры головного мозга человека. // 6 научное совещание и симпозиум по эволюционной физиологии, посвященные 90-летию со дня рождения Л.А. Орбели. Л.: 1972. С.211-212.
90. Трауготт Н.Н. О механизмах нарушения памяти. Доклад на чтениях, посвященных памяти академика Л.А. Орбели 30 октября 1968г. // Л.: Наука. 1973. 23с.
91. Труш В.Д., Ливанов М.Н. Оценка функциональной значимости биоэлектрических показателей с помощью управляющей ЭВМ. // Статистическая электрофизиология. Вильнюс. 1968. Ч.1. С.552-567.
92. Урманцев Ю.А. О природе правого и левого (основы теории диссфакторов). // Принцип симметрии. М.: Наука, 1978. С. 180-195.
93. Ухтомский А.А. Собрание сочинений, в 6-ти томах. 1954. Т.4.
94. Фарбер Д.А. Системная организация интегративной деятельности в онтогенезе ребенка. // Физиология человека. 1979, т.5, №3. С.516-521.
95. Фарбер Д.А., Дубровинская Н.В. Биологическая надежность и формирование функций ЦНС. // Научное совещание и симпозиум по эволюционной физиологии, посвященные 90-летию со дня рождения Л.А. Орбели. Л. 1972. С.217.
96. Фишман М.Н., Труш В.Д., Марковская И.Ф. Спектрально-корреляционный анализ ЭЭГ детей в норме и при задержке психического развития. // Физиология человека. 1983, т.9, №1. С.75-82.
97. Хананашвили М.М., Заркешев Э.Г., Силаков В.Л. Проявление эффекта обусловливания (выработки «временной связи») на нейронах коры, изолированной от подкорковых влияний. // Физиол. ж. СССР. 1971, т.57, №3. С.490-495.
98. Хрипкова А.Г., Фарбер Д.А. Основные направления исследований физиологии развития ребенка. Итоги и перспективы. // Физиология человека. 1983, т.9, №1. С.3-17.
99. Чораян О.Г. Информационная оценка вызванных импульсных потоков нервных клеток. // Биологическая и медицинская кибернетика. Ч.3. Нейрокибернетика. М. 1974. С.190-192.
100. Чуприков А.П. Особенности моторного доминирования у психически больных. // Нервно-психические заболевания экзогенно-органической природы. М. 1975. С.209-218.

101. Швырков В.Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. // М.: Наука. 1978. 240с.
102. Швырков В.Б. Системная организация нейрофизиологических процессов в элементарном поведенческом акте. // Автореф. дисс. докт. мед. наук. М.: 1979. 38с.
103. Шевченко Д.Г. Активность нейронов зрительной коры в системных процессах смены поведенческих актов. // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука. 1982. С.371-381.
104. Шульговский В.В., Котляр Б.И. Динамика активности нейронов зрительной коры в процессе формирования условно-рефлекторной оборонительной доминанты. // Ж. высш. нервн. деят., 1968, т.28, №5. С.799-806.
105. Щербланова Л.И. Межполушарная асимметрия ЭЭГ-реакций головного мозга человека при мыслительной деятельности. // Основные проблемы общ. возрастн. и пед. психол. М.: 1978. С.27-33.
106. Broca P. Remarques sur le siege de la faculte du language articule. // Bull. Soc. Anthropol., 1861, v.6. P.18-23. (Цитировано по Бианки В.Л. Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных. // Ж. высш. нервн. деят., 1979, т. 29, № 2. С.295-303).
107. Bures J., Buresova O. (Буреш Я., Бурешова О. Межполушарная интеграция и механизмы памяти. // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М.: Наука. 1973. С. 213-226.
108. Butler S.R., Glass A. Asymmetries in the electroencephalogram associated with cerebral dominance. // Electroencephalogr. And Clin. Neurophysiol. 1974, v.36, №5. P.481-491.
109. Doty R., Nigrau N., Jamaga K. (Доти Р., Ниграу Н., Ямага К.) Односторонняя энграмма. // Основные проблемы электрофизиологии головного мозга. М.: Наука, 1974. С.171-178.
110. Gerstein G.L. Kiang N. An approach to the quantitative analysis of electrophysiological data from single neurons. // Biophys.J., 1960, №1. P.15-21.
111. Geschwind W. Specialization of the human brain. // Sci. Amer. 1979, v.241, №3. P.158-166.
112. Green P. Defective interhemispheric transfer in schizophrenia. // J. Abnorm. Psychol. 1978, v.87, №5. P.472-480.
113. Hecaen H. La symmetrie en neuropsychologie. // Totus homo. 1970, v.2, №1. P.8-15.
114. John E. (Джон Е. Статистическая теория обучения и памяти. // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М.: Наука. 1973. С.183-213).
115. Johnson R.C., Cole R., Bowers J., Foiles S., Nikaido A., Patrick J., Woliver R. Hemispheric efficiency in middle and later adulthood. // Cortex. 1979, v.15, №1. P.109-119.

116. Jones B., Santi A. Lateral asymmetries in visual perception with and without eye movements. // *Cortex*. 1978, v.14, №2. P.164-168.
117. Katz A. Cognitive arithmetic: evidence for right hemispheric mediation in an elementary component stage. *Quart. J. Exp. Psychol.* 1980, v.32, №1. P.69-84.
118. Kornfeld C., Beatty J. EEG spectra during a long-term compensatory tracking task. // *Bull. Psychonom. Soc.* 1977. v.10, №1. P.46-48.
119. Olds J., Disterhoft J., Segal M., Hornblith C., Hirsh R. Learning centers of rat brain mapped by measuring latencies of conditioned unit responses. *J. Neurophysiol.* 1972, 35. P.202-212.
120. Osborne K., Gale A. Bilateral EEG differentiation of stimuli. // *Bid. Psychol.* 1976, v.4, №5. P.185-196.
121. Polich J.M. Left hemisphere superiority for visual search. *Cortex*. 1980, v.16, №1. P.39-50.
122. Segundo J., Moor G., Stensaas L., Bullock T. Sensitivity of neurons in *Aplysia* to temporal patterns of arriving impulses. // *J. Exp. Biol.*, 1963, v.40. P.643-657.
123. Singer W. The effect of monocular deprivation on the cat parastriate cortex asymmetry between crossed and uncrossed pathways. // *Brain Res.* 1978, v.157, №2. P.351-355.
124. Taylor D.C. Differential rates of cerebral maturation between sexes and between hemispheres. // *Lancet*. 1969, v.2. P.140-142.
125. Webster W.G. Functional asymmetry between the cerebral hemispheres of the cat. // *Neuropsychologia*. 1972, v.10. P.75-87.

АСИММЕТРИЯ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Г.П. Удалова, А.Я. Карась

Санкт-Петербургский Государственный Университет,

Московский Государственный Университет

По мере того как благодаря исследованиям ряда ученых (F. Nottebohm, 1979; V. Denenberg, 1983; В.Л. 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 развитии в эволюции. В этом аспекте логичным стало обращение внимания исследователей к проблеме латерализации функций у беспозвоночных. В сборнике “ Evolution and lateralization” П. Витт (P. Witt, 1977) кажется впервые поставил эту проблему. Он, однако, не получил положительных данных о латерализации функций у пауков, изучая плетение паутины. Известно, что у позвоночных наиболее отчетливыми проявлениями функциональной межполушарной асимметрии являются моторные: предпочтение одной из конечностей, односторонние вращения , а также выбор определенного (левого или правого) направления движения. Все эти формы движения в той или иной степени связаны с ориентацией животного в пространстве. Выбор определенного

направления движения как одной из форм ориентационного поведения, довольно хорошо изучен в связи с проблемой асимметрии функций ЦНС. Наличие такого рода пространственно-моторной асимметрии показано у нескольких видов позвоночных: крыс (S. Glick, R. Cox, 1976; S. Glick et al. 1977; J. Hoffman, 1980; S. Glick, D. Ross, 1981; D. Ross, S. Glick, 1981; Е.А. Рябинская, 1982; Е.А. Рябинская, Т.С. Валуйская, 1983 и др.), мышей (В.В. Тхоржевский, 1973; А. Korczyn, Y. Eshel, 1979; Г.П. Удалова, 1996; Н.В. Маркина и др., 1999), хомяков (Т. Giehrl, Н. Distel, 1980), кошек (S. Glick, L. Weaner, R. Meibach, 1981; S. Glick, D. Ross, 1982; А.А. Дутов и др., 1985), а также у рыб (С.И. Глейзер, 1981; В.А. Непомнящих, В.А. Гремячих, 1993). В экспериментах на грызунах выявлено неодинаковое значение корковых и подкорковых отделов правого и левого полушарий головного мозга для формирования одностороннего предпочтения в различных экспериментальных условиях: при обучении в лабиринте, при альтернативном выборе зрительных стимулов, в тесте “открытое поле” (G. Sherman et al., 1980; В.Л. Бианки и др., 1982; Г.П. Удалова, В.В. Михеев, 1982; Г.П. Удалова, 1983, 1988; Т. Moran et al., 1984; К. Kubos, R. Robinson, 1984; Г.П. Удалова, И.А. Кашина, 1987). Изучались механизмы возникновения у беспозвоночных асимметрии направления движения, в том числе и нейрохимические (S. Glick et al., 1977; А.А. Дутов, С.С. Анохов, 1983; Л.Л. Клименко и др., 1995).

Что же касается беспозвоночных, то ещё сравнительно недавно факты, свидетельствующие о пространственно-моторной асимметрии у них

можно было найти в исследованиях, где проблема функциональной асимметрии ЦНС по-существу не ставилась. Находки такого рода носили вторичный характер как дополнение к какой-либо основной теме. Из известных нам материалов упомянем работу, в которой было показано передвижение летучей саранчи преимущественно направо или налево, что рассматривалось как результат асимметрии моторного контроля (D. Wilson, 1968). Стойкий, независимый от внешних факторов выбор левого или правого направления полета при поисках пищи выявился у шмелей *Bombus lapidarius* (J. Cheverton, 1982). Эти данные указывали на наличие индивидуального одностороннего предпочтения (левого или правого), но вопрос о возможности выявления у беспозвоночных видоспецифической функциональной асимметрии оставался открытым. Систематическое, целенаправленное исследование пространственно-моторной асимметрии у беспозвоночных было начато в лаборатории В.Л. Бианки (1985) как одно из важных направлений разработки проблемы функциональной латерализации ЦНС у животных. В настоящее время имеются условия для обобщения экспериментального материала, полученного при изучении предпочтения направления движения у беспозвоночных, начиная с низших (черви) и кончая высшими общественными насекомыми (осы, пчелы, муравьи).

Наиболее примитивными животными с билатеральным строением тела и нервной системы являются плоские ресничные черви. Возникновение билатеральной симметрии у этих животных произошло в процессе эволюции при переходе от плавания к передвижению по твердому субстрату (Л.Н. Серавин, А.А. Карпенко, 1987). Ресничные черви дали начало всему многообразию зеркально-симметричных организмов (А.В. Иванов, Ю.В. Мамкаев, 1973). Особенности строения турбеллярий отразились на характере восприятия ими окружающего пространства (Л.Н. Серавин, А.А. Карпенко, 1987). Показано, что турбеллярии (*Convoluta convoluta*) отчетливо 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, по мнению авторов исследования, согласуется с гипотезой об индивидуальном предпочтении левого или правого направления движения у планарии *Dendrocoelum lacteum* (G. Charounthier et al., 1968). Специально изучали асимметрию направления движения у ресничных червей, наблюдая за ориентацией в Т-образном лабиринте пресноводных планарий четырех видов: *Dugestia tigrina* (бесполая и половая расы), *Dugestia lugubris*, *Ijimia tenuis*, *Blellacephala punctata* (В.Л. Бианки, И.М. Шейман, Е.В. Зубина, 1990). Планарию помещали в стартовый коридор головным концом в направлении развилки лабиринта. После свободного выбора ею одного из направления червя вновь переносили в стартовый коридор. Серию из 10 проб прерывали на час, а затем серии повторяли до 50 проб. Для элиминации сигнального значения выделяемой планариями слизи лабиринт протирали спиртом и водой. При анализе индивидуального поведения планарий выявили 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 планарий. У *Dugestia tigrina* “правши” составили 23-32% , а “левши”- 10%. У трех других видов “левшей”оказалось больше, чем “правшей“: соответственно 22-40%; и 9-11%. По суммарному количеству односторонних поворотов в целом для популяции выявилось достоверное предпочтение правых выборов у *Dugestia tigrina* (соответственно 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* изучали корреляцию между первым и последующими поворотами. Суммарные количества первых правых или левых поворотов различались незначительно, хотя и с тенденцией в сторону преобладания правых поворотов, которая была более выраженной у “асимметриков”, чем у” симметриков”. Примерно у 2/3 особей “правшей” первая реакция была правосторонней и у 1/3 – левосторонней, а у “левшей” соотношение было таким же, но с обратным знаком направления. Обнаруженная у планарий асимметрия характеризовалась определенной устойчивостью, 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 “симметричные” особи преобладают над” асимметричными”, а последние подразделяются на группы с преобладанием правых или левых поворотов. Такого рода предпочтение направления движения было обозначено как примитивная форма функциональной видовой асимметрии, а преобладание левого или правого выбора для асимметричной части популяции у планарий рассматривается в качестве видового признака. Существенен также вывод о том, что функциональная асимметрия возникает у червей одновременно с морфологической билатеральной симметрией. Доказательством возникновения функциональной асимметрии на столь раннем уровне филогенеза беспозвоночных служат и данные о преобладании особей с левосторонними вращательными движениями у морских турбеллярий трех видов *Pseudostomun quadrioculatum*, *Coronopharyns pusillus* и *Provortex karlingi* (К.К. Богута, 1985). Вместе с тем, К.К. Богута показал, что этим турбелляриям не свойственна точная зеркальная симметрия нервной системы.

До сих единичны работы по исследованию пространственно-моторной асимметрии у моллюсков и ракообразных. Правосторонняя асимметрия обнаружена у брюхоногого моллюска *Hyassassa obsoleta* при тестировании в Т-образном лабиринте (D. Bretz, R. Dimock, 1983).

У ракообразных уровень симметризации нервной системы выше, чем у ресничных червей. Например, речного рака уже строго симметрично строение нейропиля грудных ганглиев. У речных раков *Astacus leptodactylus* обнаружено достоверное правостороннее предпочтение при ориентации в восьмилучевом лабиринте и на специальных полигонах (Г.В. Баранюк и др., 1983).

Нами в качестве объектов для изучения асимметрии направления движения использовались представители ракообразных с разной степенью сложности строения нервной системы и поведения: бокоплавы (*Gammarus oceanicus*) и черноморские крабы (*Carcinus meanas*). Эксперименты на гаммарусах Белого моря проводили по методике “открытого поля” (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, М.И. Жуковская, 1990 а, б). Аквариум (рис. 1,1) наполняли 800 мл морской воды до уровня 4,5 см.

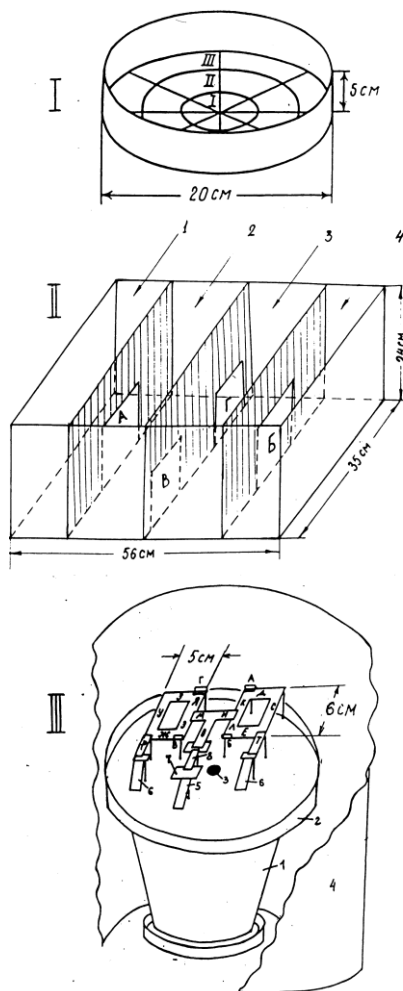


Рис. 1. Схемы экспериментальных установок: 1 – для тестирования гаммарусов;

II – для изучения реакции избегания у крабов; III – для выработки лабиринтного навыка у муравьев. На рис. 1. III: 1 – гнездо, 2 – арена, 3 – вход в гнездо, 4 – ширма, 5 – центральный мостик, 6 - боковые мостики, 7 – стартовая площадка, 8 – съемный мостик; О – вход в лабиринт, А и Г - целевые площадки, Б и В – симметричные пустые площадки,

Т и Р – выходы; ИКДСЕЛ и МЯЭУЖЗ – остальные участки правой и левой половин лабиринта.

Его дно было разделено на три зоны и на 8 секторов (рис.1,1). Тестировали наиболее активных, крупных особей старшего возраста размером 2- 2,5 см. Перед проведением опыта каждого гаммаруса переносили из большой ванны в сосуд объемом 200 мл. В начале тестирования животное помещали в центр аквариума и после односторонней адаптации наблюдали его двигательную активность в течение шести тридцатисекундных интервалов. Оценивали особенности плавания, учитывая 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 большой сосуд. Эксперименты осуществляли днем при естественном освещении. Асимметрию выявляли, сопоставляя число движений в зоне III 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 или против нее (обозначим их "правшами" и "левшами") или без достоверного различия между этими величинами ("симметрики"). Статистическую обработку данных здесь, как и в последующих разделах наших исследований, производили используя стандартные методы Стьюдента- Фишера, а также критерии: парный, хи-квадрат и Вилкоксона.

В целом для всех исследованных животных (204 бокоплава) обнаружилась пространственно-моторная асимметрия (таблица 1).

№ серии	Число особей	I	II	III	Остановки	III		Кас
						направо	налево	
1	60	14	48	8041	210	5643	2396	0,404
2	76	40	160	9535	65	6158	3377	0,292
3	68	55	155	8811	153	3973	4838	-0,098
Сумма	204	109	363	26387	428	15776	10611	0,196

Таблица 1. Количество движений и остановок, а также пространственно-моторной асимметрии у бокоплавов в первом опыте каждой серии и, в целом, для всех животных. I, II, III – зоны.

Она проявилась в достоверно большем количестве движений по часовой стрелке (направо), чем против нее (налево). Животные с

правосторонней или левосторонней асимметрией преобладали, составив 93,5% выборки. Достоверным ($p < 0,05$) оказалось также большее число особей с правосторонней асимметрией. Двигательная активность и асимметрия изменялись при повторных тестированиях. В целом для исследованной группы из 38 особей в первом тесте наблюдалось правостороннее предпочтение ($K_{ас} = + 0,055$; $p = 0,001$), во втором - левостороннее ($K_{ас} = -0,110$; $p = 0,001$), а в третьем тесте вновь появилась правосторонняя асимметрия, причем более сильная ($K_{ас} = +0,208$; $p = 0,001$). В ходе эксперимента возрастала абсолютная величина $K_{ас}$. 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. 2, 1, 11). Изменения $K_{ас}$, а также двигательной активности, у "правшей" и "левшей" проявлялись в неодинаковой степени. У "правшей" двигательная активность усиливалась во втором опыте и снижалась в третьем. Асимметрия сначала резко ослабевала, а затем усиливалась, не достигая однако исходного уровня (рис. 2, 1, А).

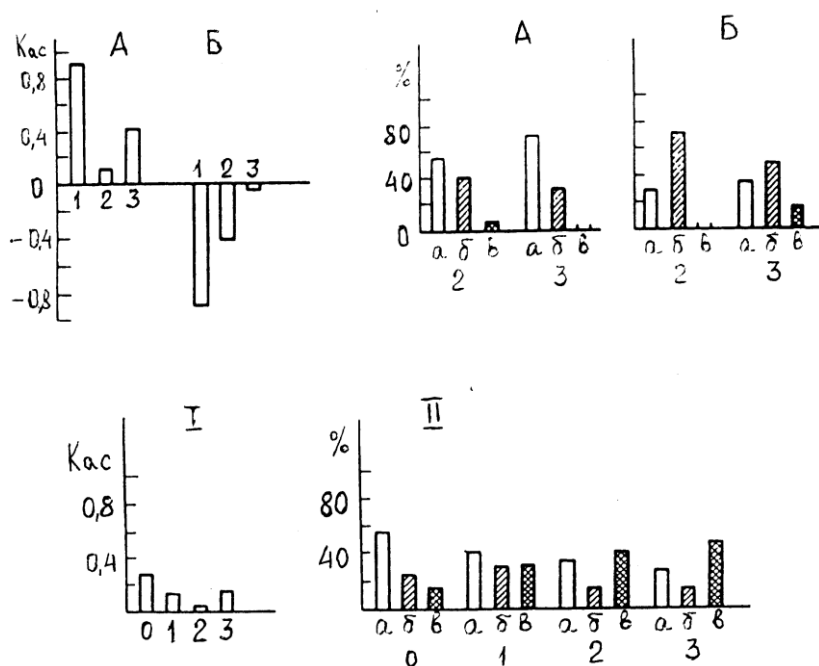


Рис. 2. Показатели пространственно-моторной асимметрии у гаммарусов.

Сверху: асимметрия у особей с исходным предпочтением движения по часовой стрелке (А) и против нее (Б) при повторных тестированиях: 1 – коэффициент асимметрии, 11 – число "правшей" (а), "левшей" (б) и "амбидекстров" (в) в выборке (%) 1, 2, 3 – первый, второй, третий опыты.

Внизу: изменение асимметрии при действии токсиканта.

1 – коэффициент асимметрии у всей выборки ($n = 40$);

11 – число "правшей" (а), "левшей" (б) и "амбидекстров" (в) в выборке (%). 0 – опыт до применения нефтяного загрязнения, 1, 2, 3 – опыты после интоксикации.

У “левшей” повторные тестирования приводили к постепенному ослаблению двигательной активности и асимметрии (рис. 2, 1, Б). Среди” правшей” и среди “левшей” при повторных тестированиях появились особи с инверсией исходного знака асимметрии и “ симметрики” (рис.2,11). И так, асимметрия у бокоплавов характеризовалась динамичностью, причем “правши” оказались более устойчивыми к повторным тестам, чем “левши”. Динамичность асимметрии особенно отчетливо проявилась, когда тесты проводили 2-3 раза на фоне нефтяного загрязнения. При действии токсиканта резко снижалась двигательная активность. Исходная положительная величина коэффициента асимметрии уменьшалась (рис. 2, 11). В ходе эксперимента “асимметриков”, особенно “правшей” стало меньше, а “симметриков” - больше.” Правши” оказались менее устойчивыми к действию токсиканта, чем “левши”, если судить по. изменению величины Кас, 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 крабов асимметрию направления движения изучали на 54 особях – самцах с диаметром карапакса 6,2- 7,7 см по методике активного избегания (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1988). Экспериментальная установка состояла из аквариума, разделенного перегородками на четыре отсека (рис.1, 11). Стартовый отсек 1 и отсек 2, отсеки 3 и 4 соединялись центральными проемами (соответственно А и Б) симметричными продольной оси аквариума. Из отсека 2 (зона выбора) в отсек 3 вели боковые проемы: правый В и левый Г. Отсеки 3 и 4 затемнялись и служили зонами комфорта для крабов этого вида, обладающих отрицательным фототаксисом. Условия опыта обеспечивали равновероятный выбор правого или левого направления. Опыты проводили при диффузном естественном освещении в июне при температуре 22-24 градуса. Каждое животное тестировали в течение одного дня с 9 до 19 часов. После того как краба помещали в отсек 1 напротив проема А, он выходил в отсек 2 и через проем В или Г попадал в отсек 3 и далее через проем Б в отсек 4 (убежище). Краб не менее двух минут оставался в отсеке 4, а затем его снова помещали в отсек 1. На 21 особи ставили один опыт (по 10 проб), . на 33 крабах – по два опыта (каждый по 10 проб), разделенных часовым интервалом. О наличии асимметрии судили по соотношению числа выходов через проемы В и Г, а также по количеству особей с относительно большим числом правых и левых выборов.

Отчетливое правостороннее предпочтение, т.е. большее число выходов в отсек 3 через правый проем В, а не левый Г, выявилось в целом для обоих выборов (таблица 2).

Группы	а	б	Уровень значимости
I (n=21)	6,09±0,4	3,9±0,4	<0,01
II (n=33)	12,5±0,4	7,2±0,5	<0,001
III (n=54)	6,3±0,2	3,7±0,2	<0,001
«правши» (n=33)	9,1±0,2	3,4±0,2	<0,001
«левши» (n=12)	3,3±0,2	6,8±0,2	<0,001

Таблица 2. Среднее число правых (а) и левых (б) выборов у группы крабов с одним опытом (1), с двумя опытами (11) и у всех особей в целом (111) Приведены суммарные и средние для каждой группы значения; n = число животных.

Коэффициент асимметрии для правшей - 0,46, для «левшей» - -0,35.

Первая выборка состояла из 12”правшей” , 3” левшей “и 6 “симметриков”; вторая - из 24, 5 и 4 особей соответственно. В целом” правшей” оказалось в 4,5 раза больше, чем “левшей”(p 0,01). Среди 54 крабов было выявлено 22 особи с достоверным различием числа правых и левых выборов, причем среди асимметриков 20 крабов имели правостороннее предпочтение и только 2 – левостороннее. Правосторонняя асимметрия в целом для всех крабов обнаружилась уже во второй пробе. В дальнейшем она сохранялась с достоверностью или как тенденция. Правосторонняя асимметрия в сумме для первого десятка проб была несколько сильнее, чем для второго. Различие у крабов размеров клешней позволило рассмотреть вопрос о взаимосвязи морфологической асимметрии и функциональной асимметрии направления движения. У 43 крабов большей была правая клешня, а у 11 – левая. В каждой группе отмечалась правосторонняя асимметрия, причем 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 проем, чем крабы с большей правой клешней. Обнаружилась определенная зависимость правого или левого выбора от начальной позы животного в стартовом отсеке 1. Когда краб ориентировался правой стороной тела и правой клешней (безразлично большой или малой) к правому проему (В), правые выборы наблюдались в 88% случаев в первом десятке проб и в 84% - во втором десятке. Если крабы были первоначально сориентированы левой стороной к левому проему (С), левый проем выбирался соответственно в 86 % и 81% .

Насекомые представляют еще один класс беспозвоночных, характеризуемый сложным симметричным строением нервной системы и высокоорганизованным поведением. Выше уже упоминались факты, указывающие на возможность выявления моторной асимметрии у

насекомых. Впервые, наверное, С.Д. Putnam (1962), изучая поведение жуков *Aleochara bilineata* в Y-образном лабиринте, обнаружил в исследованной выборке более половины особей, предпочитавших достоверно выбирать левое или правое направление. В целом для выборки, однако, асимметрия определенного знака не была показана. В этой работе была прослежена зависимость каждого последующего выбора от нескольких предшествовавших, в том числе и от первого в опыте выбора. Рассматривалась даже, хотя и безрезультатно, возможность выявления половых различий в отношении предпочтения право- или левостороннего направления движения в лабиринте.

В.Л. Бианки и И.М. Шейман (1985) изучали в T-образном лабиринте поворотные тенденции у мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) причем как на личинках, так и на имаго. Затемнение и отруби в обоих коленах лабиринта служили подкреплением. Для выявления асимметрии использовали три критерия: направленность первого поворота; обучение в лабиринте в течение 100 проб у жуков и 50-для личинок; переделка 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 наблюдался 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 как у личинок (40 особей), так и у жуков (20 особей). Было обнаружено, однако, что прочность левосторонних исходных поворотных тенденций более выражена по сравнению с правосторонними. Этот феномен проявлялся как в условиях свободного выбора (у личинок и жуков), так и при переделке исходного направления движения на противоположное (у личинок). Авторы работы пришли к выводу о том, что такого рода различия указывают на существование у мучного хрущака некоторых форм функциональной асимметрии. Здесь следует упомянуть о том, что у мучного хрущака индивидуальная функциональная асимметрия может иметь морфологическую основу. Показано (F. Brihschneider, 1914), что у личинок и взрослых особей этого вида грибовидные тела асимметричны: у 2/3 насекомых левая доля заходит за правую, а у 1/3 – правая доля заходит за левую.

Исследовалась асимметрия направления движения и на более высокоорганизованных насекомых: осах, пчелах и муравьях. Было замечено, что пчелы и осы, обследуя группу близко расположенных объектов, и многократно возвращаясь за приманкой, запоминают наиболее простой правильный путь облета, чаще всего по кругу, причем двигаясь преимущественно против часовой стрелки, т.е. налево (Г.А. Мазохин-

Поршняков, В.М. Карцев, 1979). Поворот пчел преимущественно налево наблюдался и в другом исследовании (P. Schmid-Hempel, 1984). Позже в специально проведенных экспериментах изучали (В.М. Карцев и др., 1988) асимметрию траекторий движения, выбираемых медоносными пчелами (*Apis mellifera*) и складчатокрылыми осамаи (*Paravespula* spp.) при поиске корма. В опытах во время фуражировочного облета насекомому надо было по одному разу посетить каждую из четырех кормушек с сахарным сиропом. Анализировали только случаи, когда пчела или оса, прилетевшая за сиропом, собирала корм из четырех кормушек, не возвращаясь на посещавшиеся ранее. Исключали возможность ориентации насекомых по каким-либо удаленным наземным вехам. Подтвердилось достоверное преобладание в выборках особей, предпочитавших летать против часовой стрелки. При этом, обсуждая этологический механизм асимметрии траекторий движения, отметили следующее: если представить себе насекомое, по прямой подлетающее к середине столика с четырьмя кормушками по углам, то чтобы двигаться против часовой стрелки, т.е. поворачивать налево, ему надо сначала повернуть направо. По результатам обследования значительного количества пчел и ос были сделаны следующие заключения:

- 1) по крайней мере рабочим особям общественных насекомых присуща моторная асимметрия; 2) видовую моторную асимметрию можно расценить как свидетельство функциональной асимметрии головного мозга, тогда как индивидуальную (групповую) асимметрию вполне можно объяснить лишь повторением насекомым своего пути, первый раз найденного случайно.

Перейдем теперь к изложению результатов исследования пространственно-моторной асимметрии у муравьев.

Семью муравьев (*Murgica rubra*), состоявшую из рабочих особей, самок и расплода, помещали в искусственное гнездо за 3-4 недели до начала опытов. (рис.1, III). Над гнездом находилась арена (2), на которой устанавливали лабиринт из съемных бумажных мостиков. Он состоял из двух симметричных половин, каждая из которых включала целевую площадку (А или Г) с подкреплением , симметричную ей пустую площадку (Б или В) и выход (Т или Р). Лабиринт соединялся с ареной центральным мостиком (5) и двумя боковыми (6). Подкрепление: куколки собственного вида или капля сахарного сиропа находилось на обеих целевых площадках. Муравьев-разведчиков сначала приучали подниматься на стартовую площадку (7), помещая на ней подкрепление. 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 (О), съемный мостик (8) 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, обозначающих участки лабиринта. Прохождение каждого участка принимали за единицу движения. 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. Конструкция лабиринта позволяла муравьям реализовывать множество правильных траекторий : минимальной длины или избыточных, т.е. с лишними и /или повторными подходами к участкам лабиринта. Правильными циклами (решениями) считали такие, в которых муравей впервые брал подкрепление, не заходя предварительно на площадку Б и/или В. 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. Асимметрию определяли по числу подходов к целевым площадкам с подкреплением, подходам к площадкам Б и В, выходам из лабиринта и суммарному числу движений на всех участках правой или левой половин лабиринта и по другим показателям.. У каждой особи и в целом для выборок рассчитывали коэффициент асимметрии как 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 мотивации (забота о потомстве или пищевая) и уровня пищевой мотивации (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, Е.В. Загораева, 1986; А.Я. Карась, Г.П. Удалова, Б.А. Дашевский, 1986; А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1998, 2000; Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1999 и др.). При мотивации заботы о потомстве, а также при высоком уровне пищевой мотивации выявился эффект сверхбыстрого обучения. Стохастическое, неоптимизированное поведение в лабиринте наблюдалось при низкой пищевой мотивации. Однако во всех экспериментальных моделях выявлялась пространственно-моторная асимметрия либо в индивидуальной форме, либо в целом для выборок (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1985, 1986, 1989 а, б; А.Я. Карась, Г.П. Удалова, Е.В. Загораева, 1986; А.Я. Карась, Г.П. Удалова, Б.А. Дашевский 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 3 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, причем достоверное правостороннее предпочтение обнаружилось по подходам к площадкам Б и В, 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%. При выработке навыка фуражировки на фоне высокой пищевой мотивации семьи асимметрия проявлялась отчетливее, но ее показатели в целом были хуже, чем при защитной мотивации (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1998, 2000).

Муравьи разных семей различались по знаку и степени выраженности асимметрии , а также по динамике ее показателей в ходе обучения (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1989 а, б). На рис.3 представлена динамика суммарного числа движений на правой (1) и левой (2) половинах лабиринта у муравьев из трех разных семей, обучавшихся при низкой пищевой мотивации переносить расплод (а, б) или фуражировке (в).

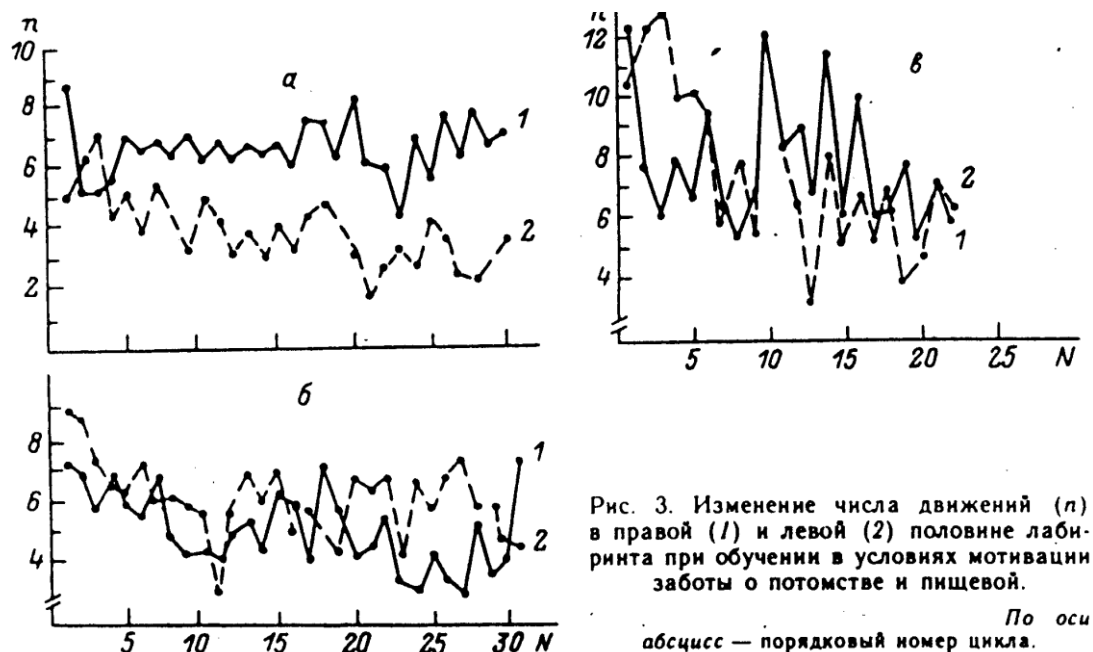


Рис. 3. Динамика числа движений на правой (1) и левой (2) половинах лабиринта при обучении муравьев транспортировке расплода (а, б) или фуражировке (в).

По абсциссе – порядковый номер цикла, по ординате – правосторонние (1) и левосторонние (2) движения для соответствующего цикла. На каждом графике указаны усредненные для всего периода обучения значения правых (1) и левых (2) движений.

В первом случае (а) правосторонняя асимметрия возникла уже в четвертом цикле, затем сохранялась и усиливалась. Аналогичным образом проявилась динамика в отношении подходов к целевым площадкам и выходам. Во втором случае (б) была левосторонняя асимметрия, причем более вариабельная, чем в первом случае. Знак и степень выраженности показателей асимметрии менялись весьма значительно при обучении фуражировке (в).

Асимметрия направления движения оказалась в целом более отчетливой и стабильной у муравьев-“правшей”, чем у “левшей”. Так, на рис.4 приведены суммарные данные для 6 муравьев-“правшей” и 5 – “левшей” из разных семей, обучавшихся переносу расплода в течение 60 циклов.

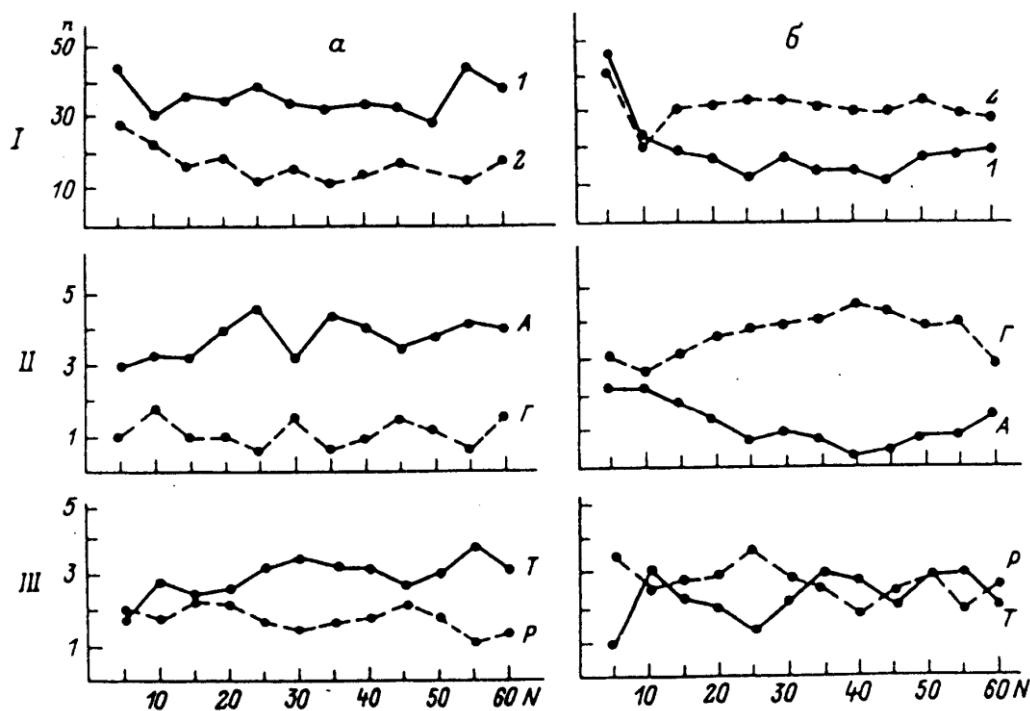


Рис. 4. Динамика пространственно-моторной асимметрии при обучении

Муравьев транспортировки расплода у группы особей с правосторонним (а) и левосторонним (б) предпочтением.

Показатели асимметрии: 1 - суммарное количество движений на правой (1) или левой (2) половине лабиринта, II - число подходов к целевым площадкам А или Г со взятием подкрепления, III – число выходов Т или Р.

У ”правшей” асимметрия оказалась весьма стабильной по всем трем показателям (рис.4, а). У ”левшей” она была менее выраженной, а по числу выходов не выявилась (рис.4,б). Подчеркнем, что окончательное закрепление знака асимметрии обычно совпадало со стабилизацией навыка.

Показатели асимметрии, как правило, изменялись в экзаменах, в которых менялись тип мотивации, уровень пищевой мотивации или структура лабиринта. Формирование новой стратегии поведения в этих условиях сопровождалось увеличением, снижением или инверсией асимметрии в соответствии со спецификой изменившейся экспериментальной ситуации. Следовательно, пластичность поведения муравьев может проявляться не только в быстрой и адекватной модификации сформированного при обучении навыка, но также в изменении пространственно-моторной асимметрии. В качестве примера приведем результаты экспериментов со множественными переделками навыка транспортировки расплода (Г.П. Удалова, М.И. Жуковская, А.Я. Карась, 1991, 1992). При обучении подкрепление находилось на обеих целевых площадках в одной серии (21 муравей) или на одной из них (22 муравья). В конце обучения у каждого муравья выявилась индивидуальная право- или левосторонняя асимметрия. В экзамене подкрепление помещали поочередно на предпочитаемую или не предпочитаемую площадку. Муравьи оказались способными 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. Изменение знака исходного предпочтения зависело от условий обучения. Последние переделки муравьи выполняли лучше, чем первые, причем особенно те особи, у которых при обучении сформировалось предпочтение левой, а не правой, 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 (Б.А. Дашевский, А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1989) или с поворотом лабиринта в горизонтальной плоскости (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, Б.А. Дашевский, 1995) или в вертикальной (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1997).

Приведем еще данные опытов, в которых муравьев обучали навыку фуражировки при низком уровне пищевой мотивации, а экзамен проводили на фоне пищевой депривации семьи (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1998). При обучении достоверная асимметрия (правосторонняя) выявилась только по суммарному числу движений ($K_{ас} = + 0,083$). В экзамене асимметрия обнаружилась по всем 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 минимизации траекторий и стабилизацией лабиринтного навыка, что было адекватно и биологически оправдано.

Для проверки предположения о том, что одностороннее моторное предпочтение может закрепляться после первого, возможно случайного, одноименного поворота в симметричной среде, рассматривали в целом у всех муравьев взаимосвязь между первым правым (ОИ) или левым (ОМ) поворотом в первом цикле и основными показателями асимметрии (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1989 а). По этим поворотам обнаружилось отчетливое правостороннее предпочтение: правый поворот – выявился у 57% особей, а левый - у 43%. Исходное “правшество” чаще приводило в конце обучения к формированию правосторонней, а не левосторонней 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 пока не дают основания говорить об особом значении первого выбора направления движения для окончательного формирования в ходе обучения знака асимметрии. В то же время они подчеркивают наличие правосторонних тенденций при пространственной ориентации муравьев.

Заключение

Обобщая имеющийся в настоящее время экспериментальный материал можно сделать вывод о возможности выявления у беспозвоночных индивидуальной, групповой (популяционной), а также видовой асимметрии направления движения. Асимметрия такого рода обнаружена у животных весьма далеких таксономических групп, причем 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 муравьев, фуражировочный облет у ос, шмелей и пчел.

Если у планарий и мучного хрущака предпочтение направления движения проявляется в довольно примитивной форме функциональной видовой асимметрии (В.Л. Бианки, И.М. Шейман, 1985; В.Л. Бианки и др.,

1990), а у пчел и ос она выражается в предпочтении облета кормушек против часовой стрелки, т.е. в левостороннем направлении (Г.А. Мазохин-Поршняков, В.М. Карцев, 1979; В.М. Карцев и др., 1988), то, по нашим данным, у гаммарусов, крабов и муравьев, а также у раков (Г.В. Баранюк и др., 1983) отмечается отчетливая видоспецифическая правосторонняя асимметрия.

Очевидна зависимость показателей обнаруженной асимметрии от специфических условий эксперимента, характера поведенческой реакции и числа проб и других факторов. У муравьев отчетливо проявилось значение типа мотивации и ее уровня, соотношения исследовательской и доминирующей мотиваций. Так, сильная исследовательская активность ослабляет асимметрию. Семейные, а также индивидуальные особенности асимметрии у муравьев могут зависеть от потребности семьи в пище, общедвигательной активности, а также условий среды обитания. Указывают, например, что одни муравьи функционально связаны с левой половиной гнезда, а другие особи - с правой (А.А. Захаров, Т.Н. Орлов, 1984). Факторами, мешающими выявить присущую, возможно, генетически обусловленную, асимметрию направления движения у животных, могут служить также недостаточно однородная среда, присутствие внешних ориентиров (В.А. Непомнящих, В.А. Гремячих, 1993) или наличие токсических веществ (Г.П. Удалова и др., 1995).

Очевидно, что для надежного выявления знака и степени выраженности асимметрии целесообразно применять совокупность поведенческих показателей что особенно ясно продемонстрировали эксперименты на муравьях.

Тот факт, что у представителей различных таксономических групп беспозвоночных: гаммарусах, крабах, речных раках, моллюсках и муравьях, а также у позвоночных животных (G. Sherman et al., 1980; J. Hoffman, 1980; S. Glick, D. Ross, 1981; Г.П. Удалова, В.В. Михеев, 1982; Г.П. Удалова, И.А. Кашина, 1987; Г.П. Удалова, 1996 и др.), в сходных экспериментальных условиях выявилась правосторонняя асимметрия направления движения, свидетельствует о существовании каких-то общих филогенетически обусловленных механизмов, обеспечивающих возникновение пространственно-моторной асимметрии. Выявление у некоторых видов беспозвоночных : пчелы, осы, планарии (В.М. Карцев и др., 1988; В.Л. Бианки и др., 1990) левосторонней асимметрии оставляет открытым вопрос о соотношении генетических и средовых факторов в формировании пространственно-моторного предпочтения.

В опытах на крысах было показано, что предпочтение одного из направлений при обходе радиального лабиринта уменьшало число ошибочных посещений уже обследованных коридоров (Е.А. Рябинская, Т.С.

Валуйская, 1983). Однако не во всех экспериментальных ситуациях можно однозначно определить даже у позвоночных функциональное значение асимметрии направления движения (Г.П. Удалова, В.В. Михеев, 1988; В.А. Непомнящих, В.А. Гремячих, 1993). Противоречивы и данные (J. Cheverton, 1982; В.Л. Бианки, И.М. Шейман, 1985), в том числе и наши, на беспозвоночных, о том, как наличие "правшества" или "левшества" связано с проявлением других поведенческих реакций животного, в частности с общедвигательной активностью, способностью к обучению, устойчивостью к загрязнению среды. Все же надо полагать, что механизмы, формирующие асимметрию направления движения, имеют важное биологическое значение, включаясь в осуществлении пространственного анализа и в реализацию двигательных стратегий, т.е. в осуществление важнейших форм ориентационного и поискового поведения. Одностороннее предпочтение может иметь адаптивное значение, обеспечивающее более эффективное исследование и использование животными окружающей среды. 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 определенного направления движения, входит, по-видимому, как неперенный элемент в карту пространства, создаваемую в процессе обучения, способствует анализу пространства по признаку "правое-левое" (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1997). Насекомые способны дифференцировать пространство по оси собственного тела, выделяя абстрактные признаки «правый-левый» безотносительно к конкретным ориентирам (Г.А. Мазохин-Поршняков и др., 1987). Выявленная у беспозвоночных, особенно у муравьев, динамичность асимметрии является, как и у позвоночных, особенностью, которая может способствовать эффективному и адекватному изменению поведения в новых условиях.

Сложным является вопрос о связи функциональной моторной асимметрии с асимметрией мозга. По-видимому, там где очевидна морфологическая асимметрия образований головного мозга высока вероятность эндогенной (исходной) функциональной асимметрии (например, у мучного хрущака). Рассматривая анатомо-физиологические предпосылки моторной асимметрии у пчел 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 факторов, в том числе и магнитного поля Земли. (В.М. Карцев и др., 1988).

Нейрофизиологической основой пространственно-моторной асимметрии у беспозвоночных может является и функциональная асимметрия парных образований мозга. 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 (G. Sherman et al.; S. Glick, D. Ross, 1981; Г.П. Удалова, В.В. Михеев, 1982, 1988; T. Moran et al., 1984; В.Л. Бианки, 1985; Г.А. Вартанян, Б.И. Климентьев, 1991; Г.П. Удалова, 1996 и др.). На беспозвоночных такого рода исследования в отношении различных форм функциональной асимметрии еще весьма малочисленны (R. Feyereisen, 1985; I. Zakharov, M. Orlova, 1989; Y. Burmistrov, Z. Shuranova, 2000) и проблема эта требует дальнейшей углубленной разработки. Исследования в этом плане помогут ответить на вопросы о том, почему в ходе эволюции животного мира сформировались билатерально-симметричное строение организмов, а главное, за счет каких механизмов осуществляется дискриминация правой и левой сторон организма и окружающего его пространства.

Литература

1. Баранюк Г.В., Шишлов С.Б., Яковлев К.А. Изучение зрительного и тактильного анализаторов в различных формах поведения у речного рака // Нейрофизиологические механизмы двигательной активности ракообразных. Л. Изд-во ЛГПИ им. А.И.Герцена. 1983.С.11-21.
2. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных .Л. Наука.1985. 295 с.
3. Бианки В.Л., Филиппова Е.Б., Пошивалов В.П. Межполушарная асимметрия двигательной и исследовательской активности у мышей // Журн.высш.нервн.деят. 1982. Т.32. №3. С.442-445.
4. Бианки В.Л., Шейман И.М. Предпочтение направления движения в Т-образном лабиринте у мучного хрущака // Журн.высш.нервн.деят. 1985. Т. 5. С.988-990
5. Бианки В.Л., Шейман И.М., Зубина Е.В. Предпочтение направления движения в Т-образном лабиринте у планарий // Журн. высш. нервн. деят. 1990.Т.40. №.1.С.102-107.
6. Богута К.К. Отношения симметрии в нервной системе низших Bilateria.// Зоол. журн. 1978. Т.57. № 12. С. 1765-1770.
7. Богута К.К. Некоторые морфологические принципы формирования низкоорганизованных нервных систем в онтогенезе и филогенезе // Зоол.журн.. 1985. Т.64. №11. С. 1605-1613.
8. Вартанян Г.А., Клеменьев Б.И. Химическая симметрия и асимметрия мозга. Л. Наука. 1991. 150 С.
9. Глейзер С.И. Функциональная дисимметрия поведения у рыб //Журн. высш. нервн. деят. 1981.Т.31.№.2.С.431-434.

10. Дашевский Б.А., Карась А.Я., Удалова Г.П. О пластичности поведения муравьев при обучении в многоальтернативном симметричном лабиринте // Журн. высш. нервн. деят. 1989. Т.39. №.1. С.81-89.
11. Дутов А.А., Анохов С.С. Нейрофизиологическая и фармакологическая характеристики скрытой межкаудатной асимметрии у кошек // Физиол. журн. СССР. 1983. Т.69. N3. С.322-325.
12. Дутов А.А., Титова О.Е., Гаврилюк А.Н., Анохов С.С. Выявление скрытой двигательной асимметрии мозга у интактных лабораторных животных // Физиол. журнал СССР. 1985. Т.71. № 7. С. 925-927.
13. Захаров А.А., Орлова Т.Н. Поведенческая структура и индивидуальное поведение у муравьев // Сб. Поведение насекомых. М.Наука.1984. С.43-63.
14. Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л. Наука.1973. 287 С.
15. Карась А.Я., Удалова Г.П. Пространственно-моторная асимметрия у краба *Carcinus maenas* при реакции активного избегания // Вестник ЛГУ. 1988.серия 3, №. 2 (№10).С.116-119.
16. Карась А.Я., Удалова Г.П. Стратегия поведения муравьев при изменении уровня пищевой мотивации // Журн. высш. нервн. деят. 1998.Т.48.№.1.С.91-98.
17. Карась А.Я., Удалова Г.П. Поведение муравьев в лабиринте при смене пищевой мотивации на защитную // Журн. высш. нервн. деят. 2000. Т.50. №. 4. С. 676-685.
18. Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А. Пространственно-моторная асимметрия при обучении муравьев *Murgica rubra* в многоальтернативном лабиринте //М. 1986. 20 С. Деп. в ВИНТИ, № 6741-В 86.
19. Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А. Некоторые биологические факторы, определяющие функциональную организацию памяти и обучения / на примере изучения поведения насекомых // Сб. Исследование памяти. М. Наука. 1990. С. 119-136.
20. Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А. Ориентация муравьев в лабиринте при поворотах его в горизонтальной плоскости // Сенсорные системы.1995. Т.9. № 2-3. С.50-57.
21. Карась А.Я., Удалова Г.П., Загоряева Е.В. Роль мотивации при обучении муравьев *Murgica rubra* в многоальтернативном лабиринте // Вестник ЛГУ.1986. № 4. С. 43-52.
22. Карцев В.М., Мазохин-Поршняков Г.А., Семенова С.А. Асимметрия траекторий движения, выбираемая медоносными пчелами и складчатокрылыми осами при поиске корма // Зоол. журн.1988. Т.67. №.8. С.1180-1186.
23. Клименко Л.Л., Протасова О.В., Конрадов А.А., Фокин В.Ф., Пирузян Л.А. Микроэлементы в нейрофизиологических механизмах формирования межполушарной асимметрии // Изв. РАН. Серия. биол. 1995. № 4.с.422-429.

24. *Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М.* Изучение последовательности облета насекомыми нескольких равноценных пищевых объектов (к вопросу о стратегии их визуального поиска) // Зоол. журн. 1979. Т.58. №.9.С. 1281-1289.
25. *Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М., Семёнова С.А., Рабинович А.З.* Способность насекомых дифференцировать пространство по признаку справа-слева // Зоол. журн. 1987. Т.66. № 3. С.365-372.
26. *Маркина Н.В., Попова Н.В., Полетаева И.И.* Межлинейные различия в поведении мышей, селектированных на большую массу мозга//Журн.высш.нервн.деят. 1999. Т.49. № 1. С. 49-67.
27. *Моренков Э.Д. , Петрова Л.П.* Моторная асимметрия у крыс при аудиогенном стрессе. Роль межполушарных отношений // Актуальные вопросы межполушарной асимметрии. Матер. Конференции. М. 2001. С. III-118
28. *Непомнящих В.А., Гремячих В.А.* Связь между структурой траектории и асимметрией выбора направления движений у тилэпии *Oreochromis mossambicus* Peters (Cichlidae) // Журн. общей биологии.1993. Т.54. № 5. С. 619-626.
29. *Рябинская Е.А.* Асимметрия направления движения у крыс линии Вистар и . Крушинского-Молодкиной в радиальном лабиринте// Журн. высш.нервн.деят. 1982. Т.32. №. 3. С.566-568.
30. *Рябинская Е.А.,Валуйская Т.С.* Асимметрия направления движения как тактика пищевого поведения у крыс // Журн.высш.нервн.деят. 1983. Т.33.№.4. С. 654. 661.
31. *Серавин Л.Н., Карпенко А.А.* Особенности ориентировки беспозвоночных в трехмерном пространстве// Зоол. журн. 1987. Т.66, вып. 9, С. 1285-1292.
32. *Тхоржевский В.В.* Изучение реакции выбора сторон у мышей // Журн.высш.нервн.деят. 1973. Т.23.№.3. С.659-661.
33. *Удалова Г.П.* Участие правого и левого полушарий в реализации . лабиринтного навыка у мышей-самцов линии BALB/c.// Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т.46. № 1. С.84-92
34. *Удалова Г.П., Жуковская М.И., Карась А.Я.* Способность муравьев к множественным переделкам лабиринтного навыка // Журн. высш. нервн. деят. 1991. Т.41. № 6. С. 1154-1162.
35. *Удалова Г.П., Жуковская М.И., Карась А.Я.* Пространственно-моторная асимметрия у муравьев при множественных переделках лабиринтного навыка // Вестник СПбГУ. 1992. Сер. 3. №.1 (3) .С. 67-75.
36. *Удалова Г.П., Карась А.Я.* Асимметрия направления движения у муравьев *Murgica rubra* при обучении в лабиринте // Журн.высш.нервн.деят. 1985.Т.35. №.2.С.377-379.
37. *Удалова Г.П., Карась А.Я.* Асимметрия направления движения у муравьев *Murgica rubra* при обучении в лабиринте в условиях

- пищевой мотивации // Журн. высш. нервн. деят. 1986. Т.36. №. 4. С. 707-714..
38. Удалова Г.П., Карась А.Я. Асимметрия направления движения у муравья *Murmyca rubra* // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 1989а. Т. 25. № 1. С. 27-37.
 39. Удалова Г.П., Карась А.Я. Пространственно-моторная асимметрия у муравьев / Нейробиология церебральной латерализации.Л.ЛГУ. 1989 б. С.173-198.
 40. Удалова Г.П., Карась А.Я. Значение различных сенсорных стимулов для ориентации муравьев // Вестник СПбГУ, 1997а. сер.3.№.2.С.62-68.
 41. Удалова Г.П., Карась А.Я. Анализ пространства по признаку “правое-левое” у муравьев *Murmyca rubra* / Матер. Международных коллоквиумов по общественным насекомым. Proc. Int. Coll. Social. Insects. 1997 б. Vol.3-4. .P. 287-292.
 42. Удалова Г.П., Карась А.Я. Индивидуальные особенности модификации лабиринтного навыка при изменении вида и уровня мотивации у муравьев *Murmyca rubra* // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 233-242.
 43. Удалова Г.П., Карась А.Я., Жуковская М.И. Асимметрия направления движения у гаммарусов (*Gammarus oceanicus*) в тесте открытого поля // Журн. высш. нервн. деят.1990 а. Т.40. № 1. С. 93-101.
 44. Удалова Г.П., Карась А.Я., Жуковская М.И. Влияние нефтяного загрязнения на поведение бокоплавов *Gammarus oceanicus* в тесте “открытое поле“// Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль.ЯГУ.1990 б. С.56-64.-
 45. Удалова Г.П., Кашина И.А. Полушарная асимметрия двигательного-пищевого поведения мышей в многоальтернативном симметричном лабиринте // Журн.высш.нervн.деят. 1987. Т.34. №.4. С.703-710.
 46. Удалова Г.П., Михеев В.В. Роль функциональной межполушарной асимметрии в формировании предпочтения направления движения у крыс// Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т.32. №.4. С.633-641.
 47. Удалова Г.П., Михеев В.В. Об участии полушарий в формировании пространственно-моторной асимметрии при зрительном распознавании у крыс // Журн. высш. нервн. деят., 1988. Т. 38. №. 3. С. 467-474.
 48. Цыганов В.В. Координация моноаминергических pedalных нейронов у пресноводных улиток // Российский .физиол.журнал. 2000. Т. 86. № 4 .С.369-378.
 49. Bretz D.D. , Dimock R.V. Behaviorally important haracteristics of the mucous trail of the marine gastropod *Hyanossa obsoleta* (Say) // J. Exp. Biol.and Ecol. 1983,Vol.71. № 2, P.181-191.
 50. Brihschneider F. Uber die Gehirne der Kuchensehabe und des Mehlkafers //Naturwissenschaften, 1914. Bd. 52. №2.S 269.
 51. Burmistrow Yu., Shuranova Zh. Field potentials generated by symmetrical ventilatory appendages in free moving crayfish // Simpler nervous systems.

- Abstracts of 6th East European conference of the international society for invertebrate neurology. Moscow-Pushchino. 2000. P.38.
52. *Chapounthier G., Pallaud B., Ungerer A.* Relations entre deux reactions des planaires face a une discrimination droite-gauche //C.r. Acad. Sci. 1968. D 266, Vol. 9, 905-907.
 53. *Cheverton J.* Bumblebees may use a suboptimal arbitrary handedness to solve difficult foraging decisions // Anim. Behav. 1982. Vol.30. № 3. P.934-935.
 54. *Denenberg V.* Lateralization of function in rats // Amer. J. Physiology. 1983. V. 245. P.
 55. *Feyereisen R.* Regulation of juvenile hormone titer: synthesis // Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Pergamon Press. 1985. Vol. 7. P. 391-422.
 56. *Giehl T., Distel H.* Asymmetric distribution of side preference in hamsters can be reversed by lesions of the caudate nucleus // Behav. Brain Res. 1980. Vol. 1. № 2. P. 187-196.
 57. *Glick S.D., Cox R.* Differential effects of unilateral and bilateral caudate lesions on side preferences and turning behavior in rats // J. Compar. and Psychol. 1976. Vol. 90. P 528-538.
 58. *Glick S.D., Ross D.A.* Right-sides population bias and lateralization of activity in normal rats // Brain Res. 1981. Vol. 205. P. 222-225.
 59. *Glick S. D., Ross D.A., Hough L.B.* Lateral asymmetry of neurotransmitters in human brain // Brain Res. 1982. Vol. 234. № 1. P. 53-63.
 60. *Glick S.D., Weaner L.M., Meibach R.C.* Amphetamine-induced rotation in normal cats // Brain Res. 1981. Vol. 208. P. 227-229
 61. *Glick S., Yerussi T., Zimmerberg B.* Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats//In: Lateralization in the nervous system. Ed. S. Harnad. NY. 1977. P. 213-249.
 62. *Hoffman J.* Running strategy and turning preference of rats in Y-maze // Acta Physiol Acad.Sci. Hung. 1980. Vol. 56. № 1. P. 114
 63. *Korczyn A.D., Eshel Y.* Dopaminergic and non-dopaminergic circling activity of mice // Neuroscience. 1979. Vol.4. № 8. P. 1085-1088.
 64. *Kubos K., Robinson R.* Cortical undercuts in the rat produce asymmetrical behavioral response without altering chatecholamine concentrations // Exper. Neurology. 1984. Vol. 83. P. 646-653.
 65. *Moran T. H., Sanberg P.K. , Kubos K.L. et al.* Asymmetrical effects of unilateral cortical section lesions // Behav. Neuroscience. 1984. Vol. 98. № 4. P.747-752.
 66. *Nottebohm F.* Origin and mechanisms in establishment of cerebral dominance//Handbook of behavioral neurobiology. Ed. M.Gazzaniga. N.Y. L. Plenum Press. 1979. V.2. P. 295-344
 67. *Putnam C.* The non-random behaviour of *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera; Staphylinidae) in a Y-maze with neither reward nor punishment in either arm//Animal behaviour. 1962. Vol.10. № 182. P .118-125.

68. *Ross D.A., Glick S.D.* Lateralized effects of bilateral frontal cortex lesions in rats // *Brain Res.* 1981. Vol. 210. P. 379-382.
69. *Schmid-Hempel P.* The importance of handling time for the flight directionality in bees // *Ecol. and Sociobiol.* 1984. Vol. 15. № 4. P. 303-309.
70. *Sherman G.F., Garbanati J.A., Rosen G., Yutzey D., Denenberg V.* Brain and behavioral asymmetries for spatial preference in rats // *Brain Res.* 1980. Vol. 192. № 1. P. 61-67
71. *Wilson D.M.* Inherent asymmetry and reflex modulation of the locust flight pattern // *J. Exp. Biol.* 1968. Vol. 48. P. 631-641.
72. *Witt P.H.* Lateralization and the invertebrate nervous system. Discussion // In: *Evolution and lateralization of the brain.* Eds. E.J. Dimond, D.A. Blizard. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1977. Vol. 299. P. 72.
73. *Zakharov I., Orlova M.* Gfad-containing neurons take part in the control of mating behavior // *Simpler nervous systems. Abstracts of the 5th East European conference of the international society for invertebrate neurobiology.* Moscow. 1989. P. 96.

ЯВЛЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ У ПЛАНАРИЙ

И.М. Шейман, Е.В. Зубина, В.Л. Бианки

Институт Биологической физики АН СССР, Пущино;
Биологический Институт СПбУ, Санкт-Петербург

В течение долгого времени бытовало убеждение, которое не исключено и сейчас, что асимметричная функциональная организация мозга – свойство высоко организованных существ. Постепенно пробивают себе дорогу сведения об асимметрических явлениях среди разных животных. Беспозвоночные животные зачастую остаются вне поля зрения данной проблемы. Вместе с тем описан ряд успешных попыток выявления у них функциональной асимметрии мозга. Такие исследования проведены на пчелах, жуках, муравьях (В.Л. Бианки, 1985), моллюсках (Н.Б. Салимова, И. Милошевич, Р.М. Салимов, 1984), раках (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, М.И. Жуковская, 1990), крабах (А.Я. Карась, Г.П. Удалова, 1988), муравьях (Г.П. Удалова, А.Я. Карась, 1985, 1986). В перечисленных работах изучалась пространственно-моторная асимметрия мозга. Возникает естественный вопрос, в какой мере феномен функциональной асимметрии связан с эволюционным развитием нервной системы.

Центральная нервная система в филогенетическом ряду впервые возникла у плоских червей. Ключевая позиция плоских червей в эволюционном ряду определяется концентрацией нервных элементов в ортогон и выделением головного конца нервной системы в парный ганглий (В.Н. Беклемишев, 1964; К.К. Богута, 1978), а также появлением билатерально - симметрической организации тела. В этой связи исследование функциональной симметрии и асимметрии у плоских червей представляет значительный интерес.

Некоторых плоских червей – планарий - отличает исключительная способность к регенерации любой части тела после повреждения, перерезки и деления (бесполого размножения). Процесс регенерации у планарий зависит от наличия центральной нервной системы и регулируется ею (И.М. Шейман, 1984).

Все сказанное выше явилось предпосылкой для исследования у планарий особенностей пространственной ориентации в Т-образном лабиринте и изучения у них характера регенерации в симметричных частях тела.

Объекты и методы

Использовались пресноводные планарии *Dugesia tigrina* (предположительно половая и бесполовая расы), *Dugesia lugubris*, *Ijimia tenuis* и *Bdellocephala punctata*, являющиеся представителями отряда *Seriata*, класса *Turbellaria* (ресничные черви), типа *Plathelminthes* (плоские черви). Эти животные ведут образ жизни свободных хищников.

Эксперименты в Т-образном лабиринте проводились в 1985-1988 гг. на 1768 планариях в г. Пущино-на-Оке. Опыт на 1353 планариях *D. tigrina* бесполой расы были проведены летом 1985 г., летом, осенью и зимой 1986 г. и летом и зимой 1987г.; опыты на 100 планариях *D. tigrina* половой расы – летом 1987 г.; опыты на 100 планариях *D. lugubris* – зимой 1988 г.; опыты на 100 планариях *Ij tenuis* летом 1985 и 1987 гг.; опыты на 55 планариях *Bd. punctata* - летом 1988 г. Планарии *Ij. tenuis* и *Bd. punctata* были собраны в старицах Оки и содержались затем в лабораторных условиях. *D. lugubris* были доставлены из прудов Петергофа *D. tigrina* половой расы были взяты из аквариума Института Биофизики а бесполовая раса *D. tigrina* является лабораторной и также разведена в аквариумах Института.

В работе использованы главным образом планарии *D. tigrina* бесполой расы.

Планарии жили в затемненных аквариумах, заполненных водопроводной водой, на 1/3 разбавленной дистиллированной водой. Вода не продувалась. Температура поддерживалась на уровне 20-25°C. Планарий кормили 1 раз в неделю мотылем, и в эксперименте использовали не раньше, чем через 2 сут после кормления.

Применяли методику свободного выбора направления в Т-образном лабиринте. Использовали плексигласовый лабиринт, состоящий из коридоров длиной 5 см глубиной 5 мм, шириной 6 мм и стартовой камеры размером 2x2 см той же глубины. Боковые коридоры свободно открывались наружу, а стартовый – в стартовую камеру. Лабиринт помещали в кристаллизатор с водой, которая заполняла лабиринт на 2/3 глубины (рис.1).

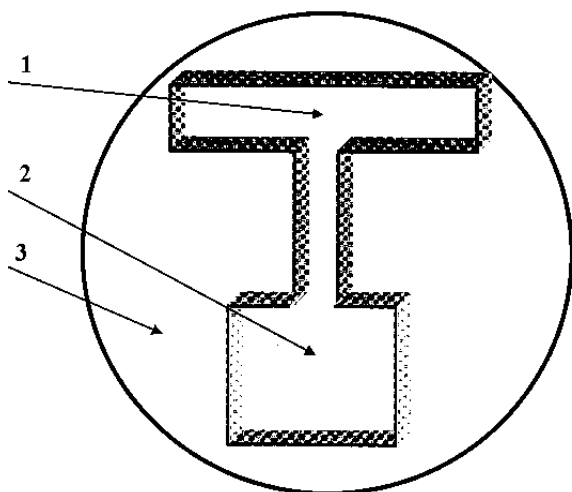


Рис. 1. Т – образный лабиринт.

1 – свободный выбор направления; 2 – стартовая камера; 3 – кристаллизатор с водой.

Опыт проводили параллельно в трех лабиринтах. Освещенность была равномерной и постоянно контролировалась. Температура воздуха в лаборатории колебалась в пределах 20-25°C.

Во время опыта планарий рассаживали по одной в пронумерованные стаканчики. Манипуляции проводили с помощью пипетки. Опыт состоял из 50 проб (5 серий по 10 проб в каждой). Планарию помещали в стартовый коридор головным концом в направлении развилки. После выбора одного из направлений планарию вновь переносили в стартовый коридор, и так 10 проб подряд. Затем планарию возвращали в затененный стаканчик и заменяли следующей. В течение дня в каждом лабиринте попеременно «работали» 5 планарий. После того, как заканчивали серию на 5 животных, лабиринт протирали ватой для удаления слизи и начинали следующую серию. Таким образом, каждая планария отдыхала между сериями примерно 1 ч. В течение одного дня в опытах участвовали 15 планарий. Отмечали направление каждого сделанного планарией выбора. Суммировали число правых и левых поворотов по сериям и в целом за весь опыт.

Так как при своем движении планария выделяет слизь, неоднократное использование лабиринта для одного и того же или разных животных вызывало опасение о возможной сигнальной роли слизи. Для элиминации этого предположения на 45 планариях проводили специальные контрольные опыты, в которых после каждой пробы лабиринт протирали спиртом и тщательно промывали водой. Результаты контрольной серии экспериментов полностью совпадали с основными опытами.

В опытах по регенерации планарий рассекали по продольной оси тела и ампутировали у них глотку (рис.2).

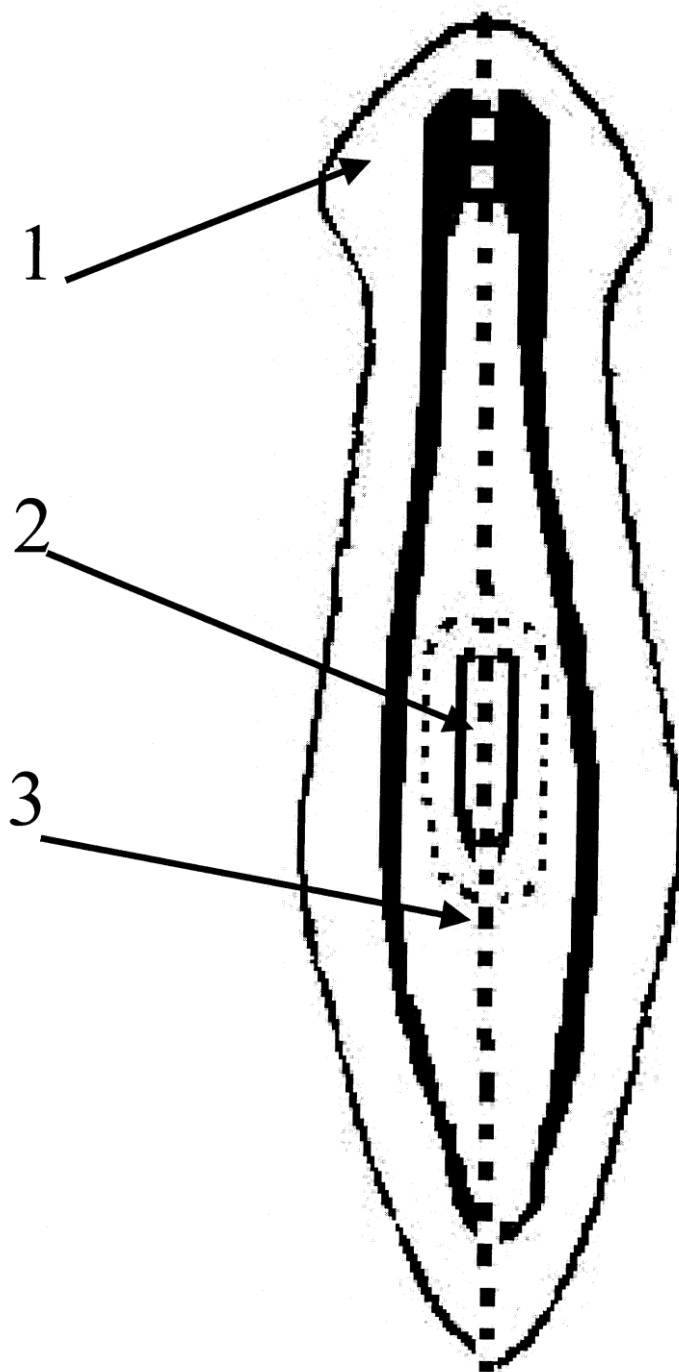


Рис. 2. Планария и схема операций.

1 – центральная нервная система планарии; 2 – глотка; 3 – пунктир обозначает направление разреза и удаление глотки.

Операцию проводили глазным скальпелем под бинокулярным микроскопом. Правые и левые фрагменты тела размещали отдельно по 10 в стаканчики с 50 мл воды. Показателем регенерации служило функциональное восстановление глотки, о которой судили по появлению пищедобывательной реакции глотки. С этой целью в последующие после операции дни регенерантам предлагали мотыль. Отмечали первый день, когда каждая планария начинала есть.

Для анализа регенерации симметричных половинок тела исследовали влияние на этот процесс нейрорегуляторных пептидов, обладающих морфогенетической активностью: морфоген гидры, или головной активатор гидры (ННА), люлиберин (LHRH), меланостатин (MST), тиролиберин (TRH), даларгин (DAL) – все в концентрации 10^{-9} М, и вазопрессин (VP) – в концентрации 10^{-7} М.

После операции планарий помещали в соответствующие растворы пептидов по 10 в 50 мл. Каждая исследованная группа состояла из 50 животных. Опыты поставлены на планариях *D. tigrina*.

Данные всех экспериментов обрабатывали статистически с помощью непараметрического критерия знаков, t-критерия Стьюдента, критерия « χ -квадрат» и однофакторного дисперсионного анализа.

Результаты исследований

Предпочтение направления движения в Т-образном лабиринте

В первую очередь было изучено предпочтение планариями направления движения в Т-образном лабиринте в условиях свободного выбора при проведении 50 последовательных проб. Были использованы 721 особь *D. tigrina* бесполой расы, 100 особей *D. tigrina* половой расы, 160 особей *Ij. tenuis* и 55 особей *Vd. punctata* – всего 1136 животных. По характеру поведения в лабиринте выделяли следующие группы планарий: RL-формы (или «симметрики»), не обнаружившие достоверного предпочтения одного какого-либо направления движения, и R+ L-формы (или «асимметрики») – группа, в которую входили R-формы (или «правши») предпочитающие правый поворот, и L-формы (или «левши»), предпочитающие левый поворот. Наличие симметрии или асимметрии направления движения идентифицировали статистически у каждого животного отдельно на основании его поведения в 50 последовательных пробах с помощью критерия знаков.

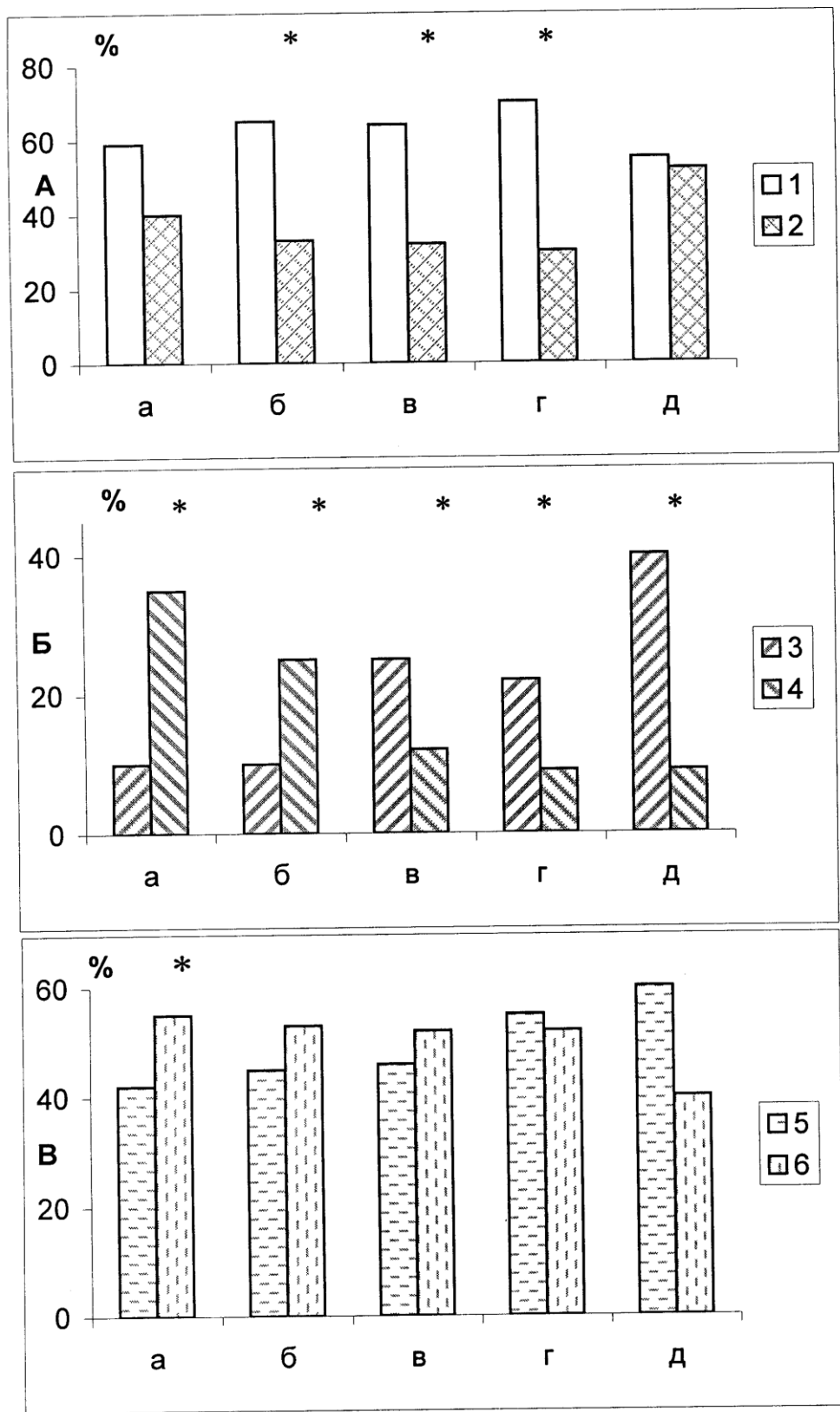


Рис.3. Распределение планарий по типу предпочтения направления поворота в лабиринте.

А – симметрики RL - формы (1) и асимметрики (2) R+L - формы. Б – левши L - формы (3) и правши (4) R - формы. В – общее количество левых (5) и правых (6) поворотов а – *D. tigrina* (бесполовая раса); б - *D. tigrina* (половая раса) ; в - *D. lugubris*; г - *Ij. Tenuis*; д - *Bd. Punctata*. – * достоверность различий при $p < 0.05$, ** достоверность различий при $p < 0.01$.

Видно (рис.3, А), что все исследованные животные могли быть разделены на две неодинаковые по величине группы «симметриков» и «асимметриков», причем группа «симметриков» была большей и состояла в среднем из 60 % исследованной выборки, а группа «асимметриков» – меньшей и включала в себя лишь 40 % выборки. Преобладание RL-форм над R+L-формами для видов *D. tigrina* (половая раса), *D. lugubris* и *Ij. tenuis* было достоверным ($p < 0,05$), а для бесполой расы *D. tigrina* и *Bd. punctata* выражалось в виде тенденции ($p > 0,05$).

Группа «асимметриков» по своему составу тоже оказалась неоднородной (рис.3, Б). У вида *D. tigrina* (бесполовая и половая расы) преобладали «правши», составлявшие 23-32% от общей выборки, а «левши» составляли лишь 10% ($p < 0,05$). С другой стороны, у видов *D. lugubris*, *Ij. tenuis*, *Bd. punctata* «левши» преобладали над «правшами», составляя соответственно 22-40 и 9-11% ($p < 0,05 < 0,01$).

Таким образом, оказалось, что у планарий симметричные формы поведения в Т-образном лабиринте преобладают над асимметричными, а «асимметрики» подразделяются на две группы – виды с превалированием правых или левых выборов направления поворота.

Для последующего анализа у тех же животных сравнивали общее количество поворотов, совершенных в ту и другую сторону в популяции в целом (рис.3, В). Оценка соответствующих результатов обнаружила достоверное ($p < 0,05$) преобладание правосторонних реакций у бесполой расы *D. tigrina* над левосторонними (56 и 44 % соответственно). У других исследованных видов, представленных выборками меньшей величины, наблюдалась лишь тенденция к преобладанию количества правых или левых поворотов. При этом можно было отметить соответствие между количеством R- и L- форм в популяции и тенденциями к преобладанию числа поворотов вправо и влево.

Представляет интерес соотношение направления первого и последующих поворотов планарий в Т-образном лабиринте. Этот показатель в известной мере дает представление об устойчивости выявленного предпочтения. Данный вопрос исследовали на 721 планарии *D. tigrina* бесполой расы. Из таблицы видно, что общее количество первичных правых и левых поворотов в исследованной популяции различалось незначительно,

хотя и наблюдалась известная тенденция в сторону преобладания правых поворотов, которая была сильнее выражена у «асимметриков» по сравнению с «симметриками». Анализ направления первого поворота у R- и L- форм обнаружил следующую закономерность: из общего числа R-форм примерно у 2/3 первая реакция была правосторонней, а у 1/3 – левосторонней. Точно так же примерно у 2/3 L-форм первая реакция была левосторонней, а 1/3 – правосторонней.

Таблица

Соотношение направления первого и последующих поворотов у планарий

Группы планарий	Направление первого поворота	
	Вправо	Влево
R-формы («правши»)	153	48
L-формы («левши»)	24	71
Всего	177	119
RL-формы («асимметрики»)	220	205
Всего	397	324

Несколько более полное представление о прочности «поворотных тенденций» у планарий дает сопоставление направления движения не в 50 пробах, как рассматривалось выше, а в 250. В этих экспериментах

участвовали 30 планарий бесполой расы *D. tigrina*. Опыты проводили через день в течение 10 суток. По результатам первого опыта планарии разделялись на три группы: «симметриков» (RL-формы), «правшей» (R-формы) и «левшей» (L-формы). Во всех опытах подсчитывали количество правых поворотов для каждой выделенной группы животных (рис.4).

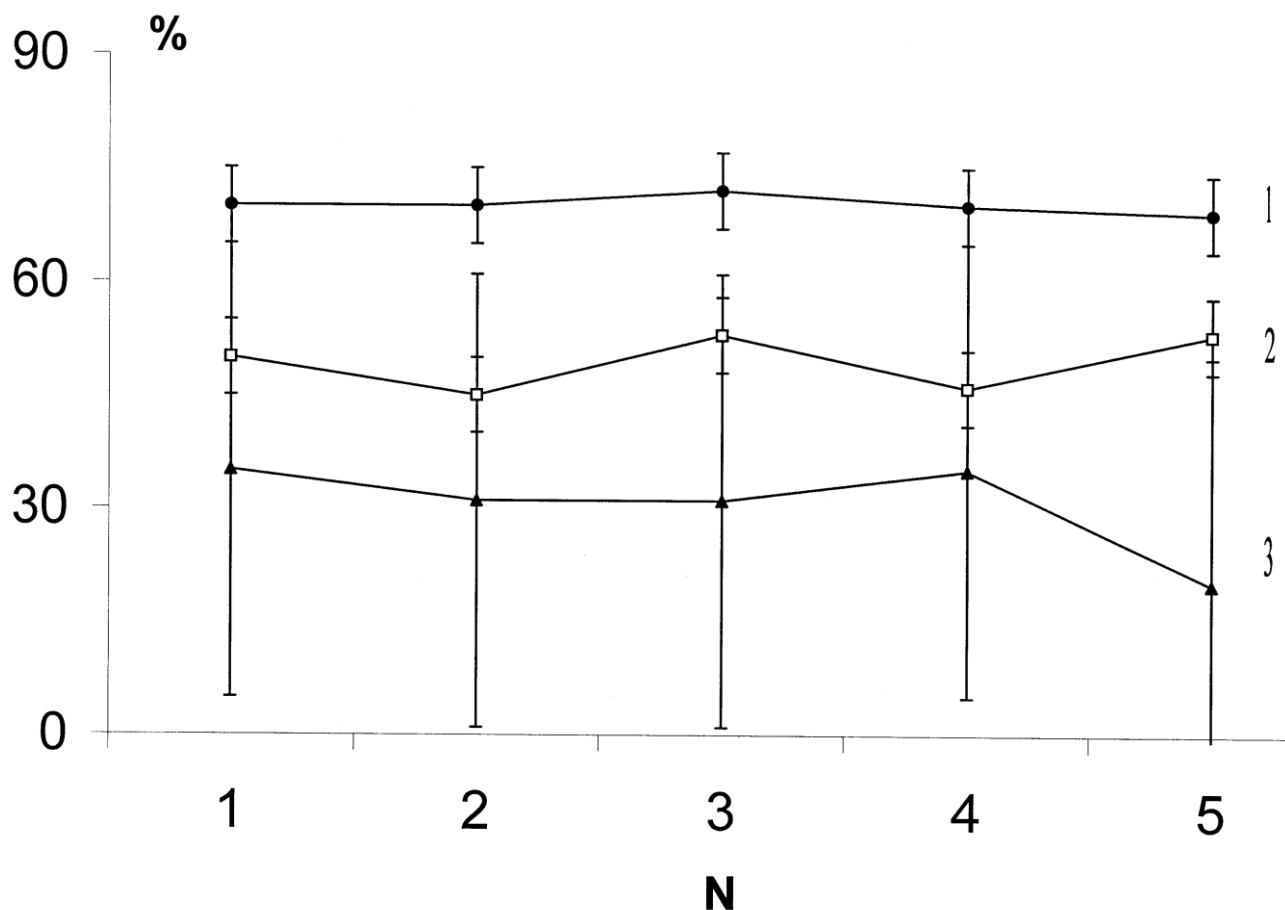


Рис.4. Стабильность предпочтения направления движения у планарий.

По оси абсцисс – номера опытов, по оси ординат - повороты вправо, проценты. 1 – R - формы (правши) , 2 – RL - формы (симметрики), 3 - L - формы (левши).

В течение пяти опытов (т.е. на протяжении 10 дней) количество правосторонних поворотов для каждой группы было практически постоянным, а данные разных групп планарий значительно различались между собой. Используя индивидуальные показатели каждого животного, анализировали прочность уровня выбора правого поворота. Оценивали дисперсию реакций одного животного в течение всего периода опытов относительно дисперсии реакции разных животных в течение одного дня. Было показано, что стабильность уровня выбора правого поворота

характерна не только для групп в целом, но и для каждого животного в отдельности. Результаты по разным планариям в один день различались достоверно больше, чем данные одного и того же животного на протяжении 10 дней ($p < 0,01$).

В ходе экспериментов контролировали постоянство внешних условий. Поскольку известно влияние сезонных изменений на поведение планарий, специальное внимание уделяли изучению влияния времени года на «поворотные тенденции». С этой целью были проанализированы данные основной серии опытов, проведенной на 721 планарии *D. tigrina* бесполой расы, из которых 497 особей исследовали летом, 180 – зимой и 44 осенью (рис.5).

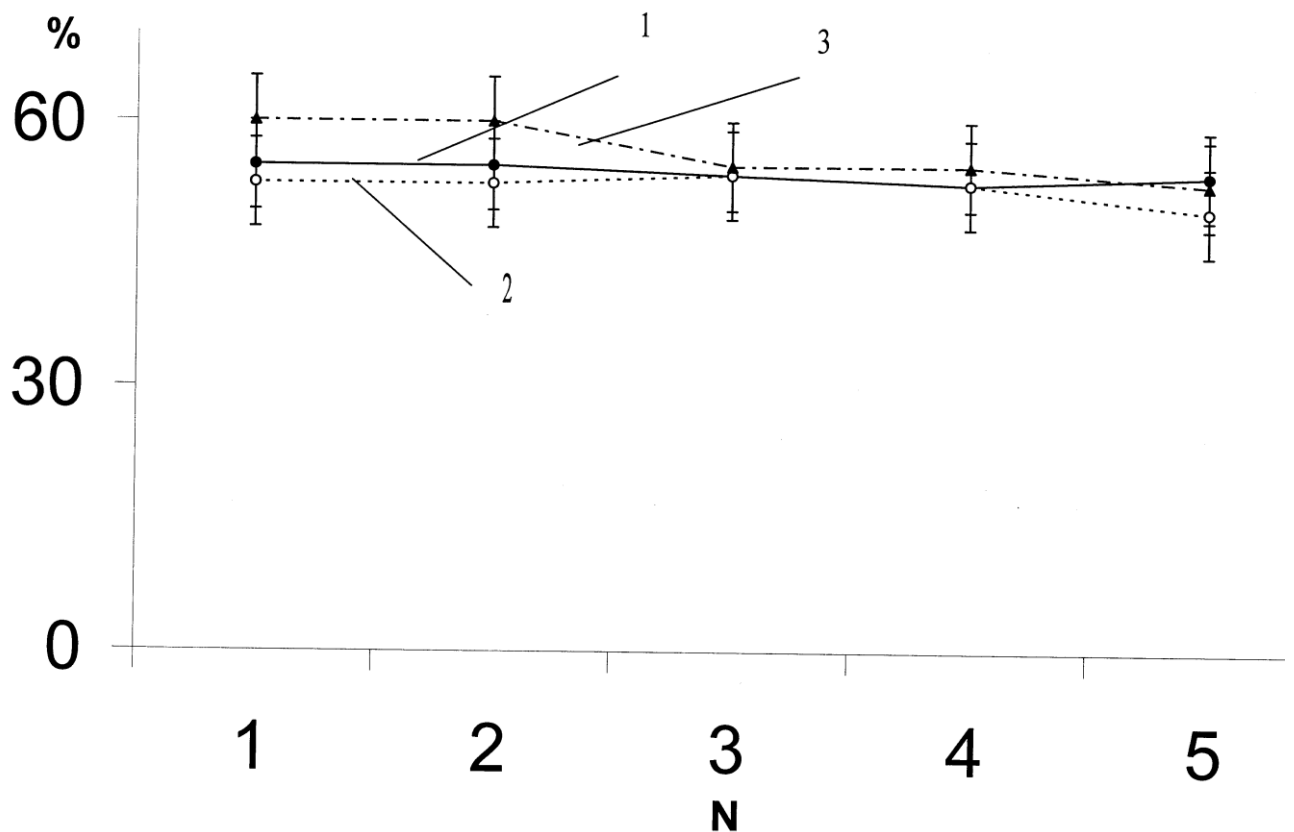


Рис.5. Влияние времени года на поворотные тенденции у планарий.

1 – лето, 2 – зима, 3 – осень. Обозначения те же, что на рис.4.

Средние данные по количеству поворотов вправо из 50 проб оценивались по t-критерию Стьюдента. Планарии поворачивали вправо в среднем: 27,7 раза летом, 27,3 раза зимой и 29,1 раза осенью ($p > 0,05$). Таким образом, полученные данные не выявили сезонных изменений в характере выбора направления поворота у планарий, что опять-таки свидетельствует о стойкости этого показателя.

В поисках возможных факторов, обуславливающих выбор планариями предпочитаемого направления движения, было проанализировано и влияние ориентации лабиринта. В различных сериях опытов перед началом движения в лабиринте планарии были направлены головным концом тела в разные стороны. Эксперименты проводили на 721 планарии *D. tigrina* бесполой расы. При северной ориентации исследовано 423 планарии, при южной – 148, при восточной и западной – по 75 планарий.

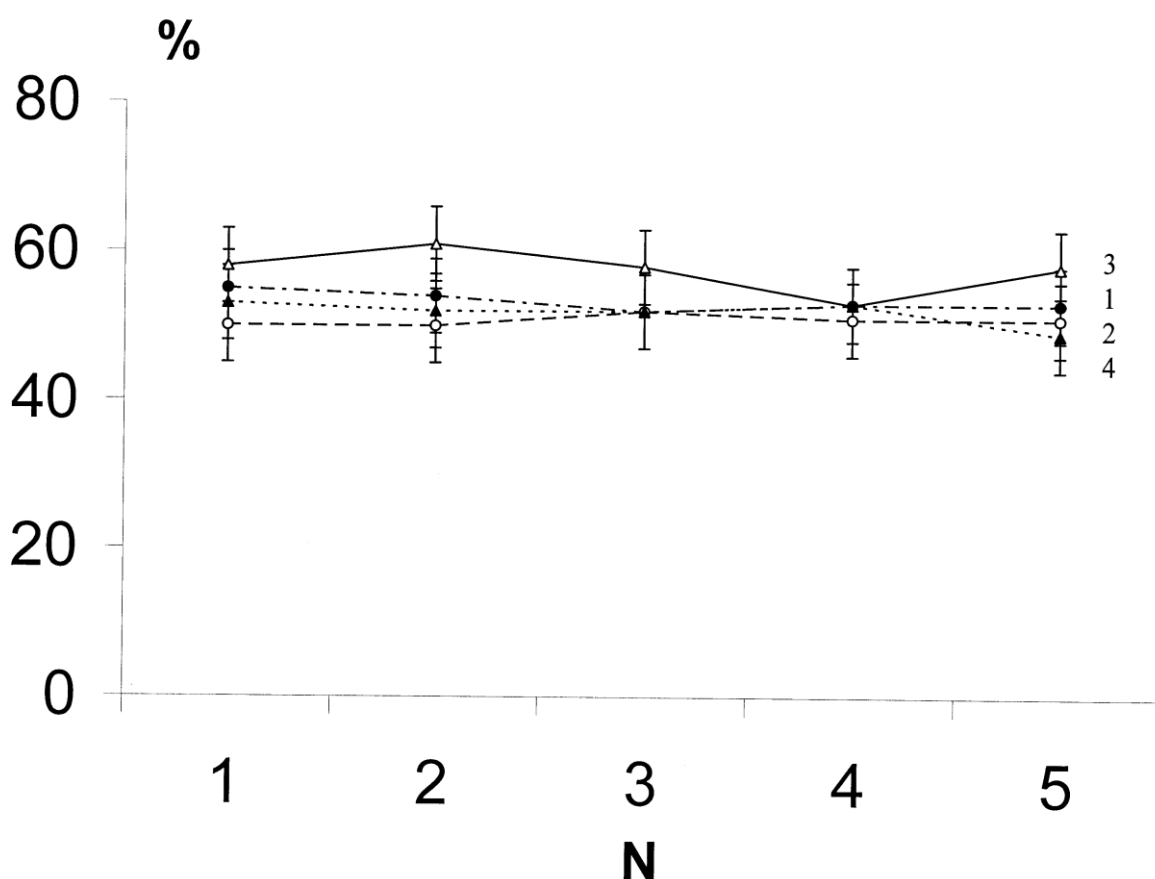


Рис.6. Влияние ориентации лабиринта на поворотные тенденции у планарий.

1 – север, 2 – юг, 3 – запад, 4 – восток. Обозначения те же, что на рис. 4.

Можно видеть (рис.6), что ориентация лабиринта значимо не влияла на предпочитаемое направление движения. При северной ориентации был сделан в среднем 28,1 правого поворота, при южной – 26,1, при западной – 29,9, и при восточной – 26,0. Эти различия были статистически недостоверными ($p > 0,05$).

Особенности регенерации симметричных фрагментов тела планарий

В каждом опыте на оперированных планариях использовали по 50 животных. Опыты повторяли 2-3 раза. Регенерантов содержали по 10 в стаканчиках с водой или раствором пептида, отдельно правые и левые фрагменты.

В первой серии опытов на разрезанных вдоль планариях было показано, что пищедобывательная реакция глотки восстанавливалась у регенерантов в течение 5-8 дней после операции. При этом в средних сроках ее восстановления между правыми и левыми фрагментами не было достоверных отличий ($p > 0,05$) (рис.8, контроль).

Функциональное восстановление глотки определяется не только регенерацией ее структуры, но также зависит от регенерации нервного аппарата. Опыты на правых и левых фрагментах тела планарий показали, что регенерация в целом произошла у них одинаково. Углубленный анализ этих данных был произведен на основе биохимического подхода, а именно с использованием регуляторных нейропептидов.

Ранее было установлено, что некоторые нейропептиды обладают морфогенетической функцией (И.М. Шейман, Х.П. Тирас, Э.Ф. Балобанова, 1989) и действуют на регенерацию глотки у целых планарий как стимуляторы процесса, в то время как другие пептиды его тормозят (Н.Д. Крещенко, И.М. Шейман 1994).

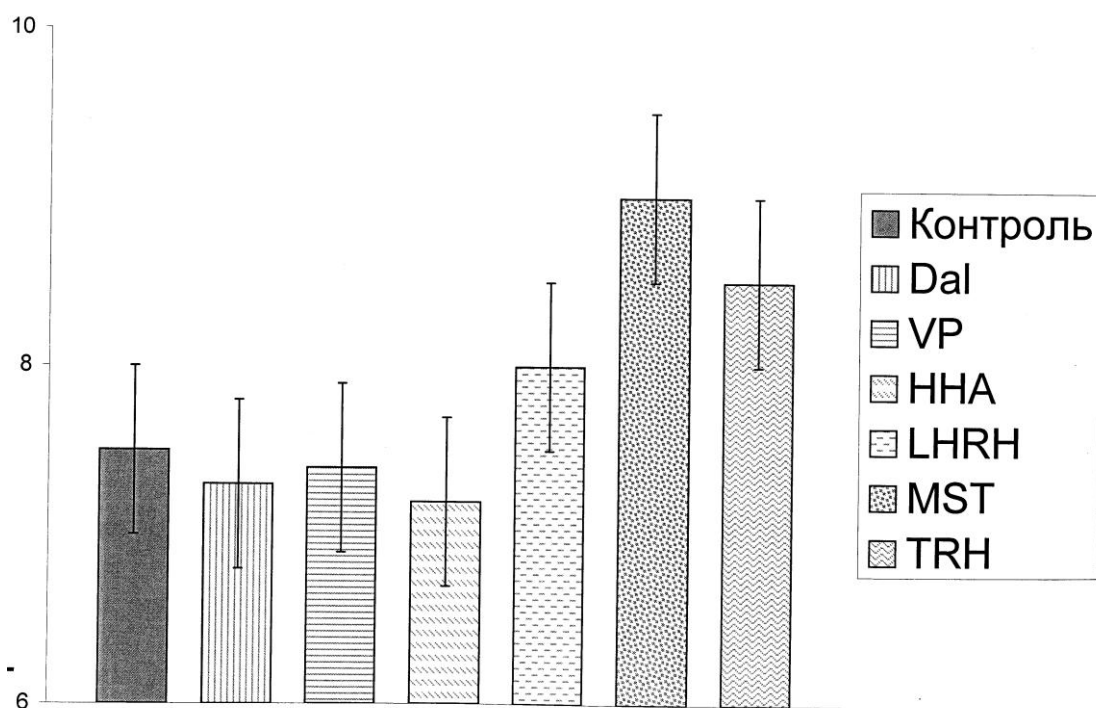


Рис. 7. Время восстановления пищедобывательной реакции глотки у планарий (названия нейропептидов см. в тексте, в разделе методика). По оси ординат – время регенерации.

На рис.7 видно, что к группе стимуляторов восстановления пищедобывательной реакции глотки отнесены морфоген гидры, даларгин и вазопрессин, а к группе ингибиторов -люлиберин, меланостатин и тиролиберин.

При действии перечисленных пептидов на регенерацию глотки и восстановление ее функции у правых и левых половинок тела были получены результаты, подтверждающие данные, выявленные на целых планариях. Однако эффект, полученный на разных фрагментах планарий, отличался как при действии стимуляторов, так и при действии ингибиторов регенерации. Так, морфоген гидры, даларгин и вазопрессин достоверно сокращали время восстановления функции глотки у правых фрагментов планарий ($p < 0.05$), т.е. действовали как стимуляторы. В то же время даларгин и вазопрессин стимулировали левые фрагменты незначительно ($P > .05$). Обратная картина наблюдалась при действии ингибиторов регенерации. Люлиберин, тиролиберин и меланостатин достоверно ($p < 0.05$) задерживали время восстановления функции глотки у левых половинок планарий. Действие меланостатина и тиролиберина на правые половинки было слабее выражено, хотя и имело достоверный характер, а действие люлиберина на правые половинки было незначительным. Все эти данные приведены на рис 8.

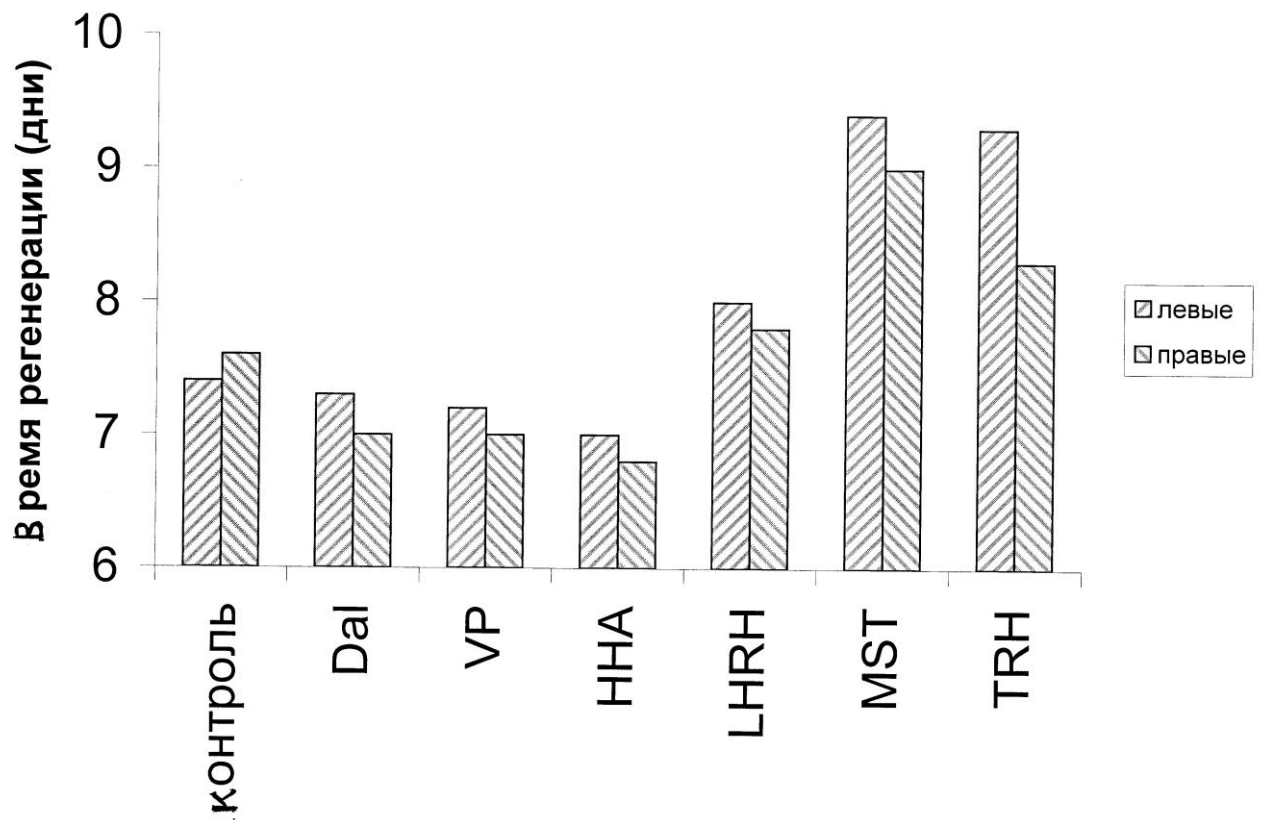


Рис.8. Время восстановления пищедобывательной реакции глотки при регенерации левых и правых фрагментов планарий.

Кроме того их иллюстрирует схема, приведенная на рис.9.

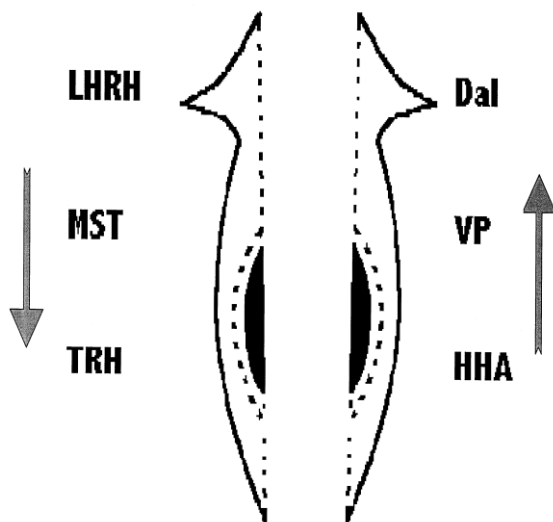


Рис.9 Схема действия нейропептидов на скорость восстановления пищедобывательной функции глотки у правых и левых фрагментов планарий. Стрелки указывают на стимулирующее (вверх) или тормозящее (вниз) действие.

Обсуждение

Плоские черви, являются важнейшим объектом для изучения латерализации функций, так как у них впервые в эволюционном ряду возникает билатеральная симметрия в структурной организации тела. Это явилось одним из поводов для утверждения, что беспозвоночные в подавляющем большинстве устроены и функционируют на основе билатеральной симметрии (А.В. Иванов, 1968). Высказывалось также мнение, что плоские черви не могут различать «правое» и «левое», так как они обладают выраженной билатеральной симметрией, а некоторое различие развивается лишь в ходе эволюции по мере прогрессирующей утраты степени симметрии тела (А.В. Иванов, Ю.В. Мамкаев, 1973). Вместе с тем проблема появления асимметрии функций у беспозвоночных поднималась ранее в связи с филогенезом нервной системы (W.D. Chapple, 1977, G.S. Berkowitz, R.D. Tschirgi, 1984).

Проведенные нами исследования показали, что у большинства планарий при предпочтении направления движения «асимметриками» оказались 1/3-1/2 популяции. У более высоко организованных животных «асимметрики», как правило, представлены меньшинством, и часто очень незначительным (В.Л. Бианки, 1985).

Вместе с тем, обнаруженная у планарий форма функциональной асимметрии в направлении движения противоречит приведенным утверждениям, не основанным на прямых экспериментах. Описанные данные показывают, что функциональная асимметрия в филогенетическом ряду возникает, вероятно, одновременно с билатеральной симметрией.

Наиболее существенным из полученных фактов является тот, что у всех исследованных видов планарий «асимметрики» разделялись на две неравные группы «правшей» и «левшей», причем различия между ними были статистически достоверными. Эта асимметрия была относительно стабильной, и в частности не зависела от времени года и ориентации по сторонам света. У *D. tigrina* (бесполая и половая расы) преобладали «правши», а у *D. lugubris*, *Ij.tenuis*, *Bd. punctata* – «левши». Следовательно, направление асимметрии могло различаться не только у различных видов разных родов, но и у одного и того же рода (*Dugesia*). Привлекает внимание то обстоятельство, что у лабораторного вида (*D. tigrina*) асимметрия правосторонняя, а у остальных видов, взятых из природы, - левосторонняя.

Приведенные факты наводят на мысль о том, что уже у планарий – наиболее примитивных билатерально-симметричных животных – мы встречаемся с какой-то загадочной формой видовой функциональной асимметрии. В самом деле, во-первых, преобладание у них того или другого знака асимметрии является видоспецифическим признаком для асимметричной части популяции; во-вторых, у всей исследованной популяции в целом могут преобладать однонаправленные «поворотные тенденции». Вместе с тем отношение асимметричных особей вида к их общему количеству является еще относительно небольшим, что позволяет характеризовать описанную выше форму первичной асимметрии как примитивную.

Наряду с выявленной формой частично скрытой функциональной асимметрии в направлении движения, обнаружилась также замаскированная асимметрия в характеристике нервной системы планарий, выявленная в морфогенетическом процессе. Регенерация двух симметричных фрагментов тела, правой и левой половинок планарий, исследованная на основе восстановления пищедобывательной функции глотки, происходила без видимых различий. Пижедобывательная реакция восстанавливалась в одни и те же сроки у правых и левых регенерантов. Ранее было установлено, что ее восстановление определяется как морфологической регенерацией глотки, так и функционированием нервной системы планарий.

Принято считать, что функциональная асимметрия мозга - явление присущее всем позвоночным животным, хотя ряд работ, выполненных на беспозвоночных животных позволил выявить у них также функциональную асимметрию мозга. Попытка обнаружить ее у планарий, у которых имеется первая в филогенетическом плане центральная нервная система, не менее важна, чем ее связь с билатеральной организацией тела. Первый экспериментальный подход к задаче, казалось бы, не выявил различий между восстановлением функции в двух симметричных частях тела. Однако применение специальной группы веществ, регуляторных нейропептидов, в опытах с восстановлением пищедобывательной реакции у регенерантов изменил картину. Оказалось, что под влиянием нейропептидов реакция в правых и левых регенерантах восстанавливалась с различной скоростью. Все вещества в той или иной мере оказывали влияние на скорость восстановления реакции. При этом наблюдалось различное их действие на правые и левые фрагменты. Интересно, что морфогенетические стимуляторы (морфоген гидры, даларгин и вазопрессин) оказывали более сильное действие на правые половинки тела, а морфогенетические ингибиторы – на левые. Эти данные указывают на различную химическую характеристику нервных образований в симметричных половинках тела.

Нейрохимическая латерализация центральной нервной системы позвоночных животных известна (В.К. Луценко, М.Ю. Карганов, 1985, Г.А.

Вартанян, Б.И. Клементьев, 1988). Показано также, что нейрхимическая асимметрия может быть усилена введением веществ (B. Zimmerberg, S. Glick, T. Jerussi, 1974). Представленные результаты опытов вскрыли биохимическую асимметрию центральной нервной системы уже на уровне плоских червей.

Таким образом, наличие латерализации при выборе направления движения вскрыло появление зачаточной функциональной асимметрии одновременно с возникновением билатеральной симметрии, а влияние нейропептидов на восстановление пищедобывательной реакции симметричных фрагментов планарий в ходе регенерации обнаружило, что асимметрическая химическая характеристика нервной системы возникает одновременно с появлением центральной нервной системы как таковой.

Литература

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – 1964 – Т.1-2. М.
2. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. – 1985 - Л., Наука, С.295
3. Богута К.К. Отношение симметрии в нервной системе низших *Bilateria* // Зоол. журн. – 1978 – Т.57, № 12, С. 1765 – 1770.
4. Вартанян Г.А., Клементьев Б.И. Проблема химической асимметрии мозга // Физиология человека. – 1988. – Т. 14, № 2, С. 297 – 313.
5. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. – 1968 Л., Наука, С.287.
6. Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви, их происхождение и эволюция. – 1973 - Л., Наука, С. 245.
7. Карась А.Я., Удалова Г.П. Пространственно – моторная асимметрия у краба. *Carcinus maenas* при реакции активного избегания // Вестник ЛГУ. – 1988 – Сер.3, № 2, С.116 - 119.
8. Крещенко Н.Д., Шейман И.М. Регенерация глотки у планарий. Действие нейропептидов. // Онтогенез.- 1994 - Т. 25, № 5, С.350 – 356.
9. Луценко В.К., Карганов М.Ю. Биохимическая асимметрия мозга //Биохимия. – 1985 – Т. 4, № 2.С.197 – 213.
10. Салимова Н.Б., Милошевич И., Салимов Р.М. Действие 5,6 – окситриптамина на поведение в лабиринте улитки. // Ж. высш. нервн. деят. – 1984 – Т.34, № 5, С.941 – 947.

11. Удалова Г.П., Карась А.Я. Асимметрия направления движения у муравьев *Murmica rubra* при пищевой мотивации // Ж. высш. нервн. деят.. –1986 - Т.36, № 4, С.707 – 714.
12. Удалова Г.П., Карась А.Я., Жуковская М.И. Асимметрия направления движения у гаммарусов *Gammarus oceanicus* в тесте открытого поля. // Ж. высш. нервн. деят. – 1990 - Т. 40, № 1, С.93 – 100.
13. Шейман И.М. Морфогенетически активные вещества и их адаптивная роль. – 1984 – М, Наука, С. 187.
14. Шейман И.М., Турас Х.П., Балобанова Э.Ф. Морфогенетическая функция нейропептидов // Физиолог. Журнал им. Сеченова - 1989 – Т. 75, № 5, С.619-626..
15. Berkowitz G.S., Tschirgi R..D. On the phylogeny of asymmetry and special discrimination // J. Theoret. Biol. –1984 – V.106, P. 495 – 501.
16. Chapple W.D. Role of the asymmetry in the functioning of the invertebrates nervous systems . In : Lateralization in the nervous system.
17. Harnad S et al eds. – 1977 – London, Academic press, P. 3-22.
18. Zimmerberg B., Glick S.D., Jerussi T.P. Neurochemical correlates of a spatial preference in rats // Science – 1974 – V. 185, N 4151, P. 623 – 625
19. Gerschwind N., Galaburda A.M. Cerebral lateralization. Biological mechanisms, association and pathological. // Arch. Neurol. –1985 – V.42, N 5, P. 428-459.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИЧЕСКАЯ АСИММЕТРИЯ КОРКОВЫХ ПОЛЕЙ И ХВОСТАТОГО ЯДРА МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

И.Н. Боголепова, Л.И. Малофеева, Н.С. Оржеховская, Т.В.
Белогрудь

Институт мозга РАН

Функциональная неравнозначность полушарий мозга известна со времен Брока [25].

Согласно современной концепции о структурно-функциональной асимметрии мозга, сложившейся в результате многочисленных клинических и экспериментальных исследований, существуют значительные различия функций левого и правого полушарий мозга человека, их функциональная неидентичность в процессе формирования второй сигнальной системы и в обеспечении речи [13, 14, 15, 30].

Левое полушарие связано преимущественно с реализацией специфически человеческих речевых функций, а также с аналитической абстрактной деятельностью на речевой и знаковой основе. Оно участвует в прогнозировании сложных моторных и психических актов. Правое полушарие является в основном ведущим в восприятии пространства, времени и имеет особое значение в организации эмоциональной жизни [16, 23].

Выявлены различия нервных и психических расстройств при поражении правого и левого полушария [9, 1].

Для понимания механизмов функциональной асимметрии мозга, его сложных психических, речевых и двигательных функций большое значение имеет исследование особенностей структурной организации коры и подкорковых образований мозга человека в левом и правом полушарии.

В литературе имеются лишь единичные работы, посвященные данному вопросу [10, 11, 12, 17, 20], выполненные традиционными архитектурными методами и касающиеся в основном особенностей строения борозд, извилин и отдельных корковых полей.

Целью настоящей работы было выявление в левом и правом полушарии мозга человека особенностей строения корковых полей, ответственных за обеспечение сложных психических, речевых и двигательных функций, а также структурной организации подкорковых образований.

Были изучены речедвигательные поля (44 и 45); корковые поля двигательного анализатора (4 и 6); поле 43, играющее непосредственную роль в звукопроизнесении; поле 8, принимающее участие в осуществлении пространственной ориентации и регуляции произвольных двигательных актов; поля 47 и 46, чисто лобные формации, принимающие участие в регуляции программирования и осуществления сложных интеллектуальных процессов; поля 39 и 40 нижнетеменной области, связанные с процессами чтения, письма, рисования, формирования целенаправленных действий; хвостатое ядро, участвующее в управлении двигательными механизмами и в организации сложных форм поведения.

Исследование проводили на 10 полушариях мозга взрослых людей в возрасте от 30 до 60 лет. Изучали серии фронтальных парафиновых срезов толщиной 20 мкм, окрашенных крезолом фиолетовым. Архитектонические структуры исследовали на качественном и количественном уровне. С помощью телевизионно-оптических устройств "ТАС" и "Видеоплан," сопряженных с микроскопом, проводили измерение суммарной объемной фракции нейронов и глии и площади профильных полей пирамидных нейронов в слоях III и V корковых полей, а также в подкорковых структурах. Измерения в левом и правом полушариях мозга проводили на вершине извилины в идентичных по топографии местах. В каждом полушарии измерялось 100 нейронов, исследовалось 50 полей зрения. Составлены цитоархитектонические карты корковых полей в правом и левом полушарии. Распределение нейронов на классы проводилось в соответствии с классификацией, разработанной Малофеевой Л.И. и Оржеховской Н.С. Выделено 5 классов нейронов: сверхмалые (до 70,0 мкм²), малые (70,1-170,0 мкм²), средние (170,1-290,0 мкм²), крупные (290,1-500,0 мкм²), сверхкрупные (свыше 500,1 мкм²). Коэффициент асимметрии средней величины профильного поля нейронов (Мпп) в левом и правом полушариях мозга определялся по формуле:
$$\frac{Мпп(лев) - Мпп(прав)}{0.5[Мпп(лев) + Мпп(прав)]} * 100\%$$
. Была проведена статистическая обработка результатов: достоверные различия считались значимыми при $P \geq 0,05$.

Сведения о подобном изучении структурной организации корковых и подкорковых образований мозга человека в левом и правом полушарии с применением количественного анализа и электронно-вычислительной техники отсутствуют.

В результате исследований речедвигательных полей выявлено четкое различие правого и левого полушария мозга человека по максимальным,

средним и минимальным величинам площади профильных полей пирамидных нейронов в слоях III и V этих структур. В слое III поля 44 во всех наблюдениях в левом полушарии величина площади профильных полей пирамидных нейронов, равная 287 ± 15 , 285 ± 13 , 269 ± 19 и 306 ± 13 мкм², превышала таковую в правом полушарии – 231 ± 13 , 207 ± 10 , 159 ± 11 и 217 ± 11 мкм². Эта же закономерность была установлена и при изучении слоя V полей 44 и 45. Так, в слое V поля 44 в левых полушариях величины площади профильных полей пирамидных нейронов, равные 259 ± 10 , 265 ± 11 , 263 ± 13 и 238 ± 8 мкм², превышали таковые в правых полушариях – 206 ± 10 , 207 ± 9 , 221 ± 10 и 206 ± 7 мкм².

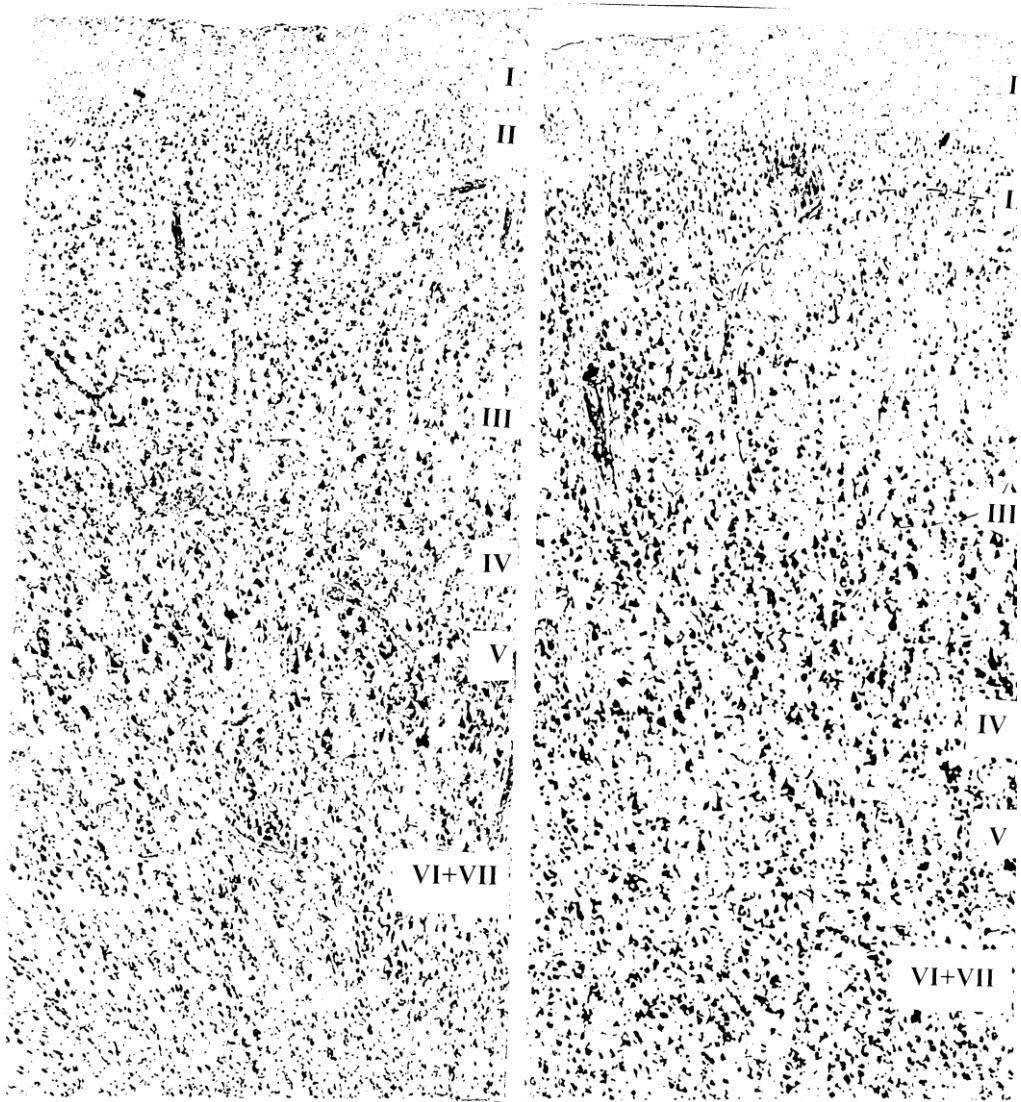
В левом полушарии в поле 44 максимальная величина площади профильных полей пирамидных нейронов в слое III была равна в среднем 525 мкм², а в правом – 399 мкм². Та же закономерность была установлена при изучении поля 45. Максимальная величина площади профильных полей пирамидных нейронов в слое III в левом полушарии равнялась в среднем 411 мкм², в правом – 316 мкм².

Анализ полей 4 и 6 показал аналогичные структурные особенности их строения в левом и правом полушарии мозга человека. Так, в слое III поля 6 в левых полушариях величина площади профильных полей пирамидных нейронов, равная 302 ± 20 , 274 ± 19 , 264 ± 18 и 269 ± 14 мкм², превышала таковую в правых полушариях – 216 ± 13 , 204 ± 11 , 248 ± 14 и 212 ± 13 мкм². В слое V поля 6 величина площади профильных полей пирамидных нейронов в левых полушариях также была больше, чем в правых полушариях.

Эта же закономерность была прослежена при сопоставлении площади профильных полей пирамидных нейронов в слое III и V поля 4 в левом и правом полушарии мозга человека, причем наибольшие различия были выявлены при исследовании клеток Беца.

Таким образом, была выявлена левополушарная доминантность речедвигательных и двигательных корковых полей мозга человека, что коррелирует с левополушарной латерализацией речедвигательных и двигательных функций человека [2, 3, 4, 5, 6].

При изучении полей 43, 8, 46, 47 обнаружилось определенные различия не только в картине расположения полей по поверхности полушарий, но и в структурной организации указанных образований. Так, например, при сравнении цитоархитектоники поля 8 в правом и левом полушариях обнаруживается, что его фактура слева – четче и определеннее: стратификация коры яснее; радиальная исчерченность, особенно в нижнем этаже коры – выраженнее, границы гранулярных слоев III и V – резче; напротив, справа – некоторая размытость структуры (рис.1).



Левое полушарие

Правое полушарие

Рис. 1. Цитоархитектоника поля 8 лобной области коры мозга человека

Вместе с тем, количественный анализ некоторых параметров не выявил устойчивой левой или правополушарной доминантности. Например, достоверность величин поверхности названных выше лобных полей в одних случаях преобладала в левых полушариях, в других – в правых, в третьих – отсутствовала (рис. 2).

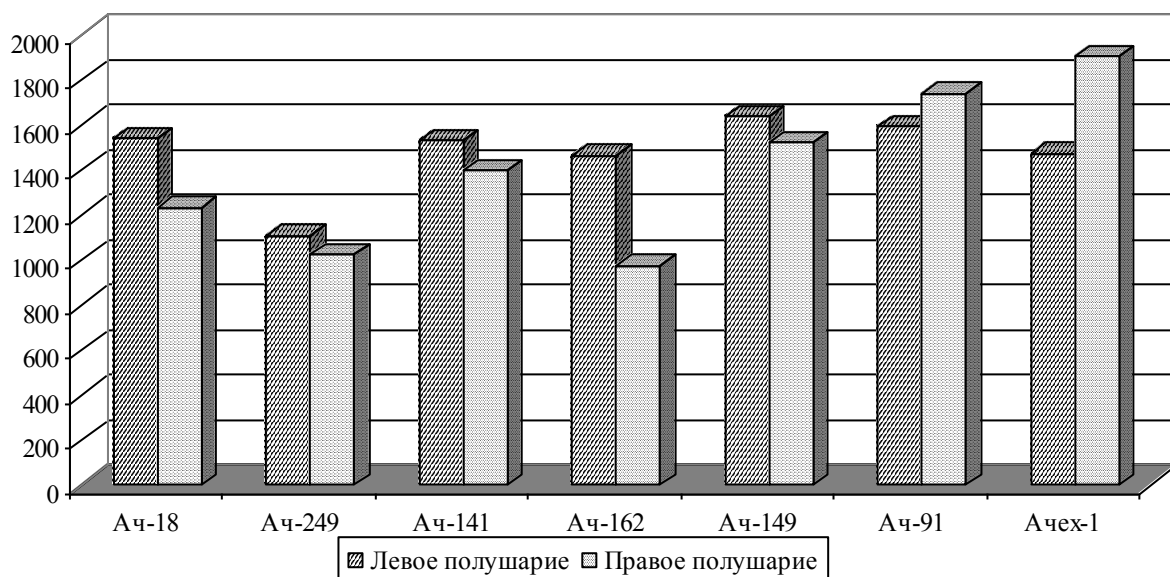


Рис. 2 Площадь поля 47 в правом и левом полушариях мозга человека (мм²)

Измерение ширины поперечника коры в этих же лобных структурах также не обнаружило постоянной доминантности какого-либо полушария, так как превалирование данного параметра отмечалось то справа, то слева. Аналогичная картина наблюдалась при изучении отдельных слоев в полях 8, 43, 46, 47.

При исследовании указанных выше полей проявились определенные полушарные различия в размерах пирамидных нейронов и их плотности. Однако, как показала статистическая обработка, если эти различия отчетливо проступали в поле 47 (слой III), то в поле 46 (слой III) они весьма невелики. Так, величина профильного поля 46 (слой III) лишь в незначительном числе случаев оказывалась больше справа - 176 ± 12 мкм²(пр) и 122 ± 8 мкм²(лев), а в поле 47 (слой III) в большинстве случаев - слева.

Также не выявлено достоверных различий между полушариями по величине профильного поля нейронов в слое V полей 46 и 47. В поле 46 лишь в одном случае отмечено достоверное увеличение размеров нейронов в правом полушарии 183 ± 12 (пр) и 124 ± 7 (лев). В поле 47 в одном случае наблюдалось абсолютное равенство - 137 ± 8 (пр) и 137 ± 10 (лев).

В полях 8 и 43 в двух наблюдениях из четырех обнаружено преобладание левого полушария, а в двух случаях – правого: так, в слое III поля 8 величина профильного поля пирамидных нейронов равнялась $171 \pm 8,8$ (лев) и $150 \pm 10,3$ (пр); $190 \pm 11,7$ (лев) и $178 \pm 11,5$ (пр) и, соответственно, - 118 ± 7 (пр) и 136 ± 7 (лев); $132 \pm 6,3$ (пр) и 167 ± 5 (лев) мкм². Детальное изучение объемной фракции нейронов и глии в слое III и V корковых полей 8, 46, 43,

47 показало значительные колебания этого показателя в левых и правых полушариях и отсутствие его постоянного преобладания в одном из полушарий.

Анализ плотности нейронов в отдельных корковых слоях вышеназванных лобных полей также не выявил повторяющегося превалирования этого показателя в одних и тех же полушариях.

Таким образом, по некоторым цитоархитектоническим параметрам в структурной организации лобных полей 8, 43, 46, 47 отсутствует устойчивое доминирование одного полушария над другим, что подтверждается данными литературы.

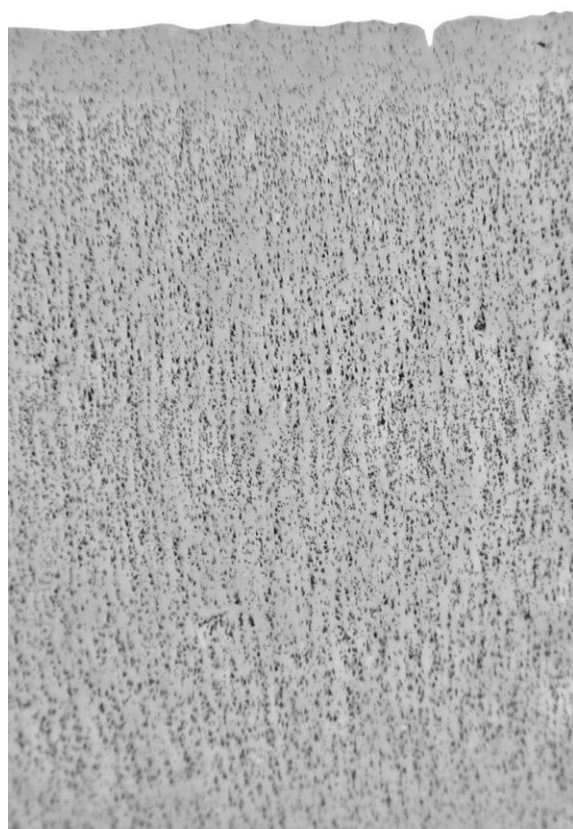
Исследование нижнетеменной области коры мозга человека показало, что как в поле 39, так и в поле 40 в слое III³ в изученных случаях ни левое, ни правое полушария достоверно не выявляют устойчивой доминантности по среднему значению профильного поля пирамидных нейронов. Например, в поле 40 в слое III³ среднее значение профильного поля пирамидных нейронов было равно в одном случае – $176,4 \pm 4,1$ мкм² слева и $188,6 \pm 8,7$ мкм² справа, в другом – соответственно $159 \pm 6,7$ и $186,9 \pm 11,7$ мкм², в третьем – $216,5 \pm 12,3$ и $199 \pm 8,6$ мкм². В поле 39 в слое III³ в двух случаях из десяти размер нейронов был достоверно больше в левом полушарии, в двух – в правом, в шести случаях достоверно не отличался в обоих полушариях. Так, например, среднее значение площади профильного поля нейронов в слое III³ в мозге Ar-18 в левом полушарии было равно $204,3 \pm 5,9$ мкм², в правом – $168,7 \pm 5,9$ мкм²; в мозге An-3 – $214,0 \pm 10,3$ в левом полушарии и $260,5 \pm 17$ в правом; а в мозге A-247 – $210,4 \pm 10,3$ мкм² и $215,2 \pm 6,0$ мкм² соответственно.

Такая же закономерность была выявлена при изучении пирамидных нейронов слоя V. В обоих полях нижнетеменной области они достоверно не отличались по среднему значению профильного поля пирамидных нейронов в левом и правом полушарии в большинстве изученных экземплярах мозга. В одном случае наблюдалось достоверное увеличение среднего значения площади профильного поля нейронов слоя V в правом полушарии ($166,5 \pm 8,8$ мкм² и $192,3 \pm 11,9$ мкм²) и в двух случаях в левом полушарии: Ar-40 – $218,3 \pm 9,3$ (лев) и $163,4 \pm 9,6$ мкм² (пр); A-91 – $204,7 \pm 8,6$ (лев) и $142,4 \pm 7,3$ мкм² (пр).

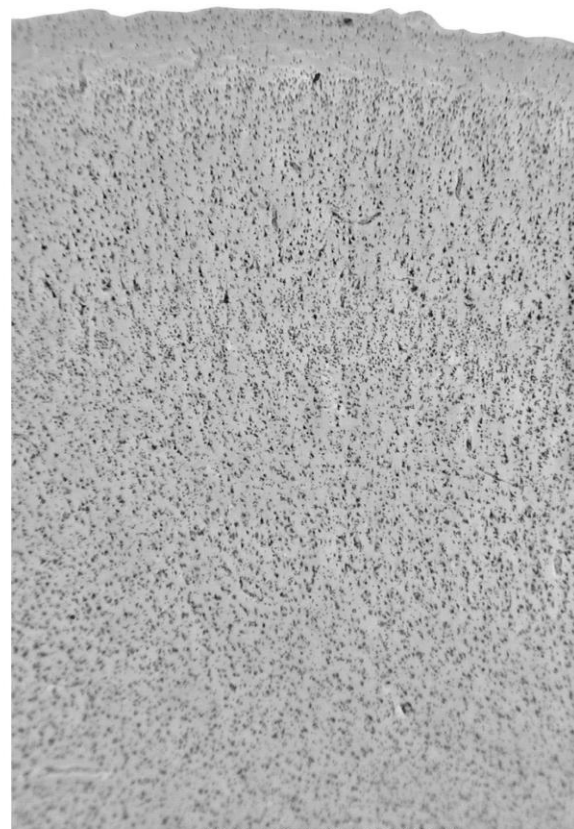
Таким образом, изучение цитоархитектоники полей 39 и 40 нижнетеменной области коры мозга человека в большинстве случаев не выявило преобладания левого или правого полушария мозга по величине площади профильного поля нейронов слоев III и V.

Цитоархитектоническое изучение полей 41 и 22 височной области мозга человека показали особенности топографии и нейронного состава этих полей в левом и правом полушарии. В левом полушарии в поле 22 радиарная

исчерченность более тонкая, чем в правом полушарии и лучше выражена в большинстве изученных случаев. Слои коры достаточно четко отграничиваются друг от друга, как в правом, так и в левом полушарии мозга. Однако, имеется некоторая тенденция к более выраженным границам между слоями в левом полушарии по сравнению с правым, указывая тем самым на лучшую горизонтальную исчерченность коры поля 22 в левом полушарии. Ширина слоев III^3 , V больше в левом полушарии, чем в правом. Слой III^3 поля 22 имеет более упорядоченную структуру, по сравнению с правым полушарием. Пирамидные нейроны этого слоя располагаются колонками, что указывает на более высокую степень вертикальной организации поля 22 в левом полушарии, чем в правом (рис.3).



левое полушарие



правое полушарие

Рис.3. Цитоархитектоника поля 22 височной области коры мозга взрослого человека.

Количественное изучение площади профильного поля нейронов и процентного соотношения отдельных классов нейронов в полях 41 и 22 височной области мозга человека в левом и правом полушарии выявили определенные интересные закономерности. В поле 41 в слое III^3 площадь профильного поля нейронов в большинстве случаев оказалась ниже в левом полушарии, чем в правом (рис. 4 и 5).

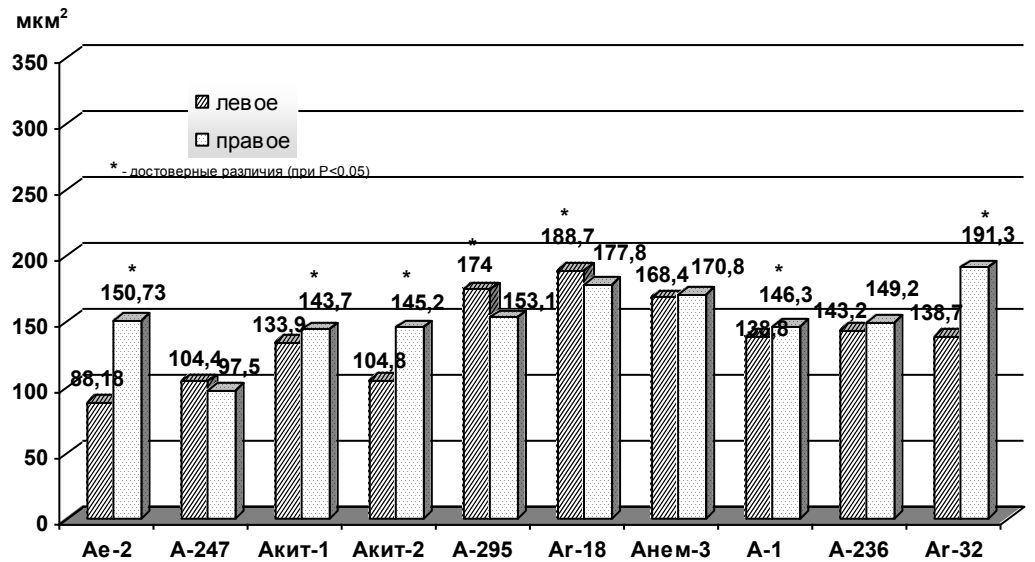


Рис.4. Площадь профильного поля нейронов в слое III³ поля 41 мозга человека.

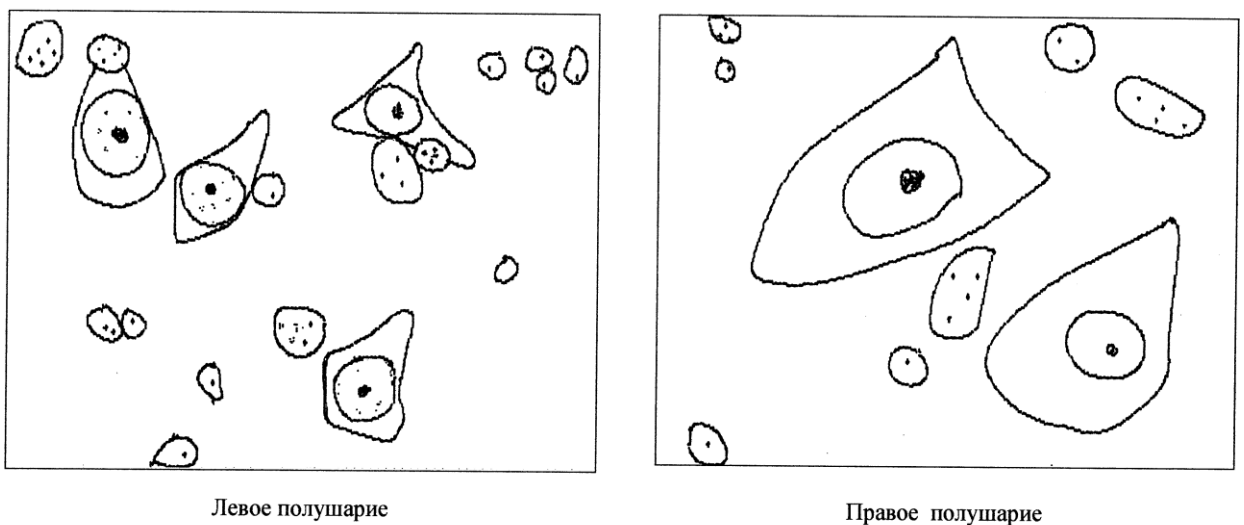


Рис. 5. Размер нейронов слоя III³ поля 41 в левом и правом полушариях мозга человека. Зарисовка с препарата мозга при увеличении в 100 раз.

Однако, разница между средним значением площади нервных клеток в обоих полушариях невелика. Так, например, коэффициент асимметрии профильного поля нейронов в слое III³ поля 41 равен: в мозге А-236 - 4,1%, в мозге А-247– 3,4%.

Иная картина наблюдается в поле 22. В слое III³ поля 22 во всех изученных случаях площадь профильного поля нейронов больше в левом полушарии по сравнению с правым (рис. 6 и 7). Коэффициент асимметрии по данному показателю оказался выше, чем в поле 41. Так, коэффициент

асимметрии профильного поля нейронов в слое III³ поля 22 равен: в мозге А-236 - 44,1%, в мозге А-247 – 6,6%.

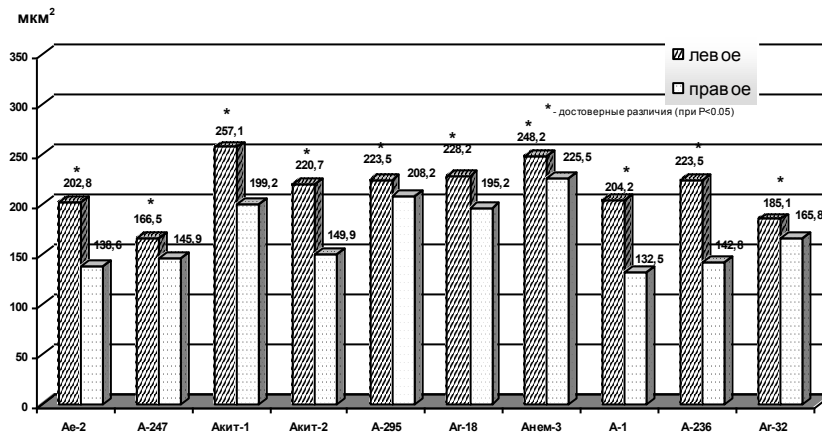


Рис.6. Площадь профильного поля нейронов в слое III³ поля 22 мозга человека.

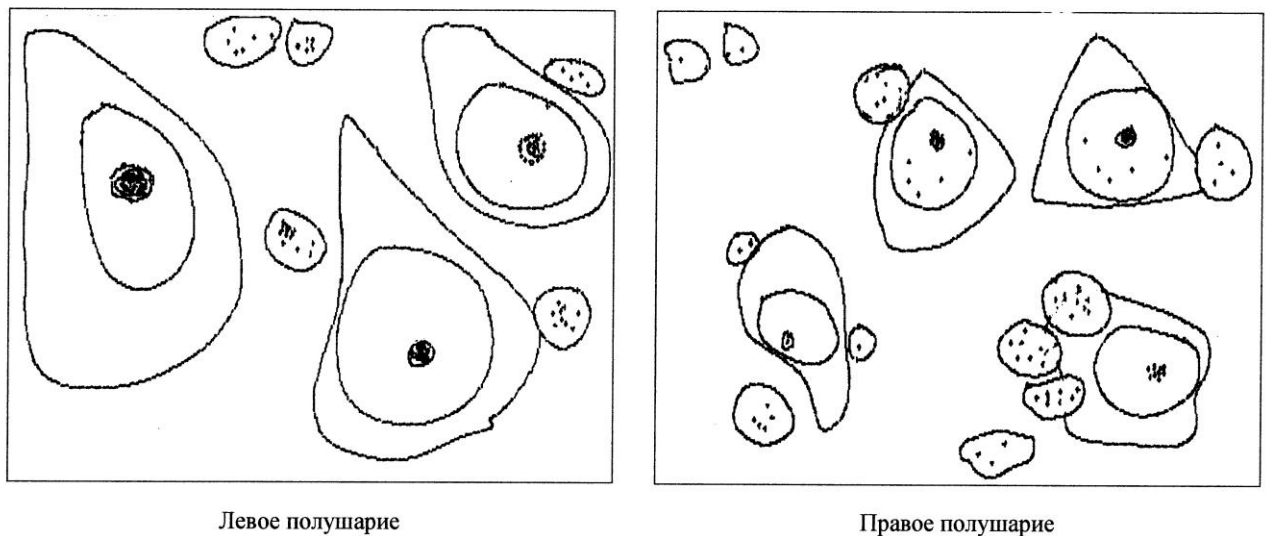


Рис. 7. Размер нейронов слоя III³ поля 22 в левом и правом полушариях мозга человека. Зарисовка с препарата мозга при увеличении в 100 раз.

При сравнении средних величин профильного поля нейронов слоя III³ в полях 41 и 22 было выявлено, что в левом полушарии размер нейронов поля 22 превышает аналогичный показатель для поля 41 во всех изученных мозгах. В правом полушарии площадь профильного поля нейронов остается выше в поле 22 лишь в половине случаев.

Анализ классового состава нейронов по величине профильного поля нейронов в слое III³ выявил отличия между полями 41 и 22, а также между левым и правым полушариями. В поле 41 в большинстве изученных случаев процент нейронов малого размера оказался выше в левом полушарии, чем в

правом, и составил до 82%, тогда как в правом полушарии этот показатель равен 64-75%. В правом полушарии в поле 41 увеличивается процент нейронов среднего размера (до 29%) и крупного размера (до 7%). В поле 22 наблюдается противоположная картина. Процент нейронов среднего и крупного размера больше в левом полушарии, чем в правом (рис. 8).

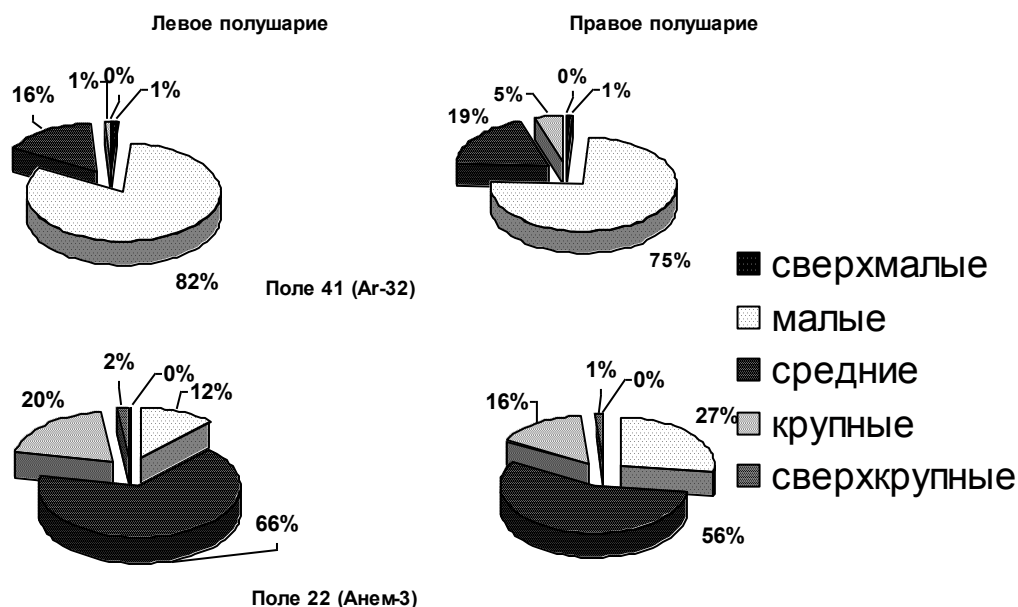


Рис. 8 Классовый состав нейронов слоя III полей 41 и 22 височной области коры мозга человека

Среднее значение площади профильного поля нейронов в этом поле соответственно выше в левом полушарии по сравнению с правым.

Результаты, полученные при исследовании площади профильного поля нейронов в полях 41 и 22 в левом и правом полушарии мозга человека позволяют сделать вывод о том, что разные по функциональному значению корковые слуховые формации имеют разный цитоархитектонический рисунок, характеризующийся в частности, разной величиной площади профильного поля нейронов.

В литературе высказывается положение о том, что специфические лингвистические функции связаны с ассоциативными полями, расположенными в левом полушарии [24]. Известно, что в левом полушарии более эффективно осуществляется обработка вербальных стимулов речевого происхождения, и интенсивнее происходит обработка сложных грамматических и фонематических конструкций [7, 8, 18]. Действительно, поле 22, являясь проекционно-ассоциативным, в левом полушарии содержит более крупные нейроны, чем в правом. Левополушарную асимметрию площади профильного поля нейронов поля 22 также можно объяснить тем, что поле 22 (зона Вернике) имеет тесные связи с речедвигательной зоной коры (с полем 45) мозга, функциональная активность которой, как известно, более сильно выражена в левом, доминантном по речи, полушарии. Кроме

того, показана определенная связь между ведущей рукой и латерализацией слуховой функции у человека. Так, функция правого уха более латерализована у правшей, характеризующихся выраженной левополушарной асимметрией речевоспринимающей функции мозга [26, 27, 28].

Поле 41 является проекционным и содержит нейроны малого размера как в левом, так и в правом полушарии мозга. Оно относится к первичной слуховой коре и представляет собой корковый конец слухового анализатора, куда поступает звуковая информация и где происходит ее первичная кодировка. При несильно выраженной асимметрии величины профильного поля нейронов поля 41, можно лишь говорить о тенденции доминирования правого полушария по данному признаку, поскольку величина среднего значения площади профильного поля нейронов в правом полушарии была несколько выше, чем в левом. Данное наблюдение, по-видимому, связано с тем, что в процессе первичной кодировки звуковых стимулов правое полушарие, в большей степени, чем левое, играет роль своеобразного «фильтра», выделяя «сигнал» из «шума» [8].

По сравнению с полем 41, в поле 22 нейроны имеют более крупные размеры, что отражает большую функциональную специфичность поля 22 как ассоциативного звена в сложном процессе восприятия и обработки звуковых стимулов различной природы [18]. Более выраженная асимметрия величины площади профильного поля нейронов в поле 22 по сравнению с полем 41, по-видимому, связана с тем, что поле 22 является филогенетически более новым образованием коры мозга человека и сложность строения и функционирования этой структуры связана, прежде всего, с появлением такого нейролингвистического феномена как речь, характерной только для человека.

Таким образом, результаты настоящего исследования показали значительные отличия между величиной профильного поля нейронов в поле 41 и 22 в левом и правом полушарии мозга человека. Поле 22 характеризуется большей величиной профильного поля нейронов и левополушарной асимметрией по изученному признаку. Поле 41 характеризуется меньшей величиной профильного поля нейронов и тенденцией к правополушарной асимметрии по данному показателю. Степень асимметрии величины площади профильного поля нейронов в большей степени выражена в поле 22, по сравнению с полем 41 во всех изученных случаях.

Сравнительный анализ структурной организации хвостатого ядра справа и слева в каждом случае не выявил преобладания какого-либо полушария по исследуемым параметрам: в ряде наблюдений доминировало левое полушарие, в ряде наблюдений – правое (рис. 9).

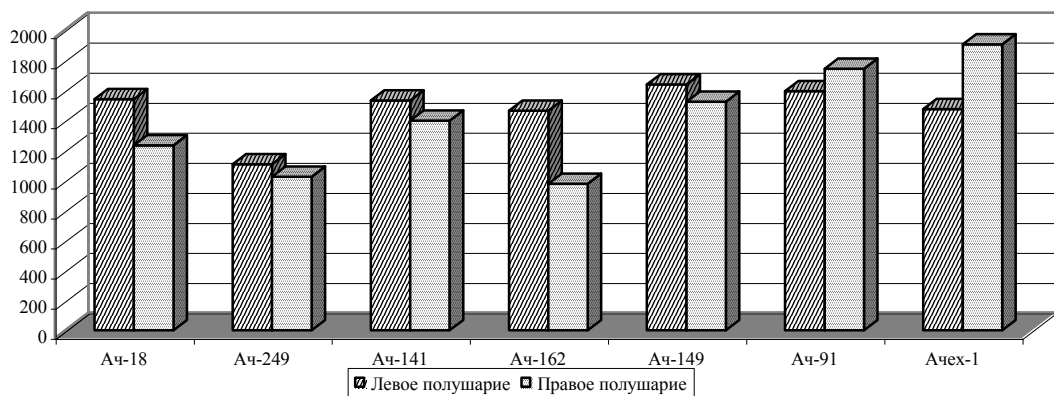


Рис. 2 Площадь поля 47 в правом и левом полушариях мозга человека (мм²)

Таким образом, настоящая работа показывает особенности структурной организации ряда корковых и подкорковых образований в левом и правом полушарии мозга человека. Полученные нами данные свидетельствуют о наличии некоторых морфологических признаков их асимметрии. Результаты исследований подтверждают концепцию О.С. Адрианова (1979), считающего, что на уровне коры большого мозга человека «не существует какого-либо универсального показателя или критерия функциональной асимметрии».

Исследование структурной асимметрии мозга человека тесно связано с изучением индивидуальной variability мозга. Психологи, клиницисты, нейроморфологи и физиологи уделяют большое внимание индивидуальной variability и типологическим особенностям строения и функции мозга.

В работах Е.П. Кононовой [12] и других [21, 22, 19, 10] были показаны определенные индивидуальные особенности расположения и количества борозд, топографии и площади поверхности отдельных корковых полей мозга человека. Однако морфологические критерии индивидуальных и типологических особенностей коры и подкорковых образований мозга взрослого человека до настоящего времени окончательно не вскрыты. Для этого необходимы исследования с применением количественного анализа и электронно-вычислительной техники.

В связи с вышеуказанным, следующая задача нашей работы заключалась в исследовании variability мозга человека и в поиске морфологических критериев, характеризующих особенности архитектурных формаций у разных индивидуумов. Предполагалось выяснить, какие цитоархитектонические признаки являются основными для характеристики структурной организации мозга, только ли в коре могут быть выявлены специфические особенности строения мозга у разных индивидуумов и как уровень структурной асимметрии корковых формаций мозга человека коррелирует с индивидуальной variability.

В результате проведенного исследования были получены факты, свидетельствующие о наличии некоторых морфологических признаков индивидуальной вариабельности мозга человека. Так, при сравнении индивидуальной вариабельности строения поля 8 в левых полушариях были установлены следующие различия в величинах суммарной объемной фракции нейронов и глии. В большинстве изученных случаях суммарные объемные фракции нейронов и глии достоверно отличались друг от друга ($0,122\pm 0,006$; $0,083\pm 0,03$; $0,061\pm 0,004$). В правых полушариях эта разница в поле 8 выражена отчетливее. Все правые полушария резко отличаются друг от друга ($0,135\pm 0,005$; $0,115\pm 0,005$; $0,076\pm 0,004$; $0,141\pm 0,004$). При исследовании суммарной объемной фракции нейронов и глии в поле 43 были выявлены достоверные различия также в большинстве случаев в правых полушариях ($0,106\pm 0,005$; $0,083\pm 0,005$; $0,117\pm 0,005$).

Такая же закономерность была обнаружена и в поле 44, где как в левых, так и в правых полушариях мозга у разных индивидуумов имелись достоверные различия суммарной объемной фракции нейронов и глии (слева – $0,16\pm 0,01$; $0,13\pm 0,01$; $0,14\pm 0,01$ и справа – $0,15\pm 0,01$; $0,12\pm 0,01$; $0,10\pm 0,01$; $0,18\pm 0,01$).

Исследование площади профильных полей пирамидных нейронов слоев III и V выявило определенные различия и этих показателей в корковых полях у разных индивидуумов. Так, в поле 8 в левом полушарии средняя величина профильного поля пирамидных нейронов слоя III колебалась в пределах от 136 ± 6 мкм² до 190 ± 11 мкм². В правых полушариях различия величины профильного поля нейронов были меньше, чем в левых полушариях.

В поле 39 среднее значение профильного поля пирамидных нейронов слоя III в левых полушариях варьировало незначительно от 204 мкм² до $238,1$ мкм². Достоверных различий по данному признаку в большинстве исследованных случаев между левыми полушариями не наблюдалось. В правых полушариях отмечалась большая вариабельность среднего значения профильного поля нейронов: от 168 мкм² до $269,2$ мкм². В слое V этого поля в левых полушариях профильные поля нейронов варьировали от $168,5$ мкм² до $208,3$ мкм², а в правых – от $178,9$ мкм² до $215,1$ мкм². Как в левых, так и в правых полушариях в большинстве изученных случаев в слое V поля 39 отличия были недостоверными.

В поле 40 в слое III в левых полушариях площадь профильного поля нейронов варьировала от $159,2$ мкм² до $244,3$ мкм². В правых полушариях она колебалась в меньших пределах - от $164,8$ мкм² до $199,9$ мкм². Такая же закономерность выявлена в слое V этого поля. В левых полушариях площадь профильного поля нейронов варьировала от $159,9$ мкм² до $240,7$ мкм², а в правых – от $162,8$ мкм² до $213,2$ мкм².

Изучение средних величин площади профильного поля пирамидных нейронов слоев III и V поля 44 мозга у разных индивидуумов также обнаружило определенные колебания этих показателей. Так, в левых полушариях средняя величина площади профильного поля в слое III колебалась от 269 ± 19 мкм² до 306 ± 13 мкм², а в правых – от 159 ± 11 мкм² до 231 ± 13 мкм².

Итак, в результате проведенных измерений установлено, что корковые поля мозга человека отличаются у разных индивидуумов по среднему значению площади профильного поля пирамидных нейронов в слоях III и V. Однако эта особенность в различных корковых полях проявляется по-разному. В большей степени она выражена в лобных полях и в меньшей – в полях нижнетеменной области.

Индивидуальная вариабельность строения изученных архитектурных формаций выявилась также и в распределении нервных клеток слоев III и V по их размерам. Исследование площади профильного поля корковых полей позволило разделить клетки по их размерам на пять классов: 1-й класс – сверхмалые нейроны (до 45 мкм²), 2-й класс – малые (от 46 до 90 мкм²), 3-й класс – средние (от 91 до 270 мкм²), 4-й класс – крупные (от 271 до 500 мкм²), 5-й класс – сверхкрупные (свыше 500 мкм²). Для корковых образований характерно преобладание нейронов 2-го и 3-го классов, которые по степени вариабельности значительно уступали классу сверхмалых нейронов. Так, например, в левых полушариях поля 8 количество клеток 1-го класса колебалось в пределах 4-12%, 2-го класса – в пределах 16-36%, а 3-го класса – 52-80%.

Сопоставление гистограмм профильного поля нейронов в слоях III и V полей 39 и 40 в левых и правых полушариях показало, что в большинстве случаев, даже там, где не наблюдалось отличий по среднему значению площади профильного поля, отмечались индивидуальные различия в процентном составе нейронов по классам от мозга к мозгу, а также в левом и правом полушариях одного мозга. Наибольшие различия наблюдались в слое III поля 40 в левых полушариях по классам средних и крупных нейронов.

Изучение хвостатого ядра также обнаружило морфологические критерии, указывающие на особенности строения этого образования у разных индивидуумов. В хвостатом ядре в правых полушариях по сравнению с левыми вариации проявлялись резче: в трех случаях из четырех достоверно различались между собой по площади профильного поля (56 ± 2 мкм²; 74 ± 4 мкм²; 57 ± 3 мкм²; 105 ± 5 мкм²) и по суммарной объемной фракции нейронов и глии ($0,059 \pm 0,003$; $0,089 \pm 0,003$; $0,037 \pm 0,002$; $0,069 \pm 0,003$). Наибольший процент от общего количества нейронов составляли клетки 1-го и 2-го классов, а наименьшей вариабельностью отличались клетки 3-го класса.

Сходная картина была выявлена при изучении плотности нейронов этого образования.

Таким образом, проведенное исследование выявило, что площадь профильного поля нейронов, суммарная фракция нейронов и глии и распределение нейронов по классам могут служить морфологическими критериями, свидетельствующими об индивидуальных особенностях структурной организации корковых и подкорковых образований мозга человека. Диапазон колебаний указанных показателей различен в отдельных корковых полях. Так, процентное содержание пирамидных нейронов средней величины в поле 43 колебалось в пределах от 32% до 64% у разных индивидуумов, а в поле 8 – от 52% до 80%. Эти данные свидетельствуют о возможных функциональных особенностях корковых полей у этих лиц.

При сопоставлении структурной организации архитектурных формаций на корковом и подкорковом уровнях обнаружена различная картина нейронного состава. Так, для полей 43 и 8 характерно преимущественно преобладание малых и средних пирамидных нейронов, для хвостатого ядра – средних и крупных. Это говорит о том, что по-видимому, морфологические критерии индивидуальной вариабельности у корковых и подкорковых структур могут принципиально отличаться.

Для характеристики морфологических критериев важно, что степень выраженности индивидуальной вариабельности мозга человека по-разному проявляется не только в различных корковых полях и подкорковых структурах, но в разных полушариях. Можно предположить, что различный уровень структурной асимметрии цитоархитектонических формаций мозга человека в определенной мере определяет его индивидуальную вариабельность и индивидуальные когнитивные способности.

Литература

1. Белый Б.И. Психопатология очагового поражения лобных долей в свете функциональной асимметрии мозга. В кн.: Функциональная асимметрия и адаптация человека. М., 1976, с.205-207.
2. Bogolepova I.N., Uylings H., Malofeeva L.I., Amunts K., Zilles K. Broca's language area from a neuroanatomical and developmental perspective. In book "The Neurocognition of Language," 1999, Oxford, Ch. 10, pp. 320–336.
3. Боголепова И.Н., Малофеева Л.И., Улингс Х.Б.М. Структурная асимметрия речедвигательных полей 44 и 45 коры мозга человека в

постнатальном онтогенезе. Ж. «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», 1999, №10, с. 471-476.

4. Боголепова И.Н., Малофеева П.И., Белогрудь Т.В., Ванина А.Н. Глио-нейрональные соотношения в речедвигательных полях 44 и 45 в левом и правом полушариях мозга человека в раннем постнатальном онтогенезе. Ж. «Российские морфологические ведомости», 1999, №3-4, с. 187–191.
5. Боголепова И.Н., Малофеева П.И., Белогрудь Т.В., Улингс Х. Структурная асимметрия речедвигательных полей 44 и 45 коры мозга человека в постнатальном онтогенезе. Ж. «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», 1999, т.128, №10, с.471–475.
6. Боголепова И.Н. Предпосылки структурной асимметрии речедвигательной зоны Брока мозга человека. Ж. «Вестник Российской Академии медицинских наук», 2001, №4, с. 61–64.
7. Вартамян ИА. Звук-слух-речь. Ленинград: Наука, 1981.
8. Вартамян И.А. Шмигидина Г.Н. Слуховая кора. В кн. Слуховая система: 1990, с.259.
9. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия человека. М.: Медицина, 1981, 288 с.
10. Зворыкин В.П. Нейроморфологическое свидетельство индивидуальных различий в зрении человека. Ж. «Архив анат., гистол. и эмбриол.», 1981, т.81, в.10, с.21-24.
11. Кононова Е.П. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижняя фронтальная извилина взрослого человека. Труды ин-та мозга, 1935, в.1, с.49-115.
12. Кононова Е.П. Вариабельность строения коры большого мозга. Лобная область взрослого человека. Труды ин-та мозга, 1938, в. 3-4, с.213-274.
13. Лурия А.Р. Мозг человека и психические процессы, М., 1970, 419 с.
14. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. М. Изд-во МГУ, 1973, 388 с.
15. Милнер П. Физиологическая психология. М., 1973.

16. Мосидзе В.М., Акбардия К.К. Функциональная асимметрия и асимметрия полушарий мозга. Тбилиси, 1973, 84 с.
17. Преображенская Н.С. Постнатальное развитие затылочной области мозга человека. Труды ин-та мозга, 1948, т.6, с.44-58.
18. Радионова ЕА. Анализ звуковых сигналов в слуховой системе. Ленинград: Издательство "Наука", 1987.
19. Саркисов С.А. Индивидуальная вариабельность структурных особенностей коры мозга человека. В кн.: Структурные основы деятельности мозга. М. «Медицина», 1980, с.27-34.
20. Соколовская Н.Ю. О методе оценки степени вертикальной организации структур коры большого мозга. Ж. «Архив анат. гистол. и эмбриол.», 1976, т.LXX, в. 6, с. 105-109.
21. Станкевич И.А., Шевченко Ю.Г. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижнепаритетальная область у взрослого человека. Труды ин-та мозга, М., 1935, т.1, в.1, с.119-172.
22. Филимонов И.Н. Вариабельность строения коры большого мозга человека. В кн.: 2-я сессия нейрохирургического совета. М.-Л., 1938, с.111-117.
23. Шмидт Е.В., Бабенкова С.В. Функциональная асимметрия головного мозга человека. Ж. «Невропатол. и психиатр.». 1975, N12, с.1767-1775.
24. Binder JR, Frost JA, Hammeke TA, Rao SM, Cox RW. Function of the left planum temporale in auditory and linguistic processing. Brain, 1996, 119 (Pt 4): 1239-47.
25. Broca P. Sur la facilite du langage articule. Bull. Soc. Antropol. (Paris), 1865,v.6, p.377-393.
26. Khalfa S, Veillet E, Collet L. Influence of handedness on peripheral auditory asymmetry. Eur J Neurosci, 1998, 10 (8), p.2731-2737.
27. Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli. Canad. J. Psychol., 1961, 15 (№1), p. 166-171,.
28. Koff E, Naeser MA, Pieniadz JM, Foundas AL, Levine HL. Computed tomographic scan hemispheric asymmetries in right- and left-handed male and female subjects. Arch Neurol., 1986, 43 (5), p.487-491.

29. McFadden D. A speculation about the parallel ear asymmetries and sex differences in hearing sensitivity and otoacoustic emissions. *Hear Res*, 1993,68 (2), p. 143-151.
30. Sperry R.W. Cerebral organization and behavior. *Science*, 1961, v.133, p.13-22.

О СТРУКТУРНОЙ ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА

С.В. Алексеенко

Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН

Многочисленные экспериментальные и клинические данные ([Л.И. Леушина с соавт., 1982](#); [Я.А. Меерсон, 1989](#); [А.А. Невская, Л.И. Леушина, 1990](#); [S. Christman, 1989](#)) свидетельствуют о различиях в способах переработки информации в левом и правом полушариях головного мозга. Естественно было бы предположить, что эти различия отражены и в структурной организации полушарий. Однако аксиоматическое утверждение о взаимообусловленности структуры и функции в применении к дихотомии мозга к настоящему времени не имеет достаточного экспериментального подтверждения. Это объясняется, с одной стороны, сложностью процессов восприятия, памяти и распознавания, основные этапы которых еще до конца не выяснены и не локализованы, с другой стороны, несовершенством имеющихся к настоящему времени методов исследования. Целью данной работы является не столько описание имеющихся немногочисленных данных о структурной асимметрии мозга, сколько привлечение внимания к изучению этой проблемы.

У человека структурные различия полушарий головного мозга к настоящему времени выявлены только в корковых полях высших уровней, связанных с речевой деятельностью и пространственной ориентацией. В этих областях наблюдается неодинаковое строение борозд и извилин, отличается форма и площадь корковых полей 22, 39, 44, 45, 47, плотность и размер нейронов отдельных цитоархитектонических слоев ([Е.П. Кононова, 1935](#); [О.С. Адрианов, 1999](#); [N. Geschwind, W. Levitsky, 1968](#); [А.М. Galaburda et al., 1978](#); [И.Н. Боголепова, 1981, 2001](#)). Эти различия полей по базовым морфологическим показателям могут служить доказательством особой биологической значимости межполушарной асимметрии на этом корковом уровне.

У животных асимметричное функционирование полушарий головного мозга в течение многих лет подвергалось сомнению. Считалось, что функциональная межполушарная асимметрия (ФМА) является “прежде всего достоянием эволюции гоминид, особенно человека, и возникла в результате становления социального характера его деятельности и поведения” ([О.С. Адрианов, 1999](#)). Однако в экспериментальных исследованиях были

получены доказательства существования у животных латеральной специализации больших полушарий головного мозга ([В.Л. Бианки, 1985, 1989](#); [Н.В. Праздникова с соавт. 1997, 1999](#)). Причем, ФМА у животных была выявлена не только в ассоциативных, но и в проекционных полях коры. Показано, что преобладание одного из полушарий различается в полях разных сенсорных модальностей, степень выраженности асимметрии меняется при разных условиях стимуляции, зависит от типа решаемой животным задачи ([В.Л. Бианки, 1985](#)). Это свидетельствует о том, что у животных преимущество левого полушария в процессе реализации одних элементарных функций может сочетаться с преимуществом правого полушария в выполнении других. Однако, на уровне реакций отдельных клеток межполушарные различия не очевидны ([D.H. Hubel, T.N. Wiesel, 1962](#); [G.A. Orban, 1984](#)). Из многочисленных нейрофизиологических исследований активности клеток разных зрительных полей коры кошки только в поле 21a выявлены различия в размере рецептивных полей и степени выраженности некоторых функциональных свойств нейронов разных полушарий ([И.М. Габиров, В.Д. Глезер, 1985](#); [А.В. Болотов, 2001](#)).

К настоящему времени имеются сведения о структурных различиях полушарий мозга у разных животных: асимметричном расположении борозд в височной области у кошек и обезьян, превосходстве по размеру и весу правого полушария у мышей, крыс, кроликов и кошек, большей толщине коры правого полушария у крыс ([В.Л. Бианки, 1985, 1989](#)), неодинаковом количестве нейронов в первичных корковых полях у крыс ([G.D. Rosen, 1996](#)). Очевидно, что этих данных недостаточно для утверждения, что в основе функциональной латерализации полушарий лежит структурная асимметрия. При этом отметим неправомерность прямых сравнений структурных и функциональных особенностей отделов мозга у животных разного уровня организации, даже если есть показания о гомологическом соответствии этих отделов. В качестве примеров можно рассмотреть формирование избирательных свойств зрительных нейронов. Известно ([А.Я. Супин, 1981](#)), что в ретино-геникуло-корковом пути нейроны, избирательные к направлению движения, представлены у кролика и суслика в сетчатке, а у кошки и обезьяны такие клетки обнаружены только в коре. Неспециализированные концентрически организованные рецептивные поля у кошки встречаются только в подкорковых структурах, а у обезьяны, кроме того, и в первичном корковом поле V1.

Известно, что обнаружение, различение и опознавание сигналов из внешней среды и управление поведением организма – многоэтапный процесс. Для его реализации в головном мозге имеется много структурных уровней. До настоящего времени еще неясно насколько перекрываются нейроанатомические субстраты этих процессов. Только в корковом отделе головного мозга выделяют 10-14 иерархических уровней полей, связанных с восприятием и обработкой зрительной информации (около 32 полей у

обезьяны ([D.C. Van Essen et al., 1992](#)) и около 22 полей у кошки ([J.W. Scannel et al., 1995](#)). Для выявления этой иерархии были использованы морфологические критерии - определенная послойная локализация тел инициальных клеток и их аксонных окончаний в связях между полями ([D.J. Felleman, D.C. Van Essen, 1991](#)). Каждое из этих полей различается характером ретинотопической проекции, функциональными свойствами нейронов. К настоящему времени в иерархии корковых полей выделены и параллельные пути проведения специфической информации, например, о статических и динамических параметрах стимулов. У обезьяны такие пути (мелкоклеточные-парво-Р и крупноклеточные-магно-М) исходят от разных типов клеток сетчатки и через разные слои наружного коленчатого тела, не перемешиваясь, приходят в разные участки (модули) полей V1 и V2 ([D.H. Hubel, M.S. Livingstone, 1987](#)). Пространственное расположение этих модулей в корковых полях определено методом гистохимического выявления фермента цитохромоксидазы. Далее М и Р пути через специализированные зоны V3, V4, V5 (MT) поступают, в основном независимо, в височную и теменную кору ([A. Morel, J. Bullier, 1990](#)). Имеются данные о конвергенции этих параллельных путей в латеральном фронтальном глазном поле коры ([J. Bullier et al., 1996](#)). К сожалению, пока не уделено должного внимания особенностям организации этих путей в разных полушариях.

Для создания образа зрительная система использует различные стратегии, комбинируя информацию из параллельных и последовательных путей ([S. Zeki, S. Shipp, 1988](#); [W.H. Merigan, J.H.R. Maunsell, 1991](#); [D.J. Felleman, D.C. Van Essen et al., 1992](#); [J. Bullier, 2001](#)). Система согласованной работы двух полушарий в процессе мышления, основанная на результатах нейрофизиологических и психофизических исследований с привлечением данных клинических наблюдений, предложена В.Д. Глезером ([В.Д. Глезер, 1985](#), [V.D. Glezer, 1995](#)).

Несомненно, функциональная межполушарная асимметрия должна быть отражена в конструкции нейронных связей корковых полей. Наиболее важными представляются связи, обеспечивающие противонаправленные потоки информации : 1) из внешнего мира, 2) из внутреннего мира, памяти. Рассмотрим основные характеристики выделяемых в коре типов нейронных связей.

В коре различают внутренние связи и внешние ([P.-A. Salin, J. Bullier, 1995](#)). Внешние связи между полями одного полушария или разных полушарий проходят в белом веществе, а, в случае межполушарных связей, и в мозолистом теле. Внутренними принято считать связи между клетками одного и того же коркового поля, образованные аксонами, не выходящими в белое вещество. Большинство внешних связей между корковыми полями двусторонние. У макак 20% связей однонаправленны, причем большинство из них нисходящие (feedback), т.е. направлены от высших структур иерархии

к нижним ([D.J. Felleman, D.C. Van Essen, 1991](#)). Дисбаланс в пользу нереципрокных нисходящих связей выявлен в затылочно-височном пути ([P.-A. Salin, J. Bullier, 1995](#)).

Восходящие (feedforward) связи, по которым передается сенсорная информация, организованы ретинотопически ([P.-A. Salin et al., 1989](#)). Это означает, что рецептивное поле нейрона совпадает по размеру с совокупным рецептивным полем клеток нижележащей зрительной структуры, посылающих аксоны этому нейрону. В нисходящих корковых связях отсутствует ретинотопическое соответствие: совокупное рецептивное поле клеток вышележащего уровня превышает размер рецептивного поля клетки, в которую они проецируются ([P.-A. Salin et al., 1992](#)). Такое превышение обуславливает влияния из участков, находящихся за пределами «классического» рецептивного поля ([L. Maffei, A. Fiorentini, 1976](#)). Отличие восходящих и нисходящих связей наблюдается и в характере распределения аксонных коллатералей. В случае восходящих связей окончания коллатералей распределены в коре неравномерно, сгруппированы (patches) и контактируют с нейронами, имеющими сходные функциональные свойства. Для нисходящих связей характерно более диффузное распределение окончаний аксонных ветвей, обеспечивающее воздействия на функционально различные группы клеток. Кроме того, восходящие связи оканчиваются, в основном, в слое 4 коры, а нисходящие - во всех слоях коры, за исключением слоя 4 ([D.J. Felleman, D.C. Van Essen, 1991](#); [P.-A. Salin, J. Bullier, 1995](#)).

Внутренние связи полей, подобно нисходящим, организованы неретинотопически. Вследствие пачечного характера ветвлений аксонных коллатералей, они образуют системы объединений клеток со сходными функциональными свойствами, рецептивные поля которых не перекрываются ([C.D. Gilbert, T.N. Wiesel, 1979, 1983](#); [R. Malach et al., 1993](#)). Таким образом, при посредничестве внутренних связей может происходить регулирование восходящих потоков информации нисходящими, диффузно распределенными. Пространственные соотношения восходящих, нисходящих и внутренних связей приведены схематически на рис. 1. на примере коркового нейрона. Особенности организации вышеописанных типов нейронных связей в коре левого и правого полушарий до сих пор не изучены.

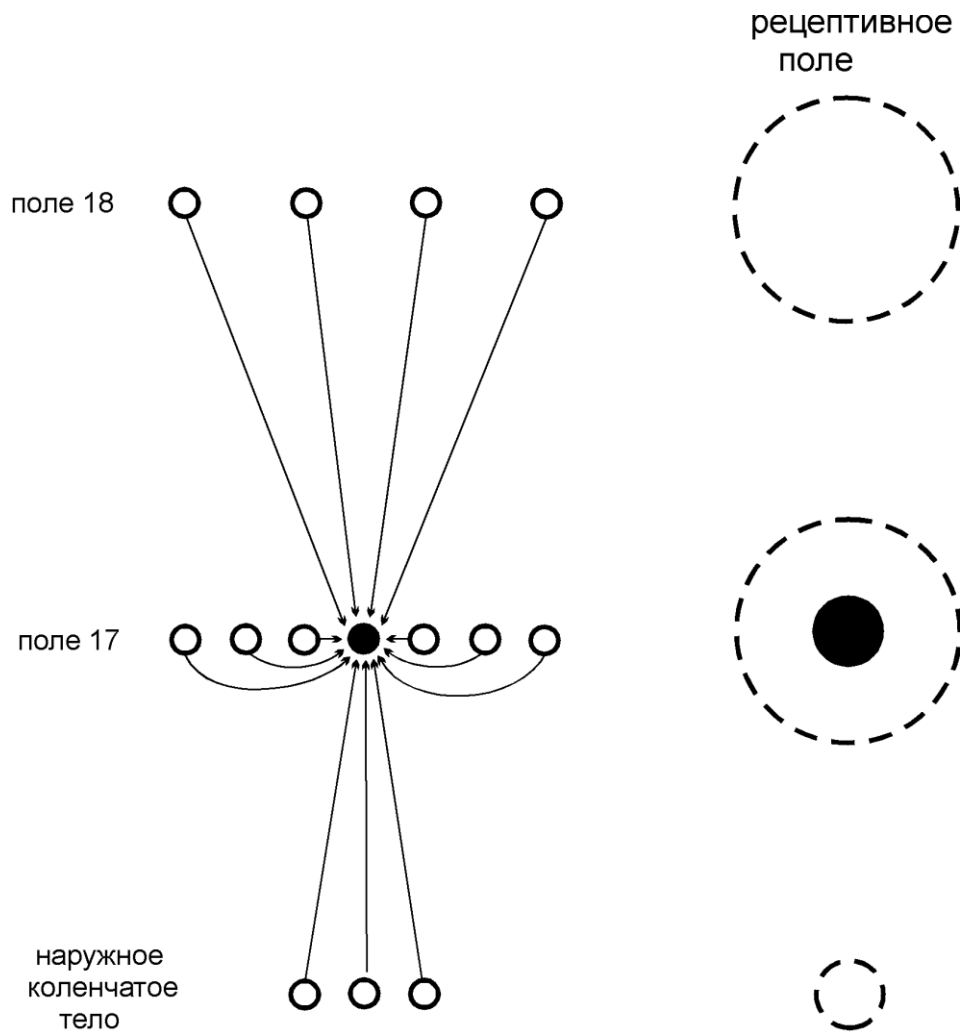


Рис.1. Схема конвергенции связей нейрона поля 17 коры и совокупные рецептивные поля (пунктирные окружности) конвергирующих клеток. Черные круги –нейрон поля 17 (слева) и его рецептивное поле (справа).

Пространственная организация и соотношение разных типов внутри- и межполушарных связей для полей разных иерархических уровней должны различаться исходя из следующих соображений. В разных полушариях топически организованных проекционных полей коры представлены разные половины сенсорного пространства. Биологическая значимость объектов в левой и в правой половинах пространства одинаковы, поэтому оснований для межполушарных различий в структуре и функции этих полей не имеется, структура внутренних и межполушарных связей должна быть симметрична. Наблюдаемая в первичных сенсорных полях ФМА ([В.Л. Бианки, 1985](#)), надо полагать, обусловлена несимметричной организацией нисходящих связей, обеспечивающих влияния полей более высоких уровней. По мере повышения иерархического уровня коркового поля увеличивается размер и усложняется

внутренняя структура рецептивных полей нейронов (в зрительных полях эти изменения описаны как трансформации первого, второго порядка ([J.M. Allman, J.H. Kaas, 1974](#))). Функциональные операции, осуществляемые в этих корковых полях, все более отвлечены от топографического отображения внешних воздействий, свойственного проекционным полям. Это сопровождается постепенной полушарной латерализацией этих корковых полей, которая на наивысшем уровне сводится к полностью однополушарной локализации поля, как в случае речевой зоны Брока. В связи с этим, с повышением иерархического уровня коркового поля симметричность относительно средней линии мозга организации его внутренних связей, а также межполушарных связей поля должна уменьшаться. При этом должна различаться и конструкция восходящих и нисходящих межполушарных связей этих полей в зависимости от их функциональной специализации, степени выраженности функциональной асимметрии и т.д.

В последние годы при исследовании зрительной коры крысы ([J.W. Lewis, J.F. Olavarria, 1995](#)) и кошки ([J.F. Olavarria, 1996](#)) были получены данные, противоречащие имеющимся представлениям о гомотопичности межполушарных связей в проекционных полях. Долгое время считалось, что гомотопический принцип является основным в морфологической организации всей каллозальной системы ([F. Bremer, 1955](#); [F. Ebner, R.E. Myers, 1962](#); [G. Berlucchi, 1972](#)). То есть, каллозальные связи связывают симметричные участки коры больших полушарий. В дальнейшем была показана неоднородность структурной организации межполушарных связей, выявлены также гетеротопические проекции между полями разных уровней и сенсорных модальностей ([Ф.Н. Макаров, 1967, 1968](#); [M.A. Segraves, A.S. Rosenquist, 1982](#); [D. Sanides, 1978](#); [G.M. Innocenti, 1986](#)).

Рассмотрим более детально результаты исследований межполушарных связей зрительных проекционных полей. Из ранних морфологических исследований было известно ([M.E. Wilson, 1968](#); [G.M. Innocenti, 1986](#)), что каллозальные и каллозально реципиентные клетки расположены вблизи границы поля 17 с полем 18. Нейрофизиологические исследования показали, что в этих участках полей представлена проекция вертикального меридиана поля зрения ([D.H. Hubel, T.N. Wiesel, 1962](#); [J. Leicester, 1968](#); [C.J. Shatz, 1977](#)). На основании этих данных считалось, что в мозолистом теле проходят волокна, связывающие анатомически зеркально симметричные участки полей, в которые проецируется вертикальный меридиан и близлежащая область – так называемое “правило вертикального меридиана”. Были выдвинуты 2 гипотезы о функциональной роли гомотопических каллозальных связей: 1) объединение двух половин поля зрения, 2) формирование бинокулярных рецептивных полей для стереоскопического зрения в области средней линии ([D.H. Hubel, T.N. Wiesel, 1967](#); [G. Berlucchi, G. Rizzolatti, 1968](#); [C. Blakemore et al., 1983](#)).

В дальнейших исследованиях на кошке было выявлено, что на границе полей 17 и 18 представлена часть ипсилатерального полуполя зрения, и эта зона названа переходной. Ширина переходной зоны 17/18 составляет около 1 мм, что соответствует 4° на уровне проекции нулевого горизонтального меридиана и около 20° на уровнях выше и ниже 20° ([B.R. Payne, 1990, 1994](#)). Следовательно, у кошки центральная часть поля зрения шириной не менее 8° представлена в коре дважды, в двух полушариях. Источником двойного представительства этой центральной части поля зрения является зона назо-темпорального перекрытия на сетчатке. Часть ганглиозных клеток из вертикальной полосы (ширина $0,2 \div 0,5$ мм) темпоральной половины сетчатки проецируется в хиазму вместе ганглиозными клетками назальной половины ([Stone, 1966](#)), что и обеспечивает представительство ипсилатеральной половины поля зрения в переходной зоне 17/18 ([B.R. Payne, 1990](#)).

В работе Олаварриа ([J.F. Olavarria, 1996](#)) структура каллозальных связей изучалась методом локальных инъекций флуоресцентных красителей. Было показано, что при введении маркера в переходную зону 17/18 одного полушария область ретроградно меченых клеток расположена в противоположном полушарии не в переходной зоне, а вне ее. И наоборот, при введении маркера в поле 17 на расстоянии до 3 мм от переходной зоны, меченые клетки локализуются в переходной зоне 17/18 противоположного полушария. При сопоставлении местоположения каллозальных клеток с ретинотопической организацией исследованной области автор заключает, что каллозальные волокна связывают не анатомически, а ретинотопически соответствующие участки полей двух полушарий. Эти данные были подтверждены нами при исследовании каллозальных связей колонок нейронов полей 17, 18 и переходной зоны 17/18 методом микроионофоретического введения пероксидазы хрена ([S.V. Alexeenko et al., 2001](#); [С.В. Алексеенко с соавт., 2002](#)) (рис.2).

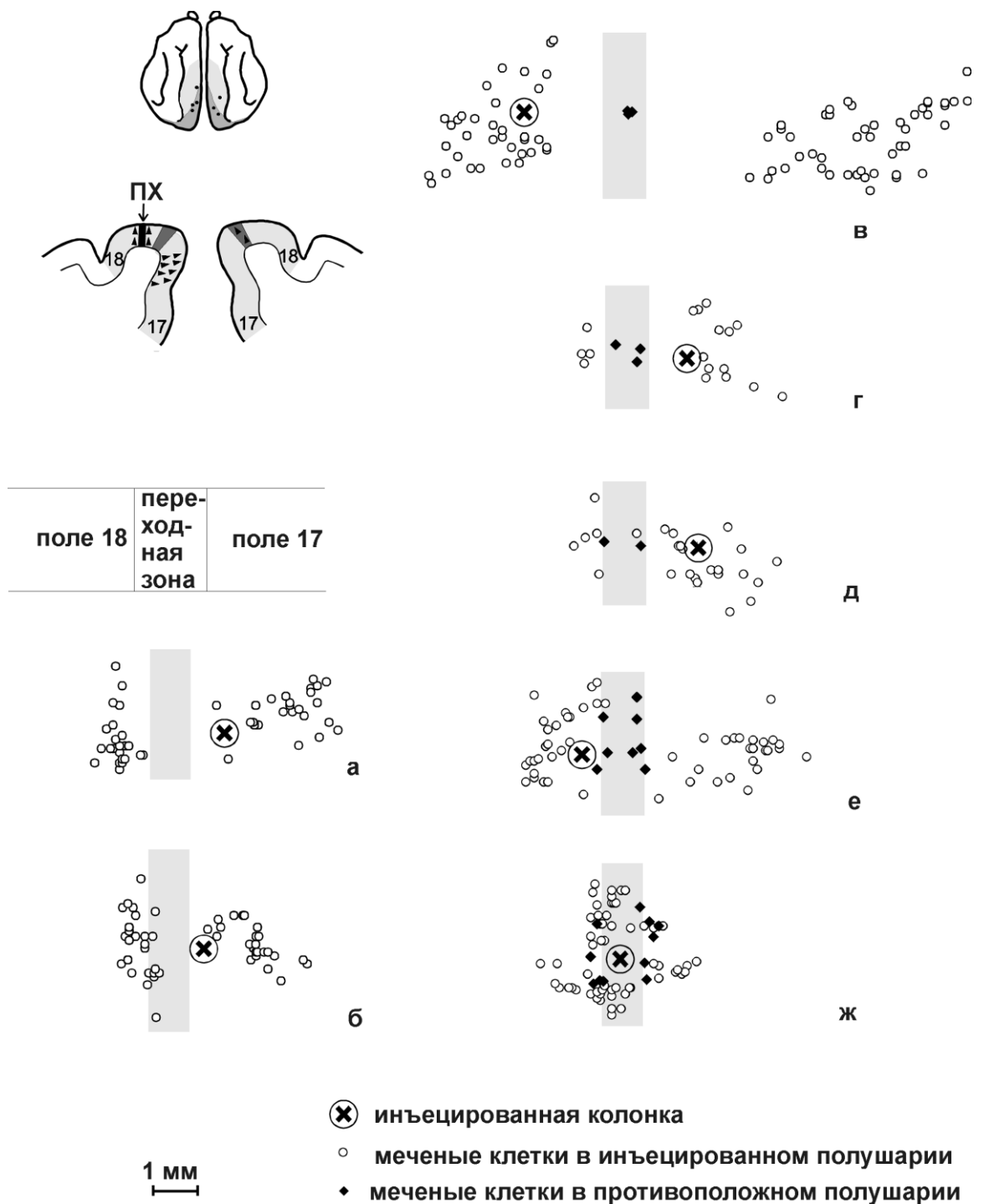


Рис.2. Распределение меченых клеток в полях 17, 18 коры кошки после введения пероксидазы хрена (ПХ) в 7 колонок нейронов. Вид сверху на поверхность коры, на которую спроецированы меченые клетки всех слоев. Распределение меченых клеток противоположного полушария наложено на распределение меченых клеток инъецированного полушария. На схеме полушарий мозга точками указана локализация колонок для а - ж. На фронтальном срезе показаны инъецированная колонка в поле 18 и меченые клетки в обоих полушариях (цит. по (Алексеевко с соавт., 2002)).

Кроме того, были выявлены колонки, не получающие каллозальных входов. По соотношению количества меченых клеток в глазоспецифичных слоях A и A1 дорзального ядра наружного коленчатого тела было определено из какого глаза исходно управляются колонки разных типов. Оказалось, что колонки полей 17 и 18 (вне переходной зоны), не получающие каллозальных входов, управляются предпочтительно из контралатерального глаза, а колонки, получающие каллозальные входы, - из ипсилатерального глаза. Колонки переходной зоны, получающие каллозальные входы, управляются из контралатерального глаза. Поиску корреляции меченых каллозальных клеток с глазодоминантными колонками коры была посвящена также и следующая работа Олаварриа ([J.F. Olavarria, 2001](#)). Для этого методом внутриглазного введения транснейронально транспортируемой пероксидазы хрена, конъюгированной с зародышем пшеницы, было визуализировано на поверхности коры распределение глазодоминантных колонок. И одновременно при введении флуоресцентных красителей выявляли каллозальные нейроны. Было показано, что каллозальные нейроны полей 17 и 18 (вне переходной зоны) локализуются, в основном, в колонках доминирования ипсилатерального глаза, а каллозальные нейроны переходной зоны 17/18 - в колонках доминирования контралатерального глаза.

Результаты этих работ свидетельствуют о зеркально симметричной относительно средней линии мозга организации прямых межполушарных связей проекционных полей коры у кошки. При этом, межполушарно связанные клетки получают вход из одного и того же глаза и локализованы в анатомически несимметричных участках разных полушарий: в переходной зоне одного полушария и в полях 17, 18 (вне переходной зоны) другого полушария. Каллозальные и каллозально-реципиентные клетки переходных зон 17/18 принадлежат к перекрещивающемуся в хиазме зрительному пути, а полей 17 и 18 - к неперекрещивающемуся пути. На рис.3 представлена схема межполушарных связей поля 18, отражающая эти данные (связи поля 17 организованы аналогично и для простоты не показаны). Такая структура прямых каллозальных связей проекционных полей коры обеспечивает первый этап реконструкции зрительного пространства - "сшивание" полуполей зрения отдельно для каждого из глаз.

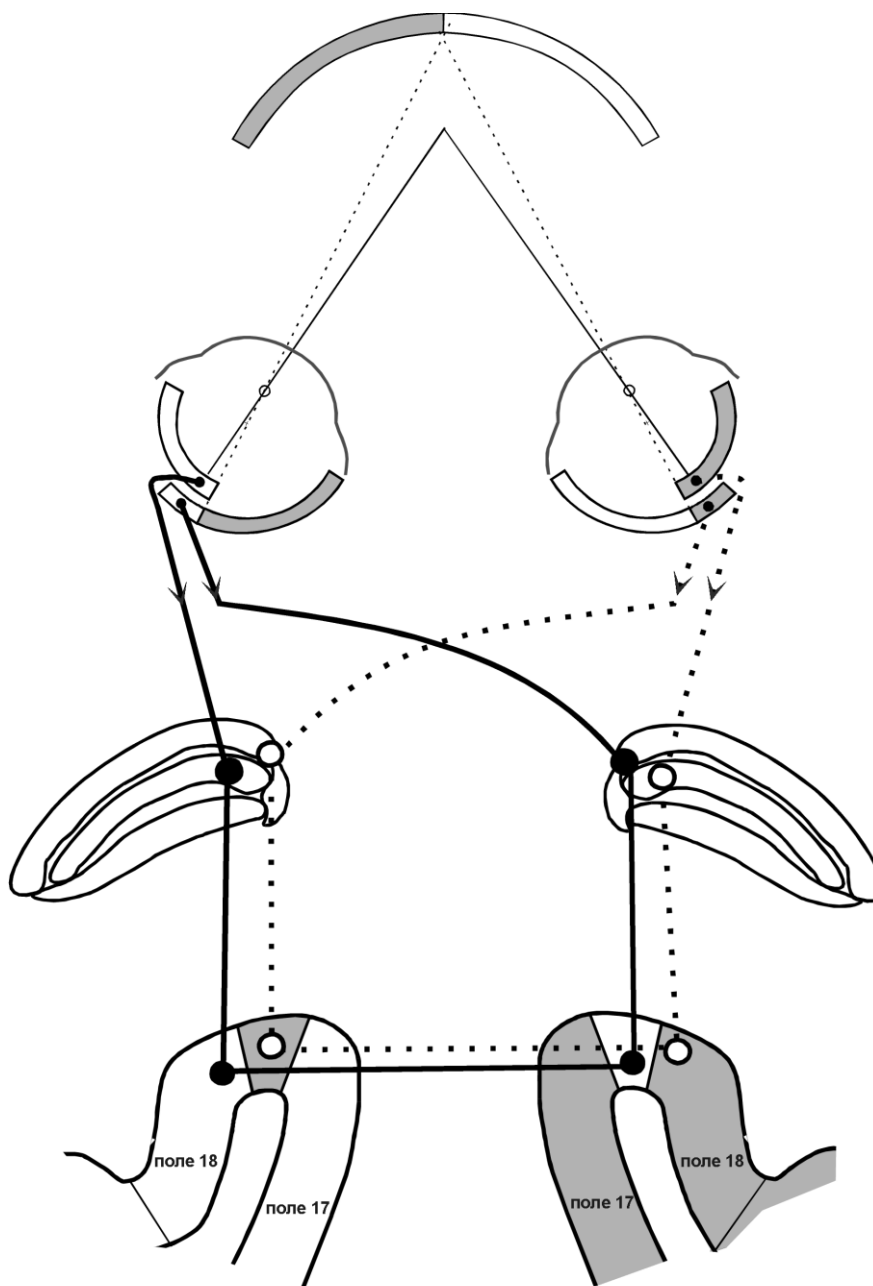


Рис.3. Схема межполушарных связей поля 18 коры кошки.

Более сложным образом должны быть организованы прямые межполушарные связи у приматов. Это обусловлено, во-первых, другой структурой зоны назо-темпорального перекрытия на сетчатке, которая является источником этих связей. У обезьян зона перекрытия на вертикальном меридиане сетчатки имеет меньшую ширину (около 1° в центре сетчатки и расширяется до 15° на крайней периферии вверх и вниз) и центрирована относительно фовеа, а не смещена в темпоральную половину, как у кошки ([J. Stone, 1966](#); [R.B. Illing, H. Wassle, 1981](#)). Ипсилатерально проецирующиеся ганглиозные клетки окружают назальную границу фовеа, а

контралатерально проецирующиеся - темпоральную границу ([J. Stone et al., 1973](#); [A.H. Bunt et al., 1977](#); [A.G. Leventhal et al., 1988](#)). Во-вторых, имеются сведения о том, что перекрещивающиеся в хиазме волокна из темпоральной половины сетчатки принадлежат крупноклеточному (магно) пути, а неперекрещивающиеся волокна из назальной половины – мелкоклеточному (парво) пути ([Y. Fukuda et al., 1989](#)). В третьих, в поле V2 у обезьян межполушарные связи коррелируют с распределением цитохромоксидазных полос ([G.F. Olavarria, P.L. Abel, 1996](#)), что свидетельствует о том, что распределение каллозальных связей зависит не только от топографии корковых полей, но и от распределения в них функциональных путей.

Надо полагать, что детальные исследования нейронных связей внутри и между корковыми полями разных уровней позволят определить степень их структурной симметрии.

Список литературы

1. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга // Избранные научные труды. - М. - 1999. - с. 88-96.
2. Алексеенко С.В., Топорова С.Н., Макаров Ф.Н. Нейрональные связи, обеспечивающие объединение полуполей зрения // Сенсорные системы. - 2002. - т. 16, № 2. - с.83-88.
3. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. - Л: Наука. - 1985. - 295с.
4. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. - Л: Наука. - 1989. - 263с.
5. Боголепова И.Н. Предпосылки структурной асимметрии речедвигательной зоны Брока мозга человека // Вестник Росс. Акад.Мед.наук. – 2001. - № 4. - с. 61-64.
6. Боголепова И.Н. Показатели структурной организации некоторых корковых формаций в левом и правом полушариях мозга человека // Журн.невропатологии и психиатрии им.Корсакова. – 1981. - т. 81, № 7. - с. 974-977.
7. Болотов А.В. Функциональная асимметрия 21 поля у кошки // Матер. конф. ”Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии”. - М. – 2001. - с. 26-27.

8. Габибов И.М., Глезер В.Д. Асимметрия размеров рецептивных полей нейронов 21-го поля коры больших полушарий мозга кошки // Докл.АН СССР. – 1985. - т. 284, № 4. – с. 1014-1015.
9. Глезер В.Д Зрение и мышление. - Л: Наука. – 1985. –246 с.
10. Кононова Е.П. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижняя фронтальная извилина у человека // В кн.: Труды Ин-та мозга.- М.-Л. – 1935. - в.1. - с. 50-118.
11. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б. Асимметрия полушарий головного мозга с точки зрения опознания зрительных образов // В кн.: Сенсорные системы. Зрение. – Л. – 1982. - с. 76-92.
12. Макаров Ф.Н. Гетеротопические комиссуральные связи 17-го поля кошки // ДАН СССР. – 1967. - т. 176, № 5. - с. 1192-1194.
13. Макаров Ф.Н. Комиссуральные связи зрительной коры кошки (17, 18, 19 поля) // Арх.анат., гист. и эмбриол. – 1968. - т. 55, вып. 7. - с. 48-54.
14. Меерсон Я.А. Высшие зрительные функции. - Л. – 1989. – 163 с.
15. Невская А.А., Леушина Л.И. Асимметрия полушарий и опознание зрительных образов. – Л. – 1990. – 152с.
16. Праздникова Н.В., Глезер В.Д., Макаров Ф.Н. О механизмах инвариантного описания образа и полного описания изображения в левом и правом полушариях кошки // Сенс. Сист. – 1997. – т.11, № 3. - с.352–359.
17. Праздникова Н.В., Глезер В.Д., Гаузельман В.Е. О механизмах определения порогов в левом и правом полушариях кошки // Сенс. Сист. – 1999. – т.13, № 2. - с.152–157.
18. Супин А.Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. - М.: Наука. – 1981. - 252 с.
19. Alexeenko S.V., Toporova S.N., Makarov F.N. The fine structure of interhemispheric connections in areas 17,18 of the cat // Perception. – 2001. - vol. 30. - p. 115.
20. Allman J.M., Kaas J.H. The organization of the second visual area (VII) in the owl monkey: the second order transformation of the visual hemifield // Brain Res. - 1974, - vol .76. - p. 247-265.

21. Blakemore C., Diao Y., Pu M., Wang Y., Xiao Y. Possible functions of the interhemispheric connections between visual cortical areas in the cat // *J.Physiol.(London)*. – 1983. - vol. 337. - p. 334-349.
22. Berlucchi G. Anatomical and physiological aspects of visual functions in the corpus callosum // *Brain Res.* – 1972. - vol. 37. - p. 371-392.
23. Berlucchi G., Rizzolatti G. Binocularly driven neurons in visual cortex of split chiasm cats // *Science*. – 1968. - vol. 159. - p. 308-310.
24. Bremer F. Responses of visual area to callosal impulses in the cat // *Proc.Soc.Exp. Biol. Med.* – 1955. - vol. 90. - p. 22-25.
25. Bullier J. Integrated model of visual processing // *Brain Res Rev.* – 2001. – vol. 36, № 2-3. – p. 96-107.
26. Bullier J, Schall JD, Morel A. Functional streams in occipito-frontal connections in the monkey // *Behav Brain Res.* – 1996. – vol. 76, № 1-2. – p. 89-97.
27. Bunt A. H., Minckler S., Johanson G.W. Demonstration of bilateral projection of the central retina of the monkey with horseradish peroxidase neuronography // *J.Comp.Neurol.* - 1977. – vol.171, №4. - p. 619-630.
28. Christman S. Perceptual characteristics in visual laterality research // *Brain and cognition*. – 1989. - vol. 11. - p. 238-257.
29. Ebner F., Myers R.E. Corpus callosum and interhemispheric transmission of actual learning // *J.Neurophysiol.* – 1962. - vol. 25. - p. 380-391.
30. Felleman D.J., Van Essen D.C. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex // *Cerebral Cortex*. - 1991. - № 1. - p. 1-47.
31. Fukuda Y., Sawai H., Watanabe M., Morigiwa K. Nasotemporal overlap of crossed and uncrossed retinal ganglion cell projections in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*) // *J.Neurosci.* – 1989. – vol. 9, № 7. – p.2353-2373
32. Galaburda A.M., LeMay M., Kemper T.L., Geschwind N. Right-left asymmetries in the brain // *Science*. – 1978. - vol.199. - p. 852-856.
33. Geschwind N., Levitsky W. Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region // *Science*. – 1968. - vol.161. - p. 186-187.

34. Gilbert C.D., Wiesel T.N. Morphology and intracortical projections of functionally characterized neurons in the cat visual cortex // Nature.- 1979. - vol. 280.- p. 120-125.
35. Gilbert C.D, Wiesel T.N. Clustered intrinsic connections in cat visual cortex // J.Neurosci. - 1983. - vol. 3, № 4.- p. 1116-1133.
36. Glezer V.D. Vision and mind: modelling mental functions. – Lawrens Erlbaum Ass.Publ., Mahwah N.J. –1995. –274p.
37. Hubel D.H., Wiesel T.N. Cortical and callosal connections concerned with the vertical meridian of visual fields in the cat // J.Neurophysiol. – 1967. - vol.30, № 6. - p. 1561-1573.
38. Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex // J.Physiol.(Lond). – 1962. - vol. 160. – p. 106-154.
39. Hubel D.H., Livingstone M.S. Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18 // J. Neurosci. - 1987. - vol. 7, № 11. - p. 3378-3415.
40. Innocenti G.M. General organization of callosal connections in the cerebral cortex // In: Cerebral Cortex, ed. E.G.Jones, A.Peters. - New York:Plenum. – 1986. - vol. 5. - p. 291-351.
41. Illing R.B., Wassle H. The retinal projection to the thalamus in the cat: a quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway // J.Comp.Neurol. - 1981. - vol. 202. – p. 265-285.
42. Leicester J. Projection of the vertical meridian to cerebral cortex of the cat // J.Neurophysiol. 1968. - vol.31, № 3. - p. 371-382.
43. Leventhal A.G., Ault S.J., Vitek D.J. The nasotemporal division in primate retina: the neural bases of macular sparing and splitting // Science. – 1988. – vol. 240, № 4848. – p. 66-67.
44. Lewis J.W., Olavarria J.F. Two rules for callosal connectivity in striate cortex of the rat // J.Comp.Neurol. – 1995. - vol. 361, №1. - p.119-137.
45. Maffei L., Fiorentini A. The unresponsive regions of visual cortical receptive fields // Vision Res. – 1976. - vol. 16, - p. 1131-1139.
46. Malach R., Amir Y., Harel M., Grinwald A. Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and in vivo targeted biocytin injections in primate striate cortex // Proc.Natl.Acad.Sci.USA.- 1993.- vol. 22. - p. 10469-10473.

47. Merigan W.H., Maunsell J.H.R. How parallel are the primate visual pathways? // *Ann.Rev.Neurosci.* – 1991. - vol. 16. - p. 369-402.
48. Morel A, Bullier J. Anatomical segregation of two cortical visual pathways in the macaque monkey // *Vis Neurosci.* – 1990. - vol.4, №6. –p. 555-578.
49. Olavarria J.F. Non-mirror-symmetric patterns of callosal linkages in areas 17 and 18 in cat visual cortex // *J. Comp. Neurol.* - 1996. - vol. 366. -p. 643-655.
50. Olavarria J.F. Callosal connections correlate preferentially with ipsilateral cortical domains in cat areas 17 and 18, and with contralateral domains in the 17/18 transition zone // *J. Comp. Neurol.* - 2001. - vol. 433. - p.437-457.
51. Olavarria J.F., Abel P.L. The distribution of callosal connections correlates with the pattern of CO stripes in visual area V2 of macaque monkey // *Cerebral Cortex.* – 1996. - vol. 6, №4. - p. 631-639.
52. Orban G.A. *Neuronal operations in the visual cortex.* - Berlin. Springer-Verlag. - 1984. – 367p.
53. Payne B.R. Representation of the ipsilateral visual field in the transition zone between areas 17 and 18 of the cat's cerebral cortex // *Visual Neurosci.* – 1990. - vol. 4, № 3. - p. 445-474.
54. Payne B.R. Neuronal interactions in cat visual cortex mediated by the corpus callosum // *Behav. Brain Res.* – 1994. - vol. 64. - p.55-64.
55. Rosen G.D. Cellular, morphometric, ontogenetic and connectional substrates of anatomical asymmetry // *Neurosci.and Biobehav. Rev.* – 1996. - vol.20, № 4. - p. 607-615.
56. Salin P.-A., Bullier J. Corticocortical connections in the visual system: structure and function // *Physiol. Rev.* - 1995. - vol. 75, №1. - p. 107-154.
57. Salin P.-A., Bullier J., Kennedy H. Convergence and divergence in the afferent projections to cat area 17 // *J. Comp. Neurol.* - 1989.- vol. 283, №4. – p. 486-512.
58. Salin P.-A., Girard P., Kennedy H., Bullier J. Visuotopic organization of corticocortical connections in the visual system of the cat // *J. Comp. Neurol.* - 1992. - vol. 320, №4. - p. 415-454.
59. Sanides D. The retinotopic distribution of visual callosal projections in suprasylvian visual area compared to the classical visual areas (17, 18, 19) in the cat // *Exp.Brain Res.* – 1978. - vol.33, - p. 435-443.

60. Scannell J.W., Blakemore C., Young M.P. Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex // J.Neurosci. - 1995. - vol. 15, № 2. - p. 1463-1483.
61. Segraves M.A., Rosenquist A.C. The distribution of the cells of origin of callosal projections in cat visual cortex // J. Neurosci.. – 1982. - vol.2. – p.1079-1089.
62. Shatz C. J. Anatomy of interhemispheric connections in the visual system of Boston Siamese and ordinary cats // J.Comp. Neurol. – 1977. - vol. 173. - p. 497-518.
63. Stone J. The naso-temporal division of the cat's retina // J.Comp.Neurol. – 1966. - vol.126, N4. – p. 585-599.
64. Stone J., Leicester J., Sherman S.M. The naso-temporal division of the monkey's retina // J.Comp.Neurol.- 1973. - vol.150, №3. - p.333-348.
65. Van Essen D.C., Anderson C.H., Felleman D.J. Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective // Science. – 1992. - vol. 255, №5043. - p. 419-423.
66. Wilson M.E. Cortico-cortical connexions of the cat visual areas // J.Anat. – 1968. – vol. 102. – p. 375-386.
67. Zeki S., Shipp S. The functional logic of cortical connections // Nature. - 1988. - vol. 335. – p. 311-317.

К ВОПРОСУ ОБ АСИММЕТРИИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА У МУЖЧИН И ЖЕНЩИН

В.В. Амуниц

НИИ мозга РАМН

В настоящее время актуальным является вопрос о половом диморфизме мозга человека. В нашем сообщении мы приведем данные литературы последних лет о структурных различиях между мужским и женским мозгом, а также некоторые собственные данные и проанализируем их в аспекте асимметрии.

Под понятием "половой диморфизм" понимают различное строение женских и мужских организмов, феномен, который имеет место и в мире животных. Известно, что мужской и женский мозг человека отличается по весу. Относительный вес мозга у мужчин больше, чем у женщин. Такие данные были представлены Naug в 1987 году. Naug отмечал также, что у женщин в неокортексе больше плотность нейронов по сравнению с мужчинами. Поэтому малый вес мозга у женщин не обусловлен меньшим количеством нейронов.

В литературе в последние годы описаны половые различия структурной организации отдельных подкорковых образований и корковых областей и комиссуральных систем мозга у человека. Что касается исследований подкорковых образований, то они посвящены, главным образом, ядрам гипоталамуса у мужчин и женщин при посмертном изучении. Это - работы школы шведского ученого Swaab а. ([Hoffman а. Swaab, 1989](#); [Swaab а. Hoffman, 1990](#); [Swaab а. Fliers, 1985](#); [Hoffman и др. 1988](#); [Allen и др. 1989 и др.](#)). Так, [Swaab а. и Fliers \(1985\)](#) дают схему важнейших ядер переднего гипоталамуса, свидетельствующую о некоторых данных, касающихся диморфизма отдельных его ядер. Swaab и Fliers , а также Allen и др. (1989) показали, что сексуально диморфизированное ядро у мужчин в 2,5 раза больше, чем у женщин. Кроме того Allen нашел, что супрахиазмальное ядро также в 2 раза больше у мужчин, а Hoffman и др. отметили, что оно отличается по форме у мужчин и женщин. Allen с соавт. описал эти 4 ядра как интерстициальные ядра.

Отмечено также, что у гомосексуальных мужчин поверхность супрахиазмального ядра (SNC) в 1,7 раза больше, чем у гетеросексуальных мужчин ([Swaab а. Y. Hoffman 1990](#)), что подтвердил Le Vay (1991 год). Однако эти авторы не касались вопроса о структурной асимметрии ядер гипоталамуса.

В коре головного мозга половые различия описаны в комиссуральных структурах, Сильвиевой фиссуре и в корковых областях: лобной, височной и теменной с указанием на асимметричное их строение у мужчин и женщин.

Серия работ в этой области принадлежит канадской ученой Sandra Witelson с соавторами. Так, в работе [Witelson 1985](#) года показано, что у леворуких и амбидекстров мозолистое тело (СС) имеет большую величину, чем у праворуких. Автор объяснил это выраженным биполушарным представительством когнитивных функций у леворуких и амбидекстров, т.к. у них больше выражены межполушарные связи.

В работе 1989 года Witelson на 50 мозгах у пациентов, которые перед смертью тестировались на их рукость, было показано, что у праворуких мужчин была большая величина СС, этого не наблюдалось у женщин. Однако были выявлены и определенные особенности СС у мужчин и женщин. У мужчин передний отдел СС - rostrum и колена были больше, чем у женщин. А у женщин - был больше задний отдел splenium - именно его перешеек - istmus. Автор связал это с особенностями когнитивных функции и меньшей функциональной асимметрией у женщин.

В работе [Witelson и Goldsmith \(1991\)](#) при помощи ядерно-магнитного резонанса (ЯМР) на 120 взрослых - 71-ом мужчине и 49-ти женщинах измерялся абсолютный объем СС и объем переднего мозга и их соотношение. В таблице авторов указан средний возраст, рост и объем переднего мозга мужчин и женщин. Видно, что у женщин рост и объем переднего мозга меньше, чем у мужчин. Абсолютный объем СС одинаков, хотя относительный объем СС к объему переднего мозга у женщин больше, чем у мужчин.

Однако, изучая *in vivo* ЯМР морфологическое соотношение величины СС и объема переднего мозга [Steinmetz и др. \(1995\)](#) не выявили разницы между мужчинами и женщинами. Авторы делают вывод, что морфология *in vivo* не дает значительных результатов и необходимы посмертные морфологические исследования на макро- и микроуровне.

Асимметричное строение Fissurae Sylvii (FS) у мужчин в отличие о женщин показано [Abortiz и др. \(1992\)](#).

[Ide и др. \(1996\)](#) выявили качественные и количественные различия в типах ветвления FS у мужчин и женщин, как слева, так и справа. [Sandra Witelson и Debra Kigar \(1992\)](#), изучив 67 случаев (24-х мужчин и 43-х женщин) в FS выделили 3 сегмента: передний, горизонтальный и

вертикальный. Эти авторы показали, что у праворуких мужчин горизонтальный сегмент FS в левом полушарии был значительно длинее, чем у леворуких мужчин и праворуких женщин. Авторы полагают, что анатомия FS показывает функциональную асимметрию у мужчин, чего не обнаружено у женщин.

[Allen и Gorski \(1991\)](#) нашли половые различия в передней комиссуре и Massa intermedia (MI), которая связывает правый и левый таламусы. Так, поверхность MI у женщин оказалась в 2 раза больше, чем у мужчин.

Авторы полагают возможную связь выявленных особенностей с когнитивными функциями.

Корковые структуры в правом и левом полушариях мозга у мужчин и женщин описаны как анатомическим методом, так и in vivo ЯМР-ом в височной области, а именно в planum temporale верхней височной извилины ([Geschwind и Lewitzky, 1968](#)), в лобной и затылочной областях ([Bear и др., 1986](#)). Эти авторы отметили более выраженную асимметрию у мужчин, по сравнению с женщинами.

[Jakobs и др. \(1993\)](#) в то же время были найдены более выраженные дендритные разветвления и большая длина дендритов пирамидных клеток в поле Wernike у женщин, по сравнению с мужчинами. Однако выявленные половые различия имели индивидуальную вариабельность.

[K. Amunts, K. Zilles с соавторами \(1997 год\)](#) получили интересные данные, изучая ЯМР-ом мозг музыкантов-пианистов и струнников, которые с 7-8 лет занимались музыкой. Они показали, что у праворуких музыкантов интрасулькальная длина дорсальной части прецентральной извилины, которая является представителем руки, была выражена и слева, и справа больше, чем у не музыкантов. А в некоторых случаях у музыкантов она была больше даже справа, чем слева.

Planum temporale - слуховая ассоциативная кора, по данным [Schlaug с соавт., 1995](#), высвечивалась in vivo при ЯМР у музыкантов больше слева. По мнению авторов, это говорит о постнатальных пластических свойствах в ответ на специфическую стимуляцию.

[Gur с соавт. \(1999\)](#) показали некоторые половые особенности, используя ЯМР. У мужчин процентное содержание серого вещества было выше в левом полушарии, по сравнению с правым. У женщин процентное содержание белого вещества симметрично, а объем cerebro-спинальной жидкости был выше справа.

[Sandra Witelson, Gleser I.I. и др. \(1995 год\)](#) изучали слуховую ассоциативную кору, принимающую участие и в речевой функции - поле

TA1 по Экономо - заднюю часть верхней височной извилины - *planum temporale* у праворуких: 5-ти женщин и 4-х мужчин, средний возраст - 50 лет.

Цитоархитектонически различий в поле TA1 у мужчин и женщин не обнаружено. Однако выявлены некоторые количественные особенности. Ширина коры, ширина слоев, количество нейронов в 1 мм^2 поверхности коры - N_c у женщин и у мужчин было одинаково, в то время как количество нейронов в единице объема мозгового вещества N_v - на 11% было больше у женщин в слоях II и IV. А в слоях III, V и VI - одинаково у женщин и мужчин. Эти особенности связаны, по мнению авторов, с когнитивными и поведенческими особенностями.

Радиоиммунологически [Hausman и др. \(2000\)](#) показали, что стероиды (а именно прогестерон) способен редуцировать церебральную асимметрию у женщин. При исследовании ЯМР отмечена церебральная активность в миндалине у мужчин во время негативного аффекта ([Schneider et. Al. 2000](#)). [Gur и др. \(2000\)](#) найдены более выраженные слева изменения при предъявлении вербальной задачи в нижней теменной области и *planum temporale* как у мужчин, так и у женщин, но только мужчины показали усиление активности в этих областях при усложнении задач.

Интересный материал по структурно-функциональному диморфизму мозга в аспекте асимметрии у мужчин и женщин обобщила в своей монографии [В.Н. Вольф \(2001\)](#), касающийся главным образом организации речевой функции.

Таким образом, представленные литературные данные о половом диморфизме в аспекте структурной асимметрии показывают особенности морфологической организации мозга у мужчин и женщин. Но следует отметить, что важным фактором при исследовании этого вопроса имеют параметры не только пола, но и возраста и "рукости", а также методические подходы. Необходимы более широкие цитоархитектонические качественные и количественные исследования структур мозга: полей лобной, височной, нижней теменной и др. областей коры, а также подкорковых и стволовых образований мозга у мужчин и женщин. В лаборатории анатомии и архитектоники мозга НИИ мозга РАМН такие исследования также проводятся. Так, [Н.С. Оржеховская \(2001\)](#) показала, что у мужчин и женщин в разных образованиях фронтостриарной системы степень активности нейронов (по показателям нейроно-глиальных соотношений) различна. У женщин она выше в поле 47, осуществляющем регуляцию эмоциональных процессов, а у мужчин она превалирует в моторных структурах (в поле 8 и особенно в хвостом ядре). Нами изучался размер нейронов в базальном ядре Мейнерта (ЯМ) в мозге у мужчин и женщин.

Известно, что ЯМ обеспечивает большую часть холинэргической иннервации новой коры мозга и играет важную роль в процессе обучения и памяти ([Brokland, 1996 и др.](#)). При поражении ЯМ нарушается его диффузное влияние на кору. Это наблюдается при ряде заболеваний: болезни Альцгеймера, болезни Паркинсона и Дауна, шизофрении и др. ([Arendt, 1985, и др.](#)), когда возникает деменция.

В литературе данных о половом диморфизме ядра Мейнерта не найдено. Нами исследовалось ЯМ у 4-х мужчин и 4-х женщин в возрасте от 27 лет до 70 лет на сериях фронтальных срезов мозга, окрашенных крезилвиолетом. На приборе Видеоплан (фирмы Reichert, Австрия) измерялась площадь профильного поля нейронов (по 50 нейронов слева и справа). Изучались мозги: у мужчин - А-247, 29 лет; А-295, 44 года; Аг-18, 56 лет и Ан-3 -59 лет; у женщин - А-1, 27 лет; Аг-32, 33 года; А-236, 33 года и А-300, 70 лет. Средний возраст мужчин - 47 лет, женщин - 41 год.

Показано, что средняя величина площади профильного поля нейронов (S) в ЯМ у мужчин колеблется от $183,44 \pm 45,15$ до $466,9 \pm 148,66$ мкм², у женщин – от $336,47 \pm 165,89$ до $478,4 \pm 23,1$ мкм², т.е. вариабельность величины S у мужчин выражена больше, чем у женщин. В то же время, у мужчин справа величина S больше, чем слева, а у женщин, наоборот, больше слева, за исключением мозга А-32. Причем у мужчин из 5-ти групп нейронов по величине (сверхмалых, малых, средних, крупных и сверхкрупных) процентное содержание крупных и сверхкрупных нейронов преобладало справа, в то время как у женщин - слева.

У мужчин S в мозге А-247 (29 лет) слева равна $183,44 \pm 45,5$ мкм², справа – $466,9 \pm 148,66$ мкм²; в мозге А-295 (44 лет) слева – $288,33 \pm 157,99$ мкм², справа – $455,13 \pm 158,06$ мкм²; в мозге Аг-18 (56 лет) слева – $305,262 \pm 15,85$ мкм², справа - $414,68 \pm 6,26$ мкм²; в мозге Ан-3 (59 лет) слева – $288,92 \pm 155,85$ мкм², справа – $395,62 \pm 143,18$ мкм² (см. таблицу), т.е. во всех 4-х изученных случаях S в ЯМ преобладает справа, в то время как у женщин в 3-х случаях из 4-х S преобладает слева. Так, в мозге А-1 (27 лет) слева S равна $412,66 \pm 116,52$ мкм², справа – $354,26 \pm 99,33$ мкм². В мозге Аг-32 (33 года) S слева равна $419,5 \pm 131,36$ мкм², справа – $323,24 \pm 166,96$ мкм². В мозге А-300 (70 лет) S слева – $470,58 \pm 207,79$, справа – $336,47 \pm 165,89$ мкм² (см. таблицу 1).

Таблица 1. Площадь профильного поля нейронов ядра Мейнерта.

Мозг мужчин	Слева	Справа
А-247, 29 лет	183,44±45,5	466,9±148,66
А-295, 44 года	288,33±157,99	455,13±158,06
Аг-18, 56 лет	305,262±15,85	414,68±6,26
Ан-3, 59 лет	288,92±155,85	395,62±143,18
Мозг женщин	Слева	Справа
А-1, 27 лет	412,66±116,52	354,26±99,33
Аг-32, 33 года	356,24±17,22	478,47±23,1
А-236, 33 года	419,5±131,36	323,24±166,96
А-300, 70 лет	470,58±207,79	336,47±165,89

Таким образом, наше исследование выявило некоторые половые различия в структурной организации ЯМ и наличие асимметрии в величине нейронов в мозге мужчин и женщин. Причем коэффициент асимметрии был больше у мужчин - 47,6% (правополушарный) и 26,1% - у женщин (левополушарный).

Итак, делая вывод из данных литературы и некоторых собственных данных, можно заключить, что у мужчин асимметрия выражена лучше, чем у женщин.

Литература.

1. *Вольф Н.В.* Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации. Ростов-на-Дону, 2000, стр. 238.
2. *Оржиховская Н.С.* Сравнительно-морфологический анализ глио-нейрональных соотношений в некоторых образованиях фронтостриарной системы у мужчин и женщин. В кн: Функциональная нейроморфология. Фундаментальные и прикладные исследования. Минск, 2001, с. 146-147.
3. *Aboitiz F., Scheibel AB, Fischer R.S., Zaidel E.* Fiber composition of the human corpus callosum. Brain res., (1992a), №598, 143--153.

4. *Aboitiz F., Scheibel AB, Fischer R.S., Zaidel E.* Individual differences in brain asymmetries and fiber composition in the human corpus callosum. *Brain res.*, (1992b), №598, p.154-161.
5. *Allen L.S., Hines M., Shryne J.E., Gorski R.A.* Two sexually dimorphic cell groups in the human brain. *J Neurosci.*, 1989, №9, P.497-506.
6. *Allen L.S., Gorski R.A.* Sexual dimorphism of the anterior commissure and massa intermedia of the human brain. *J. Comp. Neurol*, 1991, № 312, p.97-104.
7. *Amunts K., Schlaug G., Jancke L., Steinmentz H., Schleicher A., Dabringhaus A., Zilles K.* Motor cortex and hand motor skills: structural compliance in the human brain. *Human Brain Mapping*, 1997, №5, p.206-215.
8. *Arendt T., Bigl V., Jennsdedt A., Arendt A.* Dendritic reorganisation in the basal forebrain under degenerative conditions of the normal human basal forebrain. *Neuroscience*, 1985; №14; p.1-14.
9. *Bear D., Schiff D., Saver J., Greenbery M., Freeman R.* Quantitative analysis of cerebral asymmetries. Fronto-occipital correlation, sexual dimorphism and association with handedness. *Arch. Neurol.*, 1986, №43, p.598-608.
10. *Brokland A.*, Acetylcholine: a neurotransmitter for learning and memory? In: *Brain Research Reviews*, 1996, №21, p.285-300.
11. *Geschwind N., Levitsky W.* Human brain: left-right asymmetry in temporal speech region. *Science*, 1968, №161, p.186-187.
12. *Gur R.C., Turetsky B.J., Matsui M., Jan M., Bilker W., Hughelt P., Gur R.E.* Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adult: correlation with cognitive performance. *J. Neuroscience*, 1999, №15, p.4065-4072.
13. *Gur R.C., Alsop D., Glahn D., Retty R., Swanson C.Z., Maldjian J.A., Turetsky B.J., Detre J.A., Gur J., Gur R.E.* An fMRI study of sex differences in regional activation to a verbal and spatial task. *Brain a. Language*, 2000, №74, p.157-170.
14. *Hausman M., Gunturkun,* Steroid fluctuations modify functional cerebral asymmetries: the hypothesis of progesterone-mediated interhemispheric decoupling. *Neuropsychologia*, 2000, №38, p.1362-74.

15. *Hofman M.A., Fliers E., Goudsmit E., Swaab D.F.*, Morphometric analysis of the suprachiasmatic and paraventricular nuclei in the human brain: sex differences and age-dependent changes. *J. Anat.*, 1988, №160, p.127-143.
16. *Hofman M.A., D.F.Swaab.* The sexually dimorphic nucleus of the preoptic area in the human brain: a comparative morphometric study. *J.Anant.*, 1985, №164, p.55-72.
17. *Jacobs B., Schall M., Scheibel A.B.* A quantitative dendritic analysis of Wernicke's area in humans. *J.Comp. Neurol.*, 1993, 3327., p.97-111.
18. *Ide A., Rodziguez E., Zeidel E., Aboitiz F.* Bifurcation patterns in the human Sylvian fissure: hemispheric and sex differences. *Cerebral Cortex Sep/Oct*, 1996, №6, p.717-725.
19. *Schlaug G., Jancke L., Huang G., Staiger J., Steinmetz H.* Increased corpus callosum size in musicians. *Brain Res.* 1995, v.109, №1, p.152-157.
20. *Schneider F., Habel U., Kesslerch., Salloum J.B., Posse S.* Gender differences in regional cerebral activity during sadness. *Human Brain Mapping*, 2000, №9; p.1-13.
21. *Steinmetz H., Staiger J., Schlaug G., Huang G., Jancke L.* Corpus callosum and brain volume in women and men. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology. Neuro Report*, 1995, №6, p.1002-1004.
22. *Supprian T., Kalus P.* Sexueller dimorphismus des menschlichen gehirnseine literaturubersicht. *Fortschritte der neurologie. Psychiatrie*, 1996, №64.
23. *Swaab D.F., FliersE.* Asexually dimporhic nucleus in the human brain. *Science*, 1985, №228, p.1112-1115.
24. *Swaab D.F., Hoffman M.A.* An enlarged suprachiasmatic nucleus in homosexual men. *Brain Res.*, 1990, №537, p.141-148.
25. *Witelson S.F.* The brain connection the corpus callosum is larger in left-handers. *Science*, 1985, №229, p.665-668.
26. *Witelson S.F.* Hand and sex differences in the isthmus and genu of the human corpus callosum. *Brain* 1989, №112, p.799-835.

27. *Witelson S.F., Goldsmith Ch.H.* The relationship of hand preference to anatomy of the corpus callosum in men. *Brain Research*, 545, 1991, p.175-182.
28. *Witelson S.F., Kigar D.L.* Sylvian fissure morphology and asymmetry in men and women: bilateral differences in relation to handedness in men. *J.Comp. Neurol*, 1992, №323, p. 326-340.
29. *Witelson S.F., Gleser J.J., Kigar D.L.,* Women have greater density of neurons in posterior temporal cortex. *J. of Neuroscience*, May, 1995, v.15, №5, p.3418-3428.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ПОЛУШАРИЙ МОЗГА

Е.А.Сергиенко, А.В. Дозорцева

Институт психологии Государственного Университета
Гуманитарных наук, Москва

Латерализация психических процессов - важнейшая психофизиологическая характеристика деятельности мозга, основанная на диалектическом единстве двух основных аспектов: функциональной асимметрии (или специализации) полушарий мозга и их взаимодействии в обеспечении психической деятельности человека. В настоящее время межполушарная асимметрия рассматривается как одна из фундаментальных закономерностей работы мозга не только человека, но и животных.

Морфо-функциональные связи полушарий мозга. Как известно, головной мозг состоит из большого (конечного) мозга и ствола. Большой мозг разделяется продольной щелью на два полушария: правое и левое. Полушария соединяет межполушарная спайка - мозолистое тело *corpus callosum*, в состав которого входят волокна, связывающие главным образом симметричные участки коры больших полушарий. Это самая крупная спайка. Другими спайками большого мозга являются передняя, задняя комиссуры, комиссура уздечки, комиссуры четверохолмия и гиппокампова комиссура. Полушария большого мозга покрыты слоем серого вещества - коры головного мозга (**рис.1**).

В настоящее время мозолистое тело и другие комиссуры рассматриваются в качестве проводников, через которые полушария обмениваются информацией и, возможно, "улаживают" проблемы, связанные с конфликтами между независимыми элементами. Поскольку комиссуры являются просто пучками нервных волокон, сами по себе они не могут ничем управлять. Но могут служить каналами, через которые осуществляется синхронизация работы полушарий и предотвращается удвоение усилий или конкуренция. Эта интеграция, возможно, осуществляется просто за счет того, что мозолистое тело служит сенсорным "окном" и обеспечивает отдельное и полное представление всех сенсорных входов в каждом полушарии. Однако, представляется более вероятным, что в норме через комиссуры передаются более сложные, уже обработанные сигналы, информирующие каждое полушарие о событиях в другом и, в какой-то степени, управляющее соответствующими операциями в них. Это позволяет целому мозгу интегрировать способности отдельных полушарий.

Какие же виды информации передаются через отдельные участки комиссур? Работы М.Газзанига и его коллег показали высокую степень

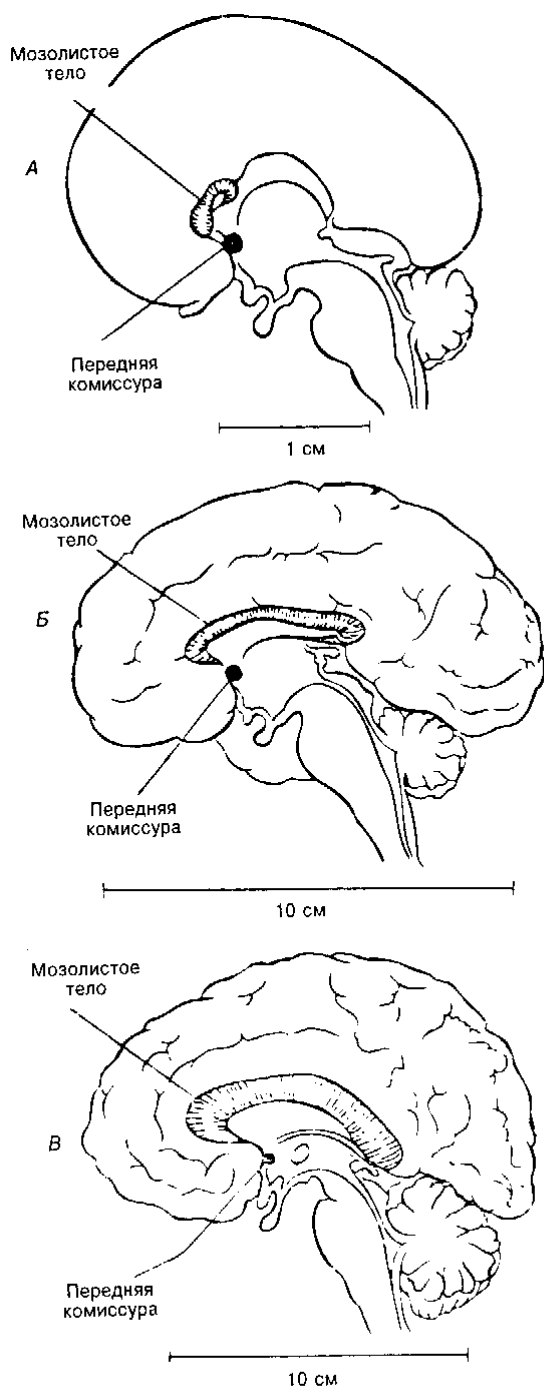


Рис.1. Мозолистое тело и передняя комиссура на трех стадиях развития человека

А.Эмбриональная стадия (16 недель)

Б. При рождении (гестационный возраст 40 недель)

В. Взрослый индивидуум

специализации функций внутри комиссур мозга: части передней области мозолистого тела отвечают за передачу соматосенсорной, или осязательной, информации; задняя треть мозолистого тела, называемая сплениум (splenium), переносит зрительную информацию. Существует мнение, что в переносе зрительной информации принимает участие и передняя комиссура (Gassaniga et al., 1977).

До недавнего времени считалось, что два полушария анатомически идентичны. Однако исследования последних десятилетий показали, что это не так. В 1968 году Н.Гешвинд и У.Левитски сообщили о заметных анатомических различиях между полушариями детально сравнив посмертно мозг 100 человек. Подобная асимметрия может служить материальной основой функциональных различий между полушариями. По-видимому, мозг анатомически и физиологически с рождения имеет некоторую специализацию. Это подтверждается исследованием вызванных потенциалов у новорожденных при предъявлении звуков речи и шуме или музыкальных аккордах. У 9 из 10 младенцев вызванные потенциалы при звуках речи были значительно больше в левом полушарии, чем в правом. При неречевых звуках – у всех младенцев преобладали вызванные потенциалы в правом полушарии (по Блум, Лейзерсон, Хофстедтер, 1988).

2.3.1. Некоторые факты из истории изучения функциональной асимметрии мозга.

На протяжении относительно короткой истории исследований человеческого мозга ученые не раз обращались к вопросам о функциях различных его областей. Наиболее ярко это проявилось в попытках разделения психических функций человека в соответствии с очевидным анатомическим делением мозга на правую и левую половины.

Первым, кто высказал предположение о том, что мозг не является однородной массой и что центры различных функций могут быть локализованы в различных областях мозга, был немецкий анатом Ф. Галль. Он полагал, что способность к речи локализована в лобных долях мозга. По мнению Галля, форма черепа отражает строение лежащей под ним мозговой ткани и особенности развития мозга каждого человека могут быть определены путем тщательного изучения шишек на его голове.

В научных кругах того времени (XIX века) Галля считали шарлатаном, поскольку достоверных подтверждений его теории не было. Однако основная

идея о том, что разные функции контролируются разными областями мозга, нашла многих последователей.

В 1836 г. никому неизвестный сельский врач Марк Дакс выступил с небольшим докладом на заседании медицинского общества в Монпелье (Франция). Этот доклад был первым и единственным научным сообщением Дакса. В течение своей долгой службы в качестве практикующего врача Дакс видел множество больных, страдавших потерей речи - состояния, возникающего в результате повреждения мозга и известного специалистам под названием афазии. Это наблюдение было не новым. Еще древние греки писали о внезапно возникающей утрате способности говорить связано. Но Дакса осенила догадка, что между потерей речи и повреждением одного из полушарий мозга, по-видимому, существует связь. Он обнаружил признаки повреждения левого полушария мозга у 40 наблюдавшихся им больных с потерей речи, а случаев афазии при поражении правого полушария ему обнаружить не удалось. В своем докладе на заседании медицинского общества Дакс суммировал эти наблюдения и сделал следующее заключение: каждая половина мозга контролирует свои, специфические функции; речь контролируется левым полушарием.

Его доклад не имел никакого успеха и вскоре был забыт, а через год Дакс умер, не подозревая о том, что его работа предвосхитила одну из наиболее интересных областей научных исследований второй половины XX века.

Французский профессор доктор медицины Ж. Буйоне не верил в специализацию мозговых структур и предложил тому, кто представит ему больного с повреждением лобных долей мозга, не сопровождающимся потерей речи, 500 франков, а это была значительная сумма.

В 1861 г. на заседании общества антропологов зять Буйо Э. Обуртен повторил утверждение о том, что центр, контролирующий речь, находится в лобных долях мозга. Его слова произвели очень большое впечатление на молодого хирурга П. Брока, присутствовавшего на заседании. Всего за несколько дней до этого в больницу, где работал Брок, поступил пациент, который много лет страдал потерей речи и правосторонним параличом (гемиплегией). Брок предложил Обуртену вместе осмотреть больного. Через два дня после осмотра больной скончался, и Брок получил возможность провести посмертное исследование мозга. Это исследование отчетливо показало, что в левой лобной доле находился очаг повреждения. Брок продемонстрировал препарат на заседании общества и рассказал о полученных данных. Через несколько месяцев им был сделан еще один доклад, в котором представлялся аналогичный первому клинический случай. Доклад вызвал бурные дебаты. Критике подверглось не только само открытие, но и терминология, предлагаемая Брока. Однако, Брок продолжал

отстаивать свою идею, находил все новые и новые подтверждения локализации центра речи в левой лобной доле мозга. Эта зона получила название зоны Брока.

Через десять лет после публикации первых наблюдений Брока концепция, известная в наши дни как *концепция доминантности полушарий*, стала основной точкой зрения на межполушарные отношения. Чуть позднее, в 1868 г., Дж. Джексон выдвинул идею о "ведущем" полушарии. Он полагал, что "ведущим" является левое полушарие мозга, правому же отводилась вспомогательная роль.

В 1870 г. немецкий невролог К. Вернике сделал необычайно важное открытие - повреждение задней части височной доли левого полушария может вызвать затруднения в понимании речи. Его именем с тех пор называется эта зона мозга. Еще одним свидетельством того, что левое полушарие обладает функциями, отличными от правого, стала работа Г. Липмана по дисфункции, известной под названием *апраксия*. Апраксия определяется как неспособность выполнять целенаправленные движения. Больной с апраксией может в привычной ситуации выполнять обычные действия, но продемонстрировать аналогичные действия по просьбе, в неординарных условиях не может. Липман показал, что хотя такие нарушения не обусловлены общей способностью понимать речь, они связаны с повреждением левого полушария. Он сделал вывод, что левое полушарие управляет как речью, так и "целенаправленными" движениями, но эти два процесса контролируются различными зонами левого полушария мозга.

В изучении проблемы функциональной асимметрии мозговых функций (латерализации) открывались новые направления. Правило Брока хорошо объясняло связь между поражением левого полушария мозга и афазией у праворуких. Леворукие же, как оказалось, образуют две группы: у первых центры речи расположены в полушарии, противоположном ведущей руке (как предсказывал Брока), у представителей другой группы речевые функции локализовались в левом полушарии. Существование второй группы было открыто в результате наблюдения за леворукими больными, у которых афазия возникла вследствие повреждения левого полушария. Эти случаи, названные *перекрестной афазией*, были впервые описаны в 1899 г. Бромвеллом. Они довольно ярко демонстрируют, что в плане функциональной организации леворукость не всегда является просто противоположностью праворукости.

В отечественной неврологии вопросам функциональной асимметрии мозга были посвящены исследования одного из основоположников этого направления медицины в России Алексея Яковлевича Кожевникова (1836-1902), создателя московской научной неврологической школы. Одна из форм кортикальной эпилепсии названа его именем. В его работах также показана

связь нарушений речи у правшей с поражениями левого полушария (1880-1881). Нельзя не упомянуть и имя одного из выдающихся русских психологов - Бориса Герасимовича Ананьева (1907-1972), который явился новатором в постановке и разработке проблемы билатеральной организации мозговых функций, впервые предложил подход к изучению этого вопроса по принципу симметрия-асимметрия.

В последующие годы исследования функциональной межполушарной асимметрии пополнились новыми открытиями. В их числе следует упомянуть о двух высокоспециализированных нейрохирургических методах, которые были разработаны в 1930-40-е годы.

В начале 30-х гг. У. Пенфилд и его коллеги в Институте неврологии в Монреале впервые применили для лечения эпилепсии, не поддающейся лекарственному лечению, операцию удаления области мозга, в которой зарождается патологическая электрическая активность. Для того, чтобы уменьшить вероятность повреждения центров, контролирующих речевые функции, в результате таких операций, необходимо было точно определить локализацию таких центров. Столкнувшись с проблемой послеоперационных осложнений, Пенфилд и его коллеги разработали методику, позволяющую картировать эти области мозга с помощью прямого раздражения мозга электрическим током во время операции. При проведении процедуры картирования речевых областей с помощью электрического раздражения больной и хирург отделены друг от друга навесом, сооруженным из хирургических простыней. Третье лицо, выполняющее роль наблюдателя, сидит под навесом вместе с больным. Когда электрод прикладывают к области мозга, в норме управляющей речью, больной теряет способность говорить. Это нарушение называется *афазической остановкой*. Во время всей процедуры больной находится в сознании. Картирование занимает не более 15 мин.

Другой тест, названный по имени его автора, тестом Дж.Вада, имеет большое значение для изучения распределения функций между полушариями. Суть его состоит во временном наркозе каждого из полушарий, вызываемом в разные дни до операции для того, чтобы нейрохирург мог точно определить какое полушарие контролирует речь у данного больного.. Известно, что каждое полушарие мозга кровоснабжается из сонной артерии соответствующей стороны. Таким образом, амитал-натрий (снотворное) введенный, например, в правую сонную артерию, попадает в правое полушарие. Если препарат введен на стороне полушария, контролирующего речь у данного больного, то пациент остается безмолвным в течение 2-5 минут, если же на другой стороне - возобновляет счет через несколько секунд (рис. 2).

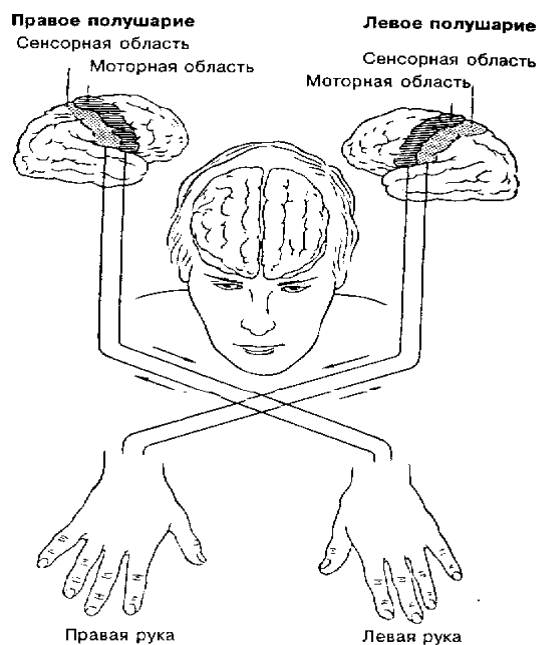


Рис.2. Сенсорные и моторные пути, связывающие мозг и тело, почти полностью перекрещены. Каждая рука обслуживается главным образом противоположным (контралатеральным) полушарием.

В результате исследований Дж.Вада установил, что более чем у 95% праворуких, не имевших ранних повреждений мозга, речь и языковые функции контролируются левым полушарием. У остальных речь контролировалась правым полушарием. Вопреки правилу Брока, у большинства леворуких также обнаруживали расположение речевых центров в левом полушарии, но их было меньше, чем среди праворуких (около 70%). Приблизительно у 15% леворуких речевые центры находились в правом полушарии, а у оставшихся (около 15%) обнаруживались признаки двустороннего контроля речи. (по Блум и другие, 1988).

Появившиеся еще в XIX в. суждения, отрицавшие второстепенность, подчиненность правого полушария, получили свое экспериментальное подтверждение при изучении патологии мозга, функций нормального мозга и мозга животных. Накопление фактов привело к формулировке главной идеи, в корне отличной от левополушарной исключительности. Каждое полушарие является ведущим (доминантным) в «своих» функциях по обеспечению определенных психических процессов. В 1981 г. Р.Сперри была вручена Нобелевская премия за открытие функциональной латерализации полушарий мозга, каждое полушарие выполняет свои специфические функции.

Итак, к середине двадцатого столетия наука располагала достаточно большим количеством данных, теорий и гипотез в области изучения функциональной межполушарной асимметрии, которые стали основой современных представлений о взаимоотношениях между полушариями и базой для дальнейших исследований. Известна гипотеза К. Сагана (1977), согласно которой наиболее творческие создания культуры - правовые и этические системы, искусство и музыка, наука и техника - являются результатом именно совместной работы правого и левого полушарий. Саган даже предполагает, что человеческая культура является функцией мозолистого тела. Известна гипотеза К. Сагана (1977), согласно которой наиболее творческие создания культуры - правовые и этические системы, искусство и музыка, наука и техника - являются результатом именно совместной работы правого и левого полушарий. Саган даже предполагает, что "человеческая культура является функцией мозолистого тела" (цит. по Спрингер, Дейч, 1983).

2.3.2. Теории происхождения асимметрии.

У человека, как и у многих животных, большинство органов парные: две руки, две ноги, два глаза, два уха, две почки, два полушария мозга. Парность органов не означает их одинаковое функционирование. Мы знаем, какая рука у нас ведущая – выполняет наиболее сложные, тонкие операции. У большинства людей – это правая рука. Мы едим, шьем, пишем, рисуем правой рукой. Среди людей - правшей, использующих для точных действий правую руку, 90%, тогда как левши составляют в среднем 10%.

Левши всех рас и культур в прошлом и настоящем находились в меньшинстве среди праворукого окружения.

При изучении вопроса о происхождении левшества выделились три основных направления: "генетическое", "культурное" и "патологическое".

Начиная с 1871 г., когда В.Огль установил высокую частоту семейного левшества среди леворуких испытуемых, обсуждается модель генетического

детерминирования леворукости. Постулировался факт наследования левшества, а Ф.Рамалей сформулировал правило о подчиненности леворукости рецессивному распределению по Менделю.

В настоящее время наибольшее распространение получили две генетические модели. Согласно М.Аннетт [Annett, 1973, 1992, 1994, 1995] асимметрия мозга определяется присутствием одного гена, который был назван ею фактором "правого сдвига". Если данный фактор имеется у индивидуума, последний предрасположен быть правой. Если фактор отсутствует, человек может быть либо левшой, либо правой в зависимости от случайных обстоятельств. При этом большое значение придается повреждениям мозга в пренатальном и раннем постнатальном периоде, которые могут повлиять на фенотипическую реализацию фактора "правого сдвига".

Более сложная модель была предложена Дж.Леви и Т.Нагилаки (1972). Эти ученые предполагают, что рукость является функцией двух генов. Один ген с двумя аллелями определяет полушарие, которое будет контролировать речь и ведущую руку. Аллель *L* определяет локализацию центров речи в левом полушарии и является доминантным, а аллель *r* - локализацию центров речи в правом полушарии и является рецессивным. Второй ген определяет то, какой рукой будет управлять речевое полушарие - ипсилатеральной или контралатеральной. Контралатеральный контроль кодируется доминантным аллелем *C*, а ипсилатеральный - рецессивным аллелем *c*. Индивидуум с генотипом *LrCC*, например, будет правой с центром речи в левом полушарии. А у индивидуума с генотипом *Lrcc* центры речи будут также в левом полушарии, но он будет левшой. Эта модель предполагает, что рукость конкретного человека связана с характером его межполушарной асимметрии и типом моторного контроля.

На вероятность не генетической, а цитоплазматической закодированности асимметрии указывает С.Морган (1978), выдвигая концепцию, согласно которой и мозговая латерализация, и мануальное предпочтение рассматриваются в широком общебиологическом аспекте. Предполагается, что развитие мозга находится под влиянием лево-правого градиента, а это приводит к более раннему и быстрому созреванию в онтогенезе левого полушария, которое при этом оказывает тормозящее влияние на правое - в результате возникает доминирование левого полушария по речи и праворукость.

С "генетическим" направлением непосредственно сочетаются исследования, связанные с выявлением анатомических, физиологических и морфологических стигматов, свойственных правшам и левшам (Gershwind, 1984; Galaburda et al., 1978; Levine, Welch, 1989, Cornish, 1996). Показано, что у правой сильвиева борозда справа расположена выше левой, в то время,

как у 71% левшей правая и левая борозды примерно симметричны. У правшей отмечается больший диаметр внутренней сонной артерии слева и выше давление в ней, чем в правой, а у левшей - обратная картина. Аналогичная диссоциация выявляется у правшей и левшей при изучении средней мозговой артерии. Гипотеза Н.Гершвинда и А.Галабурды (Gershwind, Galaburda, 1987) также предполагает эндокринное влияние на формирование различий в строении мозга мужчин и женщин. Известна теория Ф.Превика (Previc, 1991), согласно которой церебральная латерализация у человека формируется при асимметричном пренатальном развитии системы внутреннего уха и лабиринта.

Существует и генетико-культурная гипотеза функциональной асимметрии. Английский ученый из Кембриджа К.Лэлэнд и его коллеги считают, что левшество является в равной степени генетически и культурологически обусловленным (Laland et al., 1995).

Альтернативными "генетическим" представляются гипотезы возникновения межполушарной асимметрии, базирующиеся на признании детерминирующей роли культурных условий в формировании руки. "Культурно-социальные" концепции рассматривают правшество-левшество как следствие социального воспитания, опыта, условий жизни (см. [Семенович, 1991]).

Наряду с представленными выше теориями, широко распространены представления о патологическом происхождении левшества. Крайней точки зрения придерживается П.Бэкан (1973), который утверждает, что любое проявление леворукости есть следствие родовой травмы. По мнению А.П.Чуприкова (1975), изменение моторного доминирования является одним из объективных доказательств врожденной энцефалопатии (цит. по [Семенович, 1991]). В подтверждение приводятся факты увеличения левшей среди близнецов, особенности пренатального развития которых предполагают риск внутриутробной гипоксии мозга. В пользу этого подхода говорят и результаты проб Вада, согласно которым повреждение левого полушария на ранних этапах онтогенеза может привести к смене ведущей руки и доминантного по речи полушария.

Изучение вопроса о происхождении латеральности продолжается. Обилие фактов, подчас противоречащих друг другу, показывает, что каждая из теорий функциональной межполушарной асимметрии мозга требует дальнейшего обоснования. Вместе с тем очевидно, что основополагающие принципы вышеперечисленных подходов составляют базу для будущего системного исследования, необходимость которого вытекает из множества проблем и вопросов, оставшихся открытыми.

2.3.3. Асимметрии у животных.

Исследования, доказывающие существование межполушарной асимметрии у животных, имели бы важное значение для понимания происхождения и смысла асимметрии человеческого мозга. Есть мнение, что асимметрия мозга тесно связана с высшими языковыми способностями. Наличие межполушарных различий у животных, не обладающих такими способностями, означало бы, что эта точка зрения неверна. Обнаруженные асимметрии могли бы дать ключ к пониманию подлинных эволюционных основ латеральности. С другой стороны, данные, свидетельствующие об отсутствии этого феномена даже у ближайших родственников человека в эволюции, доказали бы, что асимметрия мозга присуща исключительно *Homo sapiens*, возможно принципиально связана с языковыми способностями. Противоречивые и порой неубедительные данные поиска доминирующего полушария у животных, однако, чрезвычайно любопытны и стимулируют живой интерес к проблеме происхождения асимметрии мозга.

При анатомических исследованиях, проведенных Ж.Лямеем и Н.Гешвиндом (LeMay, Geschwind, 1975) обнаружены структурные асимметрии в височных долях мозга некоторых приматов, сходные с анатомическими различиями, обнаруженными у человека.

Наиболее очевидным признаком латерализации у человека является неравенство рук. В качестве свидетельства наличия асимметрии у животных могло бы быть предпочтение лапы или конечности. Р.Коллинз, Дж.Уоррен с коллегами (цит. по: [Бианки, 1989]) обнаружили, что многие виды проявляют такого рода предпочтение. Например, обезьяны пользуются преимущественно одной и той же конечностью, если задача не требует подключения другой; кошки при выполнении задач, связанных с доставанием объекта обычно использовали одну и ту же лапу; даже мыши выказывали стойкое предпочтение одной лапке при выполнении задачи, в которой они должны были использовать одну конечность, чтобы достать пищу. Оказалось, однако, что приблизительно 50% кошек, обезьян и мышей предпочитали пользоваться правой лапой, а другие 50% оказывали предпочтение левой. Это распределение существенно отличается от того, что обнаружено у людей: 90% предпочитают правую руку и лишь 10% - левую. Полученные результаты дали основание предположить, что предпочтение лапы является действием случайных факторов.

Генетик Р.Коллинз [Collins, 1969] сопоставил модель, объясняющую предпочтение лапы случайными, внешними факторами, с гипотезой о генетической основе стороны предпочтения. Он проводил исследование по спариванию мышей с одинаковой предпочитаемой лапой. Трижды повторив селективный инбридинг у мышей, Коллинз проверил соотношение лево- и праволапого потомства в последнем поколении. Результаты показали

распределение 50 на 50 - то же соотношение, с которого начался эксперимент. Коллинз рассматривал полученные данные как свидетельство против генетического контроля латерального предпочтения у мышей, и утверждал, что определяющим фактором такого предпочтения является случай.

Эксперименты Этлингера и Гаутрин (1971) с обезьянами, например, показали, что выполнение задач на зрительное различение цвета, формы и ориентации объектов одинаково нарушается при повреждении определенных областей левого и правого полушария, и что эти нарушения не зависят от того, какая из конечностей является у обезьян предпочитаемой. Известны исследования Дж.Дьюсона [Dewson, 1977], результаты которых позволили сделать вывод о наличии специализации полушарий у обезьян. Но эти исследования проводились на небольшом количестве животных, а задачи, связанные со зрительным различением простых паттернов и предметов, которые Дьюсон проводил с обезьянами, по мнению Ч.Хамильтона [Hamilton, 1977], возможно, не обнаружили бы свидетельств межполушарной асимметрии и у людей.

Для изучения специализации полушарий у животных проводились также исследования на расщепленном мозге. Наиболее интересными представляются работы Ч.Хамильтона [Hamilton, 1977], проведенные на группе макаков-резусов. Операция для всех животных включала рассечение линии зрительного перекреста, мозолистого тела, передней и гиппокампальной комиссур. Стимулы, после проведенной операции, оказывались адресованными только одному полушарию, и предъявлялись на ипсилатеральный глаз. Для каждой задачи проводилось сравнение ее выполнения левым и правым полушариями, а также контра- и ипсилатеральным по отношению к предпочитаемой руке полушарием. При анализе результатов Хамильтону не удалось выявить ни различия между полушариями в скорости обучения выполнению задач, ни систематической связи между скоростью обучения и полом, предпочтением руки или травмой во время операции. В экспериментах были полностью устранены влияния косвенных факторов. Появились дополнительные свидетельства того, что у обезьян полушария одинаково «обучаются» задачам на различение простых стимулов.

Однако данные Хамильтона позволили выявить, что между полушариями мозга одной и той же обезьяны могут быть стойкие различия в предпочтении картинок.

Необычайно интересными кажутся нам исследования Петерсена с коллегами [Petersen et al., 1978] по изучению асимметрии восприятия звуков японскими макаками. Их обучали различать два типа звуков, издаваемых особями их вида. Звуки записывали на пленку и предъявляли на правое и

левое ухо обезьяны в случайном порядке. Обнаружилось, что все исследуемые макаки более точно осуществляли требуемые реакции, когда звуки попадали на правое ухо. Если предположить, что звуки, предъявляемые на правое ухо, передаются левому полушарию, то эти результаты говорят о наличии у японских макаков межполушарной асимметрии в восприятии звуков, издаваемых особями собственного вида.

Необычайно интересными представляются исследования асимметрии у птиц. Ф.Ноттебом и его коллеги [Nottebohm, 1966] показали, что перерезка левого подъязычного нерва, управляющего левой половиной гортани, у взрослых зябликов и канареек приводит к резкому изменению в пении. В противоположность этому, перерезка правого подъязычного нерва, иннервирующего правую половину гортани, имеет минимальные последствия; структура песен частично сохраняется. Дальнейшие эксперименты показали, что правый подъязычный нерв может брать на себя функции управления пением, если перерезка левого нерва была проведена в течении первых двух недель после вылупления птенца.

За последние десятилетие в литературе имеется впечатляющее число фактов, свидетельствующих о латерализации функций мозга у животных и человека (Бианки, 1985; 1989). Были получены подтверждения существования двигательных-пространственных асимметрий даже у беспозвоночных животных, причем эти асимметрии, как правило, имели правостороннее направление. Так, подобные асимметрии были обнаружены у планарий, мучнистого хрущака, у речных раков, у муравьев, а также некоторых позвоночных (Бианки, 1985, 1989). Вероятно в основе функциональной асимметрии у животных лежат какие-то базисные генетические факторы. По отношению к высшим представителям позвоночных, следует признать, что асимметричное функционирование больших полушарий головного мозга является одной из фундаментальных закономерностей его деятельности.

Бианки предложил синтетическую доминантную модель межполушарных отношений, которая базируется на трех основных принципах деятельности мозга: асимметрии, доминантности и комплементарности. Он выделил два основных метода описания окружающего мира, которые специфично реализуются двумя полушариями мозга. Индукция и дедукция являются фундаментальными методами отражения и познания окружающего мира. Под индукцией и дедукцией следует понимать различную последовательность во времени анализа и синтеза. При индуктивной обработке анализ предшествует синтезу, при дедуктивной - наоборот, синтез предшествует анализу. Экспериментально было показано, что у животных существуют процессы синтеза и анализа и что эти процессы по-разному латерализованы в больших полушариях мозга. Две исходных фундаментальных закономерности позволяют рассматривать

принцип индукции-дедукции как общий принцип латерализации. Первая закономерность - относительность полушарной специализации. Это означает, что каждая функция может регулироваться обоими полушариями. В опытах на животных было обнаружено участие двух полушарий при осуществлении определенной активности. Специализация заключалась в доминантной роли одного из полушарий в определенной ситуации и при определенных задачах. Вторая закономерность состоит в динамизме полушарной специализации. На разных этапах обработки информации и реализации действия доминирует то одно, то другое полушарие (Бианки, 1985, 1989). Латерализация функций, исходя из представлений Бианки представлена в табл. 2.1.

Таблица 2.1

Латерализация принципов обработки информации в больших полушариях мозга животных (Бианки, 1985)

Левое полушарие	Правое полушарие
Индуктивная обработка	Дедуктивная обработка
Восприятие абстрактных признаков	Восприятие конкретных признаков
Последовательная обработка	Одновременная обработка
Примат аналитического восприятия	Примат синтетического (целостного) восприятия
Восприятие времени	Восприятие пространства

С позиций индуктивно-дедуктивной гипотезы могут быть объяснены основные дихотомии обработки информации. Общая схема церебральной латерализации представлена на **рис. 3**

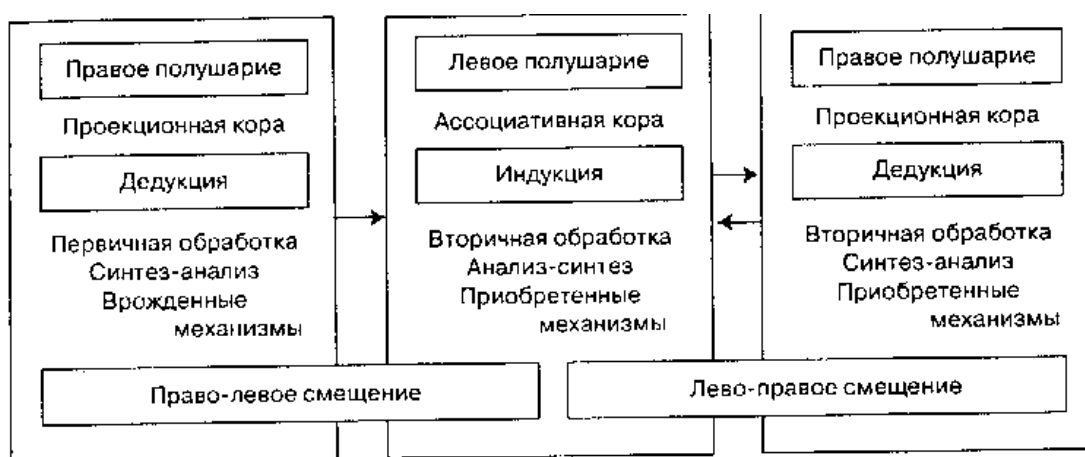


Рис.3. Схема полушарного доминирования в процессе обработки информации.

Нет сомнения в том, что исследования на животных расширяют представления о развитии асимметрии, однако, многие из полученных данных еще требуют дополнительных подтверждений.

2.3.4. Исследование расщепленного мозга.

В предыдущем параграфе было упомянуто об исследованиях, проведенных на расщепленном мозге животных, однако первые операции такого типа были произведены у человека и изучение последствий таких операций в значительной мере обогатило знания о межполушарной специализации и функциях спаек мозга.

Операция расщепления мозга, или комиссуротомия, состоит в хирургическом рассечении некоторых образований, соединяющих полушария. Первые операции подобного рода были произведены для облегчения состояния больных с тяжелыми формами эпилепсии при безуспешном терапевтическом лечении судорожного состояния. В начале 40-х гг. нейрохирург из Рочестера Вэгенен произвел несколько первых комиссуротомий. К сожалению, ожидаемый эффект ослабления судорог у больных сильно варьировал. Операции Вэгенена значительно отличались одна от другой, но обычно включали рассечение передней половины мозолистого тела. Несмотря на неудачные результаты, другие исследователи продолжали изучать функции мозолистого тела, проводя комиссуротомии у животных.

Лишь спустя десятилетие, в начале 50-х гг., Р.Майерс и Р.Сперри сделали замечательное открытие, которое стало поворотным пунктом в истории исследования *corpus callosum*.

Майерс и Сперри, проводя эксперименты на кошках с перерезанным мозолистым телом, показали, что зрительная информация, предъявленная одному полушарию мозга кошки, недоступна для другого. В нормальных условиях стимул воспринимается обоими глазами и обоими полушариями. Если завязать один глаз, другой продолжает посылать информацию к обоим полушариям поскольку полуполя зрения (нозальное и темпоральное) имеют связи с обоими полушариям через ипсилатеральные и контралатеральные пути. При разрушении зрительного перекреста (контралатеральных путей темпорального полуполя зрения), при одном завязанном глазе зрительная информация еще поступает к обоим полушариям через мозолистое тело. Если перерезают зрительный перекрест вместе с мозолистым телом, зрительную информацию получает лишь одно ипсилатеральное полушарие при одном закрытом глазе.

Данные, полученные Майерсом и Сперри, дали возможность пересмотреть результаты работ Вэгенера и снова преступить к операциям расщепления мозга для лечения тяжелых форм эпилепсии у людей.

Ф. Фогель и Дж. Боген решили, что некоторые из ранее произведенных операций не дали положительных результатов потому, что разъединение полушарий было неполным. Эти ученые впервые провели полную комиссуротомию. Результаты этой и последующих операций превзошли все ожидания. На первых порах казалось даже, что, в отличие от влияния на судорожную активность, операция не изменяла личности пациента, его интеллекта и поведения. Однако, более тщательные исследования, проведенные М. Газзанига и Р. Сперри, показали, что все оказалось значительно сложнее.

Нервная система человека устроена таким образом, что каждое полушарие мозга получает информацию главным образом от противоположной стороны тела. Этот принцип контралатеральной проекции относится как к зрению и слуху, так и к движениям тела и тактильным ощущениям. В зрении принцип контралатеральности относится не столько к правому и левому глазу, сколько к нозальному и темпоральному полуполям зрения. Темпоральное полуполе лежит от центра глаза к виску. Нозальное – от центра глаза к носу. Темпоральное полуполе связано перекрестно с противоположным полушарием контралатеральными путями, а нозальное – ипсилатеральными связями с тем же полушарием. Таким образом, каждый глаз имеет представительство в обоих полушариях. Однако контралатеральные проекции – более древние, раньше развиваются в онтогенезе и имеют приоритетное значение, поскольку обеспечивают информацию от периферии поля зрения. (рис.4).

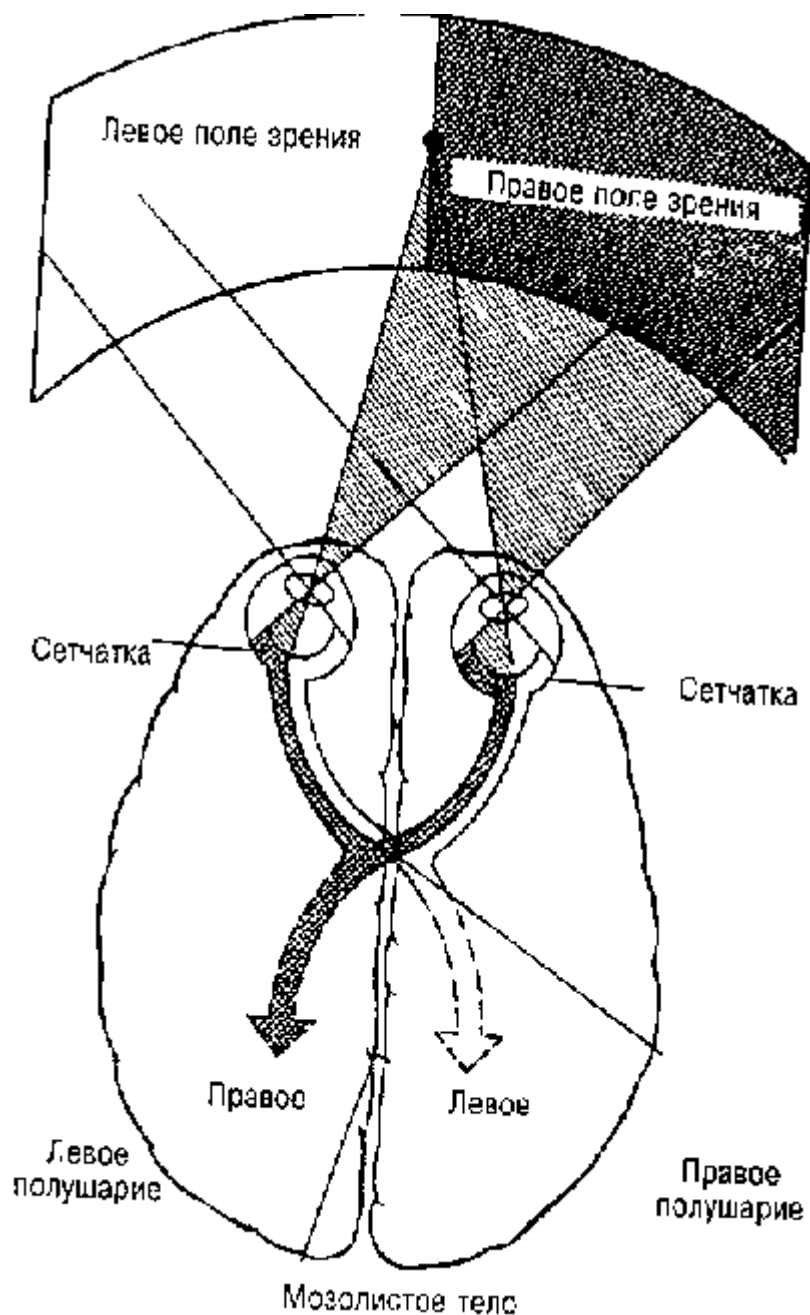


Рис.4. Зрительные пути, несущие информацию к полушариям. При фиксации взора на точке каждый глаз видит оба поля зрения, но посылает информацию о правом поле зрения только левому полушарию, а информацию о левом поле зрения – только правому полушарию. Этот перекрест и расщепление обусловлены характером деления нервных волокон, отходящих от сетчатки. Представительства полей зрения в левом и правом полушариях в норме связаны между собой через мозолистое тело. Если мозолистое тело перерезано, а глаза и голова неподвижны, каждое полушарие может воспринимать только половину видимого мира.

Исследования больных с расщепленным мозгом проводились следующим образом. Больной сидит перед тахистоскопом, который позволяет исследователю точно контролировать время, в течение которого изображение подается на экран. Стимул удерживается на экране приблизительно 0,1-0,2 секунды, чтобы не дать пациенту возможности переместить взгляд с точки фиксации, пока изображение еще находится на экране. Это необходимо для того, чтобы зрительная информация была изначально представлена только одной половине мозга. Стимулы, предъявляемые одному полушарию, называются латерализованными.

Пациенты, давая отчет о стимулах, которые попадали в правое поле зрения (проецирующееся на левое речевое полушарие), не испытывали никаких затруднений. О том же, что было предъявлено в левое поле (адресованное "немому" правому полушарию), больные могли ничего рассказать. Однако, они могли выбрать левой рукой (управляемой правым полушарием) нужный предмет, являющийся копией стимула, который находился среди нескольких предметов, скрытых от взора ширмой.

По мере продолжения исследований пациентов с расщепленным мозгом приходилось сталкиваться с неожиданными результатами. Больные, ранее не способные словесно определить спрятанный от взора предмет, взятый левой рукой, по прошествии некоторого времени были в состоянии называть определенные предметы. Объяснить этот факт можно двояко: с одной стороны, с течением времени правое полушарие больного приобретает речевые способности, с другой - между полушариями мог происходить обмен информацией, который осуществлялся по каким-то другим, неперерезанным путям. Газзанига и Хиллъярд предложили термин для названия данного феномена *«перекрестное подсказывание»*. Это явление отражает естественное стремление организма использовать любую доступную информацию для того, чтобы воссоздать целостную картину окружающего мира. Прямой канал передачи уничтожен операцией, и остается лишь возможность использования не прямых намеков, которые становятся единственным средством общения между половинами мозга. После предъявления стимула правому полушарию, левое начинает считать или проговаривать "про себя" название предмета или числа, подавая тем самым сигналы правому полушарию. Поэтому получаемые от правого полушария ответы идут с задержкой, в отличие от быстрых ответов, идущих от левого полушария.

Поведение пациентов с расщепленным мозгом также претерпевает некоторые изменения. У некоторых людей после операции появлялись затруднения в установлении связи между именами и лицами, снижалась способность решать геометрические задачи, появлялись жалобы на отсутствие сновидений. Были описаны случаи эксцентрического поведения, проявляющегося в соревновании или диссоциации действия рук.

Результаты исследований на расщепленном мозге подтвердили левостороннюю локализацию центров речи у большинства людей. Типичный больной с рассеченным мозолистым телом не способен назвать обычные предметы, изображения которых вспыхивали в его левом поле зрения, т.е. предъявлялись правому полушарию, хотя не испытывает ни малейших затруднений при определении тех же картинок, адресованных в правое поле зрения, т.е. левому полушарию. Правая гемисфера, однако, "знает" о том, что изображено на картинке, и может направлять левую руку так, чтобы та выбрала искомый объект среди нескольких предметов, помещенных за ширмой. Насколько же хорошо может правое полушарие понимать речь? Оказалось, что при предъявлении простых существительных, больные без труда находили соответствующий предмет среди спрятанных. Недостатки в способностях правого полушария начинали проявляться при предъявлении глаголов. По отношению к существительным возможности правого полушария выражались в ограниченности вербального выражения. Правый мозг демонстрировал хорошее понимание, если мог ответить не словами. Наиболее общее объяснение ситуации с пониманием глаголов состояло в том, что глаголы являются более сложными лингвистическими стимулами, и неумение правого полушария обращаться с ними отражает его менее развитые лингвистические способности. Эксперименты Э. Зайделя (Zaidel, 1975, 1978) подтвердили представление о различных языковых способностях правого и левого полушарий, но его работа указывала на то, что различия между полушариями могут быть не связаны с различием существительных и глаголов (рис.).

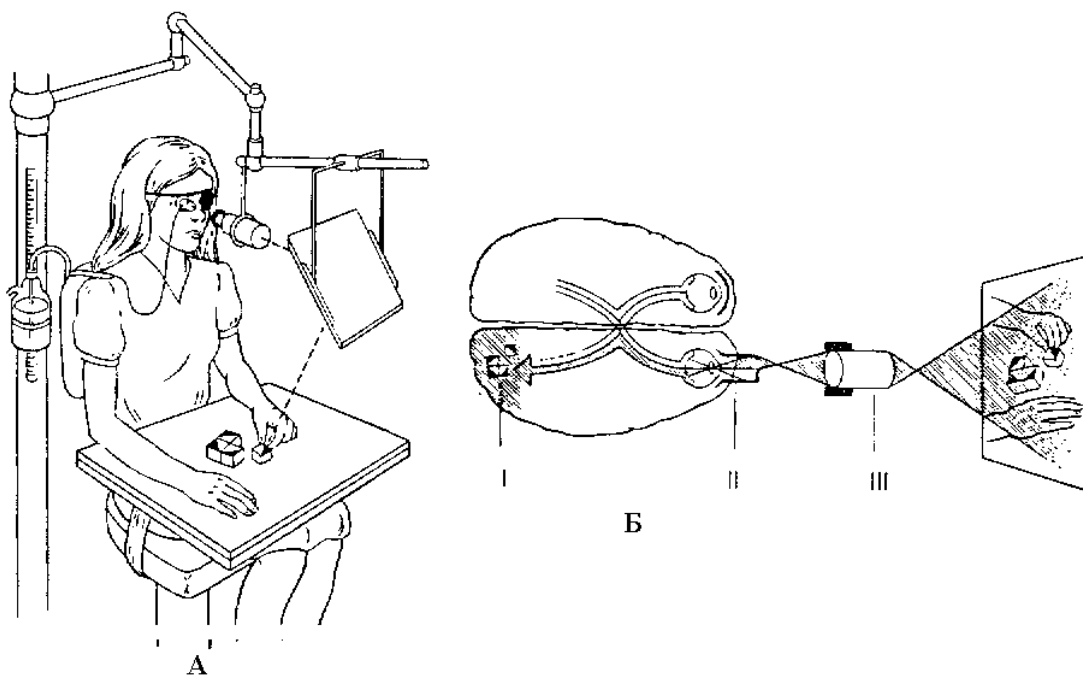


Рис.5. Z-линза в исследованиях Зайделя.

А. Устройство, обеспечивающее постоянное попадание информации к одному полушарию больного.

Б. Поскольку один глаз закрыт повязкой, изображение проецируется только на половину сетчатки одного глаза больного: I – изображение, попадающее в одно полушарие, несмотря на то, что испытуемый может рассматривать все поле целиком; II – Z – линза позволяет изображению попадать только на одну часть сетчатки; III – телескоп уменьшает поле зрения до маленького размера, которое проецируется на поверхность контактной линзы.

Зайдель разработал новый метод ограничения подачи зрительных стимулов к одному полушарию. Он использовал устройство, известное под названием Z-линза. Z-линза - это контактная линза, позволяющая больному свободно двигать глазами, когда он что-то рассматривает, но в то же время она обеспечивает поступление зрительной информации только к одному полушарию мозга пациента. Z-линза дает испытуемому возможность видеть стимул долго, но позволяет исследователю предъявлять этот стимул изолированно одному полушарию.

Зайдель проверял способности каждого полушария к пониманию речевых стимулов, применяя стимулы, которые ранее использовались для исследования детей и больных с афазией. Производилось сравнение показателей, характеризующих способности правого полушария, которые были получены на выборке детей и больных с афазией, с данными, выявленными у больных с расщепленным мозгом. В тестах с восприятием слов на слух больной с расщепленным мозолистым телом слушал слово, произносимое экспериментатором, а затем рассматривал через Z-линзу три картинки. Задачей пациента было выбрать ту картинку, которая соответствует слову. Пути слухового анализатора организованы таким образом, что информация от каждого уха идет к обоим полушариям. В обычных условиях невозможно определить, одно или оба полушария поняли устное сообщение. А Z-линза позволила Зайделю латерализовать выбор ответа, так что он мог определить, насколько хорошо каждая половина мозга подбирает к сказанному слову его зрительный эквивалент. Работа Зайделя [Zaidel, 1978] показала, что правое полушарие обладает удивительно разнообразными способностями к пониманию. Со словарными тестами правое полушарие справлялось так же хорошо, как мозг нормального десятилетнего ребенка, хотя с выполнением знаковых тестов с предметами оно испытывало затруднения, характерные для больных с афазией. Предположение Зайделя было следующим: разница между полушариями в способности к пониманию несколько меньше, чем думали прежде. Выявленные ранее различия в понимании глаголов и существительных могли быть артефактом способа предъявления стимулов. Когда правое полушарие располагает достаточным временем для того, чтобы обработать глагол (как это возможно в процедуре с использованием Z-линзы), создается впечатление, что оно справляется с заданием так же хорошо, как левое. Тем

не менее, полученные результаты так и не дали Зайделю возможности сделать вывод относительно лингвистического "возраста" или "здоровья" правого полушария.

В тех редких случаях, когда повреждение левого полушария имело место в раннем возрасте, больные с расщепленным мозгом демонстрируют способность говорить правым полушарием. Исследования М.Газзанига и коллег [Gassaniga et al., 1979] предполагают, что интактное неповрежденное полушарие может принимать на себя функции поврежденного. Но это пока лишь гипотеза, вызывающая новые вопросы, ответы на которые еще предстоит получить.

Изучение зрительно-пространственных функций полушарий при исследовании расщепленного мозга позволило определить виды деятельности, осуществляемые лучше правым полушарием. Представляется, что восприятие пространственных соотношений между частью и целым осуществляется лучше правым полушарием. Это очень наглядно проявляется при решении задачи с кубиками Кооса. При этом испытуемый с расщепленным мозгом действует правой рукой нерешительно и медленно, левая же выполняет задание быстро и правильно. Возможно, что правое полушарие доминирует при внешнем выражении понимания зрительной информации. Однако следует принимать во внимание наличие исполнительного манипуляционного компонента в выполнении подобного рода задач. Если же задание сделать только зрительным, асимметрии, обязанные своим появлением правому полушарию, могут исчезнуть или уменьшиться.

Дальнейшие исследования пациентов с расщепленным мозгом расширили представления о межполушарной асимметрии и разграничении роли каждого полушария строились на основе способа обработки информации каждым отдельным полушарием. В соответствии с анализом результатов исследований Дж. Леви и К.Тревартен [Levy, Trevarthen, 1977] пришли к выводу, что левое полушарие специализировано на языковых функциях, следствие этого - преобладание аналитических процессов, а превосходство правого полушария в выполнении зрительно-пространственных задач связано с его синтетическим способом обработки информации. Особого внимания заслуживают эксперименты с «химерными» стимулами (рис.6).

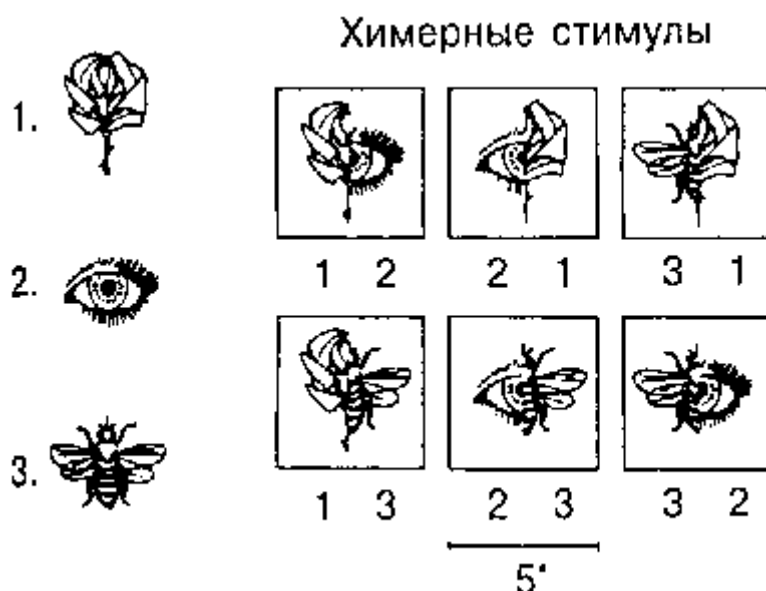


Рис.6. Химерные стимулы, состоящие из половин изображений объектов, предъявлялись с помощью тахистоскопа. Для сравнения показывали картинку обычным способом. Испытуемые с расщепленным мозгом, отвечали, что они видят. Испытуемый называл объект, соответствующий правой половине картинке, не осознавая, что мог видеть только его половину. Когда требовалось указать объект предъявленный слева, то выбирался тот, который совпадал с левой частью химеры. При этом неполнота исходной картинке не воспринималась. При подборе рифм к объектам, основывался на правой части химеры, что указывает на доминирование левого полушария в фонематических составляющих.

«Химерными» называют стимульные изображения, составленные из двух частей различных картинок. Пациента просят фиксировать взор в центре экрана, на котором на короткое время появляется «химерная» картинка. Затем спрашивают о том, что видел испытуемый. В словесном отчете пациент называет то изображение, которое составляло правую половину картинке, когда же испытуемого просят указать на то, что он видел, то пациент указывает на изображение, составляющее левую часть представленного «химерного» стимула. В эксперименте с «химерными» стимулами был открыт феномен *зрительного завершения*. Завершение - тенденция больного с расщепленным мозгом видеть как целое то, что в действительности является частью картины, попадающей на среднюю линию поля зрения. Поскольку левая половина картинке проецируется на правое полушарие, а правая половина - на левое, то факт, что пациент говорит и указывает на целую картинку, свидетельствует о том, что полушария "завершают" предъявленный им фрагмент изображения. Феномен зрительного завершения наблюдается как у больных с расщепленным мозгом, так у некоторых больных, имевших односторонние повреждения зрительных областей мозга. Механизмы этого явления не вполне понятны для обеих ситуаций, но очевидно, что это одна из причин, по которой больные с расщепленным мозгом говорят, что

окружающий мир выглядит для них нормально. Вместе с движениями глаз, обеспечивающими поступление информации к обоим полушариям, завершение помогает внести в зрительный опыт единство восприятия в пределах всего зрительного поля. Обзор данных, полученных на испытуемых с расщепленным мозгом, показывает, что специализация полушарий не является феноменом типа "все или ничего", а представляет собой, скорее, некий континуум. Каждое полушарие способно справляться с различными видами задач, но часто одно отличается от другого как по подходу к их решению, так и по эффективности.

2.3.5. Развитие асимметрии.

В середине 60-х годов психолог из Корнеллского университета Э.Леннеберг, сделал вывод, что латерализация функций в мозге развивается постепенно и завершается в период полового созревания. Дальнейшие исследования, проведенные на основании клинических данных, накопленных невропатологом Бассером, о последствиях одностороннего повреждения мозга у детей от 2 до 10 лет, позволили Леннебергу выдвинуть предположение, что латерализация начинается в период овладения языком, но до наступления половой зрелости не завершается.

Ранее мы описывали существующие теории происхождения рукописи. Когда же начинается процесс латерализации? Когда он завершается? Эти вопросы обсуждаются и по сей день, появляются новые подтверждения как генетической, так и социальной детерминации межполушарной асимметрии. А.В. Семенович с соавт. (1998) высказывает гипотезу о трех основных уровнях организации межполушарного взаимодействия в онтогенезе. По мнению авторов, на первом этапе, включающем внутриутробный период до 2-3 лет, закладываются основы межполушарного обеспечения нейрофизиологических, нейрогуморальных сенсорно-вегетативных и биохимических асимметрий, составляющих основу когнитивного, аффективного и соматического статуса ребенка. Морфофункциональной основой служат транскортикальные связи стволового уровня - спайки гипоталамо-диэнцифальной области и базальных ядер. Именно здесь, считают исследователи, локализован основополагающий онтогенетический фактор - механизм импринтинга. Для второго этапа (от 3-х до 7-8 лет) характерна активизация межгипокампаальных комиссуральных систем. Этот комплекс играет первостепенную роль в организации межполушарного обеспечения полисенсорной межмодальной интеграции и мнемических процессов. На этом этапе, по мнению Семенович, формируется доминантность полушарий мозга по руке и речи, фиксируется право- или левополушарный контроль психологического фактора и межфакторных констелляций. На третьем завершающем этапе, продолжающемся до 12-15

лет завершается процесс формирования транскаллозальных связей. Морфологическая и функциональная зрелость мозолистого тела обеспечивает межфронтальные взаимодействия, обуславливает устойчивость межполушарной организации психических процессов на наиболее важном - регуляторном уровне.

Существуют данные, свидетельствующие о наличии асимметрии в раннем периоде жизни, полученные при анатомическом исследовании мозга плодов и новорожденных. Ф. Варга-Кхадем с соавт. [Vargha-Khadem et al., 1979] были произведены измерения 207 экземпляров мозга плодов и новорожденных в возрасте от 10 до 44 недель после зачатия. В 54% обнаружили более длинную височную плоскость слева, в 18% - справа. В 28% существенных различий в величине височной плоскости между двумя сторонами мозга не наблюдалось. Однако, ответа на вопрос о том, является ли анатомическая асимметрия структурной основой функциональной асимметрии не получено до сих пор.

В пренатальном периоде развития плод часто меняет свое положение в матке вплоть до последних недель вынашивания, и нервная система получает стимулы от механорецепторов внутреннего уха и поверхности тела несимметрично до тех пор, пока голова плода не зафиксировалась в родовом канале (Previc, 1991). Однако уже в этот момент обнаруживается двусторонняя поведенческая асимметрия: большинство детей рождается в левом переднезатылочном предлежании (положении) - феномен, возможно, обусловленный асимметричным статистическим распределением поворотных тенденций плода и небольшой анатомической асимметрией родовых путей.

Сенсорные сигналы, достигающие мозга, резко меняются после рождения. Безусловно, важная двусторонняя асимметрия в стимуляции сенсорных органов обусловлена взаимоотношениями ребенка и матери с первых же дней жизни. Данные, собранные в различных культурах, говорят о том, что в манере матери держать ребенка наблюдается явная левосторонняя тенденция, т.е. младенец находится чаще слева от материнской груди, а его голова и туловище лежат на ее левой руке. Когда мать хочет успокоить дитя, она бессознательно прижимает его к левой стороне своей грудной клетки. В результате ребенок получает возможность слышать удары ее сердца, которые оказывают на него успокаивающее действие [Salk, 1961]. У европейских матерей такой "левый уклон" отмечен в 65-70% случаев. Сходные отношения наблюдаются и в других культурах: в США, у различных индейских племен Северной и Южной Америки, в сельских общинах Шри-Ланки и у неолитического племени эйпо, живущего в горах Западного Ириана на Новой Гвинее (цит. по [О-Й.Грюссер, Т.Зельке, Б.Цинда, 1995]). Левостороннее положение младенца на руках матери отмечается не только у женщин-правшей, но и у левшей. Описан случай подобного левостороннего предпочтения у женщины с правосторонним расположением сердца

(*derstracardia*) в ситуации *situs inversus* [Todd, Butterworth, 1998]. Учитывая вышеописанную тенденцию держать ребенка слева у 65-70% матерей, а также асимметрию его слуховых и тактильных раздражителей, можно согласиться с гипотезой, согласно которой значительная часть ранней социальной жизни ребенка характеризуется неодинаковой стимуляцией левых и правых рецепторов положения головы в его вестибулярном аппарате и более выраженным воздействием слуховых и осязательных сигналов на левое, а не на правое полушарие мозга. Как бы то ни было, такое левостороннее положение приводит к асимметричной стимуляции мозга ребенка. Звуки голоса или другие значимые сигналы, исходящие от матери, включая ритмичное биение ее сердца, передаются главным образом в его левое полушарие.

В настоящее время известны работы по определению пренатальных признаков функциональной асимметрии, которыми являются правостороннее предпочтение поворота головы плода, сосание большого пальца "ведущей" в будущем руки, контакт лица с ладонью ипсилатеральной руки [de Vries, 1996, de Vries et al., 2001, Nepper, 1991]. Описаны ранние постнатальные признаки латеральности, проявляющиеся в асимметрии коленных рефлексов, "позе фехтовальщика" (**рис.7**), хватательных рефлексов, пальмарного рефлекса, рефлекса Моро, начальных шагательных движений.

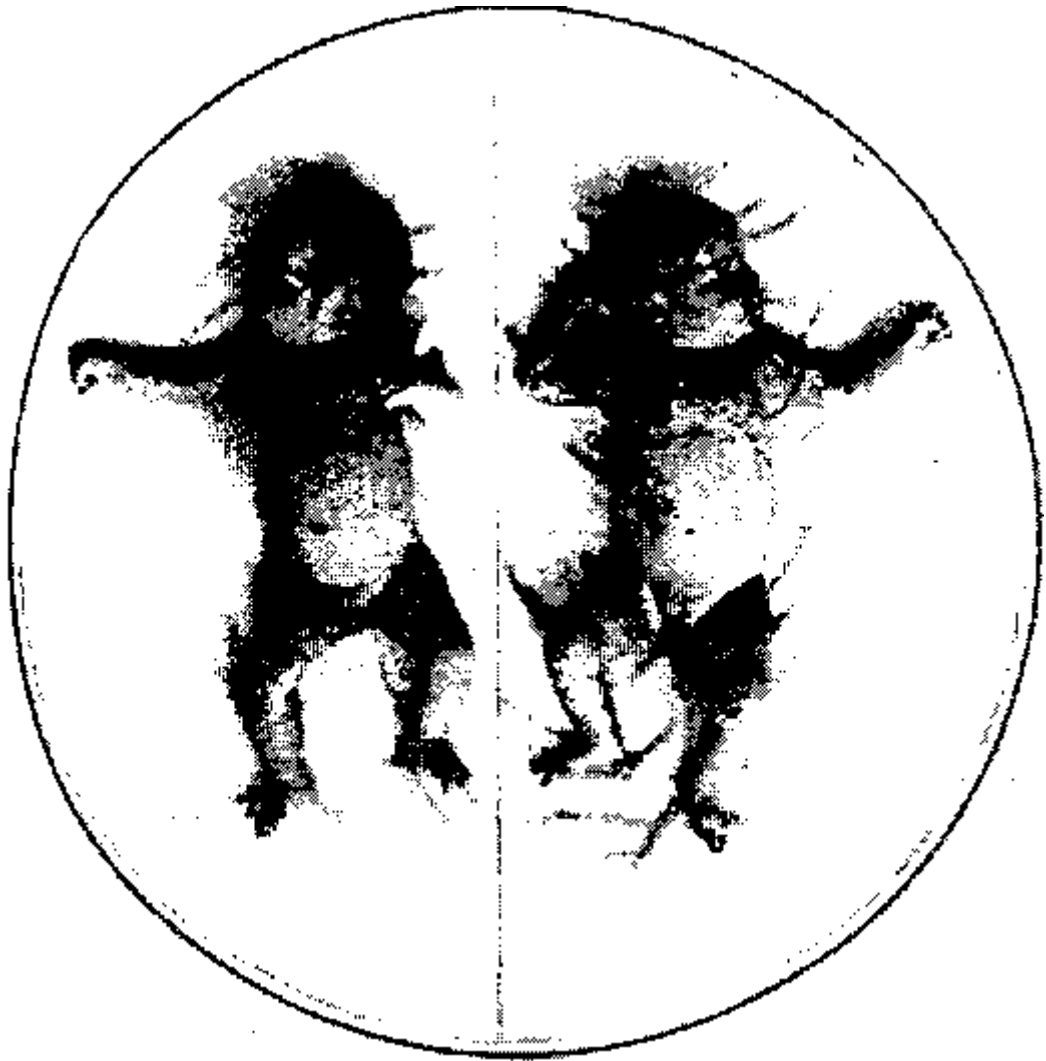


Рис. 7. Врожденная асимметрия позы младенца (поза фетовальщика).

Для того, чтобы ответить на вопрос, меняется ли с возрастом сама латерализация, следует количественно оценить латерализацию у лиц разных возрастных групп и сравнить степень асимметрии в каждой из них. Такой подход очень широко применялся в исследованиях с дихотическим прослушиванием. Эта методика позволяет латерализовать слуховую информацию. Д.Кимура [Kimura, 1961], сотрудница Монреальского неврологического института, впервые обратила внимание на то, что при определенных условиях испытуемые более точно идентифицировали слова, предъявляемые на правое, а не на левое ухо. Кимура применяла методику дихотического прослушивания, в которой испытуемые слушают два различных сообщения, подаваемых одновременно так, что каждое ухо воспринимает только одно сообщение. Стимулы, которыми пользовалась Кимура, состояли из пар однозначных чисел, например "два" и "девять". Члены каждой пары записывались на отдельные дорожки магнитной ленты; начало их звучания совпадало. Испытуемые прослушивали через наушники пробы, состоящие из 3-х пар чисел, быстро следующих одна за другой. После каждой пробы их просили воспроизвести в любом порядке как можно больше

чисел из шести предъявлявшихся. Кимура обнаружила, что больные с повреждением левой височной доли выполняют задание значительно хуже, чем больные с повреждением правой височной доли мозга. Однако, независимо от локализации повреждения испытуемые обычно более точно воспроизводили числа, подававшиеся на правое ухо. Такое же преимущество правого уха было обнаружено и у здоровых испытуемых. Некоторые сведения по анатомии объясняют, почему подобная асимметрия оказалась неожиданной. В отличие от сетчатки, одна половина которой проецируется на мозг контралатерально, а другая ипсилатерально, каждое ухо посылает информацию от всех своих рецепторов к обоим полушариям мозга. Таким образом, полная информация о стимуле, предъявленном правому уху, изначально представлена в обоих полушариях. То же относится и к левому уху. Даже если обработка речевых сигналов производится только в одном левом полушарии, нельзя рассчитывать увидеть какие-либо свидетельства асимметрии, поскольку каждое ухо имеет прямой доступ к обоим полушариям.

Для объяснения своих данных Кимура привлекла результаты исследований на животных, указывающие на то, что контралатеральные проекции от уха к мозгу мощнее, чем ипсилатеральные. Она предположила также, что при одновременном предъявлении на разные уши двух различных стимулов разница в мощности путей увеличивается настолько, что передача по ипсилатеральному пути подавляется. Приняв эти предположения, можно объяснить преимущество правого уха.

В условиях дихотического предъявления приложенный к левому уху стимул может достигнуть левого полушария одним из двух способов - через ипсилатеральный путь, передача в котором угнетена, или через контралатеральные пути к правому полушарию и затем через межполушарные комиссуры. У стимула, приложенного к правому уху, путь проще: он достигает левого полушария по контралатеральному пути. Поскольку он поступает в левое полушарие в "лучшем" состоянии, чем его партнер, предъявлявшийся на левое ухо, возникает небольшое преимущество правого уха. Такова модель слуховой асимметрии, предложенная Кимурой.

Итак, для того, чтобы разобраться в вопросе об изменениях латерализации с возрастом использовалась методика дихотического прослушивания. К сожалению, данные полученные в подобных исследованиях не согласуются друг с другом. В обзорной статье Сатса с соавторами [Satz, 1975], посвященной развитию латерализации, авторы насчитали четыре работы с дихотомическим прослушиванием, показывающие увеличение асимметрии в 12-14-летнем возрасте, и пять работ, показывающих либо слабое уменьшение, либо отсутствие изменений асимметрии после 3-5-летнего возраста.

Предпочтение руки развивается наиболее рано. Младенцы, начиная указывать, используют преимущественно правую руку, которая у них становится доминантной. Если учесть, что указывание – вид невербальной символической коммуникации, предшествующий речевому развитию, важна связь этой активности с левым полушарием мозга. Так, у 3- 5 летних детей при выполнении различных действий уже четко определяется ведущая рука. У праворуких, правая рука сильнее, выполняет точные и тонкие движения, лучше отбивает ритм, чаще жестикулирует во время речи, рисует. Левая рука лучше в выполнении заданий на изменение положения пальцев и руки в пространстве, быстрее и лучше определяет форму предмета на ощупь. Слепые дети и взрослые читают алфавит Брайля левой рукой. Таким образом, левая рука лучше выполняет пространственные задачи, определяет пространственные отношения, тогда как правая – с определением временной последовательности.

Принимая во внимание вариабельность результатов исследований, делать заключения относительно изменения асимметрии с возрастом пока преждевременно. Возможно, на этот вопрос дадут ответ дальнейшие исследования, в которых будут использованы более совершенные методы оценки латерализации.

2.3.6. Половые различия и асимметрия.

Частота и согласованность сообщений о половых различиях в организации мозга заставляют признать реальность их существования, по крайней мере как рабочую гипотезу. Многообразие методических подходов (клинические исследования, дихотическое прослушивание, тахистоскопическое предъявление) говорит в пользу этого утверждения и приводит к следующему заключению: у женщин латерализация менее выражена, чем у мужчин. Однако, существует и множество работ, не согласующихся с этим заключением и доказывающих, что различия в асимметрии между полами отсутствуют.

Некоторые гипотезы представляются очень интересными.

Скорость созревания обуславливает половые различия.

Предположение Д.Вейбер [Waber, 1976] состояло в том, половые различия в асимметрии должны рассматриваться с точки зрения различий в скорости созревания. Вейбер принимала во внимание на тот факт, что женщины обычно достигают физической зрелости раньше, чем мужчины. Она предположила, что скорость созревания может быть систематически связана с различиями в вербальных и пространственных способностях. Выводы ее, полученные при исследовании 80 детей (10 и 13-летних девочек и 13 и 16-летних мальчиков), были следующими: во-первых, рано достигающие

зрелости индивидуумы обладают лучшими вербальными способностями, чем пространственными; поздно созревающие лучше справляются с пространственными задачами, чем с вербальными. Во-вторых, у рано созревающих отмечается меньшая латерализация речи, чем у поздно созревающих. Данные Вейбер дают возможность предполагать, что половые различия в вербальных и пространственных способностях и латерализации этих функций могут быть обусловлены не полом, а переменной, которая определенным образом связана с полом, т.е. скоростью созревания.

Тестостерон обуславливает половые различия в латерализации.

Н.Гешвинд и А.Галабурда [Geschwind, Galaburda, 1987] полагают, что секреция мужского гормона тестостерона, который начинает вырабатываться на третьем месяце развития плода, и у мужского плода сильно преобладает, влияет на скорость пренатального роста полушарий развивающегося мозга. Этот гормон несет ответственность за возможные различия в строении мозга у мужчин и женщин. Высокое содержание тестостерона в период внутриутробного развития замедляет рост левого полушария у мужского плода по сравнению с женским и способствует относительно большему развитию правого полушария у лиц мужского пола. Данное предположение согласуется с большей выраженностью у женщин вербальных способностей (левополушарной), а у мужчин зрительно-пространственных. Если в левом полушарии замедляется процесс миграции нейронов к местам их локализации, как следствие установление необходимых нейрональных связей также оказывается в дефиците, то подобная задержка ведет к леворукости, которая хотя и встречается редко, но гораздо чаще наблюдается у мужчин. Таким образом можно описать и явления дислексии, которая у мужчин проявляется в четыре раза чаще, чем у женщин и, по-видимому, связана с леворукостью. Гешвинд и Галабурда отмечают, что левши - обычно мужчины - подвержены также заболеваниям иммунной системы. Тестостерон оказывает тормозящее влияние на развитие иммунной системы. Так как леворукость, иммунные расстройства и проблемы речевого обучения (дислексии) имеют тенденцию к семейному распространению, то можно заключить, что некоторые генные комплексы, отвечающие за иммунную реактивность, регулируют и уровень тестостерона, то наблюдается или избыточность секреции, либо повышенная чувствительность к нему у отдельных людей.

Эволюционные факторы лежат в основе половых различий в латерализации. Дж. Леви [Levy, 1969, 1977] предполагала, что в основе половых различий в латерализации лежат эволюционные факторы. В подтверждение своей гипотезы она приводит следующие доводы: в ходе эволюции человека мужчины выполняли роль охотников и руководителей переселений, и те из них, которые обладали хорошими зрительно-пространственными способностями, имели преимущество в ходе естественного отбора. Женщины же могли испытывать давление отбора в

отношении навыков, связанных с воспитанием детей, - таких как использование речи в качестве средства общения, а также развития социальной чувствительности и легкости невербального общения. Леви предполагает, что большая билатеральность в распределении функций может облегчать развитие навыков, необходимых для женщин, тогда как более строгое разделение функций необходимо для обеспечения высокого уровня развития зрительно-пространственных навыков у мужчин.

Между латерализацией и способностями могут существовать взаимоотношения, различные для различных задач. Если это так, то было бы чрезвычайно интересно узнать, почему мозг столь по-разному организуется для оптимального осуществления различных функций. Пока существуют лишь предположения о взаимоотношениях между латерализацией и способностями. Тот факт, что распределение способностей у лиц разного пола в значительной мере перекрывается, дает основание полагать, что сам по себе пол не следует использовать в качестве основного критерия оценки различий в латерализации мозговых функций.

2.3.7. Специализация левого и правого полушарий.

Мнения исследователей относительно компетенции двух полушарий при решении разных задач в основном сходны, гораздо меньше согласия достигнуто по вопросу о природе фундаментальных характеристик, определяющих межполушарные различия.

В настоящее время утвердилось мнение, что левое полушарие доминирует в формальных лингвистических операциях, включая речь, синтаксический анализ и фонетическое представление. Правое полушарие у больных с расщепленным мозгом проявляет почти полную неспособность к активной речи, не может различать времена глагола, множественное и единственное число, правильно понимать предложения со сложным синтаксисом или требующие значительной нагрузки на кратковременную вербальную память, неспособно к фонетическому представлению. Однако оно узнает звучащее слово и хорошо улавливает ассоциативные значения отдельных произносимых (или написанных) слов, что свойственно также многим видам птиц и млекопитающих. Уникальные особенности левого полушария у человека включают высокоразвитое программирование артикуляционного аппарата и обладание тонкими программами различения временных последовательностей фонетических элементов и причинно-следственных связей, выражаемых синтаксическими средствами.

Нарушение способности к чтению и письму (дислексии) связывают с анатомическими аномалиями левого полушария. Однако степень проявления и частота дислексий могут зависеть от языка, на котором человек учится

читать. Так, среди населения стран Запада число дислектиков составляет 1-3% населения, в Японии их число в 10 раз меньше. В японском языке используется два вида письма: кана, где символы соответствуют слогам, и кандзи, где символами служат иероглифы, отображающие не звуки, а понятия или предметы. При поражении левого полушария мозга вследствие инсульта, японские больные сохраняли способность читать слова на кандзи, но теряли возможность читать на кана. Данные факты подтверждают возможность локализации зрительно-пространственного восприятия правой половиной мозга. Известно, что некоторые американские дети, страдающие дислексией, успешно обучились читать по-английски, представленном в виде китайских иероглифов (цит. по [Блум, Лейзерсон, Хофстедтер, 1988]).

Язык жестов, применяемый глухими людьми, также основан на зрительно-пространственных способностях.

Один из видов языка жестов, применяемый для коммуникации, является американский язык жестов (american sign language), в котором каждый знак представляет слово, слова организованы в грамматическую структуру. Клинические данные подтверждают, что люди, пользующиеся этим языком, не способны активно его использовать или понимать из-за повреждения левого полушария в тех областях, где происходит обработка звуковой речи у лиц, обладающих слухом. Исследование глухих людей, использующих язык жестов с очень раннего возраста, показали, что у них левое полушарие доминировало над правым и при решении зрительно-пространственных задач.

Интересно отметить, что большинство людей, читающих по Брайлю, предпочитают пользоваться левой рукой для распознавания знаков. Это пример взаимодействия координации специализации правополушарных и левополушарных функций.

Вербальная и невербальная коммуникации позволяют человеку использовать два канала, две подсистемы получения и обработки информации. В настоящее время накоплено много данных о важной роли невербальных средств коммуникации (жестов, мимики, пантомимики, невербальных компонентов речи) в жизни человека. Так, например, частота основного тона речи и ее изменения являются носителями информации не только о эмоциональных характеристиках высказывания, но и позволяют судить о возрасте, поле, некоторых индивидуально-личностных особенностях человека. Невербальная коммуникация является функцией правого полушария. Способностью к невербальным коммуникациям обладают и животные. Она раньше вербальных способностей появляется в онтогенезе человека. Эволюционно-историческая древность невербальных функций позволили выдвинуть предположение о правополушарном приоритете в латерализации мозга.

Данные Л.Р.Зенкова и Л.Т.Попова (1987), полученные при обследовании больных с левополушарными повреждениями мозга, позволяют авторам выдвинуть гипотезу, что правое полушарие специализируется на коммуникации посредством иконических знаков, а левое - символических. Иконические знаки являются формой образных представлений.

В работах С. де Шонен и Э. Метиве (De Schonen, Mathivet, 1989), Ф.Симон с соавт. (Simon et al., 2000), Кохен и Кэшон (Cohen, Cashon, 2000) на основе анализа физиологических и психологических данных, полученных на животных, младенцах и взрослых, обосновывается гипотеза об опережающем развитии правого полушария в раннем онтогенезе человека. Узнавание лица в первые месяцы жизни младенца обеспечивается взаимодействием двух составляющих: эндогенной (нейрональные связи разных отделов мозга, синоптическая компетенция и стабилизация, становление межполушарных связей) и экзогенной (средовая регулярность, т.е. частота с которой встречаются в окружении специфические лица в определенном контексте полимодальных сигналов, ограничения зрительной селективности младенцев в течение первого месяца жизни, особенности их сензитивности к низким пространственным частотам). Асимметрия в развитии полушарий с опережением в развитии функции правого полушария определяет не только узнавание лица, но и многие особенности когнитивных функций на начальных этапах развития. Правое полушарие имеет преимущества при различении паттернов на основе их конфигурации (глобальных характеристик). Левое полушарие - при детальной оценке (локальных характеристик). Развитие локальных процессов начинается на несколько месяцев позже, чем развитие глобальной оценки, предполагающей континуальность. Так, континуальная информация, обеспечивающая общую, контекстуальную оценку ситуации, характерна для правополушарного типа обработки. (подробнее о правополушарном преимуществе в раннем онтогенезе см. [Сергиенко, 1992]).

Мы считаем важным тот факт, что на первых этапах онтогенеза происходит непрерывное образное накопление информации о мире для дальнейшей ее детализации в дискретные образы и схемы.

Специализация мозга в процессе становления речевой функции обладает значительной пластичностью. Удаление коры левого полушария при раковой опухоли у взрослых пациентов приводит к тяжелым необратимым речевым потерям. Однако если подобная операция по удалению левого полушария проводилась в младенческом возрасте, то это почти не сказывалось на развитии речи. Стандартные тесты на оценку вербальных способностей не выявили различий в речевом развитии детей перенесших операцию и нормальными сверстниками. Не было обнаружено и различий при удалении правого или левого полушария.

Только тонкий анализ развития речевых способностей у детей с удаленным полушарием показал наличие у этих детей трудностей в оценке грамматических правил (цит. по [Блум, Лейзерсон и Хофстедтер, 1988]).

В ранний период жизни мозг обладает огромными возможностями компенсации. С возрастом пластичность мозговой организации уменьшается. Дети более старшего возраста, перенесшие операцию на левом полушарии, могли разговаривать, но делали много грамматических ошибок и хуже понимали речь.

Правое полушарие лучше левого различает ориентацию линий, кривизну, многоугольники неправильных очертаний, вертикальные и горизонтальные ряды точек в точечных матрицах, пространственное положение зрительных сигналов, глубину в стереоскопических изображениях, сходство или различие между непрерывным и фрагментарным контурами. Оно демонстрирует превосходство и во многих других задачах, требующих мысленного преобразования пространственных отношений или интеграции и синтеза общей формы.

При исследовании методом электрошока (одностороннего воздействия по медицинским показаниям) на взрослых испытуемых были получены следующие характеристики “левополушарного” и “правополушарного” типа организации психических функций. У “левополушарного” человека страдают виды психической деятельности, связанные с образным мышлением: он не воспринимает интонационный состав речи, мелодии, словоохотлив, имеет богатый словарный запас, усилены виды психической деятельности, лежащие в основе абстрактного мышления: наблюдается склонность к классификации. Отличается положительным эмоциональным тонусом. “Правополушарный” человек демонстрирует резкое снижение речевых способностей, классификация нарушена, объясняется охотнее мимикой и жестами, хорошо различает изменение интонации. Отличается образным мышлением. Преобладают отрицательные эмоции. (Деглин, 1995).

В табл. 2.2 представлено распределение функций между двумя полушариями у взрослых здоровых испытуемых-правшей.

Таблица 2.2

Латерализация и распределение доминирования неокортикальных функций у правшей (О.-Й.Грюссер, Т.Зельке, Б.Цинда, 1995).

Левое полушарие	Правое полушарие
------------------------	-------------------------

Устная речь	Метафорный смысл речи
Чтение	Чувство юмора
Письмо	Эмоциональная окраска речи
Вербальное мышление	Интонация устной речи (просодия)
Метр прозы и поэзии	Звуковысотные отношения, тембр и гармония в музыке
Ритм музыки	Пространственные понятия и представления, стереоскопическое зрение, вращение в пространстве
Название цветов	Пространственные координаты, общая пространственная ориентация
Классификация цветов	Геометрия, игра в шахматы
Счет	Восприятие "гештальтов"
Правая часть внешнего пространства	Левая и правая части внешнего пространства
Интерпретация мимики и жестов	Распознавание мимики и жестов
	Узнавание лиц
	Эмоциональные реакции

"Пространственное" правое и "временное" левое полушария обладают способностями, позволяющими им вносить важный вклад в большинство видов когнитивной деятельности. Комплементарность специализированных функций двух полушарий определяет то, что модели действительности, конструируемые нормальным мозгом и качественно отличные от простого суммирования типов репрезентационных стратегий, свойственных каждому отдельному полушарию, дают человеку возможность видеть и воспринимать окружающий мир во всем его многообразии.

2.3.8. Профили функциональной асимметрии

Преимущественно правый	П	П	П	Л	21	24	18
	П	П	Л	П	8	4	12
	П	Л	П	П	13	14	12
	Л	П	П	П	1	2	-
Смешанный	П	П	Л	Л	5	2	8
	П	Л	Л	Л	5	6	4
	П	П	Л	П	2	2	2
	Л				1	2	-
Преимущественно левый	П	Л	Л	Л	3	2	4
	Л	Л	П	Л	3	2	4
Всего					62	60	64

Интересно отметить, что у здоровых испытуемых обнаружилось 4 профиля асимметрии при отсутствии левого и симметричного профиля. Полные правши составляли только 38%. Не было обнаружено ни одного полного левши - с левым профилем асимметрии. Среди частичных левшей большинство составляло с одним проявлением левшества (43%), левшей с двумя признаками левшества меньше в 3 раза (13%), а с тремя признаками левшества меньше в 7 раз - 6%.

Из 43% имеющих только одно проявление левшества наиболее часто встречается левая асимметрия слуха (21%), далее ног - 13%, зрения - 8% и только у одного мужчины (1%) - леворукость. Из 13% здоровых с двумя проявлениями левшества - это было сочетание слуха с глазостью (5%) и слуха с левоногостью (5%), 2% - левая асимметрия ног и зрения и только у одного мужчины левая рука выступали вместе с левоглазостью.

Самым частым было левшество слуха- у 37%, а у 21% оно было единственным признаком левшества при правшестве других правых органов. Второе место занимает левшество ног (26%), на третьем - левшество зрения (19%) и реже всего леворукость - 5%.

Выявились различия между мужчинами и женщинами. У мужчин наблюдается правый и преимущественно правый профили асимметрии с большей частотой, чем у женщин. Смешанного и преимущественно левого профиля асимметрии у мужчин наблюдается реже, чем у женщин.

Из приведенных данных видно, что изучение асимметрии парных органов дает более детальную и сложную картину распределения латерализации в популяции, чем оценка функций одного или двух органов.

Поскольку левосторонняя асимметрия является наиболее интересным феноменом, требующим изучения, остановимся более подробно на особенностях левшества.

2.3.9. Левшество

Левши давно известны как предпочитающие левую руку при мануальных действиях, жестикуляции. Однако левшество включает не только леворукость, но и левоногость, которая изучена значительно хуже также сенсорное левшество - зрения и слуха.

Леворукость. Данные о проявлении леворукости приблизительно одинаковы и колеблются от 4,3 % до 7,3%.

Интересным являются данные о половой, возрастной частоте леворукости, о ее зависимости от рода деятельности.

Так левшами были более 50% детей, родившихся с весом менее 1 кг. Отмечается снижение выраженности частоты леворукости при взрослении детей: в возрасте 7-8 лет леворуких - 13,3% мальчиков и 10% девочек; в 14-15 лет - 4,4% и 4,1%, а в 16-17 лет - 3,5% и 3,3%. В.А. Айрапетянц рассматривает подобное снижение традицией переучивания детей в школе (Айрапетянц, 1985).

Многие авторы отмечают большую выраженность леворукости среди мужчин. Причем левшество считается более частым среди транссексуалов и гомосексуалистов, чем среди лиц с полной сексуальной дифференциацией.

Леворукость чаще встречается среди артистов, художников, спортсменов игровых видов спорта и реже среди инженеров, но чаще встречается у лиц занятых физическим трудом. При этом леворуких не оказалось среди спортсменов-стрелков, баскетболистов, штангистов. Большое число левшей обнаружено среди каратистов (16%) и борцов (Ермаков, 1988).

Чрезвычайно интересными являются данные о различной частоте левшей в разных регионах земли.

По данным, полученным в восьмидесятые годы, леворукие составляли 3,2% жителей Луганска; 3,4% - Москвы, 6% - Армении. 33,8% коренных жителей Таймыра оказались леворукими и только 10,2% - приезжего населения. В Голландии леворукость установлена у 11,2%, а средней полосе России составляет 6,7%.

Наблюдения показывают рост леворукости в период с 1900 по 1969 г. Брекенбридж [Brackenbridge, 1981] полагает, что рост леворукости связан с двумя причинами: первая - это улучшение акушерской помощи и врачебной помощи новорожденным, что уменьшает летальность детей, рожденных с мозговой патологией, которая сопряжена с вероятностью леворукости. Вторая причина - снижение социально-культурного давления на леворуких, которое связано с ростом понимания причины леворукости как биологической особенности, а не патологии или дурной привычки (цит. по:[Доброхотова, Брагина, 1994]).

Левоногость выражается в доминировании левой ноги под правой по частоте ее использования, скорости и точности движения, длине шага, лучшему произвольному контролю при регуляции движений. Левоногие при ходьбе необозначенной местности отклоняются вправо за счет большей длины шага левой ноги. Кривая движения приближается к кругу с направлением по ходу часовой стрелки. Правоногие отклоняются влево и направление их движения может быть описано кругом, с направлением против хода часовой стрелки.

Данные о левоногости очень мало. Данные о соотношении левоногости и леворукости и их несовпадение противоречивы. Известно, что у детей частота левоногости увеличивается с возрастом (в противоположность леворукости): в возрасте 7-8 лет левоногих было 10% девочек и 13,3% мальчиков; в 14-15 лет - 13,5 и 13,2%, а в возрасте 16-17 лет - 27% и 19,9% соответственно (Айрапетянц, 1987).

Сенсорное левшество. Асимметрия органов чувств рассматривается не как самостоятельная группа, а в их отношении к рукости. Левшество в зрении исследуется по прицельной способности, при этом данной способностью чаще превалирует в правом глазу 62,6%, левая асимметрия - у 30% и симметрия - у 7,4%.

Асимметрия слуха проявляется в остроте восприятия вербальных и невербальной информации, локализации источника звука, латерализации субъективного слухового образа. Метод определения асимметрии слухового восприятия был описан выше при анализе дихотомического прослушивания. Левшество в слухе встречается значительно чаще, чем леворукость. Левоухость часто сочетается с праворукостью у детей и у взрослых. Левоухость может быть единственным признаком левшество в правом профиле асимметрии.

Моторные и сенсорные проявления левшества интегрируются в целостную систему особенностей психической организации левши. Несмотря на то, что в человеческом обществе всегда существовали левши, однако организация социального общества была ориентирована на мир правой руки.

Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина справедливо замечают, что ”...уклад жизни, обычаи (военные приветствие, рукопожатие), обучение детей, условия труда и быта, правила поведения спортивных состязаний и т.д. складывались по единому образцу. В том смысле, что стихийно учтенными оказались правые асимметрии человека. Такой мир удобен для правшей”(Доброхотова, Брагина, 1994, с. 19). Левши должны приспосабливаться к правому миру, но левосторонний тип биологической организации остается для них естественным, часто вступая в конфликт с правой организацией. Причем в языковой культуре закреплено понимание “правый” в значении “правильный”, “правдивый, честный” а “левый” - “неправильный” “незаконный”, “нечестный”. В подобном понимании левшества как показателя чего-то плохого отражается неизученность левшей с точки зрения особенностей их психической организации.

Противопоставление правое – левое, прослеживается во многих мифах и символах человеческой истории. Так, в христианской культуре символика правого, следовательно, верного, отражена в Евангелии от Матфея, когда благословение Господа, даруется тем, кто по правую сторону от него, а проклятие, тем, кто по левую. Жители Танзании соотносят правое с мужской силой, умом, прохладой, а левое – с женщиной, слабостью, жарой и глупостью.

Сходный характер противопоставления правого и левого у различных народов связан с универсальностью праворукости. Мир, создаваемый людьми, ориентирован для правшей. Это правый мир. Многие орудия труда специализированы для правшей (ножи, ножницы, спортивное снаряжение, например, парашют, кольцо которого находится справа, швейная машинка, станки и прочее), пространство жизни предпочтительно ориентировано для правшей – ручки двери, выключатели, замки, главные объекты жизнеобеспечения – все служит праворуким людям, дает возможность быстрее ориентироваться, эффективно выполнять действия. Мы часто даже не замечаем асимметрии устройства нашего мира, потому что мы либо правши, либо научившиеся жить в правом мире левши.

Другая точка зрения на левшество состоит в том, что они имеют одинаковые с правшами психические особенности, социальные возможности и достижения. Сопоставление правшей и левшей по основным показателям познавательных способностей не выявила значимых различий. Однако такая оценка правомерна только для части левшей. Особенности психической организации левшей наиболее ярко проявляются в ситуациях повышенной нагрузки, в стрессовых условиях. Отмечаются ошибки восприятия в виде зеркального отражения, пространственные иллюзии, что может привести и приводит к аварийным ситуациям у летчиков (Бодров, Доброхотова, Федорчук, 1986).

Существуют доказательства, что левши имеют преимущества в развитии интеллектуальных способностей, эмоциональном развитии, лучше адаптируются к климатическим условиям. У леворуких мужчин и женщин была обнаружена большая креативная способность, они были более эмоциональны, чем правши, у них ярче выражены художественные способности, пространственные способности (цит. по:[Доброхотова, Брагина, 1994]). Левшами были многие гениальные люди, известные в истории. Среди них Леонардо да Винчи, Микеланджело, Пабло Пикассо, Александр Македонский, Юлий Цезарь, Карл Великий, Наполеон, Жанна д'Арк, Льюис Кэрролл, Н.Лесков, выдающиеся ученые И.П.Павлов, Максвелл, Пуанкаре, знаменитый Пол Маккартни («Битлз») и президент США Бил Клинтон. Многие из них писали левой рукой и зеркально.

Очевиден большой разброс мнений, концепций о психических возможностях левшей. Возможно такое положение связано с более резкой выраженностью различий среди левшей: или гениальность, одаренность или дефицит в психической организации. В литературе есть данные о большей, чем среди здоровых частоте леворукости у детей с неврозами и больных с конституциональной психопатией (Радил, 1986). Однако, показано большое разнообразие профилей асимметрии у левшей, что может обуславливать особенности их психической организации.

Обсуждая данные исследований особенностей асимметрии психических функций левшей и правшей, Доброхотова и Брагина выдвинули гипотезу о фундаментальной роли пространства и времени в нарушении симметрии функций полушарий и соотношении “асимметричный мозг - асимметричное сознание”, а также о своеобразии целостности мира правшей и левшей. На рис.8 представлены схемы пространственно-временной организации психической деятельности правши и идеального левши. (подробнее см.:[Доброхотова, Брагина, 1994]).

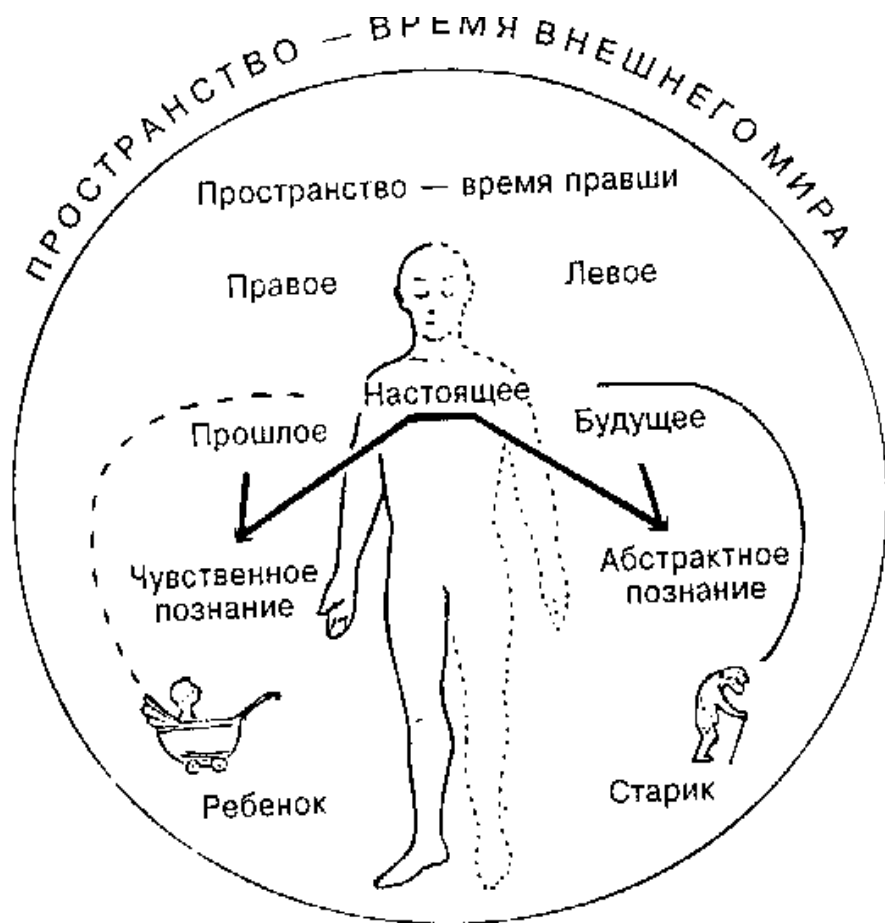


Рис. 8.

Схематическое представление пространственно – временной организации

психической деятельности правши и идеального левши, несуществующего в реальном мире (по Доброхотовой, Брагиной, 1994).

2.3.10. Патология и функциональная межполушарная асимметрия.

Патологические процессы могут быть связаны с межполушарной асимметрией функций головного мозга по крайней мере двумя способами: патология может иметь непосредственное отношение к дисфункции одного из полушарий, т.е. нарушению одной(или более) его способностей; а может быть связана с характером межполушарной асимметрии, отличным от нормального. При возникновении патологического процесса имеют место оба вида дисфункций.

Среди различных последствий повреждений мозга можно выделить наиболее поддающиеся определению и явно диагностируемые дисфункции.

Агнозия означает "неспособность узнавать". Выделяют следующие виды агнозий: *зрительная*, *слуховая агнозия* и *астереогнозис* или неспособность узнавать знакомые предметы с помощью прикосновения или ощупывания.

Особой формой зрительной агнозии является *прозопагнозия* - агнозия на лица. Зрительные агнозии возникают при двусторонних повреждениях теменно-затылочных долей мозга различной этиологии или при повреждении этих долей в левом (доминантном) полушарии.

Слуховые агнозии появляются при поражении областей височной доли в левом (доминантном) полушарии. Астереогнозис возникает обычно вследствие поражения областей теменной доли, расположенных по соседству с соматосенсорными проекционными зонами, которые предположительно являются ответственными за приобретение и сохранение тактильно-кинестетической памяти.

Заслуживает отдельного описания *синдром игнорирования* или односторонняя пространственная агнозия, чаще возникающая при поражении теменных или теменно-затылочных областей правого полушария. При наличии данного синдрома больной демонстрирует левостороннюю гемианопсию - т.е. буквально "полуслепоту", при которой пациент не видит никаких предметов слева от точки фиксации взора.

Еще один вид дисфункции - это **афазия** (нарушение способности говорить или понимать речь). Известны две основные формы - экспрессивная ("моторная") и рецептивная ("сенсорная") афазии.

Экспрессивная афазия (афазия Брока) состоит в нарушении главным образом собственной речи больного; понимание чужой речи в основном сохраняется. Этот тип афазии связан с повреждением лобных областей левого полушария, контролирующих речевой выход, в особенности зоны Брока. Могут наблюдаться также расстройства письма. В большинстве случаев пациенты осознают свои ошибки.

Рецептивная афазия (афазия Вернике) является нарушением, при котором больной испытывает большие затруднения в понимании речи вообще. Этот вид афазии связан с повреждением задней области правой височной извилины (зона Вернике). Речь больного беглая и в зависимости от степени повреждения может варьировать от немного странной до совершенно бессмысленной. Пациенты часто употребляют несоответствующие (парафазии) или несуществующие (неологизмы) слова. Ритм и плавность речи, однако, в большинстве случаев сохранены. Такие больные часто не осознают дефектов или бессмысленности своей речи, продолжают говорить, считая, что все в порядке. Чтение или письмо в той или иной мере нарушены.

Проводниковая афазия является следствием нарушения связи между зонами Брока и Вернике. Больной понимает, что ему сказали, но не в состоянии правильно повторить сказанное.

Словесная глухота возникает в результате повреждения, отсоединяющего зону Вернике от слуховых входов. Нарушается понимание только устной речи.

Аномическая афазия характеризуется нарушениями в назывании предметов и является в "чистом" виде результатом повреждения ограниченной зоны коры в области, называемой угловой извилиной.

Глобальная афазия означает тяжелое нарушение всех связанных с речью функций. Эта форма дисфункции является следствием обширного повреждения левого полушария, захватывающего большую часть областей, которые играют роль в организации речи.

Апраксия определяется как неспособность осуществлять определенные произвольные движения при отсутствии паралича или потери чувствительности. Апраксию можно рассматривать как следствие разрушения программы, или "памяти", в которой записана последовательность движений, необходимая для осуществления какого-либо действия.

Кинетическая апраксия - неспособность выполнить хорошо знакомое движение, связана с повреждением премоторной области лобных долей. Возможно правостороннее и левостороннее поражение.

Идеомоторная апраксия обычно обусловлена повреждением теменной области левого (доминантного) полушария, но поведенческие эффекты повреждения являются, по-видимому, билатеральными. Пациенты не в состоянии выполнить сложноорганизованные действия по инструкции, хотя в иных ситуациях могут осуществить подобные действия спонтанно.

Идеационная апраксия включает неспособность сформировать соответствующую последовательность движений или правильно использовать предметы. Возникает при повреждении теменной доли левого (доминантного) полушария или мозолистого тела.

Конструкционная апраксия характеризуется потерей способности воспроизводить геометрические фигуры при их рисовании или сборке. Это расстройство не рассматривается как чисто двигательное.

Существует несколько теоретических моделей, объясняющих связь между латерализацией и *расстройствами психики*:

1. **Модель латерализованного дефицита** полагает, что отдельные формы психических заболеваний связаны с дефицитом в одном из полушарий.
2. **Модель способа познания** рассматривает определенные формы психических заболеваний как результат нетипичного способа обработки информации, который проистекает из неоптимального использования связанных с полушариями функций. Согласно этой модели в полушариях нет дефицита, как такового; болезнь является следствием неадекватного вовлечения полушарий.
3. **Модель взаимодействия** связывает психопатологию с проблемой взаимодействия между полушариями, а не с дефицитом в каком-нибудь из них. Согласно этой модели расстройства обусловлены недостатком обмена информацией между двумя половинами мозга.

Г. Бомон и С. Даймонд [Beaumont, Dimond, 1973] предложили оригинальный подход для анализа соотношений между организацией мозга и психическими заболеваниями. Данные посмертного исследования мозга показывают значительное увеличение размеров мозолистого тела при хронической шизофрении. Бомон и Даймонд предположили, что это увеличение является компенсацией нарушений связи между полушариями. Для проверки своей гипотезы они использовали тахистоскопически предъявленные стимулы (буквы, однозначные числа, абстрактные формы), латерализованные к одному полушарию, и в задачу испытуемых входило идентифицировать предложенные стимулы. В такой ситуации больные шизофренией справлялись с заданием так же, как и здоровые испытуемые.

Когда же два стимула предъявляли одновременно и задание изменили так, что нужно было решить, одинаковы стимулы или нет, между больными шизофренией и контрольной группой испытуемых были выявлены различия.

Самые большие различия были обнаружены, когда стимулы, составляющие пару, предъявлялись разным полушариям. Бомон и Даймонд утверждают, что затруднения, которые испытывают больные шизофренией при решении задач, затрагивающих оба полушария, являются результатом дефекта связи между двумя сторонами, величина которого больше, чем можно объяснить, исходя из предположения о наличии нарушений внутри каждого полушария.

Латерализация функций мозга, функциональные асимметрии полушарий мозга - это реальные факты, которые способствуют более глубокому пониманию работы мозга как единого целого, подтверждают объективность представлений о неразрывной связи человеческой психики с мозговыми механизмами.

Представления об асимметрии психических функций требуют дальнейших детальных исследований.

2.3.11. Практическое значение изучения латерализации психических функций

Представленные факты, концепции, результаты исследований развитие асимметрии психических функций человека, тесно связанной с развитием латерализации мозга, свидетельствуют об очевидной необходимости организации системы обучения, воспитания, условий труда и быта с учетом особенностей психической организации людей. В большей степени это касается левшей, живущих в мире правшей.

Воспитание и обучение детей-левшей. В большинстве работ, посвященных вопросу воспитания и обучения детей-левшей, внимание концентрируется на приспособлении леворуких детей к традиционным методикам обучения и воспитания. Однако в последнее время появились исследования, указывающие на необходимость учета и других проявлений левшества - сенсорного, моторного, когнитивного. Много работ направлено на анализ нецелесообразности и даже недопустимости переучивания леворуких детей. В большинстве случаев переучивание леворуких детей приводит к нарушениям психического развития, возникновению трудностей в обучении и даже вызывает невротические и соматические расстройства.

В работах М.А. Матовой (1987) было показано, что левые асимметрии слуха и зрения коррелируют с уровнем вербального и невербального мышления, а показатели продуктивности доминантности левого уха связаны с уровнем кратковременной памяти на невербальные стимулы. Автор предлагает учитывать разные профили функциональной асимметрии, обуславливающие развитие различных способностей, для индивидуализации программ школьного и профессионального обучения.

По оценкам А.В.Семенович (1991), 70% детей, испытывающих трудности в школьном обучении являются левшами. Трудности в освоении письма, особенности мышления, эмоциональная неустойчивость настоятельно требуют психолого-педагогического сопровождения в обучении и воспитании детей-левшей.

В.Д.Еремеева и Т.П.Хризман (1998) показали, что типам функциональной асимметрии мальчиков и девочек соответствуют разные варианты психологических особенностей, которые необходимо учитывать при воспитании и обучении детей. Трудности в обучении правополушарных детей связаны со степенью выраженности левых признаков асимметрии. У мальчиков большая выраженность левых признаков встречается чаще, чем у девочек. Более детальный анализ профиля асимметрии позволил авторам более детально проанализировать психологические особенности детей с разными профилями и описать трудности воспитания и обучения в зависимости от профиля асимметрии.

В США и Великобритании давно отказались от переучивания детей-левшей. Там выросло уже несколько поколений леворуких людей, лишенных дискриминации по признакурукости.

В России положение левшей стало изменяться, хотя и медленно. Психологам, физиологам предстоит приложить еще много усилий для создания полноценных условий обучения и воспитания левшей, что в полной мере относится и к правшам.

Профессиональная ориентация и отбор. Профессиональная ориентация означает учет профиля функциональной асимметрии при выборе профессии и подготовке к ней. Идеальной была бы ситуация, в которой при оценке профиля асимметрии предлагается ряд рекомендуемых деятельностей, где можно достичь высоких результатов, сохранив психическое и соматическое здоровье, и ряд профессий несоответствующих индивидуальной организации человека, где высока вероятность возникновения заболеваний и низка вероятность достижения успеха.

Приведем пример, связанный с профессией летчика. Современный самолет - очень сложно организованная система управления, ориентированную на правшей. Из числа претендентов на зачисление в летное училище, число левшей не прошедших медицинскую комиссию преобладает. В процессе обучения и последующей работы происходит естественный отбор левшей. Среди левшей большее число курсантов, допускавших преаварийные ситуации, больше число с развивающимся неврастеническим синдромом. Достоверно высок процент леворуких среди погибших летчиков. У левшей часты ошибки в определении направления полета, больше ошибок при восприятии информации на приборах. Случаются зеркальные восприятия и

моторные персеверации, когда летчик путает какой двигатель он должен включить: правый или левый. Проявление левшества рук, зрения и слуха сопряжены с ухудшением качества деятельности. Такие летчики плохо осваивают новые задания, новые типы самолетов, у них часто возникают аварийные ситуации. Наблюдается появление пространственных иллюзий, ошибки в восприятие пространства и пространственного положения машины (цит. по:[Доброхотова, Брагина, 1994]).

В работах Т.К. Чернаенко и Б.В. Блинова (1988) было показано, что профили асимметрии у руководителей полетов в гражданской авиации сопряжены с различными стилями руководства. Авторы предлагают модифицировать систему психодиагностики и профотбора с учетом индивидуальных профилей асимметрии.

2.3.12.Перспективы

Эволюционный принцип латерализации мозговых функций в человеческом сообществе реализован в организации мира, как правостороннего, ориентированного преимущественно на правшей. Увеличение числа левшей за последние десятилетия ставит серьезные проблемы перед социумом. Вероятное нарушение экологии может привести к изменению эволюционных закономерностей, способствующих становлению правшества и препятствующих развитию левшества. Вероятное учащение форм психической деятельности левшей, представляющих собой отличную от правшей психическую организацию, ставит вопрос о возможности изменений общечеловеческого интеллектуального потенциала, его структуры (Доброхотова, Брагина, 1994). Если о закономерностях психической организации правшей известно достаточно много, то особенности психической организации и ее динамики левшей, которые имеют более разнообразные профили асимметрии, изучены крайне недостаточно. Это не позволяет прогнозировать развитие социума с учетом роста левшества.

Направление науки, изучающее с латерализацией психических функций, является бурно развивающейся областью знаний, предполагающей системный подход к данной проблеме. Асимметрия в развитии психических функций, тесно связанная с мозговой межполушарной латерализацией, требует объединения усилий психологов, нейрофизиологов, врачей. Данные об асимметрии в развитии психических функций и межполушарной специализации чрезвычайно противоречивы, отрывочны и несистемны. Однако даже современный уровень разработки данной проблемы демонстрирует ее чрезвычайную важность в понимании природы человека. Одной из самых перспективных линий в реализации изучения проблемы латерализации является, на наш взгляд, психофизиологические исследования

развития функциональной асимметрии в процессе онтогенеза человека, что позволит проанализировать механизмы латерализации через их становление и взаимосвязь. Подобные исследования трудно осуществить при исследовании взрослого человека и очень проблематично - при изучении патологических процессов.

Литература

1. Ананьев Б.Г. Билатеральное регулирование как механизм поведения. //Вопросы психологии 1963. N.5. с. 81-89.
2. Аршавский В.В.. Межполушарная асимметрия в системе поисковой активности.// Автореф. докт. дисс. Л. 1990
3. Айрапетянц В.А. Функциональная организация мозга леворуких детей. //Леворукость, антропоизометрия и латеральная адаптация. М. 1985.
4. Айрапетянц В.А.. Латеральная характеристика школьников Москвы. // леворукость у детей и подростков. М. 1987 с.21-35.
5. Бианки В.Л.. Асимметрия мозга животных. Л. 1985.
6. Бианки В.Л.. Механизмы парного мозга. Л. 1989.
7. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л., Мозг, разум и поведением. М. 1988.
8. Бодров В.А., Доброхотова Т.А., Федорчук А.Г. Функциональная асимметрия парных органов и профессиональная эффективность летчиков. // Физиология человека. 1990. Т.16. N.6. с.142-148.
9. Грюссер П., Зелке А., Цинда Т., Функциональная асимметрия мозга и ее значение для искусства, эстетического восприятия и художественного творчества.//Красота и мозг. М.,1995.гл.11.с. 265-299.
10. Деглин В.Л. Функциональная асимметрия мозга и гетерогенность мышления или как решаются силлогизмы с ложными посылками в условиях преходящего угнетения одного полушария.// Нейропсихология сегодня.1995.разд.1.с. 28-38.
11. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.. Левши. М. 1994.
12. Еремеева В.Д., Хризман Т.П. Мальчики и девочки – два разных мира. Линка – Пресс, М., 1998.
13. Зенков Л.П., Попов Л.Г. Специализация полушарий по типу организации памяти. //Асимметрия мозга и памяти. Пушино. 1987. С. 22-30.
14. Ермаков П.Н. Психомоторная активность и функциональная асимметрия мозга. Ростов-на-Дону. 1988.
15. Красота и мозг.. под ред. И. Ренчлера, Б. Херцбергер, Д. Эпстайна М. 1995.
16. Матова М.А.. Леволатеральность сенсомоторных функций и познавательные способности подростков. // Леворукость у детей и подростков. с. 51-54. Ростов-на-Дону . 1987

17. Радил Т. Гносеологические аспекты парапсихологии.// методологические аспекты изучения деятельности мозга. М. 1986 с. 59-66.
18. Сергиенко Е.А.. Антиципация в раннем онтогенезе человека. М. 1992.
19. Семенович А.В. Межполушарная организация психических процессов у левшей. 1991.
20. Семенович А.В., Архипов Б.А., Фролова Т.Г., Исаева Е.В., О формировании межполушарного взаимодействия в онтогенезе//1ая Международная конференция памяти А.Р.Лурия, Сборник докладов под ред. Хомской Е.Д., Ахутиной Т.В., изд. «Российское психологическое общество», 1998, стр. 215-224.
21. Спрингер С., Дейч Г.. Левый мозг, правый мозг. Асимметрия мозга. М.,1983.
22. Хомская Е.Д. Нейропсихология. М. 1987.
23. Хомская Е.Д., Ефимова И.В., Будыка Е.В., Ениколопова Е.В. Нейропсихология индивидуальных различий.М., 1997.
24. Чернаенко Т.К., Блинов Б.В.. Прогнозирование особенностей психического склада руководителя на основе выраженности функциональных асимметрий. // Психол. журн. 1988. N.9. с. 76-82.
25. Annett M., Handedness in families// Ann. Hum. Genet., 1973, V. 37, p. 93-105.
26. Annett M., Spatial ability in subgroups of left and right handers// Br.J.Psychology, 1992, V. 83, 493-515.
27. Annett M., Handedness as a Continuous Variable with Dextral Shift: Sex, Generation, and Family Handedness in Subgroups of Left- and Right-Handers//Behavior Genetics. 1994, Vol. 24, No. 1, p.51-63.
28. Annett M., The right shift theory of a genetic balanced polymorphism for cerebral dominance and cognitive processing. // Current Psychology of Cognition, 1995, 14, p.427-480.
29. Bakan P., Dibb G., Reed P. Handedness and Birth Stress//Neuropsychologia 1973.V.11.p. 363-366
30. Beaumont G., Dimond S. Brain Disconnection and Schizophrenia. // British J. of Psychiatry. 1973.V. 123.p. 661-662
31. Brackbridge C.J. Secular variation in handedness over ninety years. // Neuropsychologia.1981.V.19. N.3. p. 459-508.
32. Cohen L.B., Cashon C.H., A Puzzle in Infant Face Perception // Paper presented at the ICIS, 2000, Brighton.
33. Collins R.S. On the Inheritance of Handedness, 11: Selection for Sinistrality in Mice.// J. of Heredity 1969.V. 60. p. 117-119.
34. Cornish K.M., The Gershwind and Galaburda Theory of Cerebral Lateralisation: An Empirical Evaluation of its Assumptions// Current Psychology/Spring, 1996, V.15, No1, p.68-76.
35. De Schonen S. & Mathivet E.. First come, first served: A scenario about the development of hemispheric specialization in face recognition during

- infancy.//Cah.psychol. cognit.Europ. Bull.Cognit. Psychol. 1989. V.9, No.1, p.3-44.
36. De Vries J.I.P. The origins of the lateralized functions in human fetal development.//The Development of sensory, motor and cognitive abilities in early infancy.European research conference. Spain, 1996.p.2.
 37. De Vries J.I.P., Wimmers R.H., Ververs I.A.P., Savelsbergh G.J.P., van Geijn H.P., Fetal Handedness and Head Position Preference: A Developmental Study // Dev.Psychology, 2001, 39: 171-178.
 38. Dewson J.H. Preliminary Evidence of Hemispheric Asymmetry of Auditory Function in Monkeys. //Lateralization in Nervous System. (Eds S. Harnad, R.Doty, L.Goldstein, J.Jaynes and G.Krauthmer) New York, Academic Press 1977
 39. Egilton E., Annett M. Handedness and Dislexia: a Meta-analysis.//Perceptual and Motor Skills.1994.V. 79.p. 1611-1616.
 40. Galaburda A.M., Le May M., Kemper T.T., Geschwind N. Right - left asymmetries in the brain.//Science.1978. N. 99.p. 1098-1099.
 41. Gassaniga M.S., Volpe B., Smylie C., Wilson D.H., LeDous J.E. Plasticity in Speech Organization Following Comossurotomy, Brain. 1979.V. 102.p. 805-816
 42. Geschwind N. The biological foundation. N.Y.1984.
 43. Gerswind N., Galaburda A.M., Cerebral Lateralisation: Biological Mechanisms, Associations and Pathology, 1987, Cambridge, MA, MIT.
 44. Hamilton C.R. An Assessment of Hemispheric Specialization in Monkeys. //Evolution and Lateralization of the Brain. (Eds. S.Dimond and D.Blizzard) N. Y. Academy of Sciences.1977
 45. Hepper P.G., Handedness in the Human Fetus // Neuropsychologia, 1991, V. 29, No11, p. 1107-1111.
 46. Kimura D. Some Effects of Temporal Lobe Damage on Auditory Perception.//Canadian J. of Psychology.1961.V.15.p. 156-165.
 47. Laland K.N., Kumm J., Van Horn J.D., Feldman M.W., A Gene-Culture Model of Human Handedness//Behavior Genetics, 1995, V.25, No5, p.433-445.
 48. LeDous J.E., Wilson D.H., Gassaniga M.S. Manipulo-Spatial Aspects of Cerebral Lateralization: Clues to the Origin of Lateralization, Neuropsychologia. 1977. V.15. p. 743-750
 49. Lemay M., Geschwind N. Difference in Brain of Great Apes.// Brain, Behavior and Evolution, 1975.V. 11.p. 48-52
 50. Levine S.K., Wetch K.M. Common carotid artery occlusion.// Neurology. 1989.V. 39.N. 2. p. 87-91.
 51. Levy J. Possible basis for the evolution of lateral specialization of the human brain.//Nature.1969.V.229.N. 5219.p.614-615.
 52. Levy J., Trevarthen C. Perceptual, Semantic Language Processes in Split-Brain Patientes. //Brain 1977. V. 100. p. 105-118
 53. Nottebohm F. Asymmetries in Neural Control of Vocalization in the Canary. //Lateralization in Nervous System 1966.V.1.p. 35-41.

54. Petersen M.R., Beecher M.D., Zoloth S.R., Moody D.B., Stebbins W.C. Neural Lateralization of Species-Specific Vocalization by Japanese Macaques.//*Science*. 1978.V. 202.p. 324-326.
55. Previc F.H., A General Theory Concerning the Prenatal Origins of Cerebral Lateralisation in Humans// *Psychological Review*, 1991, V.98, No3, p. 299-334.
56. Salk L., The informance of the heartbeat rhythm to human nature: Theoretical, clinical, and experimental observations // *Proceeding of the 3rd World congress of Psychiatry*, 1961, Toronto, University of Toronto Press, p. 740-746.
57. Satz P., Balkker D.J., Tenunissen J., Goebel R., van der Vlugt H. Developmental Parameters of the Ear Asymmetry: A Multivariate Approach.//*Brain and Language*, 1975.V.2. p. 171-185.
58. Simon F., Farroni T., Cassia V.M., Turati C., Face recognition in newborns // Paper presented at the ICIS, 2000, Brighton.
59. Todd B., Butterworth G., Her Heart is in the Right Place: An Investigation of the 'Heartbeat Hypothesis' as an Explanation of the Left Side Cradling Preference in a Mother with Dextrocardia // *Early Development and Parenting*, 1998, 7:229-233.
60. Vargha-Khadem F., Corballis M.C.. Cerebral Asymmetry in Infants. // *Brain and Language*. 1979.V. 8. p. 1-9
61. Ververs I.A.P., de Vries J.I.P., & coauth. Prenatal Head Position from 12-38 Weeks. *Development Aspects*.//*Early Human Development*. 1994.V.39. p. 83-91
62. Waber D. Sex Differences in Cognition: A Function of Maturation Rate? // *Science*. 1976. V. 192.p. 572-573
63. Yeni-Komshian G.H., Benson D. Anatomical Study of Cerebral Asymmetry in the Temporal Lobe of Humans, Chimpanzees and Rhesus Monkeys.//*Science*. 1976. V.192. p. 387-389
64. Zaidel E.A. Technique for Presentation Lateralized Visual Input With Prolonged Exposure. // *Vision Research*. 1975.V. 15.p. 283-289
65. Zaidel E.A. Auditory Language Comprehension in Right Hemisphere Following Cerebral Commissurotomy and Hemispherectomy: A Comparison With Child Language and Aphasia. // *Language Acquisition and Language Breakdown*.(Ed. A.Caramazza and E.Zurif) Baltimore Johns Hopkins University Press, 1978.

БИНОКУЛЯРНАЯ КОНКУРЕНЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ: ОТ АСИММЕТРИИ К ВЗАИМОДЕЙСТВИЮ ПОЛУШАРИЙ

ОБЗОР СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ

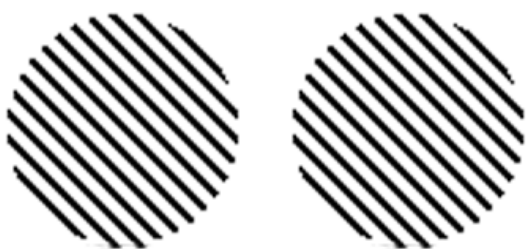
Д.Н. Берлов, И.Е. Кануников, Л.П. Павлова
НИИ физиологии им. А.А. Ухтомского, СПбГУ

Введение

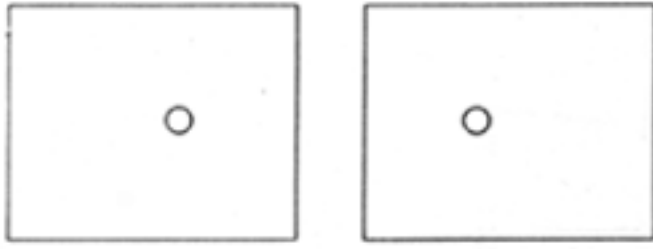
Человек видит окружающий его мир с помощью двух глаз, в результате чего возможно объемное, стереоскопическое восприятие внешней среды. Это дает ему дополнительные адаптивные возможности. Однако, существуют особые ситуации (многочисленные варианты окклюзии, некоторые латеральные зрительные поражения), при которых информация поступающая на правый и левый глаз противоречива. Тем не менее, в большинстве случаев это не является препятствием для реконструкции адекватного продуктивного образа, что свидетельствует о значительной роли центральных мозговых процессов в создании единой картины и гибкости бинокулярного механизма.

Рассмотрим варианты бинокулярного взаимодействия в зависимости от сходства стимулов, видимых левым и правым глазом (рис. 1).

А.



Б.



В.



Г.



Д.

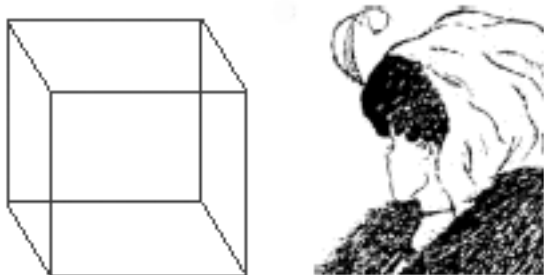


Рис. 1. Варианты бинокулярной стимуляции. Примеры стимулов. А. Идентичные изображения. Б. Стереоскопическое восприятие. При использовании стереоскопа кружок будет виден перед плоскостью. Пример взят из [Д. Хьюбел \(1990\)](#). В., Г. Стимулы, вызывающие бинокулярную конкуренцию. Д. Примеры бистабильных изображений.

Если изображения идентичны, то они легко сливаются (рис. 1, А.).

В случае, когда изображения отличаются не сильно, то наблюдается стереоскопическое зрение (стереопсис) (рис. 1, Б.).

Если же зрительные стимулы отличаются очень сильно (рис. 1, В., Г.), то фузия (т.е. процесс слияния двух изображений) не возможна, возникает противоречивая ситуация и часть информации подавляется. В крайнем случае стимулы уже не могут сформировать устойчивого образа. В этих условиях обнаруживаются попеременные эффекты субъективного отчетливого видения либо правоглазного, либо левоглазного изображения, тогда как другое полностью (или частично) перестает восприниматься, на время "исчезает", подавляется. Это явление и называется соревнованием полей зрения (СПЗ) или бинокулярной конкуренцией. Парные зрительные системы как бы соревнуются в "борьбе" за доминирование, при этом, как правило, в СПЗ проявляется тот или иной тип билатеральной асимметрии – в виде более длительного удержания правоглазного либо левоглазного перцепта (при частичной альтерации один из перцептов при этом кажется значительно более ярким). В зависимости от ряда обстоятельств возможно полное доминирование или частичное (piecesmeal). Таким образом, бинокулярную конкуренцию можно определить как явление субъективной альтерации

перцептов, возникающее при их значительном различии в дихоптических условиях подачи.

При умеренной степени различий, которые слишком велики для стереопсиса, но не могут привести сразу же к бинокулярной конкуренции, наблюдается достаточно стабильный образ, состоящий из элементов правого и левого изображений. Надо отметить, что подобная ситуация почти не затрагивается исследователями, т.к. рассматривается как своего рода промежуточная,

переходная между двумя явлениями: стереопсисом и бинокулярной конкуренцией и кроме того сложнее поддается формальному исследованию. Более того, у этого состояния даже не существует общепринятого термина, здесь мы будем называть такое состояние как устойчивое глазодоминирование, или стадия устойчивого глазодоминирования, поскольку, как правило, рано или поздно наблюдается переход к бинокулярной конкуренции. По нашим данным, смена доминирования перцептов правого и левого глаза в начальной фазе диоптического тестирования находит непосредственное отображение в смене билатеральной асимметрии не только задних (зрительных), но и передних областей коры головного мозга человека по данным регистрации ЭЭГ. Это дает возможность исследовать межполушарные взаимодействия на основе сравнительно простой диоптической методики в целях психофизиологического мониторинга в норме и патологии ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1989](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1998](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Д.Н. Берлов, 1998а](#); [Г.Н. Баскакова с соавт., 1999](#)).

Таким образом, когда человек наблюдает СПЗ, то при неизменной стимуляции субъективный характер наблюдаемой картины заметно меняется. В этом отмечается сходство бинокулярной конкуренции с целой группой бистабильных (или реверсивных) изображений, которые тоже могут быть видны в одном из двух состояний (рис. 1, Д.). Многими авторами отмечается подобное сходство и предполагается единство (по крайней мере частичное) механизмов, лежащих в основе этих явлений ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#); [N.K. Logothetis, 1998](#); [P.A. Dayan, 1998](#) и др.). Однако отмечается ([H. Fukuda, R. Blake, 1992](#)), что в то время, как бистабильные образы обращаются практически мгновенно, при бинокулярной конкуренции наблюдаются значительные переходные процессы. Кроме того, в отличие от СПЗ реверсия может наблюдаться в монокулярных условиях.

Интенсивные исследования по бинокулярной конкуренции проводятся уже почти 200 лет, тем не менее, функция и механизмы СПЗ во многом остаются непонятными ([D. Alais et al., 2000](#); [R. Blake, N.K. Logothetis, 2002](#)). В настоящее время существуют две гипотезы относительно роли и места СПЗ в иерархии механизмов стереоскопического зрения ([Г.И. Рожкова, 1992](#)). Согласно одной из них бинокулярная конкуренция является специфическим результатом работы механизмов фузии в определенных условиях. С другой стороны, возможно, что СПЗ связано с механизмом оценки и увязки гипотез, поступающих из подсистем зрительного анализа (т.н. когнитивные модели). В последнем случае термин “бинокулярная конкуренция” не вполне удачен, поскольку этих подсистем может быть несколько ([J.M. Wolfe, 1986](#)). Впрочем, возможно, что и термин “СПЗ” не точно отражает реальность. В основе этих споров лежит нерешенный до сих пор вопрос, происходит ли соревнование между глазами (или полями зрения), как участниками бинокулярного процесса, либо же бинокулярной является только форма предъявления стимулов, а “борьбу” между собой ведут два информационных потока. Единой точки зрения на этот счет нет, не случайно названия некоторых работ можно перевести как “Что подавляется во время соревнования полей зрения?” ([R. Blake et al., 1980](#)),

“Что соревнуется во время соревнования полей зрения?” ([N.K. Logothetis et al., 1996](#)) и “Конкурирующие идеи о бинокулярной конкуренции” ([S.H. Lee, R. Blake, 1999](#)). В любом случае, мы будем придерживаться исторически сложившейся терминологии.

Несмотря на большое количество работ, посвященных стереоскопическому зрению (стереопсису), мы далеки от полного понимания механизмов работы мозга, лежащих в основе этого феномена. Современные теории фузионных процессов противоречивы (конвергенция-подавление) ([Э.С. Аветисов, И.Л. Смольянинова, 1976](#); [Г.И. Рожкова, 1992](#); [R. Blake, 1989](#) и др.). Хотя существует множество моделей стереопсиса, как нейрофизиологических ([Д. Хьюбел, 1990](#)), так и вычислительных ([А.М. Бонч-Осмоловский, А.П. Петров, 1992](#); [G.S. Stent, 1981](#)), однако они обычно оставляют в стороне явления подобные бинокулярной конкуренции и интерокулярному переносу ([R. Blake, R.P. O’Shea, 1988](#)). Во многом это связано с недостаточной изученностью этих явлений, однако, несомненно, что если теория не объясняет частных феноменов, то она не может считаться разработанной до конца. Более того, именно труднообъяснимые и противоречивые явления часто оказываются ключевыми для разрешения всей проблемы. Поэтому, очевидно, что изучение СПЗ должно привести к пониманию механизмов стереопсиса в целом ([B.L. Andersson, K. Nakayama, 1994](#)).

Имеются данные, что результаты исследований билатеральной конкуренции можно применить в области психофизиологии более широко, в частности, в плане усиления наших представлений о мыслительном процессе и креативной (творческой) функции мозга ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Л.П. Павлова, 1990, 2000](#); [В.И. Лобачев, Л.П. Павлова, 1994](#)). Это явление рассматривается в университетской физиологической школе И.М. Сеченова - Н.Е. Введенского - А.А. Ухтомского как одно из проявлений механизма доминантно-субдоминантных взаимодействий в парных мозговых морфо-функциональных зрительных системах ([А.А. Ухтомский, 1954](#)), что непосредственно связано с проблемой роли функциональной асимметрии в работе мозга ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Л.П. Павлова, 1976, 1988, 1990, 2000, 2001](#)). Таким образом, посредством принципа доминанты как универсального механизма интегративной деятельности мозга изучение явления бинокулярной конкуренции не ограничивается его ролью в зрительной функции, но органически входит в проблему роли функциональной асимметрии в концепции оптимизации живых систем на основе общенаучных экстремальных принципов ([В.А. Ассеев, 1977](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Л.П. Павлова, 1990, 1998](#)). Более того, такой видный представитель современной науки, как Френсис Крик (1996) считает, что исследование СПЗ может продвинуть наши представления об организации сознания.

Наконец, возможно использование различных эффектов бинокулярной конкуренции как методик диагностирующих индивидуальные отличия ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Д.Н. Берлов, 1998а](#); [Г.Н. Баскакова с соавт., 1999](#); [Verlov, 1998](#)). Этому способствует ряд факторов: простота и краткость

задания, гибкость, легкость автоматизации и др. На индивидуальные особенности протекания бинокулярной конкуренции указывает целый ряд авторов ([Т.П. Тетерина с соавт., 1987](#); [J.L. Sanders, 1977 и др.](#)). Отмечается, также, что процессы в которых принимает участие СПЗ являются весьма чувствительными к факторам внешней среды ([E.L. Smith et al., 1994](#)). Многие показатели бинокулярного зрения являются индивидуально характерными ([Е.Ф. Рыбалко, 1963](#); [Г.И. Рожкова, 1992 и др.](#)). Таким образом, дигаллоскопическая методика (ДГМ) позволяет сравнительно просто и быстро определять не только устойчивое глазодоминирование, но и динамику его смены в виде явления СПЗ ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Д.Н. Берлов, 1998а](#)).

История исследования бинокулярной конкуренции

Следует отметить, что в последние годы появился ряд работ, касающихся истории исследования соревнования полей зрения. Само по себе это очень симптоматично, т.к. свидетельствует о накоплении критической массы экспериментального и теоретического материала, требующего упорядочивания, а также о значительном интересе к проблеме. Из этих публикаций прежде всего следует обратить внимание на обзоры [N.J. Wade \(1998\)](#), [D. Alais с соавт. \(2000\)](#), [R. Blake, N.K. Logothetis \(2002\)](#). Ряд экспериментальных фактов, касающихся исследований XIX века можно также найти в [R.S. Woodwarth, H. Schlosberg \(1956\)](#).

По всей видимости, впервые бинокулярная конкуренция была упомянута Porta в 1592 году ([N.J. Wade, 1998](#)).

Позднее, в XVII – XVIII веках стали появляться первые экспериментальные исследования - работы Dutour, Gassendi, LeClerc ([R.P. O'Shea, 1999](#)). В исследованиях Dutour было обнаружено, что левое (желтое) и правое (синее) изображения не смешиваются и не дают зеленое, как это можно ожидать исходя из законов оптики, а попеременно виден то желтый, то синий круг. Dutour также упоминает о случаях конкуренции двух изображений. Автор высказывает предположение, что в определенные моменты времени только одно из сетчаточных изображений оказывает влияние на разум, в котором видны истоки представления о фоновом протекании СПЗ. Dutour приводит также сходное высказывание Gassendi (XVII век) о том, что пока сетчатка одного глаза концентрируется, сетчатка другого расслабляется, так что один действует, пока другой простаивает.

J.Th. Desaguliers - один из крупнейших экспериментальных психологов XVIII века в области восприятия (цвет и пространственное восприятие), проводивший свои опыты на основе Ньютоновской оптики ([N.J. Wade, 2000](#)). В 1716 году, при помощи метода бинокулярной комбинации, им было выявлено, что красный и зеленый цвета не смешиваются, а вызывают соперничество.

В XIX веке исследования бинокулярной конкуренции приняли систематический характер. Большую роль в этом сыграли исследования С. Wheatstone, который изучал стереоскопическое зрение (в том числе и бинокулярную конкуренцию) с помощью изобретенного им стереоскопа ([C. Wheatstone, 1838](#)). К его заслугам можно отнести и обнаружение конкуренции между вербальными стимулами. Позднее появилась первая монография посвященная СПЗ, автор которой также открыл явление монокулярной конкуренции ([B. Breese, 1899](#)).

В XIX веке СПЗ обратила на себя взоры великих физиологов – Н. von Helmholtz и Е. Hering ([D. Alais et al., 2000](#)), которые и в этом вопросе разошлись во мнении. Если Гельмгольц рассматривал СПЗ как сдвиги произвольного внимания, то Геринг - как низкоуровневый процесс, простое торможение на нижних уровнях зрительной системы и сетчаточную адаптацию. Фактически, Геринг и Гельмгольц явились первыми представителями двух противоположных направлений к трактовке бинокулярной конкуренции, причем популярность обоих подходов периодически изменяется. Если сторонники "низкоуровневых" теорий рассматривают СПЗ с точки зрения реципрокного торможения на ранних стадиях зрительного анализа и уделяют внимание простым свойствам стимулов, то представители лагеря "высокоуровневых", когнитивных теорий (к ним можно отнести также Ч. Шеррингтона и У. Джеймса ([R. Blake, N.K. Logothetis, 2002](#))) охотнее используют понятия внимания и семантики стимулов.

В одной из работ ([D. Alais et al., 2000](#)), упоминаются эксперименты выполненные Е. Diaz-Caneja еще в 1928, которые удивительно перекликаются с ведущимися в последнее время дискуссиями. В этих опытах предъявление глазам половинок концентрических кругов и параллельных линий приводило к конкуренции гештальтов, а не глаз. Е. Diaz-Caneja предположил, что половинки "хороших форм" генерируют синхронизированные осцилляции в зрительной системе которые позволяют воспринимать две половинки, как целое. Гипотеза о роли синхронизации активности нейронов при фузии и конкуренции в последнее время активно обсуждается ([P. Fries et al., 1997](#); [A.K. Engel et al., 1999](#)).

Судя по количеству публикаций, в шестидесятые годы прошлого века произошло еще большее увеличение интереса к СПЗ. Среди этих работ прежде всего обращает внимание фундаментальный труд [W.J.M. Levelt \(1965\)](#).

Исследования бинокулярной конкуренции остаются весьма актуальной темой - известный библиографический список, ведущийся Robert O'Shea (http://psy.otago.ac.nz/r_oshea/br_bibliography.html), содержит более 700 наименований и интенсивно пополняется. Количество работ в России относительно небольшое. Из них, прежде всего, надо отметить крупную статью [А.Я. Рапопорт \(1962\)](#). Кроме того, заметной оказалась и публикация 1987 года в журнале "Физиология человека" ([Т.П. Тетерина с соавт., 1987](#)). Пожалуй, наибольший вклад в разработку данной темы из отечественных исследователей

внесла Г.И. Рожкова, авторству которой принадлежит ряд работ ([Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995](#) и др.) и наиболее полный обзор состояния дел по данному вопросу за последние годы ([Г.И. Рожкова, 1992](#)). Исследования феномена СПЗ как отражение доминантных состояний мозга (одновременно с регистраций ЭЭГ) проводились в Ленинградском (Санкт-Петербургском) государственном университете под руководством Л.П. Павловой ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#)). Кроме того, хотелось бы отметить и монографию [В.В. Суворовой с соавт. \(1988\)](#), хотя авторы в основном разрабатывают проблему зрительной асимметрии по параметру глазодоминирования и не касаются рассмотрения бинокулярной конкуренции.

Условия возникновения бинокулярной конкуренции и основные закономерности ее протекания

Соревнование полей зрения возникает в тех случаях, когда стимулы, попадающие на разные сетчатки и сетчаточные проекции коры мозга отличаются между собой в значительной степени, разнокачественны по форме и смыслу (рис. 1, В., Г.). Любопытно, что бинокулярная конкуренция иногда возникает даже при наблюдении лиц с различными эмоциональными выражениями ([Т. Ogawa, N. Suzuki, 2000](#)). Бинокулярную конкуренцию можно вызвать экспериментально, в частности, с помощью применения так называемых гаплоскопических методик, когда информация, поступающая левый и правый глаза физически разделена перегородкой. Существует точка зрения ([А.Я. Рапопорт, 1962](#); [J.M. Wolfe, 1986](#)), что смена доминирования левого и правого образов происходит и в реальной жизни, однако естественно, что она субъективно не различается.

Важным условием для возникновения бинокулярной конкуренции является длительность наблюдения. Известно, что при длительности предъявления стимула менее 150 мс сливаются практически любые образы. Это явление называют ложной фузией и считается, что оно не эквивалентно обычной фузии ([R. Blake et al., 1991](#)). При низком контрасте также происходит слияние соревнующихся при других условиях образов, не эквивалентное ложной фузии ([L. Liu et al., 1992](#); [D. Burke et al., 1999](#)). В такой ситуации можно считать, что повышение степени диспаратности является шумом для фузионного процесса (а понижение контрастности изображений соответственно уменьшает этот шум) и рассматривать СПЗ с точки зрения статистической теории оценки сигналов.

Стимулы, применяемые для исследования СПЗ, носят разнообразный характер. Весьма распространено использование различного вида решеток и полосок, как правило ортогонально ориентированных ([K. Crain, 1961](#); [N.J. Wade, C.M.M. de](#)

[Weert, 1986](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#); [S.R. Lehky, J.H.R. Maunsell, 1996](#) и др.).

Достаточно обосновано применение хроматических стимулов. Исторически именно соревнование между цветовыми стимулами наблюдало большинство первых исследователей ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#), [D. Alais et al., 2000](#)). Любопытны данные [E.L. Smith et al. \(1982\)](#), об изменении цветочувствительности в фазе подавления, причем чувствительность к СПЗ зависит от длины волны ([E.L. Smith et al., 1994](#)). Вообще, роль различных типов рецепторов в бинокулярной конкуренции в настоящий момент достаточно активно изучается. В частности, известно, что при скотопических условиях, т.е. когда уровень освещенности недостаточен для работы колбочек и восприятие происходит исключительно за счет палочек, СПЗ протекает более медленно, фазы выделяются четче, а площадь подверженная соревнованию больше, чем при фотопических условиях, т.е. при освещении, достаточном для работы колбочек ([R.P. O'Shea et al., 1994](#)). Различие в протекании бинокулярной конкуренции при использовании хроматических и ахроматических стимулов отмечал еще в 1929 г. [А.А. Ухтомский \(1954\)](#). Кроме того, отмечается неодинаковая роль различных типов колбочек: больший вклад в бинокулярную конкуренцию вносят коротковолновые рецепторы ([E.L. Smith et al., 1994](#); [R.P. O'Shea, D.R. Williams, 1996](#)), тогда как колбочки, отвечающие за восприятие синего цвета практически не участвуют в СПЗ.

В этой связи особую значимость приобретает использование светофильтров, в частности [А.Я. Рапопорт \(1962\)](#). У нас гаглоскопические исследования с красными, желтыми, зелеными и голубыми светофильтрами (в сопоставлении со сдвигами ЭЭГ) были начаты в 1990 г. совместно с Ю.А. Налетовой (в сопоставлении с ЭЭГ сдвигами, см. статью Павлова и др. в настоящем сборнике) и использованы в оценке сдвигов и коррекции функционального состояния мозга ([В.П. Галанцев с соавт., 1994 а, б](#); [Г.Н. Баскакова с соавт., 1999](#); [Г.Н. Баскакова, Л.П. Павлова, 2000, и др.](#)).

Использование дополнительных цветов усиливает завершенность фаз СПЗ ([N.J. Wade, 1975](#)), что часто применяется как методический прием. Считается, что зоны полуокклюзии не способны вызвать СПЗ ([B.L. Andersson, K. Nakayama, 1994](#)). Однако, [M. Suzuki \(1996\)](#) показал, что это возможно при использовании случайно-точечных цветных стереограмм. Многочисленные данные о одновременном подавлении цвета и формы ([E.L. Smith et al, 1982](#); [T.L. Ooi, M.S. Loop, 1994](#); [Г.Н. Баскакова с соавт., 1999](#)) привели к мнению, что обработка информации о цвете и форме во время СПЗ может протекать независимо ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)).

В исследовании СПЗ используются другие стимулы ([Г.И. Рожкова, 1992](#)), например, изображения с семантическим содержанием, такие как изображения предметов, лиц, животных ([K. Matsuoka, 1984](#); [K. Yu, R. Blake, 1993](#) и др.), разнонаправленные треугольники ([T. Kobayashi et al., 1996](#)) и т.д.

В литературе можно обнаружить данные об исследованиях СПЗ на животных: кошках ([F.J. Varela, W. Singer, 1987](#); [F. Sengpiel et al., 1995](#); [R.M. Vickery, J.W. Morley, 1997](#)) и обезьянах ([N.K. Logothetis, J.D. Schall, 1989](#); [S.R. Lehky, H.J.R. Maunsell, 1996](#); [D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996](#)). Существует, однако, проблема переносимости данных, полученных на животных, в отношении людей. В силу субъективности СПЗ мы не можем быть до конца уверенными в идентичности и даже самом существовании этого феномена у других видов. Однако, тщательные исследования ([D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996](#)) показывают, что наблюдается достаточно большое феноменологическое межвидовое сходство. В частности, в одинаковых условиях наблюдается сходное распределение длительностей фаз доминирования. Регистрация СПЗ у животных возможна с использованием условно-рефлекторного метода, а также движущихся в разные стороны изображений, что создает основу для возникновения опто-кинетического нистагма ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)). В одной из новейших работ ([R.J. Brown, A.M. Norcia, 1997](#)) были найдены ВП-корреляты фаз доминирования. Авторы предполагают, что таким образом методика вызванных потенциалов (ВП) может быть применена к исследованию СПЗ у животных, а также детей доречевой стадии развития.

В ранних исследованиях бинокулярной конкуренции в основном анализировалась зависимость протекания этого процесса от физических характеристик стимулов. Согласно [R. Woodworth, H. Schlosberg \(1956\)](#) подобного рода данные могут быть выделены в виде следующих тезисов:

Скорость СПЗ:

1. увеличивается с ростом интенсивности,
2. увеличивается с увеличением размеров изображения,
3. уменьшается при расфокусировке изображений,
4. в центре больше, чем на периферии.

Из двух стимулов доминировать будет:

1. более яркий,
2. изображение по сравнению с фоном,
3. движение,
4. тот, к которому привлечено внимание.

Позднее были выдвинуты представления о “силе” зрительного сигнала, как основе доминантно-субдоминантных отношений при бинокулярной конкуренции ([W.J.M. Levelt, 1965](#); [R. Blake, 1989](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)). Согласно этим взглядам, такие характеристики воспринимаемого материала, как

размер, яркость, контрастность, контурность, пространственная частота и т.д. влияют на глобальную характеристику перцепта, называемую обычно “силой”. То, какое изображение будет доминировать в процессе бинокулярной конкуренции, а также, начнется ли она вообще, или произойдет устойчивое подавление ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#)), во многом зависит от соотношения этого параметра у конкурирующих изображений. Интересно, однако, что увеличение силы стимула как правило влияет на длительность фазы подавления, но не доминирования ([W.J.M. Levelt, 1965](#)).

Также известно, что с удаленностью от центра сетчатки скорость альтераций уменьшается, а фазы становятся более завершенными ([R. Blake et al., 1992](#)), причем авторы считают, что это связано не только с плотностью рецепторов. Анализируя зоны, в которых СПЗ протекает преимущественно целиком, авторы обнаружили что на периферии размер таких зон больше. Эти области были названы пространственными зонами бинокулярной конкуренции. Согласно этой модели, конкуренция протекает локально внутри отдельных взаимосвязанных областей, преимущество одного из стимулов в некоторой зоне способствует его доминированию и в соседних зонах. Кроме того, было показано ([R.P. O'Shea et al., 1996](#)), что скорость и пространственные зоны бинокулярной конкуренции зависят от пространственной частоты и размеров стимула, которые связаны между собой обратной U-образной кривой. На важную роль в характере протекания бинокулярной конкуренции наличия зон локальной конкуренции и пространственной частоты указывается и [D. Burke с соавт. \(1999\)](#).

В среднем частота смены образов составляет 15-20 колебаний в минуту, при этом с течением времени она несколько увеличивается ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#)).

Кроме того, скорость альтераций уменьшается при увеличении сложности стимула ([R.L. Rogers et al., 1977](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)). Лица доминируют больше, чем паттерны, уравненные по пространственной частоте, яркости и контрасту ([К. Yu, R. Blake, 1993](#)). [D. Alais и R. Blake \(1999\)](#) обнаружили влияние гештальт-ключей на протекание бинокулярной конкуренции. Таким образом при СПЗ явно происходит семантическая оценка стимулов. С другой стороны, существует множество работ в которых возможность семантического анализа во время СПЗ ставится под сомнение. Так, [L.D. Zimba, R. Blake \(1983\)](#) не нашли каких-либо свидетельств в пользу возможности влияния смысла слов в фазе подавления. Анализируя работы, в которых получены противоположные результаты, авторы пришли к выводу, что во многих из них исследователи имели дело с эффектами маскировки, а не с бинокулярной конкуренцией. Отмечается также ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)), что результаты многих исследований, посвященных оценке роли семантического анализа в СПЗ, могут быть интерпретированы другим образом. [R. Blake \(1989\)](#) считает, что смысловое значение предъявляемых стимулов может влиять на бинокулярную конкуренцию только через фазу доминирования, путем усиления “силы” стимула и, следовательно, увеличения

тормозных центрифугальных влияний на подавляемое изображение. На наш взгляд, отсутствие эффекта в этих исследованиях может быть объяснено и особенностями предъявляемого материала. Если эффект семантического анализа в фазе подавления существует, то по сути мы имеем дело с подсознательным (субсенсорным) восприятием. В таких условиях наиболее эффективным может оказаться использование значимых для субъекта сообщений, а некоторые авторы считают это обязательным условием ([Э.А. Костандов, 1983](#); [И.В. Смирнов с соавт., 1996](#)).

Существует представление о вентильном эффекте, т.е. об определяющей роли внешнего стимула (яркого внешнего кольца) на исход бинокулярной конкуренции. Однако, в последнее время показано, что конечный результат во многом зависит от конкретных параметров внешнего стимула ([Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995](#); [I.P. Howard, 1995](#); [R. Blake et al., 1998](#)). [H. Fukuda и R. Blake \(1992\)](#) рассматривали эту модель в рамках теории пространственных зон бинокулярной конкуренции. Авторы выяснили, что эффект зависит от расстояния, расположения на сетчатке и текстуры (или ориентации) окружности. Подобные данные привели к мысли, что “вариабельность и неоднозначность перцептов в условиях бинокулярной конкуренции - это ее фундаментальное свойство” и необходимо “искать способы рационального описания ее вероятностных закономерностей в контексте общего функционального подхода” ([Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995](#)).

Часто отмечается явление, когда подаваемый стимул воспринимается субъективно немного в другом месте, в отличие от его реального месторасположения ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#)). Например, “один кружок как бы сползает с другого” ([Л.Н. Могилев, 1982](#)). Это свидетельствует о возможности мозга в значительной степени манипулировать исходными образами для создания приемлемой итоговой картины. Зона подавления также захватывает не только сам участок пересечения контуров, но и область вокруг него. Предложена модель, объясняющая это явление ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)).

Переходы от фазы доминирования к фазе подавления и обратно как правило происходят не мгновенно (хотя и очень быстро), а волнообразно. Например, в наших исследованиях часто переход начинался справа или слева, а потом распространялся на все поле зрения. До недавнего времени не было методических приемов, позволяющих анализировать этот процесс, однако применение особых стимулов позволило наблюдать и выяснить некоторые закономерности бегущей волны в зрительном восприятии ([H.R. Wilson et al., 2001](#)). В этой работе в качестве стимулов использовались спиральные и радиальные решетки, которые располагались вокруг центральной фузируемой окружности. Такие стимулы позволяют распространяться волне только по определенным траекториям. Было найдено, что волна бежит быстрее на периферии сетчатки, а также обнаружено, что ее скорость зависит от особенностей контуров (вокруг концентрических решеток волна распространяется быстрее, чем вокруг радиальных).

Любопытный факт приводит [J.D. Pettigrew \(2000\)](#). По его наблюдению, во время смеха бинокулярная конкуренция прекращается и наблюдается смешанное мозаичное состояние. Автор предполагает, что причиной этого может являться изменяющаяся межполушарная коммуникация, т.к. смех является деятельностью, которая требует активности обоих полушарий.

Бинокулярная конкуренция и стереопсис

Модели бинокулярной конкуренции

Говоря о природе процессов, лежащих в основе бинокулярной конкуренции в целом можно отметить существование целого ряда гипотез, касающихся таких механизмов, как процессы кратковременной адаптации (утомления), сдвиги внимания, механизмы взаимного торможения и т.д.

Некоторые авторы считают ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#); [K. Matsuoka, 1984](#); [R. Blake et al., 1990](#)), что в динамике СПЗ значительную роль играют процессы кратковременной адаптации (утомления). Образно можно говорить о том, что когда один из глаз "устаёт смотреть", то он отдаёт свои командирские полномочия второму, а сам занимает подчиненное место. Таким образом, для уточнения природы бинокулярной конкуренции может быть применено представление И.М. Сеченова об активном отдыхе.

Трактовка СПЗ как сдвига внимания является одной из самых древних, здесь ещё раз можно вспомнить о Гельмгольце. Привлечение внимания к стимулу может привести к увеличению длительности его доминирования в два раза ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#); [T.L. Ooi, Z.J. He, 1999](#)). Периодические сдвиги внимания являются обычной вещью в повседневной жизни и было бы заманчиво иметь внешний объективный критерий этого процесса. [K. Crain \(1961\)](#) на основе предположения, что периодическое возвращение альфа-ритма электроэнцефалограммы (ЭЭГ) также отражает сдвиги внимания, провёл соответствующее исследование, однако результаты его были неоднозначны. Возможно, это связано с небольшим количеством испытуемых или отсутствием учёта функционального состояния (ФС) испытуемых. Кроме того, не бесспорен тезис об отношении периодического возвращения альфа-ритма ЭЭГ к вниманию. По поводу его природы, а также происхождения похожего явления модуляции альфа-ритма существует множество различных гипотез (Биопотенциалы..., 1987).

[У. Найссер \(1981\)](#) исследовал внимание с использованием методик, называемых им избирательным слушанием и смотрением. Если первая из них является вариантом классического дихотического прослушивания и не представляет для нас интереса, то на второй стоит остановиться. Во время избирательного смотрения на левый и правый глаза испытуемых предъявлялись две различные игры с мячом, причём задача испытуемых состояла в том, чтобы

наблюдать одну игру и игнорировать при этом вторую. Указанная процедура как правило не вызывала сложностей у испытуемых и они не могли воспроизвести после эксперимента содержание второй игры. В опытах У. Найссера выяснилось, однако, что если подавляемое сообщение содержало важную информацию (например, имя испытуемого или продолжение первичного сообщения), то тогда происходило непроизвольное переключение внимания к вторичному сообщению. Стоит подчеркнуть, что в отличие от бинокулярной конкуренции в данных исследованиях использовалось активное привлечение внимания. Кроме того, стимулы носили динамический характер, тогда как при исследовании СПЗ все же как правило используется статическое изображение. [R. Blake \(1988\)](#) повторил эксперименты У. Найссера со стимульным материалом, более подходящим для вызова бинокулярной конкуренции и пришел к противоположным по сравнению с предшественником заключениям. В его исследовании испытуемые не могли читать одно из текстовых сообщений, игнорируя при этом второе. По мнению автора, одна из возможных причин может заключаться в разнице между вербальными и невербальными стимулами.

Рассматривая имеющиеся данные, можно утверждать, что произвольные сдвиги внимания возможны только во время фазы доминирования, тогда как во время фазы подавления могут происходить только непроизвольные сдвиги внимания ([R. Blake, N.K. Logothetis, 2002](#)).

Многие гипотезы, касающиеся природы СПЗ, основываются на представлениях о взаимном торможении в парных структурах мозга. Основное различие между ними заключается как правило в вопросе о факторах, влияющих на длительность и величину торможения ([R. Blake, 1989](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)).

Анализ взаимодействия парных систем с точки зрения их доминирования-подчиненности неизбежно приводит к вопросу, не скрывается ли за наблюдаемым при СПЗ антагонизме зрительных образов механизм доминанты? Сам А.А. Ухтомский высказывался на этот счет достаточно определенно. В частности, в его лекциях по физиологии нервной системы можно встретить положение, что “одна из убедительнейших демонстраций доминантных установок со всеми ее обязательными признаками дана нам в соотношениях между “предметом” и “фоном” всякий раз, как мы имеем дело с рецепцией или воспроизведением зрительного образа среди его окружения” ([А.А. Ухтомский, 1954](#)). В любом случае, этот вопрос требует дальнейшей теоретической и экспериментальной проработки. Такой подход, однако достаточно продуктивен. Если предположить, что в смене фаз СПЗ отражается смена доминант, то тогда мы получаем модель для изучения антагонизма доминант. Некоторые экспериментальные данные свидетельствуют в пользу подобных представлений ([D. Westendorf et al., 1982](#)).

Исходя из принципа доминанты А.А. Ухтомского феномен СПЗ может рассматриваться как периодическая смена конкурирующих доминантных установок, отражающая текущее индивидуальное функциональное состояние коры мозга, что подтверждается одновременной регистрацией ЭЭГ ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#)). Причем наблюдается значительное усиление и удлинение времени право- или левоглазного доминирования (и одновременно соответствующей смены доминирования определенных областей левого и правого полушария по ЭЭГ) в зависимости от типа предшествующей умственной деятельности – решения вербальных или невербальных задач.

В настоящее время предложено множество моделей, пытающихся объяснить стереопсис. Определенная часть из них так или иначе затрагивает бинокулярную конкуренцию. Подробный обзор этих моделей не входит в нашу задачу, однако укажем некоторые факты.

[J.M. Wolfe \(1986\)](#) придерживается точки зрения, что блок СПЗ работает одновременно и параллельно с работой блока стереопсиса и результат, наблюдаемый субъектом, является следствием простой взвешенной суммы этих блоков. Вскоре после опубликования этой теории завязалась оживленная дискуссия ([R. Blake, R.P. O'Shea, 1988](#); [J.M. Wolfe, 1988](#)). В частности, обсуждался обнаруженный факт, что распознавание стимулов в условиях СПЗ приводит к появлению большего положительного уклона в распределении времени реакции по сравнению с фузионными условиями ([R.P. O'Shea, 1987](#)), то есть ситуация отличается от обычного состояния. Однако отмечается ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)), что если бинокулярная конкуренция может протекать в фоновых условиях, то ее динамика может отличаться от таковой в классических для СПЗ условиях.

Возможно восприятие глубины в условиях бинокулярной конкуренции без каких либо других стереоключей ([R.P. O'Shea, R. Blake, 1987](#); [I.P. Howard, 1995](#)).

Определенный интерес представляет характеристика фазы подавления. Несмотря на отсутствие субъективной перцепции во время этой фазы

информация поступает в мозг, что лишний раз свидетельствует о центральной природе СПЗ. Отмечается, что предъявление подавленному глазу подпороговых стимулов облегчает обнаружение парных стимулов доминирующим глазом ([D. Westendorf et al., 1982](#)). Более того, предложено определять степень доминирования стимула путем подачи другого стимула в заторможенный глаз ([T. Sohmiya, K. Sohmiya, 1985](#); [T. Sohmiya et al., 1999](#); [H.F. Norman et al., 2000](#)). Фаза доминирования менее отличается от бинокулярной, однако показано ([E.L. Smith et al., 1982](#)), что чувствительность во время нее слегка выше. Контрастная чувствительность глаза, которому предъявлялась статическая решетка менялась с максимума до минимума на протяжении перехода от идентичного изображения до ортогонального ([A.W. Freeman, V.A. Nguyen, 2001](#)).

По данным V.A. Nguyen и P. Wenderoth (2001) независимо от типа стимулов (стимуляция средне или длинноволновых колбочек, разная длительность, пространственная частота и ориентация решеток), контрастная чувствительность в фазе подавления была около 64% от фазы доминирования. То есть контрастная чувствительность при СПЗ уменьшается, но гораздо менее явно, чем наблюдаемый при этом перцептивный эффект.

Ряд исследований касался вопроса взаимодействия между бинокулярной конкуренцией и восприятием движения. Было выявлено, что величина подавления больше длядвигающихся объектов, чем для статичных ([H.F. Norman et al., 2000](#)). На протекание бинокулярной конкуренции оказывает влияние не только движение стимулов, но и направление движения фона вокруг их ([R. Blake et al., 1998](#)).

Динамика бинокулярной конкуренции

СПЗ - протекающий во времени процесс с переменным ритмом. Известна весьма значительная роль ритмических процессов в ЦНС. В этой связи динамика фаз СПЗ очень важна, в том числе и для оценки биологической роли СПЗ. В частности, некоторые исследования ([Т.П. Тетерина с соавт., 1987](#); [J.D. Pettigrew, 2001](#)) привели к мнению, что СПЗ можно рассматривать как проявление биоритмической активности организма.

Вопрос о динамике зрительных альтераций представляется чрезвычайно важным в модельных исследованиях зрительного процесса, поскольку корректное предсказание динамики СПЗ может свидетельствовать о верности модели. Так [T.J. Mueller \(1990\)](#), предлагает модель из 4 дифференциальных уравнений, при этом для функционирования модели необходимо выполнение дополнительных условий: пресинаптическое торможение, моторная задержка, зависящая от моторного поведения и различие минимальных порогов для различных нейронных групп.

Необходимо отметить, однако, что поиск закономерностей в динамике СПЗ далеко не всегда приносит однозначные результаты ([R. Blake et al., 1990](#)). С другой стороны, иногда предлагаются сравнительно простые модели, как например в работе [S.R. Lehky \(1995\)](#), который считает, что продолжительность фазы глазодоминирования является функцией корня квадратного от времени наблюдения. В компьютерном моделировании СПЗ [K.F. Arrington \(1993\)](#), основанном на использовании габитуации медиаторов в нелинейных интернейронах конкурирующих популяций, именно соответствие наблюдаемому распределению являлось критерием достоверности модели. Предлагаются и другие модели ([P.A Dayan, 1998](#); [E.D. Lumer, 1998](#); [C.R. Laing, C.C. Chow, 2002](#)).

Распределение фаз доминирования при СПЗ зависит, вероятно, от конкретных условий, поскольку отмечаются различные данные на этот счет. Как правило наблюдается гамма-распределение ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#); [K.F. Arrington, 1996](#); [C. Kaernbach, 1999](#)). S.R. Lehky считает, что здесь применимо нормальное логарифмическое распределение (1995). Между тем, прямое сравнение соответствия распределения фаз доминирования пятью известным типам распределений дало отрицательный результат ([R. Cogan, 1973](#)). Возможно, причина заключается в полноте субъективного выделения фаз, которая во многом зависит от стимульного материала. Также определенную роль может играть тип регистрации реакции ([R. Cogan, 1973](#)).

Интересной представляется динамика частоты альтераций в ходе непрерывного наблюдения. Известно, что в течение первой минуты наблюдения (общее время наблюдения в большинстве экспериментов) происходит увеличение частоты СПЗ ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#)), которая, однако, затем падает ([А.Я. Рапопорт, 1962](#)). Согласно данным [В.И. Тетериной и соавторов \(1987\)](#), если средняя частота в ходе первой минуты составляла 9,67 колебаний в минуту, то на третью минуту она упала до 6,8 ($p < 0,001$).

Динамику инициализации бинокулярной конкуренции удобно изучать при помощи стимулов, вызывающих довольно длительную стадию устойчивого глазодоминирования. При таких условиях в начале дихоптического восприятия (от 1 до 10-15 с.), как правило, достаточно ярко проявляется тот или иной индивидуально-устойчивый тип глазодоминирования, причем зачастую вместо распределенного по всему полю право- или левоглазного доминирования проявляется четкое мозаичное распределение участков глазодоминирования, индивидуально своеобразное в вертикальном и

горизонтальном направлениях ([Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#); [Г.Н. Баскакова с соавт.,1999](#)). В дальнейшем наблюдается инверсия перцепта - возникает краткое отчетливое видение до этого невидимых изображений (на 2 - 4 с.) и затем реверсия перцепта - вновь возвращение к первоначальному более устойчивому и яркому индивидуальному образцу видения. В условиях нормального освещения экранов дигиплоскопа дневным светом такая устойчивая инверсивно-реверсивная асимметризация перцептивно-зрительного процесса сохраняется довольно значительное время – от 30 с. и до нескольких минут у разных исследуемых ([Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)). И в явной зависимости от текущего функционального состояния мозга, (определяемого так же факторами новизны-привычности, уровнем активного внимания, мотивации, утомления) рано или поздно наблюдается переход ко второй стадии бинокулярной конкуренции - непосредственно к явлению СПЗ, характеризующемуся учащением смены фаз глазодоминирования и постепенным уменьшением билатеральной асимметрии, т.е. выравниванием по времени доминирования обоих глаз. Этот процесс сопровождается перестройками альфа-ритма ЭЭГ в виде уменьшения билатеральной асимметрии и резкого снижения лобно-затылочного градиента кортикальной активации ([Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)).

Бинокулярная конкуренция и клинические данные

Дискутируется вопрос, не связано ли возникновение СПЗ с теми или иными оптическими аберрациями. Однако, именно у лиц с некоторыми нарушениями стереоскопического зрения бинокулярная конкуренция вызывается достаточно трудно, в частности, у людей страдающих косоглазием.

Хотя чередующееся косоглазие внешне весьма напоминает бинокулярную конкуренцию, [Д. Хьюбел \(1990\)](#) отмечает, что эта форма косоглазия характерна прежде всего для детей, тогда как для взрослых более типична ситуация с тотальным подавлением одного из глаз. Более того, предполагается, что механизмы, препятствующие двойному зрению те же, что и при СПЗ ([А. Thiele et al., 1997](#)). Часто само косоглазие рассматривается как нарушение взаимодействия парных структур ([Г.И. Рожкова, Г.А. Плосконос, 1988](#); [В.В. Суворова с соавт., 1988](#)).

Также отмечается, что если у здоровых людей большей чувствительностью к СПЗ обладают “коротковолновые стимулы”, то у лиц с ненормальным бинокулярным зрением наблюдается обратная картина ([E.L. Smith et al., 1994](#)). [T.S. Hofeldt и A.J. Hofeldt \(1999\)](#) считают, что подавление цветового СПЗ является одним из клинических признаков при амблиопии. Наконец, в отличие от бинокулярно здоровых людей у больных степень подавления не зависит от типа стимула ([A.W. Freeman, N. Jolly, 1994](#)). В целом, такая ситуация понятна, если предположить, что СПЗ отражает работу одной из подсистем бинокулярного зрения.

Таким образом, можно считать, что СПЗ не является следствием отклонений, хотя, как подчеркивает [R. Blake \(1989\)](#), этот вопрос еще не решен окончательно.

Известно, также, что заболевания мозга различной этиологии влияют на СПЗ, хотя не всегда такие влияния поддаются простой трактовке ([А.Я. Рапопорт, 1962](#)). [J.D. Pettigrew и S.M. Miller \(1998\)](#) обнаружили, что скорость бинокулярной конкуренции у субъектов с маниакально-депрессивным психозом (МДП) была достоверно меньше, чем у здоровых (0,27 против 0,6 Гц). Авторы предполагают, что МДП связано с генетически медленным межполушарным переключением, что отражается в скорости СПЗ. То есть пациенты как бы застревают в одном из полушарий. Более того, авторы предполагают, что скорость межполушарных переключений может быть диагностическим признаком и биологическим маркером при биполярных нарушениях. В свете этих фактов становятся более актуальными данные об изменении восприятия пространства у лиц, страдающих МДП ([Е.А. Фрайман, 2000](#)).

[G. Tononi и G.M. Edelman \(2000\)](#), проанализировавшие нервные механизмы бинокулярной конкуренции с помощью магнитоэнцефалографии пришли к выводу, что дефектное взаимодействие в распределенных мозговых областях может лежать в основе определенных дисфункций сознательной интеграции, таких как наблюдаются при шизофрении.

Определенное феноменологическое сходство СПЗ имеет с симультанной агнозией, при которой субъекты не способны видеть одновременно больше одного объекта ([А.Р. Лурия, 1973](#)). Однако, у лиц с симультанной агнозией наблюдаются нарушения в глазодвигательной системе. Вообще, характер нарушений движений глаз (ДГ) является достаточно информативным для

различных нейропсихологических синдромов ([А.Р. Лурия, 1973](#)). В то же время, если ДГ и влияют на бинокулярную конкуренцию (см. соответствующий раздел), то при этом не наблюдается нарушений их функций.

Роль движений глаз в проявлениях бинокулярной конкуренции

Исследования со стабилизацией образа на сетчатке показывают, что движения глаз не являются единственным источником СПЗ ([R. Blake et al., 1971](#)). О возможности альтернативной трактовки известного феномена исчезновения образа при стабилизации упоминает также [Г.И. Рожкова \(1992\)](#). В работе [К. Crain \(1961\)](#) приводятся некоторые логические аргументы против предположения, что бинокулярная конкуренция определяется только ДГ. В частности, при рассматривании цветных полей смещение взора не приводит к изменению информации поступающей в глаза. Отмечается, также, что движения глаз происходят содружественно, однако не исключено, что один из них начинает двигаться немного быстрее. Так или иначе, еще в начале двадцатого века было показано, что скорости СПЗ и ДГ не коррелируют ([R.S. Woodworth, H. Schlosberg, 1956](#)). В работе [N.J. Wade \(1974\)](#) наблюдалась бинокулярная конкуренция между последовательными образами, т.е. в отсутствие реальных изображений. Наконец, имеются факты, что в пределах функционального поля зрения направление взора может не совпадать с точкой фиксации ([Н.А. Барабанщикова, 1989](#); [В.И. Белопольский, 1989](#)).

Кроме того известно, что СПЗ влияет на зрачковый рефлекс ([W. Richards, 1966](#)). Теоретически можно предположить, что изменение субъективной яркости одного из перцептов при асимметричном изменении диаметра зрачков и является причиной флуктуаций, наблюдаемых при бинокулярной конкуренции. Однако необходимо помнить, что зрачковая реакция является во многом следствием когнитивной деятельности субъекта, даже в отсутствии зрительных задач ([И.М. Смородин, 1984](#)). Кроме того, известно, что “игра зрачка” протекает синхронно для обоих глаз ([Л.И. Леушина, 1971](#)).

С другой стороны, известно что структура ДГ зависит от типа задачи ([А.А. Митькин, 1974](#); [Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978](#)), причем не только сенсорной, но и внутренней психической ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Н.А. Барабанщикова, 1989](#); [G.E. Schwarts et al., 1975](#)).

Поэтому ДГ и динамика воспринимаемых образов если и не обуславливают друг друга, то, по крайней мере, теоретически могут коррелировать.

Нами было замечено, что часто переход между фазами СПЗ происходит после мигания. Подобные наблюдения были описаны и другими авторами ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)). Тот факт, что мигание влияет на СПЗ представляется весьма интересным. Известно, что переход между ритмами во время реакции

усвоения ритма происходит после миганий (Биопотенциалы..., 1987). Таким образом, мигание выступает в роли своеобразного триггера в переходе между микросостояниями. Стоит, также, отметить данные ([W.H. Ridder, A. Tomlinson, 1995](#)) о единой природе торможения при саккадах, миганиях и СПЗ. В отношении нашей темы любопытно, что частота и другие характеристики морганий зависит от многих факторов, в том числе и от ФС ([А.А. Митькин, 1974](#); [В.В. Ананин, А.Н. Кудрин, 2000](#)). Тем не менее, устранение мигания за счет кокаинизации глаза не приводит к изменению скорости бинокулярной конкуренции, так же как и искусственное учащение частоты миганий (Практикум..., 1972).

Бинокулярная конкуренция и функциональная асимметрия

Традиционно роль правого и левого полушарий в процессах зрительного восприятия исследуют с использованием тахистоскопических методик ([Э.А. Костандов, 1983](#); [Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1989](#); [М.Р. Bryden, 1982](#) и др.). Эти эксперименты свидетельствуют о преимуществе правого полушария при обработке пространственной информации и левого полушария при анализе вербальной информации. Были обнаружены и другие виды специализаций полушарий, а также их отражение в ЭЭГ ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [И.Е. Кануников и др., 1997](#); [И.Е. Кануников, Н.А. Кавшбая, 2001, и др.](#)). Представления о том, что полушария обрабатывают специфичную информацию уступили место современной точке зрения о том, что различия между полушариями скорее обусловлены способом обработки информации ([В.С. Ротенберг, 1994](#) и др.). Более того, все чаще стали появляться исследования, в которых для успешной деятельности показана необходимость взаимодействия, в т.ч. межполушарного, различных регионов коры мозга, можно говорить о разных типах взаимодействия полушарий ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1989](#); [И.Е. Кануников с соавт., 1997](#) и др.).

При классическом подходе к исследованию функциональной асимметрии бинокулярная конкуренция выглядит достаточно парадоксально, т.к. в тот или иной момент доминирует стимул, предъявляемый одному из глаз и соответственно проецирующийся при длительном наблюдении в оба полушария. Причина, однако, заключается не в том, что изображение проецируется в один глаз и находится в пределах одной сетчатки, т.к. показано, что при предъявлении двух половинок изображения соревнуются целые образы ([I. Kovacs et al., 1996](#), [D. Alais et al., 2000](#)).

Тем не менее, противоречие между подходами скорее кажущееся, т.к. изменение межполушарной асимметрии неминуемо ведет к изменению в глазодоминировании. В качестве убедительного примера такой точки зрения можно привести данные [Н.Н. Николаенко \(1997\)](#) о значительном изменении полей зрения и субъективной локализации объектов при угнетении одного

полушария (с помощью метода унилатеральных электросудорожных припадков).

Вопрос о ведущем глазе поднимался в ряде исследований ([M.P. Bryden, 1982](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)). При этом отмечается, что ведущий глаз можно выделить по трем критериям: лидирующий глаз (собственно *ведущий* – доминирующий в ситуациях, когда может быть использован только один глаз и определяемый с помощью пробы Розенбаха ([Г.А. Литинский, 1929](#))), глаз с большей остротой зрения, доминирующий глаз в условиях конкуренции. Эти три варианта зачастую между собой не коррелируют. Известно, например, что лидирующий глаз остается таковым, даже если острота зрения искусственно с помощью линз понижена в несколько раз ([Г.А. Литинский, 1929](#)). В работе [E.L. Smith с соавт. \(1982\)](#) отмечено отсутствие связи между лидирующим (*ведущим*) глазом и закономерностями протекания СПЗ. С другой стороны, в некоторых работах отмечается ([C. Porac, S. Coren, 1978](#)), что существует тенденция большей длительности фаз для лидирующего глаза по сравнению с подчиненным. Наши данные также свидетельствуют о том, что индивидуально устойчивый тип зрительной асимметрии, выявленный с помощью ДГМ, в значительной степени сохраняется при бинокулярной конкуренции ([Д.Н. Берлов, 1998 б](#)). Важно подчеркнуть, что оценка ведущего глаза в этих работах проводилась бинокулярно, поскольку связь с показателями доминирования, определяемыми в монокулярных условиях практически отсутствует ([T.L. Ooi et al., 2001](#)). M.P. Bryden отмечает, что в большинстве исследований, касающихся доминирующего глаза имеется в виду именно лидирующий глаз, поскольку острота зрения зависит от микроаббераций, а СПЗ относительно мало изучено. Доля людей у которых достаточно четко выделяется *ведущий* глаз достаточно высока. В частности, в выборке [В.В. Суворовой и соавт. \(1988\)](#) отмечалось 74% испытуемых с доминированием одной из монокулярных систем.

Считается, что в асимметрии зрительной системы проявляется принцип оптимального ее функционирования, когда доминантный и субдоминантный глаза берут на себя различные функции в перцепции ([Г.А. Литинский, 1929 и др.](#)). В связи с этим, становятся понятны высказывания, что "фузионный образ, являющийся продуктом межполушарных отношений, не должен быть простой суммой одинаковых монокулярных образов" ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#)). Попутно заметим, что как бинокулярное восприятие цвета ([Е.Н. Соколов, Ч.А. Измайлов, 1984](#)), так и бинокулярная аккомодация ([Flitcroft et al., 1992](#)) не является ни результатом простой суммации, ни результатом простого торможения одного из образов. Кроме того, соотношение между бинокулярной и монокулярной остротой зрения сильно варьирует у разных людей ([Г.И. Рожкова с соавт., 2001](#)).

В зрительной системе важную роль играет не только билатеральная асимметрия, но и морфофункциональная асимметрия различных регионов сетчатки. Процессы в центре и на периферии (в том числе и бинокулярная конкуренция ([R. Blake et al., 1992](#))) протекают по разному. Показано ([В.В.](#)

[Суворова с соавт., 1988](#)), что с помощью периферического зрения возможно восприятие как образного, так и вербально оформленного материала. При этом восприятие зависит не только от того, куда, в центр или на периферию, попадет стимул. Отмечается функциональное и морфологическое неравенство назальных и темпоральных отделов, отражающееся, в том числе, и на процессе СПЗ ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#); М. Fahle, 1987). Вызванные потенциалы, при подаче стимулов в верхние и нижние половины сетчаток во время бинокулярной конкуренции отличаются ([C. de Labra et al., 2001](#)).

Частным случаем наблюдения бинокулярной конкуренции у человека является закрытие одного глаза и рассматривание равномерно освещенной поверхности другим глазом. При таких условиях возникают периодические потемнения зрительного поля ([А.Я. Рапопорт, 1962](#); [Г.И. Рожкова, 1992](#)). Известно, например, что периодические потемнения возникали у некоторых пациентов, которым накладывалась повязка на глаз по медицинским причинам. Иногда это происходило во время ведения машины. Любопытно, что такое явление отмечалось значительно чаще в тех случаях, когда закрывался ведущий (47%) глаз по сравнению с не ведущим (16%) ([R.B. Ellingham et al., 1993](#)). [P.G. Spry с соавт. \(2002\)](#) сообщают, что у некоторых лиц наблюдаются сходные нарушения во время процедуры стандартной автоматизированной периметрии, при которой не тестируемый глаз, закрывался непрозрачным экраном. 24 человека из 55 обследованных (44%) сообщали о конкуренции или исчезновения изображения во время этой процедуры. Хотя эти нарушения чаще наблюдались при закрытии доминантного глаза, однако достоверной связи с доминантностью глаза не было обнаружено.

Наши и литературные данные позволяют рассматривать бинокулярную конкуренцию и предшествующую ей стадию устойчивого глазодоминирования как единый сложный процесс. На наблюдаемый субъектом во время стадии устойчивого глазодоминирования образ, значительное влияние оказывают мозговые доминанты, внимание и мотивационная составляющая, которые и отражаются в наблюдаемом типе межполушарного взаимодействия ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988](#); [Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#)). Бинокулярная конкуренция может рассматриваться как переключение между образами, перцепция которых уже не требует активного внимания со стороны субъекта, и переключения в значительной степени происходят автоматически.

Морфологические и нейрофизиологические основы бинокулярной конкуренции

Нейрофизиологические механизмы ответственные за СПЗ изучены недостаточно. При этом необходимо отметить противоречивость гипотез.

Некоторые исследователи связывают СПЗ с наружным коленчатым телом (НКТ) и нисходящими кортикальными связями. Действительно, отмечается ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)), что НКТ является первой структурой, в которой возможно бинокулярное взаимодействие. Однако, до сих пор не вполне ясна функция кортикофугальных связей в зрительной системе ([А.М. Масс, 1971](#)). Как подчеркивает Г.И. Рожкова “в целом информация о ... роли НКТ в бинокулярном зрении пока довольно ограничена” (1992, с.647). Согласно ряду данных ([F. Sengpiel et al., 1995](#); [S.R. Lecky, Mounsell, 1996](#)) отсутствуют корреляции между СПЗ и поведением нейронов в НКТ. Существует точка зрения, что нисходящие связи слишком диффузны, чтобы обеспечить локальное вытормаживание в НКТ ([А.С. Батуев, Г.А. Куликов, 1983](#)).

Большинство исследователей указывает на корковый генезис бинокулярной конкуренции, однако относительно конкретного места локализации ведутся споры. [Д. Хьюбел \(1990\)](#) на основании мозаичности СПЗ при некоторых условиях наблюдения предположил, что “”принятие решений” в этом процессе происходит на достаточно ранних этапах переработки зрительной информации, возможно в поле 17 Или 18” (с.163), отмечая при этом, однако, что в настоящий момент для принятия однозначного решения недостаточно фактов. [R. Blake \(1989\)](#) предполагает, что СПЗ осуществляется за счет тормозных связей между монокулярными нейронами поля 17.

Однако, в последнее время такая точка зрения усиленно критикуется. Мнение, что СПЗ протекает после V1 становится все более распространенным. Получены факты, что СПЗ нарушает протекание некоторых экстрастриарных процессов. Наибольшее количество нейронов, реагирующих согласованно с перцептивными сдвигами при бинокулярной конкуренцией отмечается в зонах V3, V4, МТ ([D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996](#)). Кроме того, большинство реагирующих на СПЗ нейронов находятся в слоях 5 и 6 ([D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996](#)). Регистрация активности нейронов в области 21а у анестезированных кошек свидетельствует в пользу участия экстрастриарных областей в СПЗ ([R.M. Vickery, J.W. Morley, 1997](#)).

Тем не менее нельзя сказать, что все последние работы соответствуют подобным взглядам. Так [F. Tong и S.A. Engel \(2001\)](#) в очередной раз поднимают вопрос - идет ли соревнование между паттернами репрезентации или монокулярными каналами. Для выяснения этого вопроса использовали функциональную магнитно-резонансную томографию монокулярных областей первичной зрительной коры, соответствующих слепому пятну. Активность в монокулярном представительстве области слепого пятна менялась синхронно с субъективными изменениями. Эти данные предполагают, что исход конкуренции может быть полностью определен в монокулярной зрительной коре. В работе [S. He и W.L. Davis \(2001\)](#) также указывается на роль заполнения области слепого пятна в протекание бинокулярной конкуренции.

Но пожалуй самым сложным аргументом для сторонников "центральных" теорий являются данные об исследовании СПЗ у комиссуротомированных лиц ([R.P. O'Shea, P.M. Corballis, 2001](#)). В этом исследовании у двух комиссуротомированных испытуемых, описанных в свое время М. Gazzaniga была обнаружена бинокулярная конкуренция как в левом, так и в правом полушариях, сходная с той, что протекает у здоровых испытуемых.

Подобная закономерность наблюдалась независимо от типа стимулов – использовались простые стимулы (синусоидальные решетки) и более сложные (цветная решетка – цветное лицо человека), адресующиеся к разным уровням зрительной обработки. Теоретически, информация между полушариями может быть передана через субкортикальные связи, однако R.P. O'Shea и P.M. Corballis справедливо утверждают, что эти связи не оказывают заметного влияния на другие когнитивные функции у комиссуротомированных лиц. То же касается и передней комиссуры – теоретически эта структура могла бы передавать межполушарную информацию, но у человека она проводит, вероятно, исключительно ольфакторную информацию.

С другой стороны, авторы теории межполушарного переключения ([S.M. Miller et al., 2000](#)) и не утверждают, что переключение между полушариями связано с мозолистым телом. В частности, они обращают внимание на отсутствие мозолистого тела у птиц и рыб, что не препятствует у них межполушарным переключениям. Предполагается, что переключения определяются бистабильными подкорковыми осцилляторами. Позднее эта гипотеза получила дальнейшее развитие ([J.D. Pettigrew, 2001](#)) в виде представления о существовании системы из структур среднего мозга и таламуса, занимающихся интеграцией биоритмических подсистем организма с наличием каудально-фронтального градиента по возрастанию скорости (от нескольких суток до миллисекунд). Исходя из длительности, в качестве предполагаемого осциллятора СПЗ J. Pettigrew рассматривает вентральную тегментальную область (ventral tegmental area, VTA), в которой скорость переключений составляет несколько секунд. По мнению автора особенности морфологического строения VTA тоже свидетельствуют в пользу такого предположения.

Попытка согласовать противоречивые данные сделаны в работе [R. Blake и N. Logothetis \(2002\)](#). Авторы призывают рассматривать бинокулярную конкуренцию как сложный процесс, осуществляющийся с помощью нескольких различных операций (доминирования, подавления, переключения) которые могут осуществляться на разных уровнях иерархии зрительной системы. С этой точки зрения неправомерно говорить о каком-то одном месте в нервной системе, где происходит СПЗ, а следует рассматривать бинокулярную конкуренцию как системное явление. При таком подходе особую роль в трактовке полученных данных может играть учет внутрикорковых связей, при этом известно, что в пределах зрительной системы нисходящие внутрикорковые связи преобладают над восходящими ([O.C. Адрианов, 1999](#)).

Другой подход в исследовании центральных механизмов ответственных за бинокулярную конкуренцию заключается в анализе влияния СПЗ на другие зрительные явления, предположения о нервной локализации которых уже имеются. В этом плане как правило используются различные эффекты последействия ([N.J. Wade, C.M.M. de Weert, 1986](#); [R. Blake, 1989](#); [H. Wiesenfelder, R. Blake, 1990](#); [I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)). Поскольку эффект последействия часто напрямую зависит от длительности наблюдения, регистрация в условиях бинокулярной конкуренции может влиять или не влиять на эту динамику. Хотя эти исследования и указывают в основном на экстрастриарную природу бинокулярной конкуренции, однако, в целом они не приносят однозначных результатов, что во многом связано с недостаточной изученностью различных вариантов явления последействия. Резюмируя данное направление [R. Blake \(1997\)](#) отмечает, что СПЗ не влияет на эффекты последействия, которые наблюдаются при простом движении и опосредуются стриарной корой, но при этом ухудшает эффекты последействия вызванные восприятием сложного комплексного движения, восприятие которого связано с более высокими кортикальными уровнями.

Таким образом, наибольший интерес для возможного анализа механизмов бинокулярной конкуренции представляют претриарные зоны зрительной коры. Это подтверждается, также, некоторыми электрофизиологическими данными ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [T. Kobayashi et al., 1996](#)). К сожалению, эти зоны в настоящее время недостаточно изучены. Ниже мы приводим краткое описание современного состояния проблемы основанное на следующих обзорах ([И.Н. Пигарев, 1992](#); [В.Д. Глезер, 1993](#)), однако зададимся в начале вопросом, какой же тип информации должны обрабатывать нейроны структур, ответственных за бинокулярную конкуренцию? Безусловно, это должны быть нейроны, участвующие каким-то образом в стереопсисе. Важна роль цвета и структуры, участвующие в СПЗ, безусловно должны быть цветочувствительными. Роль цвета в стереопсисе заметно ниже, одно время считалось даже что механизмы глобального стереопсиса цветослепы ([Г.И. Рожкова, 1992](#)). Вероятно, это свидетельствует в пользу гипотез, в которых СПЗ представлена самостоятельным механизмом. Также нейроны отделов, ответственных за бинокулярную конкуренцию должны быть чувствительными к движению ([H. Wiesenfelder, R. Blake, 1990](#)).

Опишем теперь работу нейронов в наиболее интересных для нас зонах экстрастриарного пояса в коре обезьян и человека:

V2: Возбуждение нейронов зоны при определенном положении стимула по глубине относительно точки фиксации; реагирование на скорость движения стимула (предпочтение медленной скорости в центре и быстрой скорости на периферии), избирательность к направлению движения, цветовая чувствительность и ориентационная избирательность положения стимула. Известно, что возможно проявление СПЗ между иллюзорными контурами ([M. Fahle, Palm, 1992](#)). С другой стороны, известно, что в V2 наблюдаются нейроны, которые реагируют на иллюзорные контуры ([И.Н. Пигарев, 1992](#)).

V3 и VP: По нейронному составу в зоне V3 доминируют нейроны с дирекциональной избирательностью, в зоне VP - цветоизбирательные нейроны.

V4, VA/V4, V4T: В V4 и V4T преобладают нейроны с цветовой чувствительностью. Отмечены нейроны с дирекциональной и ориентационной избирательностью (движение стимулов), избирательностью к определенной длине стимула и чувствительностью к текстурным поверхностям. “Можно предположить, что часть нейронов V4 служит для отфильтровывания той информации, которая не входит в наше сознание” ([В.Д. Глезер, 1993](#)).

V5 = MT: Особая чувствительность к движению (интервал скоростей от 2 до 256 гр/с). Многие нейроны проявляют избирательность к направлению движения и к скорости. Часть нейронов, кроме того, настроена на определенные диспаратности проекций стимулов на сетчатку глаз, т.е. избирательны к положению стимула по глубине относительно точки фиксации.

V3A: Зона V3A расположена в пограничной области между затылочной и теменной корой. У нейронов зоны V3A замечена интересная особенность: величина их ответов на одинаковую стимуляцию сетчатки в значительной степени менялась при изменении направления взора животного.

Таким образом, на сегодняшний момент невозможно выделить единого кандидата на роль участка мозга, ответственного за бинокулярную конкуренцию. Не исключено, что этих зон на самом деле несколько, по крайней мере предположение об отсутствии одного места, где бы протекала бинокулярная конкуренция, выглядит весьма правдоподобным ([R. Blake, N.K. Logothetis, 2002](#)).

Отмечается, что не до конца известна роль мозолистого тела в бинокулярном взаимодействии ([А.М. Масс, 1971](#); [Д. Хьюбел, 1990](#)).

Вероятно, значительную роль играет височная кора ([Sheinberg, N.K. Logothetis, 1997](#)).

Практически совсем не исследована степень участия в бинокулярной конкуренции фронтальной коры, которая может быть очень значительной, учитывая ее значение в организации центрифугальных связей. Кроме того, отмечается роль фронтальной коры в обработке значимых сигналов ([А.С. Батуев, Г.А. Куликов, 1983](#); [О.С. Адрианов, 1999](#)).

Долгое время исследования бинокулярной конкуренции касались в основном феноменологии этого явления и проводящиеся эксперименты можно было трактовать как психофизические и экспериментально-психологические. Исследование СПЗ с помощью объективных физиологических методов началось только в шестидесятые годы прошлого века.

Показано, что наиболее значимо временное преобладание право-левоглазных фаз СПЗ коррелирует с лево-правополушарной билатеральной асимметрией реакции активации (по депрессии альфа-ритма) в затылочных и теменных зонах ([Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988](#)). Значимая корреляция глазодоминирования с реакцией активации по ЭЭГ, прослеживается так же с передними зонами коры мозга особенно в новых условиях напряженной дихоптической перцепции ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)). Следует отметить наблюдавшийся факт, что достоверная корреляция доминантного состояния коры мозга по ЭЭГ с динамикой СПЗ возникает лишь в условиях наличия активного внимания, ясно осознаваемой перцепции, и она исчезает при длящемся (более 1 минуты) пассивном дихоптическом восприятии простых, уже мало интересующих исследуемого изображений, при этом скорость бинокулярной конкуренции увеличивается ([Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)). Это свидетельствует о том, что если эффекты устойчивого глазодоминирования в начале дихоптического восприятия осуществляются корой мозга (с помощью асимметричных высших кортикальных доминант происходит асимметризация перцептивно-зрительного процесса), то последующие эффекты СПЗ, очевидно, осуществляются на более низких уровнях мозговой.

[Т. Kobayashi с соавторами \(1996\)](#) сравнивали различия в ЭЭГ в условиях бинокулярной фузии и бинокулярной конкуренции. Авторы обнаружили наибольшие различия в этих условиях в диапазоне альфа-ритма в теменных, задневисочных и затылочных зонах, причем по их мнению различия именно в теменных зонах являются специфическими для СПЗ.

Поскольку бинокулярная конкуренция является субъективно протекающим явлением, то регистрация времени с точностью, необходимой для классический варианта регистрации вызванных потенциалов (ВП) невозможна. Поэтому исследователям приходится идти на всевозможные методические хитрости для регистрации вызванных потенциалов при наблюдении СПЗ. В первых работах в основном производилась оценка разницы между условиями СПЗ и фузии без попыток вычлнить фазы СПЗ. Согласно данным [J.I. Martin \(1970\)](#) бинокулярное взаимодействие отражается в ВП сложным образом, что неудивительно, учитывая некоторую ограниченность такого подхода. Также исследователи регистрировали ВП на стимулы, подаваемые во время фаз доминирования и подавления. Большинство таких работ (см. [R. Blake, N.K. Logothetis, 2002](#)) продемонстрировали уменьшение амплитуды ВП при предъявлении стимулов в фазу подавления. В 1997 году был предложен метод получивший название меток разной частоты, когда соревнующиеся стимулы наблюдаются на фоне мелькающего света, причем частота мельканий отличается для правого и левого глаза. В результате удалось вычлнить паттерны ВП, связанные с фазами бинокулярной конкуренции ([R.J. Brown , A.M. Norcia, 1997](#)). Метод меток разной частоты, предложенный в свое время R.J. Brown и A.M. Norcia был использован ими для анализа СПЗ у детей первого года жизни (5 - 15 месяцев) ([R.J. Brown et al., 1999](#)). Результаты показали отсутствие бинокулярной конкуренции при наличии бинокулярного взаимодействия (дихоптическая маскировка), что может свидетельствовать о

незрелости некоторых структур (отвечающих за кросс-ориентационное взаимодействие). Надо отметить, что есть основания полагать, что мелькающий свет оказывает мало влияния непосредственно на процесс бинокулярной конкуренции, различия в частоте мелькающего света не приводят к СПЗ ([R.P. O'Shea, R. Blake, 1986](#); [T.A. Carlson, S. He, 2000](#)), однако существует явное влияние на ФС мозга, выражающееся, например, в реакции усвоения ритма (Биопотенциалы..., 1987) и сдвигах доминантных межполушарных соотношений ([Г.Н. Баскакова, Л.П. Павлова, 2000](#)). Поэтому пользоваться этим методом следует с осторожностью.

[С. Kaernbach и соавторы \(1999\)](#) регистрировали ВП в ответ на изменение стимулов с вызывающих СПЗ на не вызывающие. В случаях, когда эти изменения не вызвали субъективных переживаний, в ВП наблюдалась меньшая амплитуда N1 и большая латентность и меньшая амплитуда P3 по сравнению с условиями не-СПЗ. Здесь интересно отметить, что N1-P3 комплекс ВП является чувствительным в задачах связанных с работой внимания и зрительной селекцией ([И.Н. Баранов-Крылов с соавт., 2002](#)).

В работе [F. Valle Inclan и соавторов \(1999\)](#) предъявление стимула в фазе подавления вызывало потенциал подобный P300 (400-700мс.). Авторы выделили потенциал, связанный с конкуренцией (rivalry-related potential, RRP) начинающийся после 70 мс и имеющий широкое центротемно-затылочное распределение. Во время СПЗ вызванные потенциалы на стимуляцию нижнего полуполя зрения при латентностях от 100 до 300 мс более позитивны для доминантного глаза, чем для подавленного ([C. de Labra et al., 2001](#)). При стимуляции верхнего полуполя зрения ситуация меняется на противоположную, что говорит в пользу нервной природы RRP, который отражает разницу в обработке в течение доминирования и подавления и не сдвигается при доминировании.

[S. Vanni и соавторы \(1999\)](#) анализировали изменения мю-ритма (МЭГ) в процессе СПЗ. Стимулы были асимметричны по силе и слабый стимул иногда был виден до трех секунд. Мю-ритм в постцентральной области увеличивался на 10 - 15 процентов через 450 мс после смены фазы глазодоминирования.

Ряд исследователей воспользовалась методом меток разной частоты для регистрации магнитоэнцефалографических коррелятов бинокулярной конкуренции ([R. Srinivasan et al., 1999](#); [G. Tononi et al., 1998](#); [G. Tononi, G.M. Edelman, 2000](#)). При этом наблюдалось увеличение нейромагнитного ответа в ряде точек затылочной, теменной и лобной зонами в частотном диапазоне соответствующем маркерам при сознательном восприятии. Кроме того, на данной частоте увеличивалась как межполушарная, так и внутрислошарная когерентность. В этой связи надо отметить, что межполушарная когерентность может трактоваться как степень "связанности" полушарий, в частности при повреждениях мозолистого тела она падает ([Сазонова, 1993](#)).

[F. Tong и соавт. \(1998\)](#) использовали магнитно-резонансной томографию для мониторинга стимул-специфичных реакций в области слияния человеческого лица (human fusiform face area (FFA)) и парагиппокампальной области (parahippocampal place area (PPA)) во время бинокулярной конкуренции которая вызывалась с использованием изображения лица и дома в качестве стимулов. Изменения в СПЗ сопровождались увеличением активности в FFA и уменьшением ее в PPA при доминировании лица и наоборот при доминировании дома. Эти ответы во время бинокулярной конкуренции были равны по величине тем, что вызваны чередованием не соревнующихся стимулов при симуляции бинокулярной конкуренции. Это предполагает, что активность в FFA и PPA отражает скорее восприятие, чем сетчаточную стимуляцию и что нейрональное соперничество во время бинокулярной конкуренции осуществляется на этих стадиях зрительной обработки. Тем не менее в другом исследовании было обнаружено, отражение перцептивных свигов при бинокулярной конкуренции в области V1 ([A. Polonsky et al., 2000](#)). При этом величина составила 55% от чередующегося предъявления двух монокулярных стимулов без конкуренции. Связанная с СПЗ активность в V1 была примерно равна подобной активности в других зонах (V2, V3, V3a, V4), что может говорить о том, что первичные зрительные зоны все же вносят свой вклад в СПЗ. Авторы считают, что неудачные попытки обнаружить ранее специфичные изменения в V1 связаны в основном с методическими причинами.

Еще в одном исследовании с использованием томографии было обнаружено ([E.D. Lumer et al., 1998](#); [E.D. Lumer, G. Rees, 1999](#)), что кортикальные зоны, которые активно реагировали на СПЗ, включали экстрастриарные области вентрального зрительного пути и париетальные и фронтальные области, которые вовлечены в пространственное внимание. При этом, активность фронтопариетальной коры была специфична по отношению к восприятию изменений при конкуренции и, вероятно, может детерминировать переключения.

Другие явления с перцептивной неоднозначностью

Существует определенная феноменологическая аналогия между СПЗ и бистабильными фигурами (рис.1, Д.), что было неоднократно отмечено ([Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978](#); [R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#); [J.L. Sanders, 1977](#); [N.K. Logothetis et al., 1996](#)). С другой стороны, некоторые авторы считают ([I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995](#)), что процессы, лежащие в основе реверсии связаны скорее с монокулярной конкуренцией, которая хотя и весьма похожа по своим проявлениям на бинокулярную ([R.L. Gregory, J.P. Harris, 1975](#)), основана, вероятно, на других механизмах.

Также показано, что варианты, которые видят испытуемые при наблюдении бистабильных фигур, во многом зависят от точки перевода взора ([R.L. Ruggieri, M.F. Fernandez, 1994](#)), а способность к самопроизвольной

регуляции сопровождается переводом взора ([Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978](#)). В этой связи интересно, что существует связь между частотой смены образов и количеством движений глаз ([R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956](#)). Хлорпромазин уменьшает частоту реверсии ([J.P. Harris, O.T. Phillipson, 1981](#)). При этом известно, что хлорпромазин влияет на движения глаз ([J.F. Green et al., 1996](#)).

Многие аспекты наблюдения бистабильных фигур имеют отношение к индивидуальным различиям. В частности, наблюдаются отличия в способности к произвольной регуляции ([R.M. Liebert, D.Burk, 1985](#); [Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)), личностных характеристиках ([K. Shiomi, 1982](#)) и т.д.

Считается, что в реверсии основную роль играют процессы утомления, а не внимания ([G.M. Long, T.C. Toppino, 1981](#)), хотя с другой стороны известно, что информация о возможности реверсии часто важна для возникновения самого явления реверсии ([I. Rock et al., 1994](#)).

Любопытным представляется факт, что одни и те же стимулы реверсируют значительно медленнее, когда они воспринимаются испытуемыми как трехмерные по сравнению с ситуацией, когда они воспринимаются двумерными ([J. Radilov, T. Radil-Weiss, 1984](#)).

Высказывается предположение, что субъективные изменения при наблюдении бистабильных фигур в основном отражаются в ЭЭГ в гамма-диапазоне ([A. Keil et al., 1999](#)).

Приведенные факты, подтверждают родство бинокулярной конкуренции и бистабильных изображений. Однако некоторые особенности, протекания реверсии (связь с движением глаз, другая динамика переходов между фазами) заставляет предполагать, что помимо общих нервных механизмов, для этих явлений характерны и свои, уникальные механизмы.

Вопросы объективного исследования сознания

[J.R. Searle \(2000\)](#) отмечает, что до недавнего времени большинство нейробиологов не рассматривали сознание как подходящую тему для научных исследований. Это нежелание было основано на определенных философских заблуждениях. Основной ошибкой было предположение, что субъективизм сознания делает его недоступным методам объективной науки. Однако, поскольку сознание - биологическое явление, то оно может быть исследовано с помощью нейробиологических методов.

В рамках этого подхода бинокулярная конкуренция относится к классу явлений, которые именуется нервными коррелятами сознания (neural correlates of consciousness, NCC) ([F. Crick, 1996](#); Frith et al., 1999; W. Singer, 1999).

Когнитивные функции, такие как восприятие, память, язык, или сознание основаны на высоко параллельной и распределенной обработке информации мозгом. Один из главных нерешенных вопросов - то, как информация может быть объединена и как когерентные репрезентационные состояния могут быть установлены в распределенных нейронных системах, содействующих этим функциям. Предполагается, что эта проблема, называемая "проблемой связывания", может быть решена при исследовании бинокулярной конкуренции, т.к. синхронизация нейронных вспышек, может служить для интеграции распределенных нейронов в клеточные ансамбли и что этот процесс может лежать в основе выбора перцептивно и поведенчески релевантной информации [A.K. Engel et al. \(1999\)](#). [R. Srinivasan и соавт. \(1999\)](#) на основании своих исследований СПЗ считают, что при осознании увеличивается синхронность работы больших популяций нейронов неокортекса.

В работе [J. Newman и A.A. Grace \(1999\)](#) выдвигается гипотеза, что 40-Гц синхронизация (временное связывание) является необходимым условием для быстрого выбора перцептивно релевантной информации. Авторы обращают внимание, что гиппокамп является основным реципиентом выходов нижнетеменной коры, которая связана с СПЗ. Согласно J. Newman и A.A. Grace, субкортикальная матрица, связывающая гиппокамп и префронтальный комплекс, играет большую роль в организации сознания.

Ряд других исследователей ([J. Smythies, 1999](#); [M. Kurthen, 1999](#)) также считают, что СПЗ является неплохой экспериментальной методикой для исследования проблемы связывания, в т.ч. и у животных. [R. Blake \(1997\)](#) образно характеризует бинокулярную конкуренцию как хирургический инструмент, который позволяет оценить, для каких процессов необходимо участие сознания, а какие могут проходить без него, по степени нарушения процесса за счет фазы подавления.

В работе [B.J. Baars \(1998\)](#) утверждается, что данные о нейронных механизмах СПЗ свидетельствуют в пользу существования места, где происходит необходимая для осознания интеграция зрительной информации.

Некоторые авторы ([J.R. Searle, 2000](#)) критикуют современные подходы, в которых изучают элементы сознания, в виде поиска нервных коррелятов сознания, таких как СПЗ, поскольку считают, что целое сознание больше, чем сумма частей. J.R. Searle предлагает исследовать различия между состоянием отсутствия сознания (например, сон) и его присутствием (бодрствование в тихой темной комнате).

Впрочем, существование разных точек зрения на природу сознания не удивительно и в нашу задачу не входит полный анализ современных взглядов на эту проблему. Скорее нам хотелось показать, что обсуждение экспериментов касающихся бинокулярной конкуренции стало в последнее время обычным делом в дискуссиях, касающихся природы и механизмов сознания.

Индивидуальные различия в протекании бинокулярной конкуренции

Как уже отмечалось ранее, данные, касающиеся СПЗ, в основном связаны с зависимостью протекания процесса от физических характеристик стимула. Вопрос о зависимости СПЗ от индивидуальных особенностей человека и его функционального состояния изучен значительно слабее.

Некоторые данные в литературе все же можно найти. Паттерны взаимодействия глаз проявляют большую стабильность на протяжении многих лет, хотя и меняются на протяжении времени с образом жизни ([В.В. Суворова с соавт., 1988](#)), что позволяет их использовать для задач дифференциальной психофизиологии. Наблюдается отрицательная корреляция между консервативностью по Рокичу и частотой альтераций двойственных стимулов ([J.L. Sanders, 1977](#)). Согласно данным [К. Crain \(1961\)](#) большая скорость СПЗ сочетается с более высоким интеллектом по некоторым шкалам. В его исследовании испытуемые разделялись на высокоскоростных (больше 15) и низкоскоростных (меньше 10) по фактору скорости СПЗ. В работе [В.И. Тетериной и соавт. \(1987\)](#) отмечается увеличение частоты СПЗ после нагрузки (10 приседаний) и с течением суток. Параметром, характеризующим индивидуальные различия в протекании бинокулярной конкуренции, также может служить момент перехода к СПЗ ([Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988](#)).

Про индивидуальную стабильность скорости бинокулярной конкуренции и диагностический потенциал этого показателя пишут [J.D. Pettigrew и S.M. Miller \(1998\)](#). Подчеркивается индивидуальная устойчивость скорости СПЗ - тест-ретестовая корреляция составляет более 0,8.

В наших исследованиях ([Д.Н. Берлов, 1998а; D.N. Berlov, 1998](#)) применение кластерного анализа позволило выделить две подгруппы испытуемых. Основные различия между двумя группами заключались в скорости бинокулярной конкуренции, тогда как в асимметрии бинокулярной конкуренции значительных различий не наблюдалось. Для лиц вошедших в группу с большей скоростью бинокулярной конкуренции были характерны большие значения умственной продуктивности, эргичности, пластичности и меньшие значения тревожности, нейротизма по сравнению с субъектами вошедшими в группу с низкой скоростью бинокулярной конкуренции.

С возрастом частота смены образов уменьшается ([А.Я. Рапопорт, 1962; Т.П. Тетерина с соавт., 1987](#)), также существуют половые различия ([Т.П. Тетерина с соавт., 1987](#)): у женщин частота колебаний несколько выше, чем у мужчин. С другой стороны, [А.Я. Рапопорт \(1962\)](#) не нашел каких либо межполовых различий.

Фармакологические агенты, влияя на ЦНС, должны оказывать воздействие на СПЗ. Однако таких исследований почти не проводилось.

Известно, что алкоголь ослабляет бинокулярную конкуренцию и приводит к синтезу ранее соревнующихся образов. При этом считается, что это связано не с ДГ, а с изменением пространственной чувствительности ([M. Donnelly, R.J. Miller, 1995](#)). Известно, что алкоголь вызывает усиление альфа-ритма на ЭЭГ ([Ф. Фогель, А. Мотульски, 1990](#)) и, следовательно, можно ожидать, что люди с разной степенью легкости возникновения СПЗ будут иметь различную степень выраженности альфа-ритма в фоне, однако такие данные в литературе отсутствуют.

Отмечается ([Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988](#)), что инерционность исходного типа кортикальной активационной структуры (КАС) во многом зависит от индивидуально-личностных параметров, в то время, как бинокулярная конкуренция демонстрирует связь со сменой системообразующего компонента КАС - фокуса максимальной активации.

Заключение

Представленные факты свидетельствуют, о значимости изучения явления бинокулярной конкуренции для проблемы функциональной асимметрии, хотя его механизмы еще далеки от полной ясности. Тем не менее, можно утверждать, что научные взгляды на этот вопрос прошли эволюцию от упрощенных моделей взаимодействия на низших уровнях зрительной системы к пониманию СПЗ как сложного комплексного иерархического мозгового процесса, требующего работы многих, в том числе кортикальных, отделов мозга.

Сходную эволюцию претерпели и взгляды на проблему функциональной асимметрии в целом, которую уже невозможно рассматривать без раскрытия механизма межполушарных взаимодействий и роли влияния психической деятельности на структуру этих отношений. Как нам кажется, такой параллелизм не случаен и демонстрирует общий вектор развития исследования мозга.

Литература

1. Аветисов Э.С., Смольянинова И.Л. Психофизиология бинокулярного зрения // Физиология человека и животных. Т.18. Психофизиология зрительного восприятия. - М., 1976. - С. 5-32.
2. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга. – М., 1999, 251 с.

3. Ананин В.Д., Кудрин А.Н. Методика изучения локализации и типа воздействия веществ на структуры головного мозга по изменению по изменению семи параметров мигательного рефлекса глаза человека // Сенсорные системы. - 2000. - Т. 14, №1. - С. 18-32.
4. Ассеев В.А. Экстремальные принципы в естествознании. - Л.: ЛГУ, 1977. – 231 с.
5. Барабанщикова В.А. Взаимосвязь движений глаз и зрительного восприятия: новый методический подход // Психология восприятия. М., Наука, 1989. - С. 14-27.
6. Баранов-Крылов И.Н., Кануников И.Е., Шуваев В.Т., Берлов Д.Н., Кавшбая Н.А. Оценка состояния активации кортикальных отделов у человека при зрительном внимании и селекции // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 2002. - Т. 88, №1. - С. 13 – 21.
7. Баскакова Г.Н., Павлова Л.П., Ткаченко С.Э., Январева И.Н. Диагностика и коррекция функционального состояния мозга у детей дошкольного возраста // Психофизиологические основы социальной адаптации ребенка. - СПб., 1999. - С. 159-167.
8. Баскакова Г.Н. Павлова Л.П. Диагностика и коррекция невротических состояний // Оптимизация функций сердца и мозга немедикоментозными методами. - Тамбов, 2000. - С. 19-23.
9. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. - М.: Высш. школа, 1983. - 247 с.
10. Белов Д.Р., Павлова Л.П. Корреляция между ЭЭГ-показателями межполушарной асимметрии и показателями асимметрии бинокулярной конкуренции // Психофизиология человека в условиях перестройки. - Уфа, 1989. - С. 8 - 9.
11. Белопольский В.И. О механизме управления взором человека // Психология восприятия. - М., Наука, 1989. - С. 46-58.
12. Берлов Д.Н. Психофизиологическое исследование процесса бинокулярной конкуренции // XVII съезд всероссийского физиологического общества им. И.П. Павлова, Ростов-на-Дону, 1998а, С.414.
13. Берлов Д.Н. Взаимосвязь функциональной асимметрии зрения и доминирования глаз при бинокулярной конкуренции // Человек. Природа. Общество. Актуальные проблемы. – СПб., 1998б. - С. 240-242.
14. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ // Под ред. В.С. Русинова. - М.: Медицина, 1987. - с.256.

15. Бонч-Осмоловский А.М., Петров А.П. Вычислительные теории и модели бинокулярного стереосинтеза // Физиология зрения. - М., 1992. – С. 665-703.
16. Галанцев В.П., Баранова Т.И., Павлова Л.П., Январева И.Н. Активация адаптивных механизмов человека как способ улучшения здоровья // Вестник СПбГУ. - 1994а. - № 4. - С. 82-91.
17. Галанцев В.П., Баранова Т.И., Павлова Л.П., Ткаченко С.Э., Январева И.Н. Системный подход к проблеме функционального состояния при исследовании адаптивных реакций на холодо-гипоксическое воздействие // Фундаментальные основы диагностики состояния человека. - М.: МГУ, 1994б, С. 159-166.
18. Гиппенрейтер Ю.Б. Движения человеческого глаза. М.: МГУ, 1978. - 256 с.
19. Глезер В.Д. Зрение и мышление. - СПб.: Наука, 1993. - 279 с.
20. Ильюченко Р.Ю., Финкельберг А.Л., Ильюченко И.Р., Афтанас Л.И. Взаимодействие полушарий мозга у человека: Установка, обработка информации, память. - Новосибирск: Наука, 1989. – 169 с..
21. Кануников И.Е., Белов Д.Р., Семенихин В.А. Зависимость вербальных и пространственных способностей от уровня межполушарной синхронизации спонтанной ЭЭГ // Вестник СПбГУ. Сер. 3. - 1997. - Вып. 1, №3. – С. 68 –71.
22. Кануников И.Е., Кавшбая Н.А. Взаимосвязь пространственной синхронизации ЭЭГ с вербально-логическими и зрительно-пространственными способностями человека // Росс. Физиол. Ж. - 2001. – Т. 87, № 7. – С. 889-894.
23. Костандов Э.А. Межполушарная асимметрия мозга и неосознаваемое восприятие. - М.: Наука, 1983. - 172 с.
24. Леушина Л.И. Зрачок и его функции // Физиология сенсорных систем. Ч.1. Физиология зрения. - Л., 1971. - С. 78-87.
25. Литинский Г.А. Функциональная асимметрия глаз // Русский офтальмологический журнал. – 1929. - т.9, №4. - С. 450-467.
26. Лобачев В.И., Павлова Л.П. Парадоксы мышления. - СПб: Культ-информ-пресс, 1994. – 175 с.
27. Лурия А.Р. Нейропсихология. - М., 1973. – 374 с.

28. Масс А.М. Электрофизиологический анализ корковых и ретикулярных влияний на проведение возбуждения в наружном коленчатом теле у кролика. - автореф. дис. кбн, М., 1971. - С. 20.
29. Митькин А.А. Электроокулография в инженерно-психологических исследованиях. - М., 1974. – 140 с.
30. Могилев Л.Н. Механизмы пространственного зрения. - Л.: Наука, 1982. - 112 с.
31. Найссер У.А. Познание и реальность. - М.: Прогресс, 1981, с.230.
32. Николаенко Н.Н. Роль правого и левого полушарий мозга в оценке положения объектов в бинокулярном поле зрения // Журнал Эволюционной Биохимии и Физиологии. – 1997. – Т. 33, № 4-5. – С. 449-461.
33. Павлова Л.П. Следовые процессы как основа изменения работоспособности при упражнении и активном отдыхе // Нервная система. - Л., 1970. - №11. - С. 105-113.
34. Павлова Л.П. Принцип неравновесия (асимметрии) в учении о доминанте применительно к теории работоспособности //Нервная система. - Вып. 17. - ЛГУ. 1976. - С. 46-70.
35. Павлова Л.П. Доминантные механизмы работоспособности // Принцип доминанты. Нервная система. Л.: ЛГУ, Вып.26. - 1988. - С.203-219.
36. Павлова Л.П. Принцип доминанты и его современное развитие в области психофизиологии деятельности человека // Учение А.А. Ухтомского о доминанте и современная нейрофизиология. Л., 1990. С. 263-293.
37. Павлова Л.П. Труд и доминанта // Развитие учения А.А. Ухтомского в современной российской физиологии и психологии. Нервная система. СПбГУ, Вып. 36. - 2000. – С. 57-86.
38. Павлова Л.П. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека и принцип доминанты // Мозг, психика, поведение. СПбГУ. Вып.35. - 2001. - С. 153-171.
39. Павлова Л.П., Михеев И.Н. Асимметризация перцептивно-зрительного процесса как критерий индивидуально-типологических особенностей динамики кортикальной доминантной установки // Психофизиология человека в условиях перестройки. – Уфа. 1988. - С. 43-45.
40. Павлова Л.П., Романенко А.Ф. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека. - Л., 1988, 213 с.

41. Пигарев И.Н. Экстрастриарные зрительные зоны коры мозга // Физиология зрения. - М., 1992. - С. 345-400.
42. Практикум по психологии. Под. ред. А.Н. Леонтьева, Ю.Б. Гиппенрейтер, М. МГУ, 1972, с. 248.
43. Рапопорт А.Я. Феномен соревнования полей зрения в норме и при некоторых заболеваниях головного мозга // Вопросы нейроофтальмологии. - Харьков, 1962. - Т.10. – С. 51-80.
44. Рожкова Г. И. Бинокулярное зрение // Физиология зрения. - М., 1992. - С. 586-664.
45. Рожкова Г.И., Плосконос Г.А. Множественность механизмов бинокулярного синтеза и их избирательные нарушения при косоглазии // Сенсорные системы. - 1988. - Т.2, №2. - С. 167-176.
46. Рожкова Г.И., Трифонов С.Ю. Неоднозначность влияния яркого окаймляющего кольца на результат бинокулярной конкуренции // Сенсорные системы. – 1995. - Т.9, №2-3. - С. 74-78.
47. Рожкова Г.И., Токарева В.С., Родионова Е.И, Ващенко Д.И., Васильева Н.Н. Возрастная динамика остроты зрения у школьников. III Соотношение бинокулярных и монокулярных показателей // Сенсорные системы. - 2001. - Т. 15, №3. - С. 264 – 272.
48. Ротенберг В.С. Церебральные механизмы двух компонентов мышления: противоречия, перспективы и новая парадигма // Мозг и разум. М.: Наука, 1994. - С. 121-132.
49. Рыбалко Е.Ф. К вопросу о функциональной асимметрии зрения // Проблемы общей и индустриальной психологии. - 1963, Л.: ЛГУ, С. 14-23.
50. Сазонова О.Б. Характеристики биоэлектрической активности мозга человека при повреждениях различных областей мозолистого тела // ЖВНД. – 1993. – Т. 43, № 4. – С. 738-47.
51. Смирнов И.В., Безносок Е.В., Журавлев А.Н. Психотехнологии: Компьютерный психосемантический анализ и психокоррекция на неосознаваемом уровне. - М.: “Прогресс”-“Культура”, 1995. - 416 с.
52. Смородин И.М. Использование характеристик реакции зрачка глаза для оценки функционального состояния человека // Методы и средства оценки состояний человека в процессе деятельности. - Л., 1984. - С. 87-93.
53. Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Цветовое зрение. - М.: МГУ, 1984. - 175 с.

54. Суворова В.В., Матова М.А., Туровская З.Г. Асимметрия зрительного восприятия: Психофизиологическое исследование. - М., 1988. – 184 с.
55. Тетерина Т.П., Волков В.В., Кочеткова Л.П. Биоритмы бинокулярного зрения // Физиология человека. - 1987. - Т.13, №5. - С. 779-782.
56. Ухтомский А.А. Собрание сочинений. - М., Т.4, 1954, 253 с.
57. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Т.3. - М.: Мир. – 1990. – 364 с.
58. Фрайман Е.А. Изменение зрительно-пространственного восприятия при стойких изменениях эмоционального состояния // Сенсорные системы. - 2000. - Т. 14, №1. - С. 88-93.
59. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. - М., Мир, 1990. - 239 с.

60. Alais D., Blake R. Grouping visual features during binocular rivalry // Vision Res. – 1999. –Vol. 39. – P. 4341–4353.
61. Alais D., O'Shea R.P., Mesana-Alais C., Wilson I.G. On binocular alternation // Perception. – 2000. - Vol. 29, N 12. - P. 1437-45.
62. Andersson B.L., Nakayama K. Towards a general theory of stereopsis: binocular matching, occluding contours, and fusion // Psychological Review. - 1994. - Vol. 101. - P. 414-45.
63. Arrington K.F. Binocular rivalry model using multiple habituating nonlinear reciprocal connections [Abstract] // Neuroscience Abstracts, 1993, Internet papers, <http://cns-web.bu.edu/pub/karl/www/abstractRivalry.html>.
64. Arrington K.F. Stochastic properties of segmentation-rivalry alternations [19ecvp abstract] // Perception. – 1996. - Vol. 25 (Supplement). – P. 62.
65. Baars B.J. Metaphors of consciousness and attention in the brain // Trends Neurosci.. - 1998. – Vol. 21. – P. 58–62.
66. Berlov D.N. The Individual Peculiarities in the Binocular Rivalry // International Medical Conference for Students and Young Doctors, Lublin, 24 - 26 April 1998, P. 65.
67. Blake R. Dichoptic reading: the role of meaning in binocular rivalry // Perception and Psychophysics. - 1988. - Vol. 44. - P. 133-41.
68. Blake R. A neural theory of binocular rivalry // Psychological Review. - 1989. - Vol. 96, №1. - P. 145-67.

69. Blake R. What can be perceived in the absence of visual awareness? // *Current Directions in Psychological Science*. – 1997. – Vol. 6. - P. 157-162.
70. Blake, R.R., Fox R., McIntyre C. Stochastic properties of stabilized-image binocular rivalry alternations // *J Exp Psychol*. - 1971. - Vol. 88, №3. - P. 327-32.
71. Blake R., Logothetis N.K. Visual competition // *Nat Rev Neurosci*. - 2002. - Vol. 3, N 1. - P 13-21.
72. Blake R., O'Shea R.P. "Abnormal fusion" of stereopsis and binocular rivalry // *Psychological Review*. - 1988. - Vol. 95. - P. 151-4.
73. Blake R., O'Shea R.P., Mueller T.J. Spatial zones of binocular rivalry in central and peripheral vision // *Visual Neuroscience*. - 1992. - Vol. 8. - P. 469-78.
74. Blake R.R., Westendorf D.J., Overton R. What is suppressed during binocular rivalry? // *Perception*. – 1980. – Vol. 9. - P. 223-231.
75. Blake R., Westendorf D., Fox R. Temporal perturbations of binocular rivalry // *Perception & Psychophysics*. - 1990. - Vol. 48. - P. 593-602.
76. Blake R., Yang Y., Westendorf D. Discriminating binocular fusion from false fusion // *Investigative Ophthalmology and Visual Science*. - 1991. - Vol. 32. - P. 2821-25.
77. Blake R., Yu K., Lokey M., Norman H. Binocular rivalry and motion perception // *J Cogn Neurosci*. - 1998. - Vol. 10, N 1. - 46-60.
78. Breese B. On inhibition. // *Psychological Review*. - 1899. – Vol. 3. - P. 65.
79. Brown R.J., Candy T.R., Norcia A.M. Development of rivalry and dichoptic masking in human infants // *Invest Ophthalmol Vis Sci*. – 1999. - Vol. 40, N 13. – P. 3324-33.
80. Brown R.J., Norcia A.M. A method for investigating binocular rivalry in real time with the steady-state VEP // *Vision Res*. - 1997. - Vol. 37, №17. - P. 2401-08.
81. Bryden M.P. *Laterality. Functional asymmetry in the intact brain*. - N.Y., 1982. - P. 331.
82. Burke D., Alais D., Wenderoth P. Determinants of fusion of dichoptically presented orthogonal gratings // *Perception*. - 1999. – Vol. 28, N 1. – P. 73-88.
83. Carlson T.A., He S. Visible binocular beats from invisible monocular stimuli during binocular rivalry // *Curr Biol*. - 2000. – Vol. 10, N 17. – P. 1055-8.

84. Cogan R. Distribution of durations of perception in the binocular rivalry of contours // *Journal of General Psychology*. - 1973. - Vol. 89. - P. 297-304.
85. Crain K. Binocular rivalry: Its relation to intelligence and general theory of its nature and physiological correlates // *Journal of General Psychology*. - 1961. - Vol. 64. - P. 259-283.
86. Crick F. Visual perception: Rivalry and consciousness [Comment on Leopold and Logothetis (1996)] // *Nature*. - 1996. - Vol. 379. - P. 485-486.
87. Dayan P.A. hierarchical model of binocular rivalry // *Neural Comput.* - 1998. - Vol. 10, N 5. - P. 1119-1135.
88. Donnelly M., Miller R.J. Ingested ethanol and binocular rivalry // *Invest Ophthalmol Vis Sci*. - 1995. - Vol. 36, №8. - 1548-54.
89. Ellingham R.B., Waldock A., Harrad R.A. Visual disturbance of the uncovered eye in patients wearing an eye patch // *Eye*. - 1993. - Vol. 7 (Pt 6). - P. 775-8.
90. Engel A.K., Fries P., Konig P., Brecht M., Singer W. Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness [see comments] // *Conscious Cogn.* - 1999. - Vol. 8, N 2. - P. 128-51.
91. Fahle M Binocular rivalry: suppression depends on orientation and spatial frequency // *Vision Res*. - 1982. - Vol. 22, N 7. - P. 787-800.
92. Fahle M., Palm G. Perceptual rivalry between illusory and real contours // *Biological Cybernetics*. - 1991. - Vol. 66. - P. 1-8.
93. Flitcroft D.I., Judge S.J., Morley J.W. Binocular interactions in accommodation control: Effects of anisometric stimuli // *Journal of Neuroscience*. - 1992. - Vol. 12. - P. 188-203.
94. Freeman A.W., Jolly N. Visual loss during interocular suppression in normal and strabismic subjects // *Vision Res*. - 1994. - Vol. 34. - P. 2043-50.
95. Freeman A.W., Nguyen V.A. Controlling binocular rivalry // *Vision Res*. - 2001. - Vol. 41, N 23. - P. 2943-50.
96. Fries P., Roelfsema P.R., Engel A.K. et al. Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry // *Proc Natl Acad Sci USA*. - 1997. - Vol. 94. - P. 699-704.
97. Fukuda H., Blake R. Spatial interactions in binocular rivalry // *Journ. of Exper. Psychol.* - 1992. - Vol. 18, N 2. - P. 362-370.

98. Green J.F., McElholm A., King D.J. A comparison of the sedative and amnestic effect of chlorpromazine and lorazepam // *Psychopharmacology*. - 1996. - Vol. 128, N 1. - P. 68-73.
99. Gregory R.L., Harris J.P. Loss of stereopsis with orthogonal sets of bars // *Journal of Physiology*. - 1975. - Vol. 45, №2. - P. 47.
100. Harris J.P., Phillipson O.T. Chlorpromazine reduces the perceptual ambiguity of reversible visual figure // *Neuropharmacology*. - 1981. - Vol. 20, N 12B. - P. 1337-1338.
101. He S., Davis W.L. Filling-in at the natural blind spot contributes to binocular rivalry // *Vision Res.* – 2001. – Vol. 41, N 7. – P. 835-40.
102. Hofeldt T.S., Hofeldt A.J. Measuring colour rivalry suppression in amblyopia // *Br J Ophthalmol*. – 1999. – Vol. 83, N 11. – P. 1283-6.
103. Howard I.P. Depth from binocular rivalry without spatial disparity // *Perception*. - 1995. - Vol. 24. - P. 67-74.
104. Howard I.P., Rogers B.J. *Binocular vision and stereopsis*. - New York: Oxford University Press, 1995. - P. 381.
105. Kaernbach C., Schroger E., Jacobsen T., Roeber U. Effects of consciousness on human brain waves following binocular rivalry // *Neuroreport*. - 1999. – Vol. 10, N 4. – P. 713-6.
106. Keil A., Muller M.M., Ray W.J. et al. Human Gamma Band Activity and Perception of a Gestalt // *The Journal of Neuroscience*. – 1999. – Vol. 19, N 16. – P. 7152–7161.
107. Kobayashi T., Kato K., Kuriki S. Scalp distribution of the attenuated EEG rhythmic activities for dissimilar and/or moving images in binocular vision // *Frontiers of Medical & Biological Engineering*, 1996. - Vol. 7. - P. 143-53.
108. Kovacs I., Papathomas T.V., Yang M., Feher A. When the brain changes its mind: Interocular grouping during binocular rivalry // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. – 1997. – Vol. 93. – P. 15508 – 15511.
109. Kurthen M. Conscious behavior explained [comment] // *Conscious Cogn.* – 1999. - Vol. 8, N 2. – P. 155-8.
110. De Labra C., Valle-Inclan F. Electrical activity in primary visual area due to interocular suppression // *Neuroreport*. – 2001. – Vol. 12, N 18. – P. 4099-102.

111. Laing C.R., Chow C.C. A spiking neuron model for binocular rivalry // *J Comput Neurosci.* - 2002. – Vol. 12, N 1. - P 39-53.
112. Lee S.H., Blake R. Rival ideas about binocular rivalry // *Vision Res.* - 1999. – Vol. 39, N 8. - 1447-54.
113. Lehky S.R. Binocular rivalry is not chaotic // *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* - 1995. - Vol. 23, N 259. - P. 71-6.
114. Lehky S.R., Maunsell J. H.R. No binocular rivalry in the LGN of alert macaque monkeys // *Vision Res.* - 1996. - Vol. 36. - P. 1225-1234.
115. Leopold D.A., Logothetis N.K. Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry // *Nature.* - 1996. - Vol. 379. - P. 549-53.
116. Levelt W.J.M. On Binocular Rivalry. *Vision: Binocularity and Binocular Depth.* Assen, Royal VanGorcum Ltd.: 1965. - P. 110.
117. Liebert R.M., Burk B. Voluntary control of reversible figures // *Percept Mot Skills.* - 1985. - Vol. 61, N 3, Pt 2. - P. 1307-10.
118. Liu L., Tyler C.W., Schor C.M. Failure of rivalry at low contrast: evidence of a suprathreshold binocular summation process // *Vision Res.* - 1992. - Vol. 32. - P. 1471-9.
119. Logothetis N.K., Schall J.D. Neuronal correlates of subjective visual perception // *Science.* - 1989. - Vol. 245. - P. 761-3.
120. Logothetis N.K. Single units and conscious vision // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* - 1998. - Vol. 353, N 1377. – P. 1801-18.
121. Logothetis N.K., Leopold D.A., Sheinberg D.L. What is rivaling during binocular rivalry? // *Nature.* - 1996. - Vol. 380. - P. 621-624.
122. Long G.M., Toppino T.C. Multiple representations of the same reversible figure: implication for cognitive decisional interpretations // *Perception.* - 1981. - Vol. 10, N 2. - P. 231-234.
123. Lumer E.D. A neural model of binocular integration and rivalry based on the coordination of action-potential timing in primary visual cortex // *Cereb Cortex.* - 1998. – Vol. 8, N 6. – P. 553-61.
124. Lumer E.D., Friston K.J., Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain // *Science.* - 1998. – Vol. 280, N 5371. – P. 1930-4.

125. Lumer E.D., Rees G. Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1999. - Vol. 96. - P. 1669–1673.
126. Martin J.I. Effects of binocular fusion and binocular rivalry on cortically evoked potentials // *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology.* - 1970. - Vol. 28. - P. 190-201.
127. Matsuoka K. The dynamic model of binocular rivalry // *Biological Cybernetics.* - 1984. - Vol. 49. - P. 201-8.
128. Miller S.M., Liu G.B., Ngo T.T. et al. Interhemispheric switching mediates perceptual rivalry // *Curr Biol.* - 2000. - Vol. 10, N 7. - P 383-92.
129. Mueller T.J. A physiological model of binocular rivalry // *Visual Neuroscience.* - 1990. - Vol. 4. - P. 63-73.
130. Newman J., Grace A.A. Binding across time: the selective gating of frontal and hippocampal systems modulating working memory and attentional states // *Conscious Cogn.* – 1999. - Vol. 8, N 2. – P. 196-212.
131. Norman H.F., Norman J.F., Bilotta J. The temporal course of suppression during binocular rivalry // *Perception.* - 2000. - V. 29, N 7. – P. 831-41.
132. Ogawa T., Suzuki N. Emotion space as a predictor of binocular rivalry // *Percept Mot Skills.* - 2000. - V. 90, N 1. - P 291-8.
133. Ooi T.L., He Z.J. Binocular rivalry and visual awareness: the role of attention // *Perception.* – 1999. - Vol. 28, N 5. – P. 551-74.
134. Ooi T.L., Loop M.S. Visual suppression and its effect upon color and luminance sensitivity // *Vision Research.* - 1994. - Vol. 34. - P. 2997-3003.
135. Ooi T.L., Optom B., He Z.J. Sensory eye dominance // *Optometry.* - 2001. – Vol. 72, N 3. – P. 168-78.
136. O'Shea R.P. Chronometric analysis supports fusion rather than suppression theory of binocular vision // *Vision Res.* - 1987. - Vol. 27. - P. 781-91.
137. O'Shea R.P. Translation of Dutour (1760) [On-line]. 1999. - Available: http://psy.otago.ac.nz/r_oshea/dutour60.html.
138. O'Shea R.P., Blake R. Dichoptic temporal frequency differences do not lead to binocular rivalry // *Perception & Psychophysics.* - 1986. - Vol. 39. - P. 59-63.

139. O'Shea R.P., Blake R. Depth without disparity in random-dot stereograms // Perception & Psychophysics. - 1987. - Vol. 42. - P. 205-214.
140. O'Shea R.P., Blake R., Wolfe J.M. Binocular rivalry and fusion under scotopic luminances // Perception. - 1994. - Vol. 23. - P. 771-784.
141. O'Shea R.P., Corballis P.M. Binocular rivalry between complex stimuli in split-brain observers // Brain and Mind. - 2001. – Vol. 2. - 151-160.
142. O'Shea R.P., Sims A.J.H., Govan D.G. The effect of spatial frequency and field size on the spread of exclusive visibility in binocular rivalry // Vision Res. – 1996. – Vol. 37, N 2. – P. 175-183.
143. O'Shea R.P., Williams D.R. Binocular rivalry with equiluminant stimuli visible only via short-wavelength-sensitive cones // Vision Res. - 1996. - Vol. 36. - P. 1561-1571.
144. Pettigrew J.D. Laughter abolishes binocular rivalry // Society for Neuroscience's 30th Annual Meeting, New Orleans, LA. – 2000.
145. Pettigrew J.D. Searching for the switch: Neural bases for perceptual rivalry alternations // Brain and Mind. - 2001. – Vol. 2. – P. 85-118.
146. Pettigrew J.D., Miller S.M. A 'sticky' interhemispheric switch in bipolar disorder? // Proc R Soc Lond B Biol Sci. - 1998 Nov 22. – Vol. 265, N 1411. – P. 2141-8.
147. Polonsky A., Blake R., Braun J., Heeger D.J. Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry // Nat Neurosci. - 2000. – Vol. 3, N 11. – P. 1153-9.
148. Porac C., Coren S. Sighting dominance and binocular rivalry // Am J Optom Physiol Opt. - 1978. - Vol. 55, N 3. - P. 208-13.
149. Radilov J., Radil-Weiss T., Subjective figure reversal in two- and three-dimensional perceptual space // Int J Psychophysiol. - 1984. - Vol. 2, N 1. - P. 59-62.
150. Richards W. Attenuation of the pupil response during binocular rivalry // Vision Research. - 1966. - Vol. 6. - 239-40.
151. Ridder W.H., III, Tomlinson A. Spectral characteristics of blink suppression in normal observers // Vision Res. - 1995. - Vol. 35. - P. 2569-2578.
152. Rock I., Hall S., Davis J. Why do ambiguous figures reverse? // Acta Psychol. - 1994. - Vol. 87, N 1. – P. 33-59.

153. Rogers R.L., Rogers S.W., Tootle J.S. Stimulus complexity and rate of alternation in binocular rivalry // *Percept Mot Skills*. - 1977. - Vol. 44, N 2. - P. 669-70.
154. Ruggieri V., Fernandez M.F. Gaze orientation in perception of reversible figures // *Percept Mot Skills*. - 1994. - Vol. 78, N 1. - P. 299-303.
155. Sanders J.L. The relationship of dogmatism to the nonrecognition of perceptual ambiguity // *J Psychol*. - 1977. - Vol. 95, N 2d Half. - P. 179-83.
156. Schwarts G.E., Davidson R.J., Fostermayer L. Hemispherical lateralisation in the emotional and cognitional process // *Science*. - 1975. - Vol. 190, N 4211. - P. 286-288.
157. Searle J.R. Consciousness // *Annu Rev Neurosci Annual Review of Neuroscience*. - 2000. - Vol. 23. - P. 557-78.
158. Sengpiel F. Binocular rivalry: ambiguities resolved // *Curr Biol*. - 1997. - Vol. 7, N 7. - P. 447-50.
159. Sengpiel F., Blakemore C., and Harrad R. Interocular suppression in the primary visual cortex: a possible neural basis of binocular rivalry // *Vision Research*. - 1995. - Vol. 35. - P. 179-95.
160. Sheinberg D.L., Logothetis N.K. The role of temporal cortical areas in perceptual organization // *Proc Natl Acad Sci USA*. - 1997. - 1, Vol. 94, N 7. - P. 3408-13.
161. Shiomi K. Relationship between reversible-figure latencies and scores on two personality scales // *Percept Mot Skills*. - 1982. - Vol. 54, N 3. - P. 803-7.
162. Smith E.L., Levi D.M., Harwerth R.S., White J.M. Color vision is altered during the suppression phase of binocular rivalry // *Science*. - 1982. - Vol. 218. - P. 802-4.
163. Smith E.L. 3rd, Fern K., Manny R., Harwerth R.S. Interocular suppression produced by rivalry stimuli: a comparison of normal and abnormal binocular vision // *Optom Vis Sci*. - 1994. - Vol. 71, N 8. - P. 479-91.
164. Smythies J. Consciousness: some basic issues--A neurophilosophical perspective // *Conscious Cogn*. - 1999. - Vol. 8, N 2. - P. 164-72.
165. Sohmiya T., Sohmiya K. Method for measuring strength of suppression in binocular rivalry // *Perceptual and Motor Skills*. - 1985. - Vol. 61. - P. 843-846.

166. Sohmiya T., Sohmiya S., Sohmiya K. Pattern of cortical activity, degree of synchronization, binocular fusion, and binocular rivalry // *Percept Mot Skills*. – 1999. – Vol. 89, N 2. – P. 665-83.
167. Spry P.G., Furber J.E., Harrad R.A. The effect of ocular dominance on visual field testing // *Optom Vis Sci*. - 2002. - Vol. 79, N 2. - P 93-7.
168. Srinivasan R., Russell D.P., Edelman G.M., Tononi G. Increased synchronization of neuromagnetic responses during conscious perception // *J Neurosci*. - 1999. - Vol. 19, N 13. - P. 5435-48.
169. Stent G.S. Cerebral hermeneutics // *J. Social Biol Struct*. - 1981. - Vol. 4. - P. 107-124.
170. Suzuki M. Binocular rivalry in half-occluded regions of coloured random-dot stereograms [19ecvp abstract] // *Perception*. - 1996. - Vol. 25 (Supplement). – N 65.
171. Tong F., Engel S.A. Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation // *Nature*. - 2001. – Vol. 411, N 6834. - P 195-9.
172. Tong F., Nakayama K., Vaughan J.T., Kanwisher N. Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex // *Neuron*. - 1998. – Vol. 21, N 4. – P. 753-9.
173. Tononi G., Edelman G.M. Schizophrenia and the mechanisms of conscious integration // *Brain Res. Brain Res Rev* . - 2000. - Vol. 31, N 2-3. – P. 391-400.
174. Tononi G., Srinivasan R., Russell D.P., Edelman G.M. Investigating neural correlates of conscious perception by frequency-tagged neuromagnetic responses // *Proc Natl Acad Sci USA*. - 1998. – Vol. 95, N 6. - P. 3198-203.
175. Thiele A., Bremmer F., Ilg U.J., Hoffmann K.P. Visual responses of neurons from areas V1 and MT in a monkey with late onset strabismus: a case study // *Vision Res*. - 1997. – Vol. 37, N 7. – P. 853-63.
176. Valle Inclan F., Hackley SA., de Labra C., Alvarez A. Early visual processing during binocular rivalry studied with visual evoked potentials // *Neuroreport*. - 1999. - Vol. 10, N 1. - P. 21-5.
177. Vanni S., Portin K., Virsu V., Hari R. Mu rhythm modulation during changes of visual percepts // *Neuroscience*. - 1999. - Vol. 91, N 1. - P. 21–31.

178. Varela F.J., Singer W. Neuronal dynamics in the visual corticothalamic pathway revealed through binocular rivalry // *Experimental Brain Research*. - 1987. - Vol. 66. - P. 10-20.
179. Vickery R.M., Morley J.W. Orientation-dependent binocular interactions in area 21a of the cat // *Neuroreport*. - 1997. – Vol. 8, N 14. – P. 3173-6.
180. Wade N. J. The effect of orientation in binocular contour rivalry of real images and afterimages // *Percept. Psychophys.* - 1974. – Vol. 15. – P. 227–232.
181. Wade N.J. Monocular and binocular rivalry between contours // *Perception and Psychophysics*. - 1975. - Vol. 4. - P. 85-95.
182. Wade N.J. Early studies of eye dominance // *Laterality*. – 1998. – Vol. 3. – P. 97-108.
183. Wade N.J. Jean Theophile Desaguliers (1683-1744) and eighteenth century vision research // *Br J Psychol.* - 2000. – Vol. 91 (Pt 2). - P. 275-85.
184. Wade N.J., de Weert C.M.M. Aftereffects in binocular rivalry // *Perception*. - 1986. - Vol. 15. - P. 419-34.
185. Westendorf D. H., Blake R., Sloane M., and Chambers D. Binocular summation occurs during interocular suppression // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. - 1982. - Vol. 8. - P. 81-90.
186. Wheatstone C. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* - 1838. – Vol. 128. – P. 371–394.
187. Wiesenfelder H., Blake R. The neural site of binocular rivalry relative to the analysis of motion in the human visual system // *J Neurosci.* - 1990. - Vol. 10, №12. - P. 3880-8.
188. Wilson H.R., Blake R., Lee S.H. Dynamics of travelling waves in visual perception // *Nature*. - 2001. - Vol. 412, N 6850. - P. 907-10.
189. Wolfe J.M. Stereopsis and binocular rivalry // *Psychological Review*. - 1986. - Vol. 93. - P. 269-82.
190. Wolfe J.M. Parallel ideas about stereopsis and binocular rivalry: A reply to Blake and O'Shea (1988) // *Psychological Review*. - 1988. - Vol. 95. - P. 155-158.

191. Woodworth R.S., Schlosberg H. Experimental psychology. - N.Y., 1956, P. 761.
192. Yu K., Blake R. Do recognizable figures enjoy an advantage in binocular rivalry? // Journal of Experimental Psychology. - 1992. - Vol. 18. - P. 1158-73.
193. Zimba L.D., Blake R. Binocular rivalry and semantic processing: out of sight, out of mind // Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance. - 1983. - Vol. 9. - P. 807-15.

ОСОБЕННОСТИ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ ЭЭГ ПРАВШЕЙ И ЛЕВШЕЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КОРЫ И РЕГУЛЯТОРНЫХ СИСТЕМ МОЗГА

Л.А. Жаворонкова

Институт высшей нервной деятельности и
нейрофизиологии РАН, Москва

Одной из проблем межполушарной асимметрии мозга человека является изучение особенностей организации и функционирования мозга правшей и левшей. К настоящему времени накоплены многочисленные свидетельства о полушарных различиях мозга правшей по ряду морфологических, биохимических и функциональных характеристик (Н. Steinmetz, J. Volkmann, et al., 1991; Г.А. Вартамян, Б.И. Клементьев, 1991). В отношении левшей сведения неоднозначны и свидетельствуют, что асимметрия их мозга всем перечисленным показателям несходна с теми, которые характерны для правшей и проявляется в меньшей степени (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, с соавт., 1994; А.В. Семенович, 1991). Электрофизиологические исследования с использованием когерентности ритмических составляющих ЭЭГ являются одним из информативных подходов к изучению нейрофизиологических механизмов межполушарной асимметрии мозга правшей и левшей, однако они немногочисленны, их результаты неоднозначны и трудно сопоставимы между собой (P. Flor-Henry, Z. Koles, 1982; T. Nielson, A. Abel, et al., 1990). Поэтому целью настоящего исследования был анализ и обобщение наиболее важных фактов, полученных в результате многолетнего изучения особенностей межполушарной асимметрии когерентности ЭЭГ правшей и левшей в разных экспериментальных ситуациях.

Работа основана на результатах анализа ЭЭГ 90 здоровых испытуемых, у которых определение индивидуального профиля асимметрии включало тестирование характера и степени моторных (руки и ноги) и сенсорных асимметрий (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина с соавт., 1994). В дальнейшем праворукие с ведущим правым ухом были включены в группу правшей, а леворукие с ведущим левым ухом – в группу левшей. ЭЭГ регистрировали от 16 отведений (с объединенным ушным электродом) в частотной полосе 0.5-40 Гц. Вычислялись значения когерентности для 6 выделенных диапазонов ритмов (дельта - 0.5-3 Гц, тета1 – 3-6 Гц, тета2 – 6-8 Гц, альфа – 8-13 Гц, бета1 – 13-20 Гц, 20-40 Гц), а также средние уровни когерентности (В.С.

Русинов, О.М. Гриндель, с соавт., 1987) для 26 пар внутри полушарий и 8 пар между полушариями по 10 эпохам (2.56 с каждая). Сопоставление комплекса параметров когерентности ЭЭГ у правшей и левшей было проведено в трех экспериментальных ситуациях: 1) в состоянии спокойного бодрствования (с закрытыми глазами); 2) во время активной деятельности – выполнения произвольных движений правой или левой рукой; 3) при снижении функционального состояния – засыпании.

В состоянии спокойного бодрствования средние уровни внутрислошарной когерентности ЭЭГ у правшей имели более высокие значения в левом полушарии, а у левшей в правом, что наиболее отчетливо проявлялось в латеральных парах отведений (в лобно-височно-центральных областях), в основном за счет вклада альфа-диапазона (Рис.1).

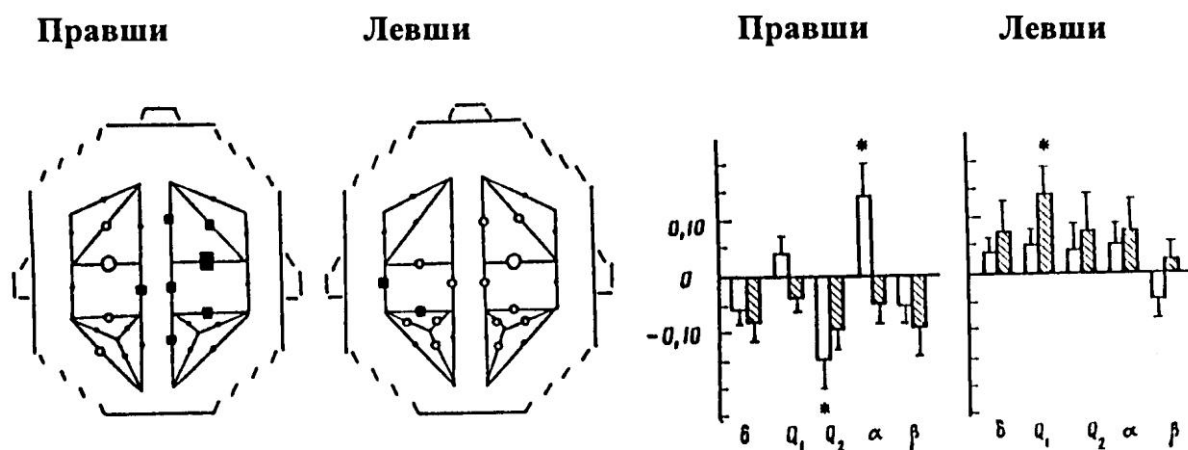


Рис. 1. Особенности изменения внутрислошарной когерентности ЭЭГ у правшей ($n = 10$) и левшей ($n = 10$) при выполнении движений ведущей рукой по сравнению с фоном.

Слева – разностные показатели изменения средних уровней когерентности; максимальные по величине пустые кружочки – достоверное увеличение при $p < 0.01$, зачерненные квадраты – соответствующее уменьшение когерентности. Справа – по оси ординат -относительное изменение когерентности выделенных диапазонов ритмов ЭЭГ в центрально-височных областях коры: отклонение вверх – увеличение, вниз – снижение, по оси абсцисс – диапазоны ритмов ЭЭГ; пустые столбики – левое полушарие, заштрихованные – правое.

В центрально-лобных отделах правого полушария значения когерентности были более высокими как у правшей, так и у левшей. Таким

образом, регионарные и частотные характеристики когерентности ЭЭГ позволяют полагать, что характер асимметрии биоэлектрической активности в состоянии спокойного бодрствования у левшей не является зеркальным по сравнению с правшами и максимальные межполушарные различия между ними проявляются в организации корковых связей, в то время как в характере корково-подкоркового взаимодействия проявляются признаки сходства.

При выполнении произвольных движений различия пространственно-временной организации ЭЭГ между правшами и левшами наиболее отчетливо выявлялись при выполнении движений ведущей рукой. Это проявлялось в максимальном увеличении когерентности ЭЭГ в центрально-височных областях левого полушария и одновременном ее снижении в аналогичных областях правого полушария. У левшей при этом наблюдалось увеличение когерентности в обоих полушариях, но более отчетливое – в правом. Анализ поведения выделенных диапазонов ритмов в этих парах отведений у правшей выявил наиболее важный факт - реципрокные изменения когерентности альфа - и тета-диапазона в левом полушарии в сочетании с уменьшением сочетанности в правом полушарии. В отличие от этого у левшей наблюдалось синфазное увеличение когерентности всех диапазонов ритмов ЭЭГ в обоих полушариях, более отчетливое - в правом. Полученные данные свидетельствуют о том, что у правшей процесс регуляции произвольных движений сопровождается формированием достаточно локальных функциональных систем взаимодействия электрической активности в доминантном полушарии, а у левшей – более диффузных, с участием обоих полушарий.

Во время засыпания наиболее заметные различия между испытуемыми с разным индивидуальным профилем асимметрии также проявлялись у правшей в виде реципрокного изменения межполушарной когерентности быстрых (альфа- и бета-) и медленных (дельта- дельта) составляющих ЭЭГ и у левшей – синфазного для всех диапазонов ритмов. Это наиболее заметно выявлялось в симметричных центральных областях - зоне корковой проекции диэнцефальных структур мозга (Рис.2).

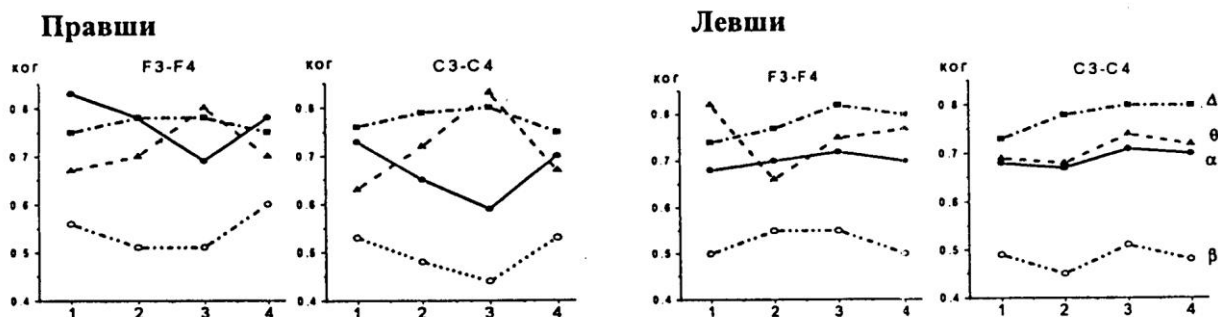


Рис. 2. Характер изменения межполушарной когерентности выделенных диапазонов ритмов ЭЭГ в симметричных центральных и лобных областях коры при засыпании у правшей ($n = 6$) и левшей ($n = 6$).

По оси ординат – значения когерентности для выделенных диапазонов ритмов ЭЭГ, по оси абсцисс – разные функциональные состояния: 1 – бодрствование, 2 – I стадия сна, 3 – II стадия сна, 4 – пробуждение.

У правшей при анализе внутрислошарной когерентности ЭЭГ на начальной стадии засыпания уменьшение межполушарной асимметрии ЭЭГ обеспечивалось преимущественным снижением сочетанности альфа- и бета-диапазонов в левом полушарии при одновременном увеличении когерентности медленных ритмов ЭЭГ в правой гемисфере. У левшей этот процесс сопровождался снижением когерентности всех составляющих ЭЭГ, больше в правом полушарии. Полученные данные свидетельствуют о том, что у правшей имеет место более сложный, дифференцированный характер динамики межполушарных отношений и включения регуляторных систем мозга, участвующих в смене функциональных состояний, чем у левшей.

Полученные нами данные о регионарных и амплитудно-частотных особенностях динамики когерентности ЭЭГ, а также характера ее асимметрии у правшей и левшей с учетом сведений о генезе ритмических составляющих ЭЭГ (F.N. Lopez da Silva, et al., 1980) и представлений о вкладе регуляторных систем мозга в изменение межполушарной асимметрии в разных условиях функционирования (Г.Н. Болдырева, с соавт., 1992) позволили нам предложить концепцию, объясняющую принципы формирования межполушарной асимметрии мозга правшей и левшей (Рис.3).

Схема взаимодействия регуляторных систем мозга у правшей и левшей

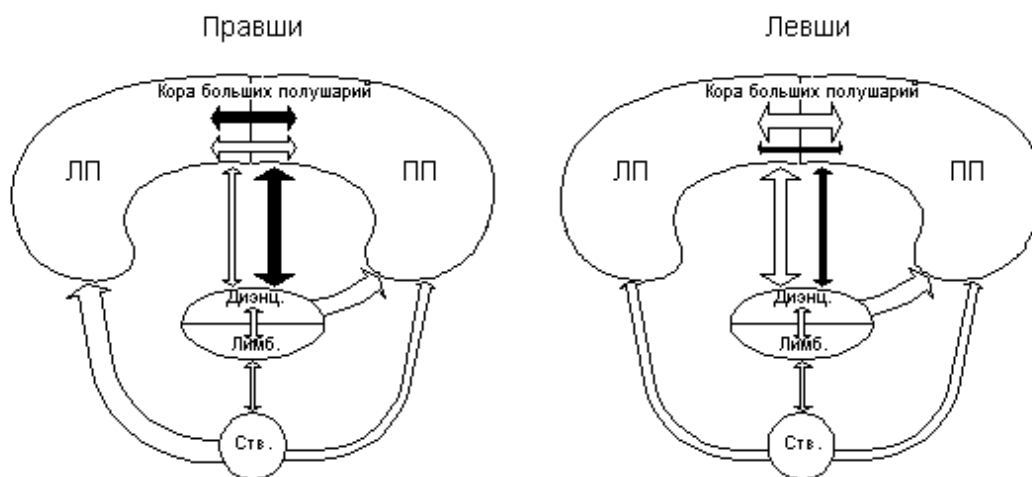


Рис. 3. Схема взаимодействия коры больших полушарий и подкорковых регуляторных систем мозга у правшей и левшей.

Пустые стрелки условно обозначают активирующий, а зачерненные - тормозный характер взаимодействия, их толщина - степень взаимодействия. Сокращения - ств. – стволовые структуры, диэнц. – диэнцефальные структуры, лимб. – лимбические структуры

Можно полагать, что специфика межполушарной асимметрии электрических процессов мозга правшей и левшей наиболее отчетливо проявляется в организации корковых связей, с формированием левополушарной асимметрии у правшей и правополушарной – у левшей. Наряду с этим у правшей в характере взаимодействия полушарий проявляется принцип комплементарности с одновременным взаимоподкрепляющим, а также взаимотормозным взаимодействием, что согласуется с представлениями других авторов (В.Л. Бианки, 1989). Вероятно, именно поэтому при восстановлении больных-правшей с последствиями черепно-мозговой травмы наблюдается волнообразный процесс активации одного из полушарий, сопровождающего ослаблением функционального состояния другого полушария (принцип отрицательной обратной связи), что удлиняет у них процесс восстановления. У левшей, вероятно, взаимотормозные взаимодействия между полушариями проявляются в меньшей степени, а процессы взаимоподкрепляющего взаимодействия являются определяющими (принцип положительной обратной связи). Этими особенностями, а также меньшей специализацией полушарий и локализации функций, можно объяснить более быстрое их восстановление после черепно-мозговой травмы (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, с соавт., 1994).

Другой отличительной особенностью формирования асимметрии биоэлектрической активности мозга правшей и левшей может являться разный характер взаимодействия корковых и подкорковых регуляторных систем мозга, в частности, активирующих систем ствола. О большей функциональной связи левого полушария с активирующими системами ствола у правшей свидетельствуют как клинические (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977), так электрофизиологические данные различных авторов (Е.В. Шарова, с соавт., 1995). Выявленные в настоящем исследовании синфазные изменения когерентности альфа- и бета-диапазонов в левом полушарии при смене функциональных состояний с учетом генеза этих ритмических составляющих ЭЭГ (F.N. Lopez da Silva, et al., 1980), являются дополнительным фактом, подтверждающим высказанное выше положение. В отличие от этого у левшей активирующие системы ствола, вероятно, оказывают на кору больших полушарий более диффузное влияние, с

меньшим проявлением асимметрии, что согласуется с данными нейропсихологических исследований (А.В. Семенович, 1991).

Подкорковые диэнцефальные структуры как у правшей, так и у левшей, имея более тесные связи с правым полушарием, что выявлено в клинических исследованиях (Е.В. Шарова, с соавт., 1995) и подтверждено электрофизиологическими данными (Л.А. Жаворонкова, 1988), способствуют формированию правополушарной асимметрии. В свою очередь диэнцефальные и лимбические структуры также функционально связаны между собой, что демонстрируют клинические наблюдения (Е.В. Шарова, с соавт., 1995). При этом, однако, у правшей в характере взаимодействия корковых и подкорковых (диэнцефальных) структур определяющими являются конкурентные отношения, что находит отражение в реципрокном характере изменения когерентности альфа- и тета-диапазонов инаиболее отчетливо проявляется в зоне корковой проекции диэнцефальных структур. У левшей, вероятно, во взаимоотношениях этих структур преобладает подкрепляющее взаимодействие, что отражается в синфазном изменении описанных выше ритмических составляющих ЭЭГ. Возможно, что такой характер взаимодействия корковых и подкорковых структур у левшей, с учетом более выраженных синхронизирующих влияний правого полушария (доминирующего) на активность всего мозга в целом (Э. Голдберг, Л. Коста, 1995) и больших размеров мозолистого тела (S. F. Witelson, 1985) могут более активно, по сравнению с правшами, способствовать развитию процессов синхронизации, в том числе патологического, эпилептиформного характера. Этим, вероятно, объясняется более частая встречаемость эпилепсии у левшей по сравнению с правшами (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, с соавт., 1994). С другой стороны, эти же особенности организации мозга левшей могут быть основой успешного и плодотворного осуществления ими творческих видов деятельности, что подтверждается высокой численностью левшей среди музыкантов, художников, архитекторов.

Таким образом, можно полагать, что несходный характер межполушарной асимметрии мозга правшей и левшей определяется не только несходством асимметрии корковых структур, но и разным характером их взаимодействием с регуляторными системами мозга. При этом особенности асимметрии мозга левшей не являются зеркальным отражением организации мозга правшей, а представляют собой альтернативный принцип организации мозга, имеющий свои особенности, проявляющиеся в несходном с правшами характере функционирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. Л.: Наука. 1989. 264с.
2. Болдырева Г.Н. и др. Отражение разных уровней регуляции мозговой деятельности в спектрально-когерентных параметрах ЭЭГ.// Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т. 42. В. 3. С. 439-449.
3. Вартамян Г.А., Клементьев Б.И. Химическая симметрия и асимметрия мозга. М: Медицина. 1991. 190с.
4. Голдберг Э, Коста Л. Нейропсихология сегодня. М.: Изд. МГУ. 1995. С.8-14.
5. Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. М.: Медицина. 1977. 359 с.
6. Доброхотова Т.А. , Брагина Н.Н. Левши. М: Книга. 1994. 231с.
7. Жаворонкова Л.А. Оценка динамики функционального состояния мозга больных с черепно-мозговой травмой по параметрам межполушарного взаимодействия. "Проблемы оценки и прогнозирования функционального состояния организма в прикладной физиологии." Фрунзе.: Илим. 1988. С. 215-217.
8. Русинов В.С., Гриндель О. М., Болдырева Г. Н., Вакар Е. М. Биопотенциалы мозга человека (математический анализ). М.: Медицина. 1987. 254 с.
9. Семенович А.В. Межполушарная организация психических процессов у левшей. М.:МГУ. 1991. 95с.
10. Шарова Е.В., Манелис Н.Г., Куликов М.А., Баркляя Д.Б. Влияние стволовых структур на формирование состояния больших полушарий головного мозга человека // Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. №. 5. С. 876-885.
11. Flor-Henry P., Koles Z. EEG characteristics of normal subjects: a comparison of men and women and dextrals and sinistrals.// Res. Commun. Psychol. and Psychiat. Behav. 1982. V.7. №1. P.21-29.
12. Lopez da Silva F.N. et al. Relative contributions of intracortical and thalamo-cortical processes in the generation of alpha-rhythms, revealed by partial coherence analysis.// EEG and clin. Neurophysiol. 1980. V. 50. P.449-511.
13. Nielson T., Abel A. et al. Interhemispheric EEG coherence during sleep and wakefulness in left- and right-handed subjects.// Brain and cognition. 1990. V.4. № 14. P.113-125.
14. Steinmetz H., Volkman J. et al. Anatomical left-right asymmetry of language-related temporal cortex in left- and right-handers.// Ann. Neurol. 1991. V. 23. P. 315-319.
15. Witelson S. F. The brain connections: the corpus callosum is larger in left-handers.// Science. 1985. V. 229. P.665-668.

РАЗЛИЧИЯ ПОЛУШАРИЙ В ОБРАБОТКЕ ЗРИТЕЛЬНОЙ ИНФОРМАЦИИ И ОПОЗНАНИИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВ

Л.И. Леушина, А.А. Невская

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН

Институт раннего вмешательства, Санкт-Петербург

Исследования, проведенные на лицах с расщеплённым мозгом (M.S. Gazzaniga et al., 1965; J. Levy et al., 1972; R.W. Sperry et al., 1979 и др.), когда есть возможность направлять зрительный стимул только в одно из полушарий и вся обработка зрительной информации происходит только в одной половине мозга, показали, что как левое, так и правое полушарие способно узнавать видимые предметы и даже сложные сцены. Левое полушарие при этом может давать вербальный отчёт об увиденном, при стимуляции правого полушария такой ответ невозможен, но человек в состоянии найти и показать предъявленный ему объект, правильно выбрав его среди нескольких альтернатив, или выказать свое отношение к изображаемой сцене. Вместе с тем различия в зрительном восприятии при стимуляции разных полушарий, различия в зрительно-когнитивных нарушениях у больных с односторонними поражениями мозга и результаты многочисленных психофизиологических исследований на здоровых людях – все свидетельствует о том, что левое и правое полушария перерабатывают зрительную информацию и опознают зрительные образы неодинаково (обзоры: Л.И. Леушина с соавт., 1982; А.А. Невская, 1985; А.А. Невская и Л.И. Леушина, 1990].

Зрительная система человека анатомически организована так, что изображения экспонируемые в правой половине поля зрения, проецируются с обоих глаз в зрительную кору левого полушария, а из левой половины поля зрения - в соответствующую область правого полушария. Далее оба полушария могут обмениваться информацией. Исключить этот обмен у здорового человека невозможно, но можно его затруднить, усложнив условия наблюдения, так чтобы человек не мог узнавать предъявляемые стимулы со 100% вероятностью. В этих условиях обычно фиксируется разница в точности ответов (или в их скорости), когда стимул предъявлен слева от точки фиксации или справа от нее. Эти отличия и считают обычно проявлениями различий в работе правого и левого полушарий. Действительно: обмен информацией между полушариями требует дополнительного времени и сопряжен с некоторой потерей информации, поэтому при её дефиците, когда человек вынужден принимать решение по

минимуму информации, увеличивается вероятность, что это решение принято в том полушарии куда прямо был адресован стимул. Отсюда следует, что при стимуляции левого поля зрения (ЛПЗ) более активно проявляет себя правое полушарие, а при стимуляции правого поля зрения (ППЗ) – левое полушарие.

В наших экспериментах, проведённых на здоровых взрослых испытуемых (все – правши), мы предъявляли изображение на короткое время (не более 100-140 мс), и вслед за стимулом следовал маскирующий стимул, чтобы оборвать процесс переработки зрительной информации, переключив зрительную систему на новую задачу. Вместе с тем, мы старались, чтобы условия опыта не создавали трудностей ни для памяти, ни для выбора и организации ответной реакции. Изображения предъявлялись по одиночке. Набор возможных стимулов был обычно известен наблюдателю. Использовался обычно более естественный для человека вербальный ответ: наблюдатель называл предъявленное изображение или записывал на специальном бланке его условное обозначение, но при этом не требовалось отвечать как можно быстрее и в случае сверки испытуемый мог исправить свой ответ.

Более подробно описание всех экспериментов и полученных результатов можно найти в книге А.А. Невской и Л.И. Леушиной (1990).

Для выявления межполушарных различий в переработке зрительной информации были поставлены следующие вопросы:

- 1) Одинаковы ли признаки, используемые в правом и левом полушариях при описании изображений?
- 2) Есть ли межполушарные различия в инвариантном опознании зрительных образов?
- 3) Есть ли различия в пространственно-частотном или гармоническом описании изображений в правом и левом полушариях?

На основании экспериментальных данных, полученных при исследовании этих проблем, предлагаются некоторые гипотезы относительно того, как организован процесс обработки зрительной информации и опознание зрительных образов в разных полушариях.

Признаки, используемые для описания изображений

в левом и правом полушариях.

Если два полушария, описывая одни и те же изображения, выделяют в них неодинаковые признаки, то ошибки смешивания изображений могут быть неодинаковы, когда стимулы экспонируются в ЛПЗ и ППЗ. Были проанализированы систематические ошибки смешивания фигур в условиях кратковременного их предъявления в ЛПЗ и ППЗ.

Наблюдатель выучивал небольшой набор изображений, например – 4 бессмысленных криволинейных фигуры, такие, как показаны на рис. 1.

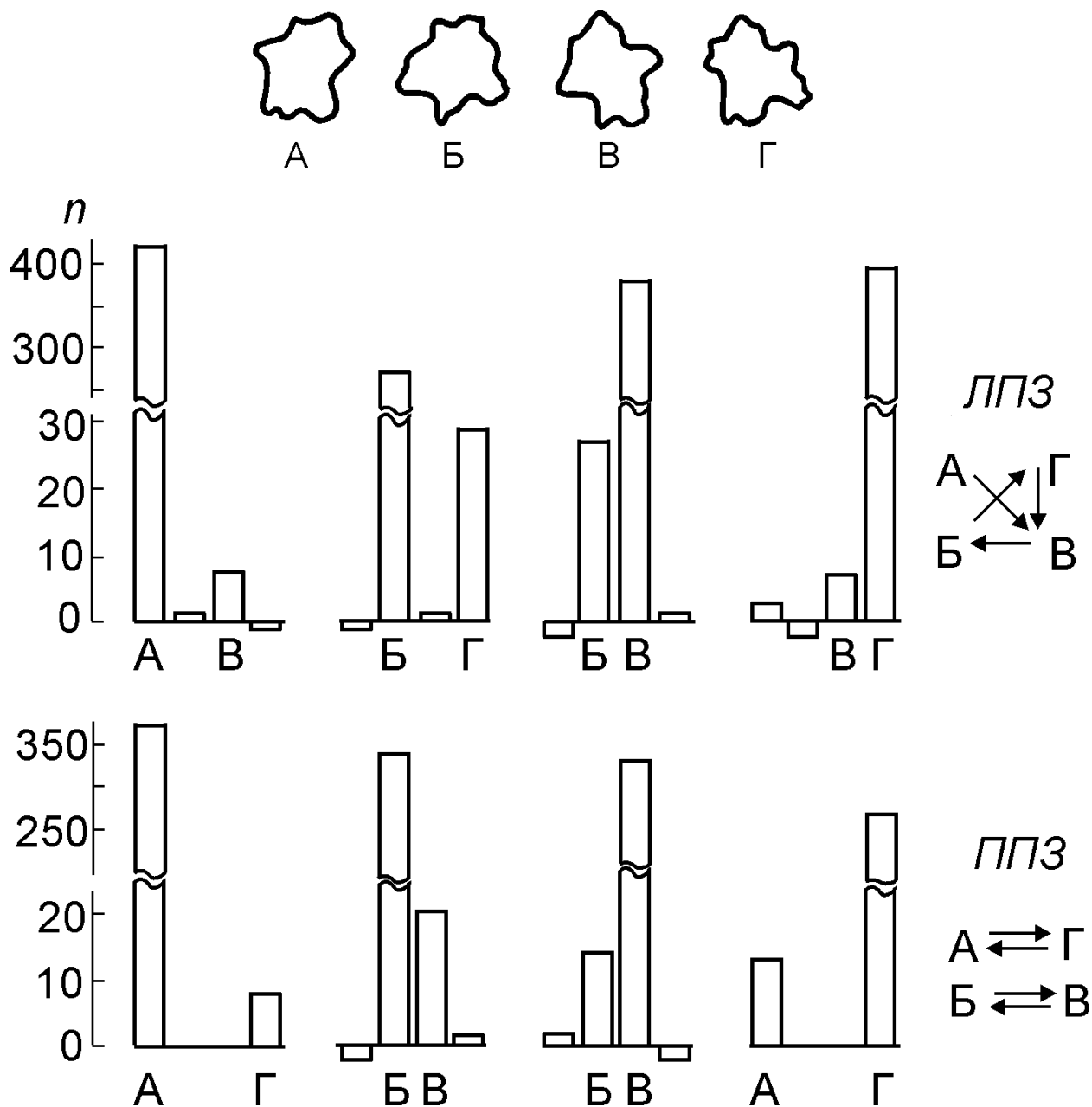


Рис. 1. Распределение неслучайных (обусловленных стимулом) ответов о форме изображений, предъявленных в ЛПЗ и ППЗ.

Вверху – стимулы и их условные обозначения; n – число неслучайных ответов разных классов (А, Б, В, Г) о каждом из стимулов (отрицательные значения обусловлены статистической погрешностью при разложении экспериментальных матриц). Справа - схемы систематических ошибок для ЛПЗ и ППЗ (стрелки указывают, с каким изображением смешивается стимул. Испытуемый АН.

Эти фигуры предъявлялись многократно (от 800 и до 3000 проб у разных наблюдателей) в случайном порядке и с равными вероятностями в ЛПЗ и ППЗ. Длительности предъявления подбирали индивидуально для каждого испытуемого в диапазоне от времени, когда опознание было почти безошибочным до времени при котором вероятность правильных ответов снижалась почти до случайного уровня. Поскольку ответы «не знаю» были запрещены, наблюдатель был вынужден хотя бы иногда отвечать наугад. Поэтому, полученную в экспериментах матрицу ответов можно рассматривать как сумму двух матриц: матрицы случайных ответов (среди них могли быть и ответы случайно оказавшиеся правильными), и матрицы ответов, обусловленных стимулом. Метод разделения экспериментальной матрицы на две составляющих и техника расчётов, описаны в наших работах (Л.И. Леушина, А.А. Невская, 1978; 1990). Рассчитывали по всем клеткам матрицы максимально возможное число случайных ответов, но так чтобы это число нигде не превышало числа ответов данной категории, полученных в эксперименте (с точностью до некоторой погрешности, не превышающей по всей матрице 95% доверительного уровня). Вычитая из экспериментальной матрицы максимально возможную матрицу случайных ответов, получили матрицу ответов, обусловленных предъявленным стимулом.

Пример распределения только этих неслучайных ответов, приведен на рис. 1. для предъявления изображений в ЛПЗ и ППЗ. Как видно, среди неслучайных ответов значительную часть составляют правильные ответы, но присутствуют также и некоторые типы ошибок, число которых значительно превышает вероятность случайного их появления. Эти систематические ошибки возникают, очевидно, в случаях когда наблюдатель получил некоторую информацию о стимуле, но её оказалось недостаточно для выбора правильного ответа и человек называет близкое, похожее изображение. Эти систематические ошибки оказались различны при предъявлении изображений в ЛПЗ и ППЗ.

В таблице 1 суммированы данные о систематических ошибках у 11 наблюдателей, работавших с набором из 4 фигур, показанных на рис. 1 или с зеркальными вариантами этих же фигур.

Таблица 1

Систематические ошибки смешивания стимулов

ИСПЫТУЕМЫЕ	АЛФАВИТ ИЗОБРАЖЕНИЙ	СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОШИБКИ	
		Левое полушарие	Правое полушарие

М.П.	4Ф $\not\approx$ 3Р	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow A$
	4Ф $\not\approx$ 1Р	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow A$
И.А.	4Ф $\not\approx$ 4Р, норм+зерк.	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$B \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow A$
	4Ф $\not\approx$ 4Р	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow B$
А.Н.	4Ф $\not\approx$ 1Р	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow B$
	4Ф $\not\approx$ 4Р, норм+зерк.	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$\Gamma \rightarrow A \rightarrow B \rightarrow B$
Е.П.	4Ф $\not\approx$ 4Р, зеркальн.	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow A$
А.К.	4Ф $\not\approx$ 4Р, зеркальн.	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$?
В.Я.	4Ф $\not\approx$ 4Р, зеркальн.	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$B \Leftrightarrow A \rightarrow B \rightarrow \Gamma$
К.Я.	4Ф $\not\approx$ 4Р	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$	$A \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow B \rightarrow A$
П.Ф.	4Ф $\not\approx$ 4Р	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow A$	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$
Н.А.	4Ф $\not\approx$ 4Р	$A \rightarrow B \rightarrow \Gamma \rightarrow B$	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$
И.Ч.	4Ф $\not\approx$ 1Р, зеркальн.	$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma$	$A \Leftrightarrow \Gamma$ $B \Leftrightarrow B$

Выявлено следующее: 1) При предъявлении стимулов в ППЗ, когда они адресованы левому полушарию, у большинства наблюдателей (у 8 из 11) систематические ошибки оказались взаимно симметричны (например, фигуру «Б» наблюдатели постоянно смешивали с «В» и обратно: фигуру «В» они смешивали с «Б») При экспозиции тех же стимулов в ЛПЗ ошибки были несимметричны (например, фигура «Б» часто принималась за «Г», но не было ошибок противоположного направления). 2). Такой характер ошибок был выявлен независимо от условий эксперимента (моно- или бинокулярное наблюдение, вербальный ответ или показ на ответной карте, предъявление одного стандартного размера или же каждая из форм могла предъявляться в 3 или 4 вариантах разных размеров). 3). У 3 наблюдателей из 11 был получен прямо противоположный результат: взаимно симметричные систематические ошибки наблюдались при работе их правого, но не левого полушария. Заметим, что, если наблюдатели этой группы участвовали в других сериях экспериментов по межполушарной асимметрии, они также демонстрировали результаты прямо противоположные данным большинства испытуемых. 4). Взаимно-симметричные ошибки, характерные для левого полушария большинства наблюдателей оказались идентичны у всех 11 испытуемых:

смешивались попарно фигуры «А» и «Г», «Б» и «В». Для другого полушария систематические ошибки, выявляемые у разных испытуемых оказались неодинаковы.

Сходные результаты были получены при опознании набора простых геометрических фигур и при опознании текстур: в одном полушарии (чаще – левом) среди систематических ошибок преобладали взаимно-симметричные и одинаковые у разных лиц, в другом полушарии такой симметрии не наблюдалось, и ошибки были различны у разных лиц.

Наличие двух типов систематических ошибок – стандартных и взаимно-симметричных в одном полушарии, варьирующих и несимметричных в другом - показал, что системы описания изображений в левом и правом полушариях организованы по-разному. Наличие взаимно-симметричных ошибок, очевидно, свидетельствует о том, что пара часто смешиваемых друг с другом фигур воспринимаются как похожие, их описания близки. Эта близость может быть представлена как расстояние в пространстве описаний. Следовательно, в этом случае можно говорить о существовании метрического пространства описания изображений и это пространство организовано одинаково у разных наблюдателей. В случае несимметричных ошибок (характерных чаще для правого полушария) представления о близости описаний различных изображений и о метрическом пространстве их описаний неприложимы. Можно думать, что каждое изображение из выученного набора описывается само по себе, вне связи с описаниями других изображений. Несимметричные ошибки различны у разных лиц, они могут быть неодинаковы и у одного и того же наблюдателя при опознании формы изображений, варьирующих по размеру, местоположению или по ориентации. Это свидетельствует о том, что зрительная система правого полушария может давать много разных описаний одного и того же объекта.

Представляется целесообразным рассмотреть выявленные различия между полушариями с точки зрения теории опознающих систем. Среди специалистов, разрабатывающих технические опознающие устройства существуют два основных подхода: дискриминантный (или классификационный метод) и структурный (структурно-лингвистический) (Е. Hunt, 1978; К. Fu, 1977; В.Д. Глезер, 1966, 1985).

При дискриминантном методе каждое изображение описывается большим набором признаков и представляется как точка в многомерном пространстве описаний. Предполагается, что все изображения, принадлежащие одному объекту, получают сходные описания и образуют компактную группу близлежащих точек в пространстве описаний (это условие выполняется, если признаки, составляющие оси этого пространства инвариантны к местоположению изображения, масштабным и другим

преобразованиям). Задача обучения в этом случае состоит в установлении границы (гиперповерхности), разделяющей разные классы изображений - разные зрительные образы. Таков, например, принцип работы перцептрона – первой модели обучаемого распознающего устройства.

При структурном подходе изображение членится на составляющие его элементы и определяется как эти элементы расположены друг относительно друга. Задача обучения – определение правил, какие элементы могут или должны обязательно присутствовать во всех изображениях определенного зрительного образа, и по каким правилам эти элементы сочетаются один с другим. Для всякой задачи по распознаванию формируется специализированный «язык» описания изображений. Обозначения элементов можно уподобить словарю, а правила их сочленения – грамматике. Как в языке одно и то же явление может быть описано с использованием разных слов и разных грамматических конструкций, так и структурное описание как отдельных изображений, так и целых классов зрительных образов оказывается многообразным и гибким.

Возникло предположение, что мозг использует одновременно оба метода опознавания зрительных образов, но они реализуются в разных полушариях: дискриминантный метод – преимущественно в левом полушарии, структурный - в правом.

Для экспериментальной проверки этого предположения мы постарались определить, что запоминают разные полушария, когда человек выучивает какой-то набор зрительных образов. Если опознание происходит по структурному методу, человек должен запоминать структуры тех образцов, которые давались ему при обучении, чтобы на основе конкретных описаний выработать общее правило построения зрительных образов. Если используется дискриминантный метод, не нужно помнить конкретные образцы, достаточно хранить в памяти сведения о положении границы, разделяющей зрительные образы друг от друга. Для экспериментов были использованы бессмысленные контурные фигуры и на их основе были построены ряды с постепенными переходами от одной фигуры к другой. Предварительная проверка показала, что эти ряды воспринимаются действительно как упорядоченные с плавными и достаточно равномерными переходами.

Испытуемые выучивали только 4 эталонные фигуры, а затем при краткой экспозиции им предъявляли в случайном порядке все стимулы трёх переходных рядов. Поскольку человек не знал о возможности предъявления измененных фигур, он относил каждый стимул к одному из известных ему эталонов.

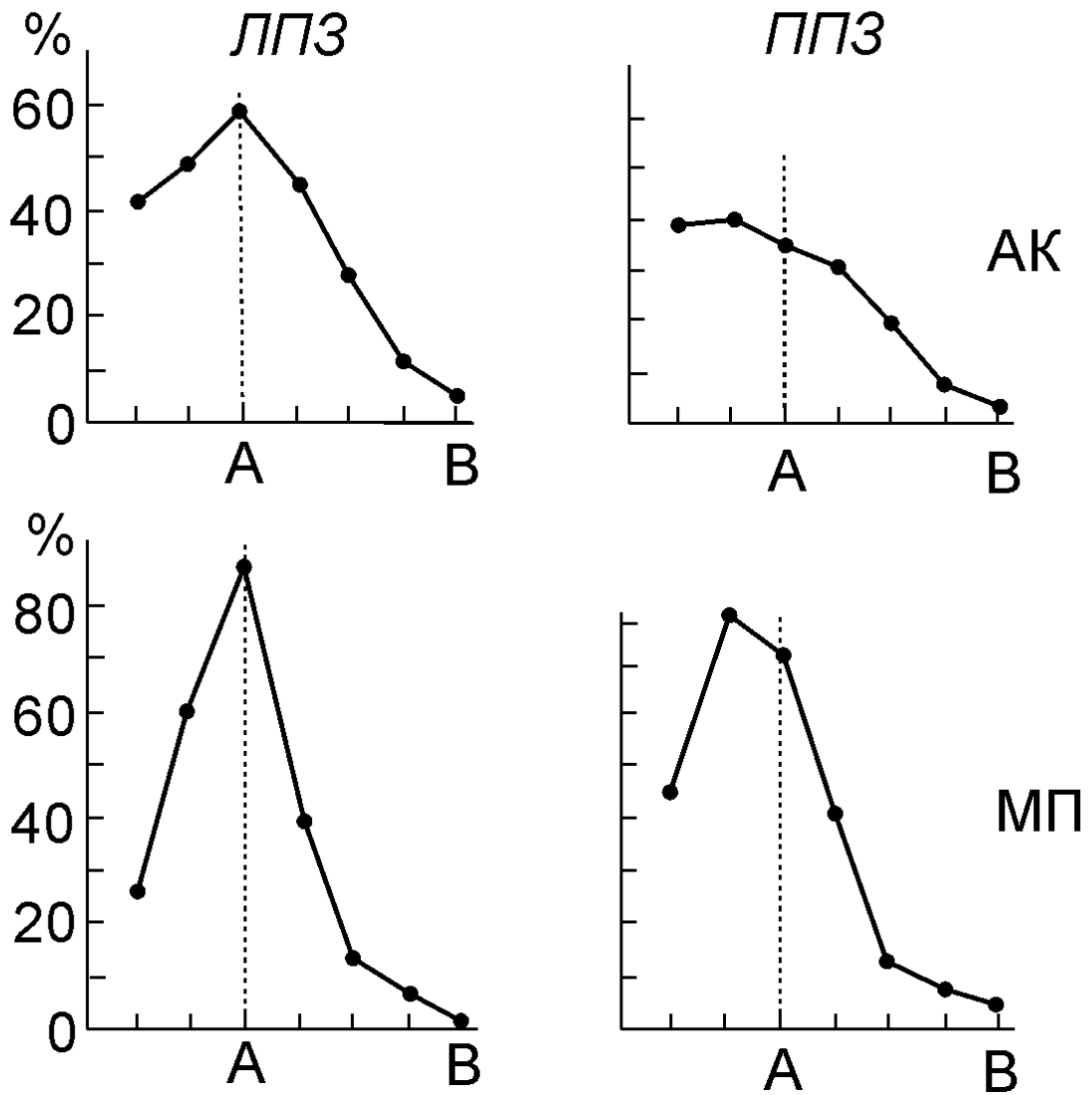
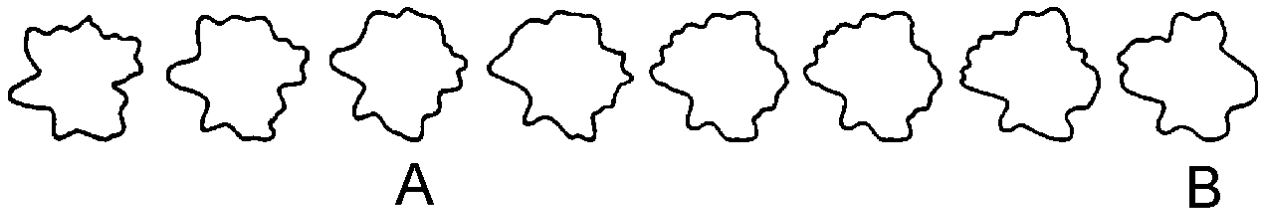


Рис. 2. Классификация фигур переходного ряда при выучивании эталонов А и В (усредненные данные для трех переходных рядов) в ЛПЗ и ППЗ.

Вверху – образец переходного ряда и положение в нем эталонных (выученных) стимулов. На графиках: по оси абсцисс – положение стимулов в переходном ряду, по оси ординат – процент ответов категории А. Испытуемые АК и МП.

На рис. 2 показан образец одного из переходных рядов, положение в нем выученных эталонов «А» и «Б» и результаты классификации всех переходных фигур при предъявлении их в ЛПЗ И ППЗ для двух

наблюдателей. Для ЛПЗ, т.е. для правого полушария, максимальный процент правильных ответов категории «А» пришелся точно на эталонное изображение, любое отклонение стимула от выученного эталона ухудшало опознание. Но при экспозиции тех же изображений в ППЗ максимум правильных ответов категории «А» оказался смещён на 1-2 ступени в направлении от границы с другими эталонами, т.е. измененные фигуры узнавались левым полушарием даже лучше, чем выученные эталоны. Противоположный результат был зарегистрирован у наблюдателя П.Ф., который и в предыдущей серии экспериментов показал инверсную специализацию полушарий в обработке зрительной информации.

Таким образом, два полушария используют неодинаковые признаки при опознании. Правое полушарие хранит в памяти характеристики конкретных изображений, вырабатывая свой специфический «язык» для их описания. В левом полушарии формируется единое метрическое пространство описания изображений (одинаковое у разных лиц), и запоминаются лишь границы между областями этого пространства, которые соответствуют разным классам зрительных образов.

Очень похожие результаты были получены в исследовании Марсолек (С.К. Marsolec, 1995). В его экспериментах испытуемые заучивали 8 классов бессмысленных фигур, составленных соединениями или пересечениями нескольких прямолинейных отрезков; при обучении каждый класс был представлен 4 образцами, немного отличающимися друг от друга. Затем испытуемым предлагали классифицировать заученные фигуры, ранее не предъявлявшиеся прототипы этих фигур и новые, тоже ранее не предъявлявшиеся отклонения от тех же прототипов. Прототипы и новые варианты классифицировались более эффективно, если они предъявлялись в ППЗ, т.е. левому полушарию. Автор пришел к выводу, что в правом полушарии запоминаются конкретные изображения со всеми их деталями, но в левом полушарии функционирует относительно независимая система, которая формирует и хранит в памяти абстрактные зрительные образы.

Особенности инвариантного описания изображения

в левом и правом полушариях.

Существуют разные точки зрения относительно физиологических механизмов, обеспечивающих возможность инвариантного опознания видимых предметов при изменении положения их изображений на сетчатке,

размера, ориентации, яркости. Более традиционным является представление, что зрительная система описывает объект конкретно, со всеми его особенностями, и лишь затем в процессе обучения на более высоких уровнях мозга формируется обобщение разных вариантов одного объекта (D.O. Hebb, 1949). Предполагается, что инвариантность обеспечивается мозговыми механизмами более высокого уровня, чем зрительная система. Согласно другой точке зрения в самой зрительной системе заложены механизмы, позволяющие описывать форму (а для большинства предметов именно форма является наиболее существенным и наиболее постоянным из воспринимаемых зрением свойств) инвариантно к местоположения, размеру, яркости и другим преобразованиям на сетчатке. Зрительный образ, с этой точки зрения, представляет собой обобщенное, лишённое конкретности описание формы видимого предмета. Но одновременно в зрительной системе существуют параллельные каналы, по которым передаются сведения о положении, размере и других особенностях видимого объекта (В.Д. Глезер, 1966; Л.И. Леушина, 1978; В.Д. Глезер с соавт., 1992). Многочисленные экспериментальные исследования свидетельствуют о том, что в зрительной системе реализуются оба рода описаний видимых объектов: абстрагированное, инвариантное к ряду преобразований описание формы объекта с параллельным независимым описанием других свойств изображения и единое полное конкретное описание изображения, в котором информация обо всех его свойствах неразделима. Задачей данного раздела исследований было выяснить, существуют ли межполушарные различия в инвариантности на уровне зрительного описания изображений, и как представлены два рода описаний (абстрагированное, инвариантное описание формы с наличием параллельных каналов для оценки других свойств и единое полное описание) – в разных полушариях.

Один из методов экспериментального исследования межполушарных различий в инвариантности состоял в следующем: наблюдателям предъявляли стимулы, варьирующие по двум параметрам, например, по форме и положению в поле зрения или по форме и размеру, и требовалось одновременное опознание обоих свойств предъявленного стимула. Мы исходили из следующей гипотезы: если в зрительной системе действуют механизмы инвариантного описания формы и есть отдельные каналы для обработки информации о форме, о местоположении стимула, о его размере и т.д., то оценка всех этих свойств производится независимо друг от друга, и тогда вероятность правильного опознания одного из этих свойств не должна зависеть от того правильно или неправильно опознано другое свойство. В случае единого полного описания изображения все его свойства взаимосвязаны, и тогда вероятность правильного опознания любого из них должна существенно зависеть от того, верно или неверно оценено другое свойство.

Для примера в таблице 2 представлены результаты одного эксперимента.

Опознавание формы фигур в ЛПЗ и ППЗ в случаях неверно

оцененного местоположения стимулов.

Испытуемая Н.М. Опыты 1- 6 (Изображения предъявлены по 780 раз в каждое поле зрения.

За всю серию форма опознана правильно 605 раз

в ЛПЗ и 565 раз в ППЗ. Местоположение

оценено неверно 194 раза в ЛПЗ и 314 раз в

ППЗ).

ЛПЗ $\chi^2 = 0,06$ $\nu=1$; $P>0,8$

Ответ	квадрат	звезда	Всего
Стимул			стимулов
Квадрат	39	24	63
Звезда	77	54	131
Всего	116	78	194
ответов			

ППЗ $\chi^2 = 11,73$ $\nu=1$; $P<0,001$

Ответ	квадрат	звезда	Всего
Стимул			стимулов
Квадрат	111	59	170
Звезда	63	81	144
Всего	174	140	314
ответов			

Набор стимулов состоял из 2 фигур размером около 1° , и каждая из них могла появиться в одном из четырёх мест поля зрения в 3° от точки фиксации. Длительность предъявления подбирали так, чтобы обеспечить уровень правильных ответов около 60-70%. Анализировали ответы о форме изображения только в случаях неверной оценки его местоположения. Казалось бы - если человек грубо ошибся в месте предъявления стимула (например, фигура была предъявлена справа вверху, а человек ответил, что она была слева внизу), - как он может узнать форму фигуры? Однако проверка по методу χ -квадрат показала, что для ЛПЗ ответы о форме, действительно, случайны, но для ППЗ предположение о случайности ответов о форме отвергается с высокой степенью достоверности. Таким образом, когда стимул адресован левому полушарию форма его может быть опознана даже в случаях неверной оценки его местоположения, в другом поле – только в случаях правильной его оценки. У большинства испытуемых (у 7 человек) инвариантное распознавание формы осуществлялось в ППЗ, т.е. в левом полушарии, у двоих – в ЛПЗ, т.е. в правом полушарии, у одного наблюдателя инвариантное опознание было возможно при предъявлении стимулов в обоих полях зрения. Отметим, что условия наблюдения (число и сложность опознаваемых форм, число возможных местоположений стимулов, моно- или бинокулярное наблюдение) не отразились на результатах.

Другой пример: набор стимулов состоял из 4 форм (бессмысленные криволинейные фигуры), и каждая из них могла быть предъявлена в одном из четырёх размеров – в диапазоне от 4° до 8° . Изображения предъявляли по одному в случайном порядке и с равной вероятностью в ЛПЗ и в ППЗ. Наблюдатель должен был опознавать и форму и размер изображений. Чтобы исключить влияние несимметричного положения контуров фигуры в ЛПЗ и ППЗ по отношению к точке фиксации, чередовали серии с предъявлением фигур одной ориентации и их зеркальных вариантов, повернутых вокруг вертикальной оси, результаты этих серий суммировали. Длительности предъявления стимулов подбирали индивидуально так, чтобы для каждого наблюдателя иметь 5-7 разных длительностей в диапазоне от почти безошибочного опознания до уровня случайного гадания.

Результаты одного наблюдателя (В.Г.) представлены на рис. 3.

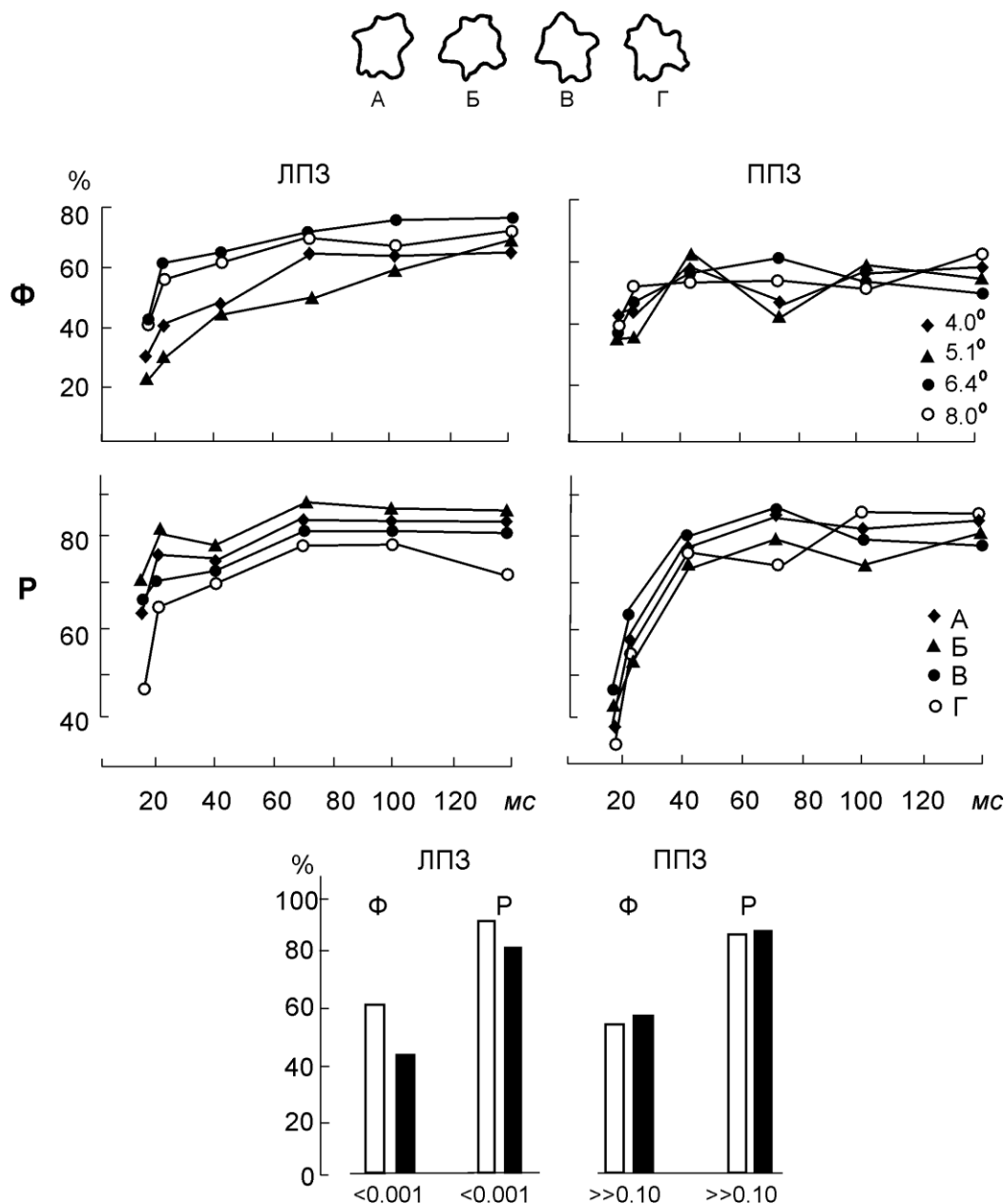


Рис. 3. Одновременное опознание формы изображений (Ф) и их размера (Р) в ЛПЗ и ППЗ.

Вверху – примеры изображений и их условные обозначения. На графиках – временные характеристики опознания формы для разных размеров изображений (4° - 8°) и опознания размера для изображений разных форм (А – Г). По оси абсцисс – длительность предъявления стимулов, по оси ординат – процент правильных ответов. Столбики внизу – усредненные по всем длительностям предъявления вероятности правильного опознания формы (Ф) и размера (Р) в случаях правильно опознанного второго свойства (светлые столбики) и в случаях ошибок в опознании второго свойства (темные столбики). Цифры под столбиками – вероятность отсутствия различий между этими случаями.

Видно, что размер изображений, предъявляемых в ППЗ (т.е. левому полушарию) не оказывал никакого влияния на опознание формы: кривые

вероятности опознания формы для всех размеров идут вместе. Но при тех же условиях для ЛПЗ (т.е. для правого полушария) выявляется зависимость опознания формы от размера: кривые опознания формы при разных размерах упорядочены, и можно оценить, при каком размере изображения его форма опознаётся лучше, при каком - хуже. Такая же закономерность выявлена и для оценки размера изображений разных форм: в ППЗ никакие вариации формы не оказывают влияния на оценку размера, но в ЛПЗ вероятности оценки размера оказываются неодинаковы для разных фигур. Если сравнить вероятности правильной оценки любого из этих свойств в случаях, когда другое свойство оценено правильно или ошибочно, то для ППЗ (для левого полушария) не выявляется никакого влияния опознания одного свойства на другое, но в ЛПЗ (в правом полушарии) существует положительная корреляция: форма опознаётся лучше, когда размер оценен правильно, а размер оценивается лучше при правильно опознанной форме. Можно сделать заключение, что для левого полушария данного наблюдателя характерны инвариантное к масштабным преобразованиям описание формы при наличии отдельных каналов для опознания формы и размера, но в правом его полушарии осуществляется полное конкретное описание изображения без деления на каналы.

Такой результат получился у 10 из 13 обследованных наблюдателей: у 3 человек была отмечена инверсная специализация полушарий (инвариантное описание формы и независимые каналы в правом полушарии, единое полное описание изображений – в левом) .

Различия между двумя полушариями в инвариантности четко выявляются в первые опытные дни. При продолжительном исследовании, особенно если от испытуемых требуется ответ только о форме изображения, игнорируя вариации его размера, картина может меняться: форма изображения постепенно начинает опознаваться независимо от размера в обоих полях зрения. Следовательно, инвариантное по отношению к размеру описание формы может сформироваться вторично под влиянием тренировки в исходно неинвариантном полушарии. Скорость формирования вторичной инвариантности очень различна у разных лиц: иногда она начинает проявляться уже после 3-5 дней исследования, но у некоторых испытуемых зависимость опознания формы от размера изображения в одном поле зрения сохранялась ещё и после двадцати опытных дней. Вторичная инвариантность может быть разрушена, если потребовать от испытуемого отвечать не только о форме, но и о размере предъявленного изображения.

Формирование вторичной инвариантности в исходно неинвариантном полушарии мы наблюдали также у некоторых (но не у всех) испытуемых, опознававших форму изображения при вариациях его местоположения (от испытуемых требовался отчёт об обоих этих свойствах стимула). Так наблюдатель Н.М. (результаты первых 6 опытах с ней приведены в табл. 2) постепенно научилась узнавать форму изображений в случаях ошибочной оценки их местоположения не только в ППЗ, но и в ЛПЗ. Для этого ей потребовалось около 4000 предъявлений. После длительной тренировки

инвариантное, независимое от местоположения опознание формы (а также и оценка местоположения стимула независимо от его формы) в ЛПЗ, т.е. в правом полушарии, стали даже лучше, чем в исходно инвариантном левом полушарии (рис. 4). Но тренировка мало повлияла на успешность работы левого полушария.

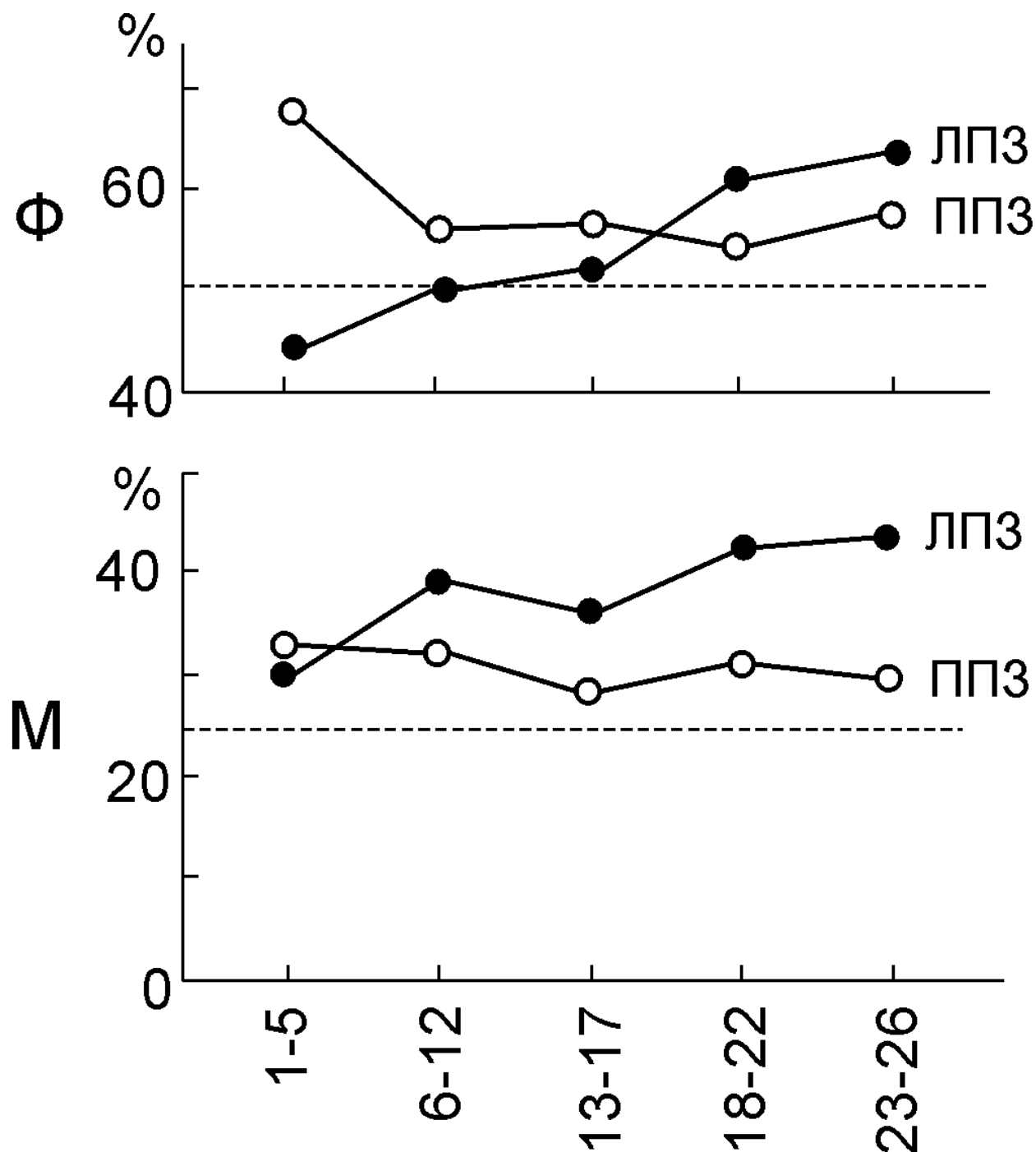


Рис. 4. Тренировка опознания формы (Φ) и местоположения (M) геометрических фигур в ЛПЗ и ППЗ.

Φ – опознание формы фигур в случаях неверно оцененного их местоположения (каждая точка – результат 200-350 проб); M – опознание местоположения фигуры в случаях неверно опознанной ее формы (каждая

точка – результат 100-250 проб). По оси абсцисс – дни тренировки; по оси ординат – процент правильных ответов. Штриховые линии, параллельные оси абсцисс – уровень случайного гадания. Испытуемый НМ.

Формирование при обучении и тренировке вторичной инвариантности удалось хорошо проследить в серии экспериментов по опознанию формы фигур при изменении их ориентации.

В этих экспериментах наблюдатели не были знакомы с набором предъявляемых изображений. Незнакомая бессмысленная криволинейная фигура появлялась на короткое время в ЛПЗ или ППЗ, сопровождаясь маскирующим стимулом. Спустя 0.5 с на экране появлялась ответная карта с четырьмя фигурами на ней. Одна из них по форме точно соответствовала тестовой фигуре, но могла отличаться от неё по ориентации – поворотом на любой угол от 0° до 180° как по, так и против часовой стрелки. Три другие фигуры на ответной карте отличались от тестовой фигуры по форме, но имели одинаковый с ней какой-то фрагмент контура. Задача наблюдателя была найти на ответной карте фигуру идентичную по форме тестовой, и записать её номер; ответа об ориентации фигур не требовалось. Принимались меры, чтобы, чтобы наблюдатели не могли выучить тестовые фигуры или последовательность их предъявления. Для этого использовался достаточно большой набор стимулов – 16 тестовых фигур разной формы, и в течении дневного опыта каждая из них предъявлялась в 8 различных ориентациях, повторяясь только по одному разу в ЛПЗ и ППЗ. Таким образом за один опыт в каждом поле зрения демонстрировались по 128 неповторяющихся стимулов; ответные карты также постоянно менялись.

Исследование было проведено на 32 испытуемых, все взрослые здоровые люди с нормальным или коррегированным до нормы зрением, все правши. 24 человека были «наивными» наблюдателями, никогда ранее не участвовавшими в подобных экспериментах и не знавшие их цели. 8 человек, составляющих контрольную группу, участвовали ранее в различных экспериментах по межполушарной асимметрии при зрительном опознании, и для каждого из этих наблюдателей было известно, какое его полушарие обладает исходной инвариантностью к местоположению стимула или масштабным его преобразованиям.

Четкие различия по вероятности правильного опознания формы повернутых фигур при экспозиции их в ЛПЗ и ППЗ были выявлены у 29 наблюдателей из 32. Большинство – 23 человека, в том числе все 7 наблюдателей из контрольной группы, у которых первично инвариантным по данным предшествующих исследований было их левое полушарие, давали более высокий процент правильного опознания формы, когда стимулы предъявлялись в ППЗ, хотя в первый опытный день этот процент ни у кого не превышал 50%. При предъявлении тех же стимулов в ЛПЗ процент правильных ответов о форме повернутых фигур в первый опытный день у 18

испытуемых не отличался значимо от вероятности случайного угадывания (25%) .

Таким образом, у большинства наблюдателей инвариантное опознание формы фигур при изменениях их ориентации обеспечивается в первые опытные дни работой механизмов левого полушария. Правое полушарие в это время или совсем не узнаёт формы повернутых фигур, или делает это весьма плохо. Противоположные результаты мы получили у 6 лиц, включая одного наблюдателя из контрольной группы с первично инвариантным правым полушарием.

Тренировка – а с каждым испытуемым опыты повторялись от 8 до 21 раза – оказывала неодинаковое влияние на опознание повернутых фигур, адресованных в разные полушария.

У всех наблюдателей с первично инвариантным левым полушарием тренировка сравнительно мало влияла на работу этого полушария, но от опыта к опыту увеличивался процент правильных ответов для стимулов в ЛПЗ, т.е. существенно возрастали возможности правого полушария узнавать форму повернутых фигур, и постепенно именно правое полушарие стало ведущим, преобладающим в решении данной задачи (рис. 5, а, в, г).

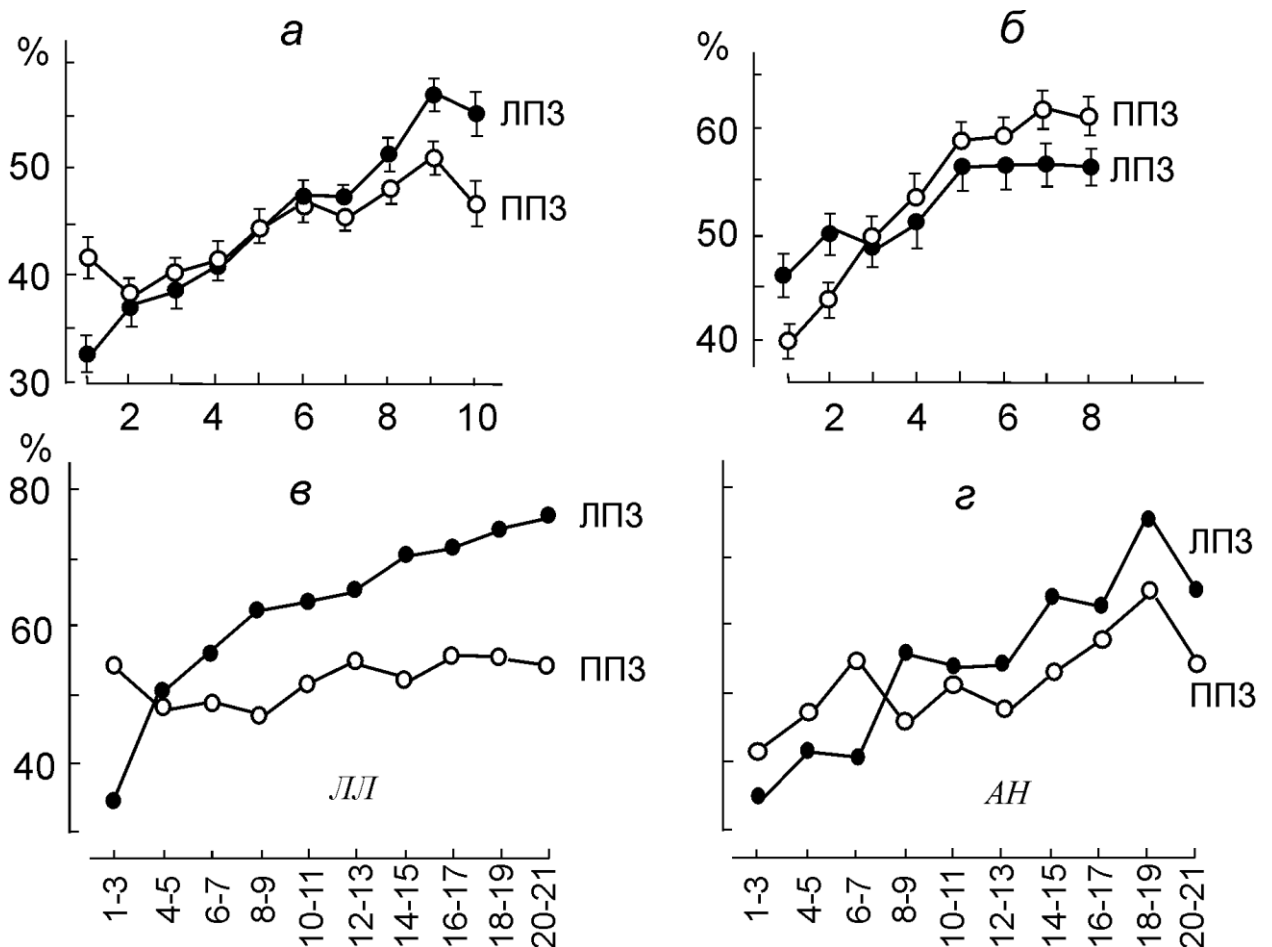


Рис. 5. Тренировка опознания повернутых изображений, предъявляемых в ЛПЗ и ППЗ; суммарные данные для всех углов поворотов фигур.

a – усредненные результаты двенадцати «наивных» испытуемых с левым первично инвариантным полушарием; *b* - усредненные результаты трех испытуемых с правым первично инвариантным полушарием; *в*, *г* – индивидуальные результаты длительной тренировки двух испытуемых из контрольной группы (ЛЛ и АН) с левым первично инвариантным полушарием. По оси абсцисс – дни тренировки; по оси ординат – процент правильных ответов.

У лиц с инверсной специализацией полушарий тренировка, напротив, резко улучшала опознание повернутых изображений в ППЗ, и преимущество в опознании переходило от правого полушария к левому (рис. 5, *б*) Скорость выработки вторичной инвариантности сильно различалась у разных испытуемых. Можно думать, что у некоторых особенно быстро тренирующихся наблюдателей мы просто не успевали замечать перехода преимущества от одного полушария к другому и из-за этого результаты их трактовались как неясные, неопределенные.

Итак, инвариантное к изменениям ориентации опознание изображений возможно в обоих полушариях, но в первично инвариантном полушарии для этого существуют готовые механизмы, а в исходно неинвариантном полушарии такие механизмы начинают работать лишь после обучения и тренировки. И эти вновь сформировавшиеся механизмы обеспечивают опознание повернутых фигур на более высоком уровне, чем механизмы первичной инвариантности. Однако, встаёт вопрос: как может происходить обучение в условиях когда наблюдатель не получает информации относительно того правилен или ошибочен был его ответ о форме повернутого изображения? Можно думать, что в роли учителя здесь выступает первично инвариантное полушарие, где есть, хотя и несовершенные, но всё же готовые механизмы инвариантности.

Подводя итог всем исследованиям инвариантного опознания в левом и правом полушариях, мы можем отметить следующее. Обнаружены два типа инвариантности, связанные с разными полушариями. Исходная или первичная инвариантность мало зависит от обучения и тренировки. Можно думать, что механизмы, её обеспечивающие, являются врождёнными, генетически заданными. Вторичная инвариантность возникает только после обучения наблюдателя решению определённой задачи. Наличие разных типов инвариантности установлено не только у человека, но и у животных. На кошках при удалении левого или правого полушария было показано, что инвариантность к изменениям фигур по размеру и ориентации существует исходно в их левом полушарии, а в правом полушарии она может вырабатываться при обучении (Н.В. Праздникова с соавт., 1997).

У большинства людей (75 – 80%) первичная инвариантность тоже связана с работой левого полушария, а вторичная – правого. Однако, примерно у 20% наблюдателей отмечена инверсия в специализации полушарий, эта инверсия не связана с моторным левшеством, - все наши испытуемые были правшами.

Характер специализации полушарий не изменялся со временем, он оказался одинаков при опознании изображений, варьирующих по местоположению, размеру или ориентации. Можно отметить также жесткую корреляцию между типом инвариантности и характером ошибок смешивания фигур: для полушария с первичной инвариантностью были типичны взаимно-симметричные стандартные ошибки, и, по нашим предположениям, именно это полушарие использует дискриминантный метод опознания зрительных образов.

Исходно инвариантное описание изображений существует, по-видимому, только для немногих, наиболее простых, но и наиболее часто встречающихся преобразований как вариации по местоположению и размеру. Изменения ориентации изображений - повороты более чем на 30° уже сильно снижают вероятность правильного опознания их формы с помощью механизмов первичной инвариантности. Вторичная инвариантность, по-видимому, может быть сформирована и для более сложных преобразований. Например, на больных с расщеплённым мозгом показано, что в левом полушарии обобщаются только варианты изображений с линейными преобразованиями, в то время как в правом полушарии возможны обобщения при линейных, аффинных, проективных и топологических преобразованиях (L. Franco, R.W. Sperry, 1977). Возможно, что превосходство правого полушария в опознании индивидуальных лиц или букв рукописного шрифта (M.P. Bryden, F. Allard, 1976) связано с тем, что форма этих объектов не является жесткой, т.е. мы имеем дело с более сложными формами вариабельности. Некоторые клиницисты отмечали при зрительных агнозиях различия в опознании больными живых и неживых объектов, причем узнавание первых сильнее нарушалось при дефектах правого полушария (H. Hecaen, 1969).

Гипотезы о нейрофизиологических механизмах, обеспечивающих врожденную инвариантность, предложены В.Д. Глезером (В.Д. Глезер, 1993, V.D. Glezer, 1995). Они основаны на пространственно-частотном описании изображений и модульной организации зрительной коры. Мы рассмотрим их в следующем разделе. Формирование вторичной инвариантности можно объяснить на основе представлений Хэбба (D.O. Hebb, 1949): при показе различных вариантов одного объекта первоначально все они описываются по-разному, но по мере установления ассоциаций и формирования нейронных ансамблей всё более высокого уровня из полных описаний изображений исключаются те характеристики, вариации которых оказываются несущественными для данной задачи, и остаётся укороченное описание общее для целого класса изображений.

Межполушарные различия в гармоническом пространственно-частотном описании изображений. Нейрофизиологические основы межполушарной асимметрии в зрительных процессах.

Чтобы понять, что лежит в основе межполушарных различий в процессах переработки зрительной информации, желательным было бы проследить все этапы этой переработки, начиная с того уровня, где впервые появляются различия между полушариями.

В зрительной коре происходит переход от поточечного описания видимого мира к распределенному описанию: каждый корковый нейрон описывает распределение освещённости в некоторой области видимого пространства – в своём рецептивном поле. Согласно модели В.Д. Глезера (1993, 2000) рецептивные поля нейронов стриарной коры представляют собой двумерные решетчатые фильтры пространственных частот, осуществляющие кусочное Фурье-разложение изображения. Набор нейронов с рецептивными полями одного размера, направленный на один и тот же участок поля зрения, составляет модуль. Поскольку в модуль входят нейроны, реагирующие на разные ориентации и частоты, такой модуль даёт локальное спектральное описание своего участка зрительного поля.

Модули пристриарной коры организованы по тому же принципу, и тоже выдают спектральное описание определённого участка поля зрения, но если стриарные модули описывают распределение освещённости, то пристриарные модули описывают распределение возбуждений в нейронах предыдущего уровня.

Модули различной величины перекрывают один и тот же участок поля зрения, и благодаря механизмам внутри- и межмодульного торможения наиболее активным оказывается тот из них, чьё положение, размеры и конфигурация в максимальной степени соответствуют относительно однородному участку в поле зрения. Таким образом, начинается сегментация зрительного поля на участки, соответствующие отдельным изображениям, образам или подобрамам.

Для описания каждого объекта выбирается свой модуль, наиболее подходящий по размеру и местоположению, но на подбор модуля, по-видимому, оказывают влияния и ожидания наблюдателя. Так, если человек ожидает появления стимула даже очень малого размера где-то в обширной области пространства, он может активизировать модули с большими рецептивными полями, чтобы иметь возможность анализировать всю область возможного появления стимула. Но если место появления стимула известно заранее, можно воспользоваться модулем малого размера.

Характеристики линейных нейронов, составляющих модуль, оказываются строго упорядоченными (В.Д. Глезер, В.Е. Гаузельман, 2001) и на выходе модуля выделяются 6 ориентаций, 5 гармоник и 2 фазы (четная и нечетная гармоники). Таким образом, каждое изображение или же его деталь, выделенные данным модулем описываются по 60 признакам, т.е. представляются как точка в 60-мерном пространстве. Такой способ представления информации позволяет перейти к инвариантному описанию формы изображения. Все изображения одинаковые по форме, но

различающиеся местоположением на сетчатке или размером, описываются разными модулями, но на выходе любого из них получается одно и то же описание гармонического состава изображения. Иными словами – выходные сигналы модуля представляют собой признаки, инвариантные к масштабу и параллельному переносу. В то же время, зная какой именно модуль возбужден наиболее сильно при предъявлении данного конкретного изображения, нетрудно определить его местоположение и размер, что создаёт предпосылки для разделения каналов описания формы, местоположения, размера и других параметров изображения.

Существование межполушарных различий на уровне стриарной коры кажется нам маловероятным: стриарные области двух полушарий не связаны прямо комиссуральными связями, и если бы какая-то информация не воспринималась одним из полушарий, она оказалась бы безвозвратно потеряна. В этом случае мы видели бы одни и те же объекты по-разному в ЛПЗ и ППЗ. Например, если бы полушария различались по пространственно-контрастной чувствительности, это должно было бы проявиться в различиях по остроте зрения между левым и правым полушариями, но таких данных нет.

Выделение объекта из фона (кроме, может быть, некоторых наиболее сложных случаев) осуществляется по-видимому, стриарной корой, и в этом случае межполушарные различия не выявляются (В.Д. Глезер с соавт., 2002).

Что касается престриарной коры, то на этом уровне путём подбора модуля подходящего размера и конфигурации, очевидно, уже осуществлено выделение некоего объекта для дальнейшего анализа – «что мы попытаемся опознать». На этом уровне возможно появление межполушарных различий. Москович (М. Moscovich, 1979) анализируя самые различные данные о межполушарной асимметрии, так же приходит к заключению, что престриарная кора или же стык её с задне-височной корой является наиболее вероятным локусом для появления межполушарных различий.

Можно ожидать, что полушария будут различаться не в чувствительности к разным пространственным частотам, а в использовании разных областей пространственно-частотного описания изображений.

Возникло предположение, что левое полушарие использует в основном низкочастотную часть пространственно-частотного спектра изображений, а правое полушарие – его более высокочастотную часть. Для проверки этого предположения были проведены эксперименты. Наблюдателям предъявляли полутоновые фотографические изображения обычных предметов с отфильтрованными до разного уровня высокими пространственными частотами (рис. 6).

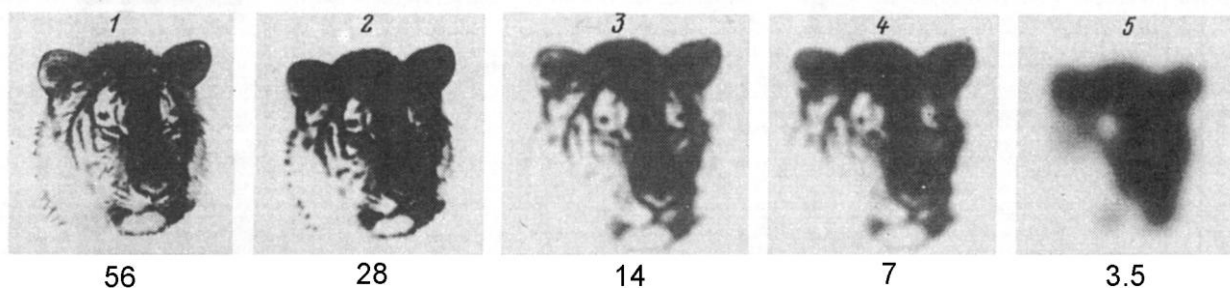


Рис. 6. Примеры тестовых изображений с разными уровнями отфильтровывания высоких пространственных частот.

1-5 – условные обозначения степени фильтрации изображений; цифры внизу – число сохранившихся гармоник в циклах на изображение.

Использовали наборы из 5 изображений и 5 уровней фильтрации, так что в изображении сохранялись гармоники 3.5, 7, 14, 28 или 56 циклов на изображение. При кратковременном предъявлении этих изображений с последующей маскировкой наблюдатель должен был ответить, где был предъявлен стимул - в ЛПЗ или ППЗ, назвать изображение и оценить условным номером по пятибальной шкале степень его размытости, т.е. уровень отфильтровывания высоких частот. Предлагая эти задания, мы полагали следующее: чтобы оценить степень размытости изображений (уровень фильтрации) необходимо определить, какие самые высокие пространственные частоты или гармоники ещё присутствуют в изображении. Для обнаружения стимула достаточно самых низких пространственных частот или гармоник. Для опознания формы может использоваться широкая полоса частот, - хотя предметные изображения часто распознаётся по 3-4 гармоникам, было показано, что присутствие в них более высоких гармонических составляющих облегчает опознание.

В различных экспериментах изображения предъявлялись в двух размерах – 7° или $1^\circ 55'$. Хотя при этом абсолютные значения присутствующих в стимуле пространственных частот менялись в три с лишним раза, результаты обоих экспериментов оказались удивительно схожими. Существенны оказались не абсолютные значения пространственных частот (в циклах на градус), а число гармоник, сохранившихся в изображении (в циклах на изображение).

При обнаружении стимула ошибки были редки и встречались лишь при самых коротких длительностях предъявления (10 - 15 мс); больше ошибок было отмечено при предъявлении стимулов в ППЗ (Рис. 7).

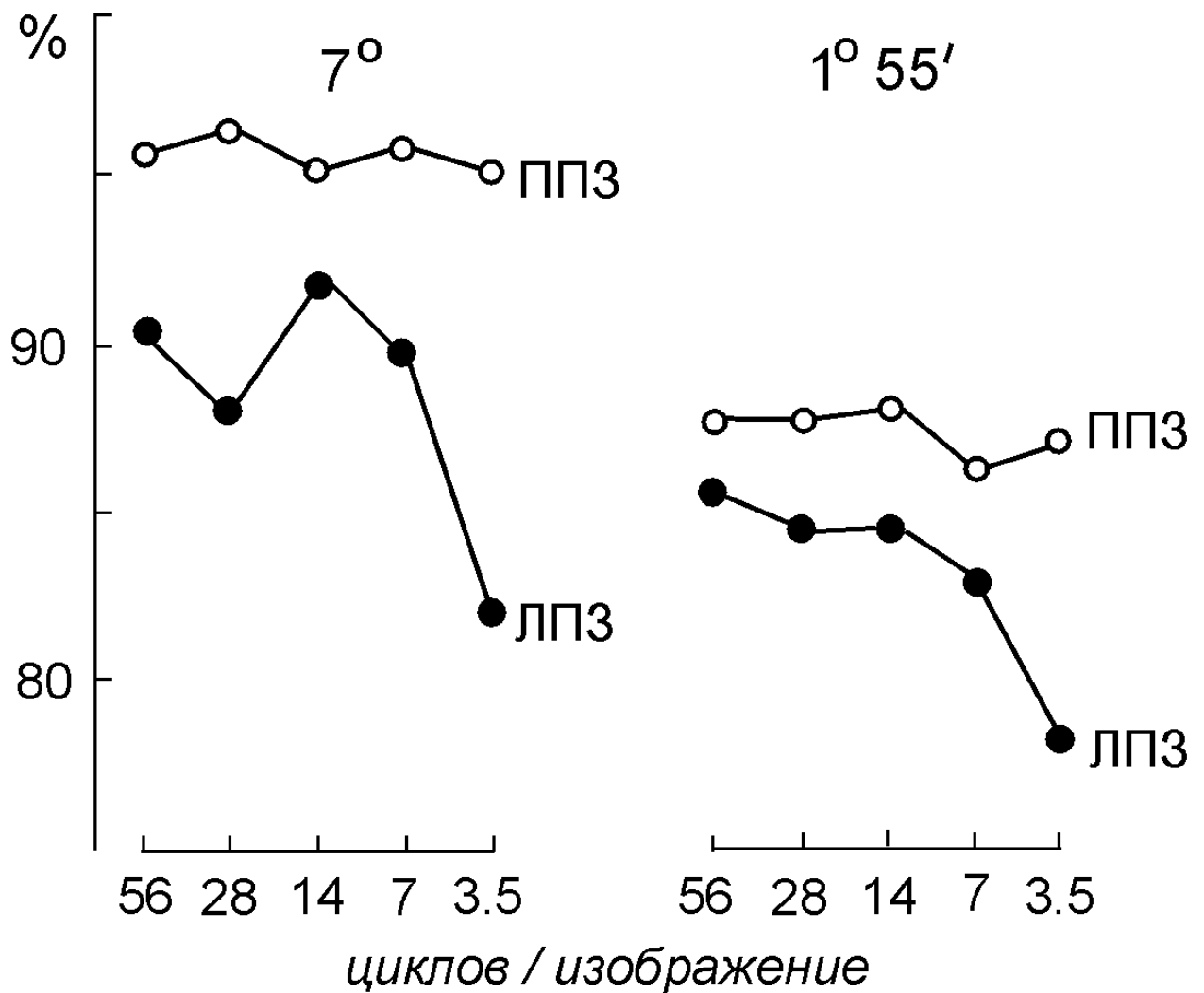


Рис. 7. Вероятность правильного обнаружения изображений с отфильтрованными высокими пространственными частотами в ЛПЗ и ППЗ.

По оси абсцисс – число гармоник, сохранившихся в изображении; по оси ординат – процент правильных ответов о местоположении стимула. 7° и $1^\circ 55'$ - размеры изображений; каждая точка – результат 300 проб при длительностях предъявления 10-30 мс. Испытуемый АН.

Хотя отфильтрованные (размытые) изображения субъективно воспринимались как более слабые, степень фильтрации совсем не влияла на их обнаружение в ППЗ, а при предъявлении стимулов в ЛПЗ вероятность их обнаружения лишь немного снижалась при самой сильной степени размытости (когда в стимуле оставалось всего 3,5 гармоники). Это показывает, что обнаружение стимула производится, действительно, на основе выделения низкочастотной части его спектра (особенно в ППЗ, т.е., в левом полушарии), и левое полушарие выделяет эти низкие гармоники лучше, чем правое.

Оценка степени размытости была более точной, когда стимулы предъявлялись в ЛПЗ, т.е. адресовались правому полушарию (Рис. 8), и только при различении двух наиболее размытых изображений – с границами 7 и 3, 5 цикла на изображение – небольшое преимущество имело левое полушарие.

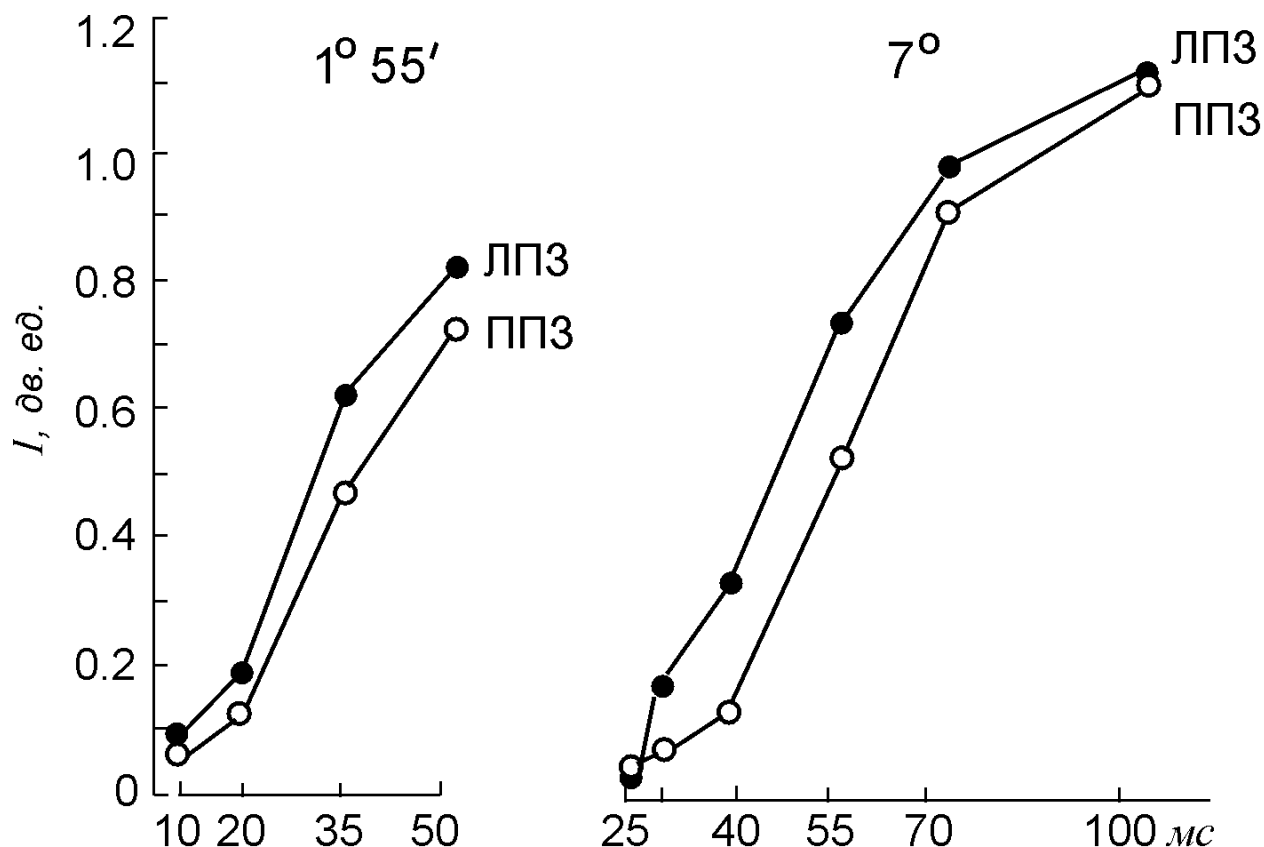


Рис. 8. Оценка четкости – размытости изображений, предъявленных в ЛПЗ и ППЗ.

Зависимость среднего количества получаемой информации (I) о степени размытости изображений от длительности предъявления стимулов. 7° и $1^\circ 55'$ - размеры изображений; каждая точка – результат 800 или 550 проб. Испытуемый АН.

Таким образом, хотя в целом правое полушарие оценивало четкость – размытость точнее, в случаях, когда стимулы не содержали высоких гармоник, задача лучше решалась правым полушарием.

При опознании формы изображения межполушарных различий по проценту правильных ответов не было выявлено (хотя это и не служит доказательством того, что оба полушария используют при опознании одну и ту же полосу пространственных частот).

Таким образом, эксперименты показали, что при описании изображений в правом полушарии используются высокие гармоники изображения, а в

левом – низкие. Подчеркнём, что речь идёт именно о гармониках, но не об абсолютных значениях пространственных частот. А это означает, что межполушарные различия возникают на том уровне, когда уже выделен некий объект для анализа - изображение.

Анализируя полученные результаты, мы высказали следующее предположение (А.А. Невская, Л.И. Леушина, 1990, 1995): модули обоих полушарий организованы и работают единообразно, но отличаются размерами рецептивных полей, - в левом полушарии эти поля крупнее, чем в правом. Поскольку каждый модуль выделяет ограниченное число пространственных частот, то модули левого полушария с большими рецептивными полями описывают объект как единое целое, грубо, без мелких деталей, в то время как более мелкие модули правого полушария описывают тот же объект по частям, но зато описание получается более точным и подробным.

Из гипотезы о том, что межполушарные различия в зрительном восприятии базируются на различиях в размерах рецептивных полей корковых модулей, вытекают два предположения. Во-первых, можно ожидать, что маленькие изображения должны лучше опознаваться в правом полушарии, большие – в левом (мы не рассматриваем очень больших объектов, которые осматриваются только по частям с последовательным переводом взгляда с одной части на другую). Во-вторых, при очень кратких экспозициях стимула, когда возможности его восприятия ограничены малой энергией сигнала, преимущество должно иметь левое полушарие, - чем больше рецептивное поле, тем быстрее происходит накопление энергии, позволяющее выделить сигнал из шума, хотя при таком коротком времени ещё почти невозможны точное описание и опознание формы изображения. Оба эти следствия получили подтверждение в экспериментах (А.А.Невская, Л.И. Леушина, 1995) (рис. 9 и 10).

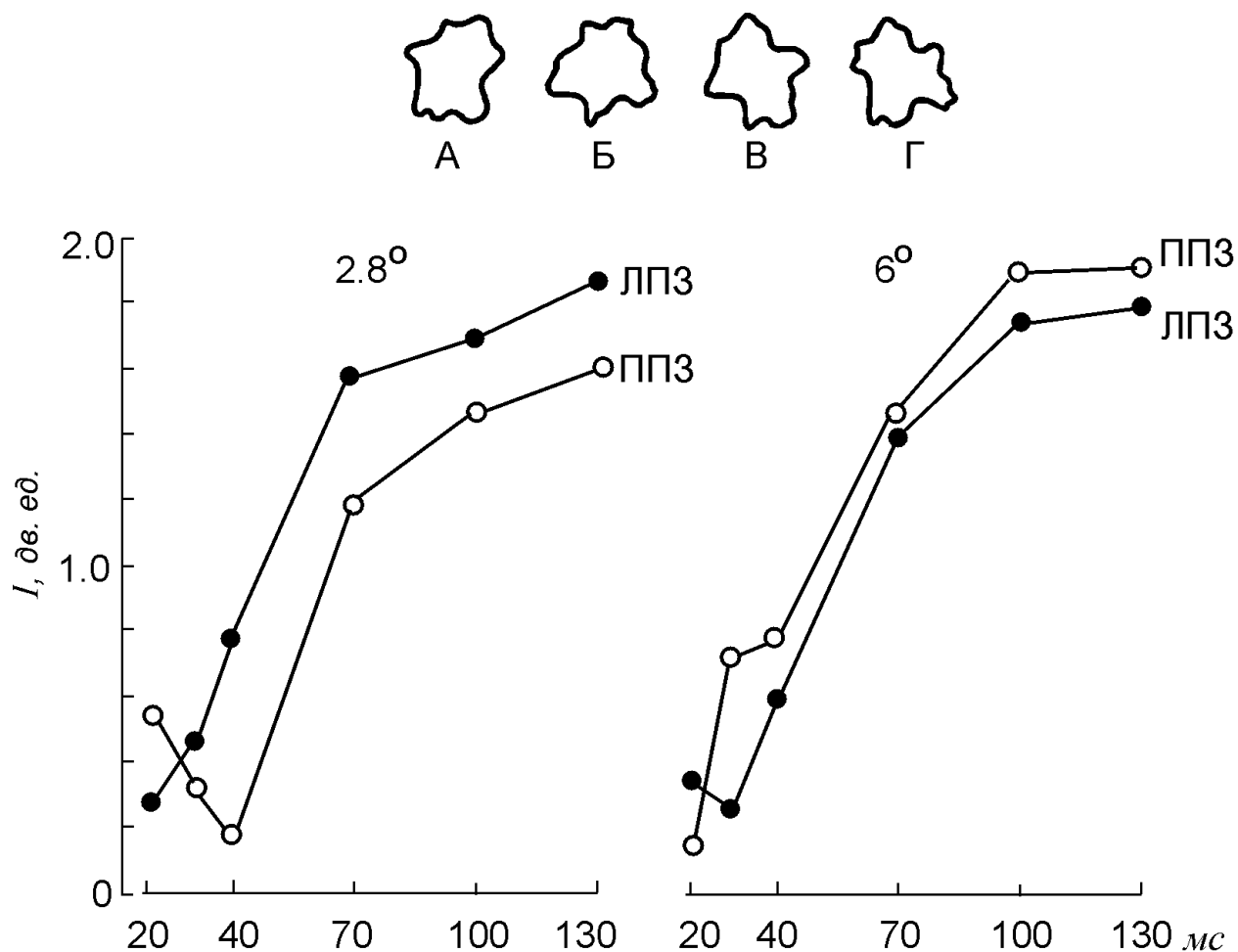


Рис. 9. Влияние размеров изображений (при одном и том же их наборе) на опознание их формы в ЛПЗ и ППЗ.

Вверху – примеры изображений. 2.8° и 6.0° - размеры изображений. На графиках - зависимость среднего количества получаемой информации (I) о форме изображения от длительности предъявления. Испытуемый ЕП.

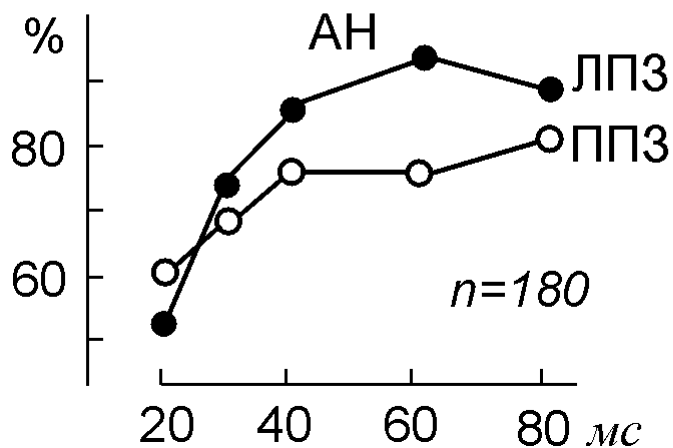
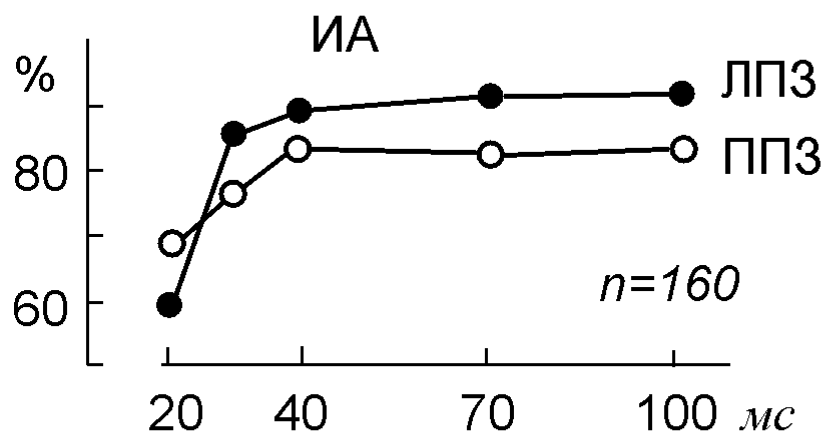
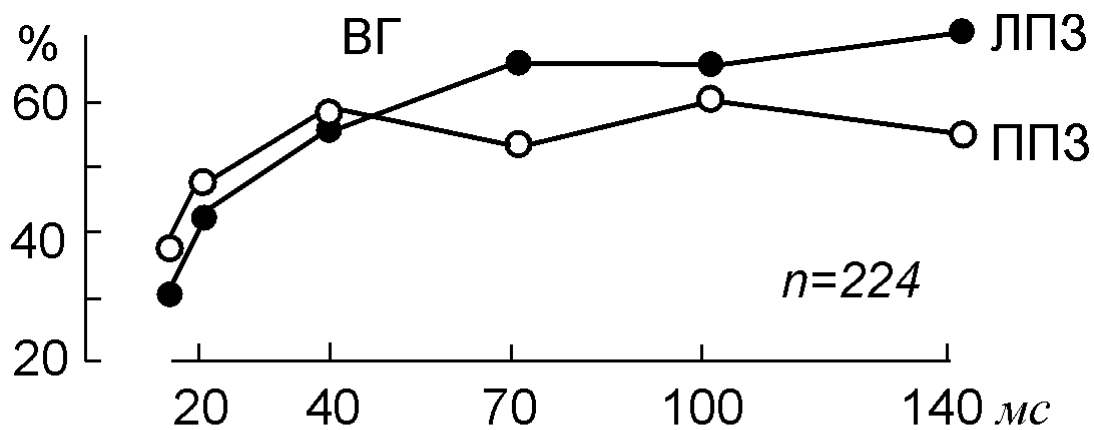


Рис. 10. Влияние длительности экспозиции на вероятность опознавания формы изображений в ЛПЗ и ППЗ.

На графиках – зависимость процента правильных ответов от длительности предъявления изображений. Данные трех испытуемых (ВГ, ИА, АН); n – число проб на одну точку.

В.Д. Глезером позднее была предложена другая версия относительно нейрофизиологических оснований, вызывающих межполушарные различия

(В.Д. Глезер, 2000). В зрительной коре кроме нейронов с линейными свойствами, которые могут осуществлять кусочное Фурье-разложение изображения, существуют также многочисленные нелинейные нейроны. Их можно считать специализированными детекторами, выделяющими линии определённой ориентации, полосы, углы, перекрестия, соединения контуров, пики, изгибы и т.д. Было введено понятие примитивов или локальных признаков – далее неразложимых элементов изображения. К числу примитивов относят также и текстуры. По мнению В.Д. Глезера, кроме примитивов, выделяемых врождёнными, генетически закреплёнными механизмами, и некоторые другие часто встречающиеся элементы изображений могут под влиянием тренировки приобрести свойства примитивов.

Механизмы пространственно-частотного анализа изображений и выделения примитивов сосуществуют в стриарной коре. Предполагается, что отсюда пространственно-частотные описания направляются в нижневисочную кору левого полушария, где конструируется многомерное пространство, оси которого являются инвариантными признаками. Область этого пространства представляет собой абстрактное инвариантное описание зрительного образа. Эта область выделяется нелинейными нейронами левой нижневисочной коры, которые определяют её границы, т.е. гиперповерхности, отделяющие область одного зрительного образа от других. В памяти сохраняются только значения этих границ. Но по ним невозможно восстановить первоначальное описание изображения. Описание по примитивам направляется из стриарной коры в правое полушарие, и правая нижневисочная кора с помощью пространственных операторов заднетеменной коры строит из примитивов полное структурное описание изображения со всеми его конкретными особенностями и деталями. Инвариантность здесь исходно отсутствует, но она может формироваться при обучении и тренировке путём выработки ассоциаций (согласно представлениям Хэбба). При изменении задачи классификации эта вторичная инвариантность может разрушиться, но на основе полных описаний изображений формируются новые обобщения, более адекватные для новой задачи.

Заметим, что обе вышерассмотренные концепции достаточно сходны: составляют ли основу межполушарных различий разные размеры рецептивных полей модулей правого и левого полушарий, или же различия коренятся в линейных – нелинейных свойствах нейронов стриарной коры, посылающих свои сигналы в разные полушария - следствия оказываются одинаковыми: Левое полушарие описывает видимый объект целиком, довольно грубо, но зато оно способно выделять инвариантные признаки

формы. Правое полушарие даёт более подробное детализированное описание структуры этого же объекта, но инвариантность здесь отсутствует и может формироваться лишь вторично при обучении.

Зрительный образ в левом полушарии представлен коротким кодом, обозначающим только к какому из известных человеку классов - зрительных образов принадлежит данное изображение. Когда стоит задача найти знакомый объект среди множества незнакомых и опознать его, это быстрее и лучше делает левое полушарие. Но если требуется конкретизация, различение деталей и частных особенностей знакомого объекта, то превалирует правое полушарие (Н.Д. Чернова с соавт., 2000). Зрительные образы левого полушария благодаря своей краткости удобны для оперирования ими в мышлении. Высокий уровень абстрактности этих образов облегчает переход к абстракциям ещё более высокого уровня – к формированию понятий и обозначающих их слов. Разделение в левом полушарии каналов для инвариантного описания формы объекта и его пространственных характеристик (местоположение, размер, ориентация, движение) может составлять основу для предметных и предикатных номинаций в языке. Итак, можно думать, что характер зрительных образов, присущих левому полушарию (а также и образов в других сенсорных системах, где тоже выявлены межполушарные различия, во многом сходные с тем, что известно для зрения), создаёт предпосылки для формирования механизмов языка и речи именно в левом полушарии.

Зрительные образы правого полушария, сохраняющие сведения о структуре видимого объекта и о всех его частных особенностях, информационно богаче, чем левополушарные образы. Поэтому правое полушарие доминирует во всех задачах, где требуется мысленное оперирование с наглядным материалом: нарисовать увиденный и правильно опознанный объект, представить мысленно те или иные его трансформации, сформировать разнообразные обобщения на основе внешнего сходства или сходства структур.

Но в нормальных условиях у здорового человека оба полушария работают одновременно, постоянно обмениваясь информацией, дополняя возможности друг друга и помогая друг другу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Глезер В.Д. Механизмы опознания зрительных образов. М., Л., 1966, с. 204
2. Глезер В.Д. Зрение и мышление. Изд. 2-ое, перераб., 1993, 341 с.

3. Glezer V.D. (Глезер В.Д.) Vision and mind: modelling mental functions. Lawrens Erlbaum Ass. Publ., Mahwah N.Y., 1955, 274 p.
4. Глезер В.Д. О роли пространственно-частотного анализа, примитивов и межполушарной асимметрии в опознании зрительных образов. // Физиология человека, 2000, т. 26, №5, с. 145-150.
5. Глезер В.Д., Гаузельман В.Е. Модули стриарной коры кошки. // Сенс. сист., 2001, т. 15, №1, с.29-35
6. Глезер В.Д., Праздникова Н.В., Леушина Л.И., Павловская М.Б. Опознание зрительных образов // Гл. IX в Руководстве по физиологии, т. Физиология зрения. М. Изд-во Российской АН 1992, с. 466-527.
7. Глезер В.Д., Невская А.А., Гаузельман В.Е., Чернова Н.Д. Выделение фигуры из фона: межполушарные различия и вероятная локализация механизмов. // Сенс. сист., 2002, т. 16, №2.
8. Леушина Л.И. Зрительное пространственное восприятие Л., 1978, 175 с.
9. Леушина Л.И., Невская А.А. Анализ экспериментального распределения ответов, - выделение стимулов, обусловленных стимулом. // кн. Леушина Л.И. Зрительное пространственное восприятие Л., 1978 , с 143-151.
10. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б. Асимметрия полушарий головного мозга с точки зрения опознания зрительных образов. // В кн. Сенсорные системы: Зрение. Л., 1982, с. 76 – 92.
11. Невская А.А. Межполушарные различия при зрительном восприятии: спорные вопросы и перспективы исследований. // В. кн. : Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. Л., 1985, с. 3-21.
12. Невская А.А., Леушина Л.И. Асимметрия полушарий и опознание зрительных образов. Л., 1990. с.152
13. Невская А.А., Леушина Л.И. Особенности использования гармонического пространственно-частотного спектра изображений при их описании в правом и левом полушариях. // Сенс. сист., 1995, т. 9, № 1, с. 108 – 116.
14. Праздникова Н.В., Глезер В.Д., Макаров Ф.Н. О механизмах инвариантного описания образа и полного описания изображения в левом и правом полушариях кошки. // Сенс. сист., 1997, т. 11, № 3, с 352 – 359.
15. Чернова Н.Д., Невская А.А., Глезер В.Д., Гаузельман В.Е. Роль взаимодействия полушарий в опознании зрительных образов. Сенс. сист., 2000, т. 14, № 2, с 167 – 172.
16. Bryden M.P., Allard F. Visual hemifield differences depend on typeface. // Brain a Lannguage, 1976, vol. 3, p. 191 – 200.
17. Franco L., Sperry R.W. Hemisphere lateralization for cognitive processing of geometry. // Neuropsychologia, 1977, vol. 15, p. 107-114.
18. Fu K. (Фу К.) Структурные методы в распознавании образов. М., 1977, 319 с.

19. Gazzanda M.S., Bogen J.E., Sperry R.W. Observations of visual perception after disconnection of the cerebral hemispheres in man. // *Brain*, 1965, vol. 88, p. 221-236.
20. Hebb D.O. *The organization of behavior*. New York, Wiley, 1949, 335 p.
21. Hecaen H. Aphasic, apraxic and agnostic syndromes in right and left hemisphere lesions. // *Handbook of clinical neurology*, vol. 4, Amsterdam, 1969, p. 291-311.
22. Hunt E. (Хант Э.) *Искусственный интеллект*. М., 1978, 558 с.
23. Levy J., Trevarthen C., Sperry R.W. Perception on bilateral chimeric figures following hemispheric deconnection. // *Brain*, 1972, vol. 95, p. 61-78.
24. Marcelec C.J. Abstract visual form representations in the left cerebral hemisphere. // *J. Exper. Psychol.: Human Percept. A. Perform.*, 1955, vol. 21, p. 375-386/
25. Moscovitch M. Information processing and the cerebral hemispheres. // In: *The handbook of behavioral neurobiology*, vol. 2, Ed. By M.S. Gazzaniga, New York, 1979, p. 379-446/
26. Sperry R.W., Zeidel E., Zeidel D. Self recognition and social awareness in the disconnected minor hemisphere. // *Neuropsychologia*, 1979, vol. 17

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ЭМОЦИЙ

П.В. Симонов

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
Москва

Последствия локальных поражений и регистрация электрической активности указывают на относительное преобладание левой фронтальной коры при положительных эмоциональных состояниях человека, а правой фронтальной коры - при отрицательных. Поскольку ранее было показано, что знак эмоции определяется соотношением информации о средствах и времени, необходимых для удовлетворения потребности, с информацией имеющейся, которой реально располагает субъект, можно предположить, что правая и левая фронтальная кора специализированы на этих двух видах информации: хранящейся в памяти и поступающей в данный момент. Преимущественное усиление импульсации нейронов левой и правой префронтальной коры у крыс зарегистрировано при стимуляции положительных и отрицательных эмоциогенных структур мозга соответственно. Показано также, что при возникновении мотивационных состояний голода и жажды, требующих активного поиска объектов их удовлетворения, у человека и животных регистрируется преобладающая активация передних отделов левого полушария. Делается заключение, что преимущественная связь левого и правого полушарий мозга с положительными и отрицательными эмоциями зависит от специфики их информационных (когнитивных) функций.

Вовлечение мозговых механизмов эмоций представляет существенное звено организации функциональной системы поведенческого акта. "С точки зрения физиологической, - писал П.К. Анохин, — перед нами стоит задача раскрыть механизм тех конкретных процессов, которые в конечном итоге приводят к возникновению и отрицательного (потребность) и положительного (удовлетворение) эмоционального состояния" (П.К. Анохин, 1964, с. 355). Впрочем, сама по себе актуализированная потребность неспособна генерировать сколько-нибудь четко окрашенную эмоцию. Для этого она должна трансформироваться в мотивацию путем активации следов (энграмм) внешних объектов, способных удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые ранее приводили к ее удовлетворению.

Эту афферентную модель цели адаптивного поведения П.К. Анохин назвал акцептором результатов действия. Согласно его представлениям, полное совпадение свойств акцептора с сигнализацией о результате действия

сопровождается положительными эмоциями, санкционирующими успех совершенного действия, а любое рассогласование - источник отрицательных эмоций, способствующих коррегированию поведенческой программы (П.К. Анохин, 1969, с. 10).

Здесь необходимо остановиться и уточнить, какое содержание вкладывается в термин "эмоция", поскольку по мнению авторов руководства, изданного в 1997 году, до сих пор отсутствует точное научное определение этого термина (Е. Kandel et al., 1997, с. 595), а удовольствие - есть важный, но мало понятный фактор мотивированного поведения

Доклад на Мемориальном заседании Отделения физиологии РАН и Отделения медико-биологических наук РАМН, посвященном 100-летию со дня рождения П.К. Анохина 18 февраля 1998 г. (Е. Kandel, 1997, с. 625). Мы полагаем, что знак эмоции - положительной или отрицательной - определяется отношением субъекта к своему состоянию, стремлением своими действиями максимизировать положительную эмоцию, т.е. усилить ее, продлить, повторить и минимизировать отрицательную: ослабить, прервать, предотвратить.

Заметим, что формирование акцептора результатов действия предполагает прогнозирование содержания (семантики) цели. Вместе с тем мозг человека и высших животных прогнозирует вероятность ее достижения на основе врожденного и ранее приобретенного индивидуального опыта, сопоставляя информацию о средствах, времени, ресурсах, прогностически необходимых для достижения цели (удовлетворения потребности) с информацией, которой реально располагает субъект (П.В. Симонов, 1981).

Прогнозирование не только семантики цели, но и вероятности (возможности) ее достижения, ведет, как минимум, к двум важнейшим следствиям.

Во-первых, эмоциональная реакция может возникнуть и, как правило, возникает до начала каких-либо действий за счет прогнозирования их предполагаемой эффективности.

Во-вторых, возрастание вероятности достижения цели по сравнению с ранее имевшимся прогнозом, представляет критический пункт в генезе положительных эмоций. Дело в то что системы, обеспечивающие удовлетворение потребностей сохранения в широком смысле - себя, своего потомства, вида в целом - могут функционировать за счет одних отрицательных эмоций, где их устранение путем удовлетворения потребности служит своеобразной наградой. Гомеостатическим системам самосохранения положительные эмоции не нужны. Они возникли в процессе эволюции в связи с тенденцией саморазвития, самосовершенствования, освоения новых пространственно-временных сред. Сильный голод,

переживаемый субъектом как отрицательная эмоция, побуждает удовлетворить его любой пищей, лишь бы избавиться от мучительного для субъекта состояния. Удовольствие, получаемое от пищи, с необходимостью требует ее разнообразия, поиска новых питательных веществ, их новых комбинаций и способов приготовления (E. Rolls et al., 1983). Иными словами, даже на уровне пищевой потребности положительные эмоции играют поисково-творческую роль, содействуют освоению новых сфер действительности.

Значение положительных эмоций особенно велико при удовлетворении идеальных потребностей познания и творчества. Продемонстрируем их роль на примере эстетического удовольствия, возникающего при восприятии красоты. Все попытки аналитически описать те свойства объекта, которые делают его красивым, оказались безуспешными. Объективным критерием здесь выступает способность объекта вызывать эстетическую эмоцию у достаточно большого числа наблюдателей. Иными словами, на помощь сознанию как совместному, разделенному знанию здесь приходит сопереживание.

Ощущение красоты возникает всякий раз, когда полученное превышает неосознанно прогнозируемую норму. Эстетическое наслаждение - положительная эмоция, связанная с удовлетворением трех потребностей: познания, экономии сил и вооруженности теми знаниями, навыками и умениями, которые наиболее коротким и верным путем ведут к достижению цели (competence drive). Не случайно И. Кант определял прекрасное как "игру познавательных способностей" (И. Кант, 1966, с. 219). Способность к восприятию красоты необходима для любого творчества. По мнению физика В. Гейзенберга, "проблеск прекрасного с точном естествознании позволяет распознать великую взаимосвязь еще до ее детального понимания, до того, как она может быть рационально доказана" (В. Гейзенберг, 1987, с. 268). Человек обнаруживает красоту в явлениях природы, воспринимая их как творения Природы, т.е. перенося на явления природы критерии собственных творческих способностей, своей творческой деятельности.

Многочисленными нейробиологическими и психофизиологическими исследованиями показана преимущественная связь левого полушария головного мозга человека с положительными эмоциями, а правого - с отрицательными. Так, при демонстрации фильмов разного содержания в правое и левое поле зрения было установлено, что правое полушарие преимущественно связано с оценками неприятного и ужасного, а левое - с восприятием приятного и смешного. Нарушение адекватной оценки субъектом своего состояния, преобладание положительных эмоций отмечено при поражении медиальных отделов правой лобной доли, в то время как субъект с поражением левой лобной доли драматизирует свое состояние, фиксируется на своих отрицательных переживаниях.

По мнению Р. Дэвидсона (R. Davidson, 1993) и В. Геллер (W. Heller, 1993) знак эмоции (положительный или отрицательный) у человека решающим образом зависит от соотношения активности левой фронтальной коры (ЛФК) и правой фронтальной коры (ПФК). Это правило В. Геллер представила в виде двух неравенств:

ЛФК более активна, чем ПФК - положительные эмоции;

ПФК более активна, чем ЛФК - отрицательные эмоции.

В пользу подобного вывода свидетельствует тот факт, что ежедневная повторная стимуляция электромагнитным полем левой префронтальной коры улучшает состояние депрессивных больных (M. George et al, 1995).

В упомянутых работах остался без ответа вопрос - чем определяется специфика левой и правой фронтальной коры в генезе положительных и отрицательных эмоций? Мы склонны согласиться с мнением Л.Р. Зенкова о том, что эмоциональные эффекты, возникающие при дифференцированных воздействиях на мозговые полушария, являются следствием информационных процессов, а не собственно эмоциогенных механизмов (Л.Р. Зенков, 1978, с. 745). Значение когнитивных факторов, сознания и речи в процессах латерализации эмоций подчеркивает Э.А. Костандов (Э.А. Костандов, 1993). Согласно предложенной нами потребностно-информационной теории эмоций отрицательная эмоция возникает в случае, когда информация, необходимая для удовлетворения потребности, превышает информацию, которой реально располагает субъект. Возрастание вероятности удовлетворения потребности по сравнению с ранее имевшимся прогнозом порождает положительную эмоцию. Если сопоставить эти следствия из "формулы эмоций" с неравенствами В. Геллер, приведенными выше, то можно высказать предположение о преимущественной связи ПФК с прагматической информацией, приобретенной ранее и хранящейся в памяти, а ЛФК - с информацией, имеющейся в данный момент, только что поступившей.

Функция оценки вероятности тех или иных событий специфична именно для лобных долей: нарушение вероятностного прогнозирования обнаружено лишь в группе больных с поражением лобных, а не височных, теменных или затылочных отделов больших полушарий. С другой стороны, М.Н. Русалова показала, что при повторном выполнении вербальных и наглядно-образных мыслительных задач, т.е. по мере "превращения настоящего в прошлое", фокус максимальной электрической активности перемещается из передних отделов левого полушария в передние, а затем - в задние отделы правого (М.Н. Русалова, 1988). Данные, полученные с помощью позитронно-эмиссионной томографии свидетельствуют о том, что новизна и практика повторного воспроизведения вербального материала

изменяют состав областей коры, вовлеченных в осуществление данной функции. Правая орбитальная кора более активна при воспоминании хорошо заученных слов (S. Purudiso, 1997).

Таким образом, версия о зависимости латерализации положительных и отрицательных эмоций от специфики информационных (когнитивных) функции, осуществляемых левым и правым фронтальным неокортексом, представляется достаточно правдоподобной.

Тем не менее, нельзя не остановиться, как минимум, на двух группах фактов, требующих своего дополнительного осмысления.

Во-первых, оказалось, что избирательное влияние положительных и отрицательных эмоциогенных воздействий на передние отделы левого и правого неокортекса присуще не только человеку, но и животным. Регистрация импульсной активности нейронов префронтальной коры левого и правого полушарий мозга крыс при стимуляции поведенчески идентифицированных эмоционально позитивных (латеральный гипоталамус) и негативных (дорзомедиальный тегментум) структур показала, что увеличение частоты разрядов (в процентах к фону) в левой префронтальной области при позитивном воздействии статистически значимо выше, чем в правом полушарии. При эмоционально негативном воздействии активация в правом полушарии более выражена, чем в левом (М.Г. Михайлова, М.И. Заиченко, 1998). Следовательно, латерализация эмоций имеет длительную эволюционную предысторию. Поскольку имеются основания считать, что положительные эмоции возникали в процессе эволюции позднее, чем отрицательные, их преимущественная локализация в левом полушарии выглядит закономерной. Известно, что новые, молодые функции первоначально формируются в левом полушарии мозга, а позднее в той или иной мере передаются правому (В.А. Геодакян, 1992, т.324, т.43).

С другой стороны мотивационные состояния голода и жажды, которые трудно отнести к классу положительных эмоций, также преимущественно сказываются на электрической активности левого полушария и у человека (Р.А. Павлыгина, Л.А. Жаворонкова и др., 1994; А.В. Сулимое, 1995), и у животных. Судя по спектрально-корреляционным характеристикам электрической активности мозга кролика, левое полушарие более реактивно к состоянию жажды (А.К. Маликова, В.Н. Мац, 1991). При односуточной пищевой депривации кролика снижение мощности спектра электрической активности орбитофронтальной и сенсомоторной коры в левом полушарии было более закономерным, чем в правом (Р.А. Павлыгина, К.В. Любимова, 1994). Актуализация пищевой потребности у кролика ведет к возрастанию числа пар скоррелированно разряжающихся нейронов новой коры левого полушария, причем разряды нейронов сенсомоторной области опережают разряды в зрительной до 120 мс. В правом полушарии число

таких пар возрастало незначительно, а предпочтительный порядок разрядов не наблюдался (И.В. Павлова, 1995, 1996). Интересно, что функционально асимметричен не только неокортекс, но и латеральный ("пищевой") гипоталамус. Стимуляция левого гипоталамуса с большей надежностью и при более низких порогах вызывает пищедобывательное поведение кролика, чем стимуляция правого гипоталамуса, и оказывает более выраженное влияние на сопряженную импульсацию нейронов новой коры (И.В. Павлова, В.Н. Мац и др., 1996).

Чем в настоящее время можно объяснить парадоксальный факт преимущественного влияния и положительных эмоций, и мотивации на левое полушарие, особенно на передние его отделы? Сегодня мы в состоянии предложить только одну версию, связанную с новизной и возникновением поисково-исследовательской активности на первоначальном этапе формирования мотивации, требующей активного поиска объектов и способов ее удовлетворения (П.В. Симонов, М.Н. Русалова, 1995). Повреждение правой теменной коры у крыс ведет к нарастанию их поисковой активности в тесте открытого поля значительно сильнее, чем повреждение левой, особенно после секции мозолистого тела. Подобный эффект отсутствует при повреждении фронтомедиальной или двигательной коры (D. Crowne et al., 1987). Возможно, что преимущественная активация левого полушария у мотивированного человека связана с необходимостью вовлечения вербально-понятийных структур, для осознанной оценки и анализа возникшей ситуации.

С другой стороны, поисково-исследовательское поведение тесно связано с механизмами положительных эмоций. При регистрации активности нейронов в переднемедиальной коре у крыс оказалось, что нейроны, усиливающие активность в ответ на стимуляцию эмоционально позитивных пунктов мозга, усиливают ее и при ориентировочно-исследовательском поведении (T. Muffin, H. Sinnun et al., 1983). Вознаграждающий эффект удовлетворения исследовательской потребности реализуется с участием эндогенных опиатов (I. Gehhuri et al., 1978).

Совокупность имеющихся данных о латерализации положительных и отрицательных эмоций свидетельствует о том, что эта проблема требует дальнейшей интенсивной экспериментальной разработки, остается предметом того "неотступного думания", к которому призывал И.П. Павлов, и примером которого служит научное творчество П.К. Анохина.

Литература

1. *Анохин П.К.* Эмоции // Бол. мед. энциклопедия, 2-е изд. 1964. Т. 35. С. 339.
2. *Анохин П.К.* Системная организация физиологических функции. М.: Медицина. 1969. С. К).
3. *Гейзенберг В.* Значение красоты в точной науке//Шаги за горизонт. М.: Прогресс,1987.С.268.
4. *Геодакян В.А.* Эволюционная логика функциональной асимметрии мозга // Докл. Акад. наук. 1992: Т. 324. № 6. С. 1327.
5. *Геодакян В.А.* Асинхронная асимметрия (половая и латеральная дифференциация -следствие асинхронной эволюции) // Журн. высш. нерв. деят. Т. 43. № 3. С. 543.
6. *Зенков Л.Р.* Некоторые аспекты семиотической структуры и функциональной организации "правополушарного мышления" // Бессознательное. Тбилиси: Мецниереба, 1978. Т. I. С. 740.
7. *Кант И* Аналитика прекрасного //Собр. соч. в 6 т. М.: Мысль. 1966. Т. 5. С. 219.
8. *Костандов Э.А.* Когнитивная гипотеза полушарий асимметрии эмоциональных функций человека // Физиол. чел. 1993. Т. 19. № 3. С. 5.
9. *Маликова А.К., Мац В.Н.* Спектрально-корреляционные характеристики электрической активности мозга кролика при жажде//Журн. высш. нерв. деят. 1991. Т. 41. № 2. С. 348.
10. *Михайлова И.Г., Заиченко М.И.* Нейроны правой и левой префронтальных областей коры мозга крыс и стимуляция эмоциогенных зон //Журн. высш. нерв. деят. 1998. Т. 48. № 3. С.
11. *Павлова И.В.* Импульсация отдельных нейронов коры головного мозга кролика при естественной пищевой мотивации // Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 45. № 6. С. 1202.
12. *Павлова И.В.* Взаимодействие нейронов новой коры кроликов при естественной пищевой мотивации // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 1. С. 108.
13. *Павлова И.В., Волков И.В., Мац В.Н.* Влияние стимуляции латерального гипоталамуса на сопряженность импульсации нейронов неокортекса кроликов // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. №6. С. 1068.
14. *Павлыгина Р.А., Любимова К.В.* Спектральные характеристики электрической активности мозга кролика при состоянии голода // Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т. 44. № 1. С. 57.
15. *Павлыгина Р., Сулимое А., Жаворонкова Л.* Межполушарные отношения ЭЭГ при доминанте голода у человека (когерентный анализ)//Докл. Акад. наук. 1994. Т.338. №6. С.833.

16. *Русалова М.Н.* Динамика асимметрии активности коры головного мозга человека при эмоциональных состояниях // Журн. высш. нерв. деят. 1988. Т. 38. № 4. С. 754.
17. *Симонов П.В.* Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981. 215 с.
18. *Симонов П.В., Русалова М.Н., Преображенская Л.А., Ванецян Г.Л.* Фактор новизны и асимметрия деятельности мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 45. № 1. С. 13.
19. *Сулиное А.В.* Спектральный анализ ЭЭГ при доминанте голода у человека // Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 5. № 6. С. 1095.
20. *Crowne D., Richardson C., Duwson K.* Lateral ization of emotionality in right parietal cortex of the rat // Behav. Neurosci. 1987. V. 101. N 1. P. 134.
21. *Davidson R.* Parsing affective space: Perspectives from neuropsychology and psychophysiology // Neuropsychol. 1993. V. 7. P. 464.
22. *George M. et al.* Daily repetitive transcranial magnetic stimulation improves mood in depression // Neuro Report. 1995. V. 6. N 14. P. 1853.
23. *Heller W.* Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion, personality and arousal // Neuropsychol. 1993. V. 7. P. 476.
24. *Kandel E., Schwurt J., Jessell Th. (Eds.)* Essentials of neural science and behavior. Prentice Hall International, 1997.
25. *Kuuu I., Muffin T., Sinnun H.* Activity of neurons in the anterior medial cortex during rewardings brain stimulation, saccharin consumption and orienting behaviour // Behav. and Brain Res. 1983. V.8. N 1. P. 69.
26. *Km R., Gehhuri J.* Endogenous opiates and behavioural responses to environmental novelty // Behav. Biol. 1978. V. 24. N 3. P. 338.
27. *Purudiso S.* Brain activity assessed with PET during recall of word lists and narratives // Neuro-Report. 1997. V.8. N 14. P. 3091.
28. *Rolls E., Rolls B., Rowe F.* Sensory-specific and motivation-specific satiety for the sight and taste of food and water in man // Physiol. and Behav. 1983. V. 30. N 2. P. 185.

Журнал высшей нервной деятельности, 1998г.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА: ЭМОЦИИ И АКТИВАЦИЯ

М.Н. Русалова

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
Москва

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 различные авторы предлагают 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.

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 с соавт., 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 характер *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 с соавт., 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 заднеассоциативной 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 эмоционального 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, a, b). По данным Л. И. Афтанаса (1998), правая окципитально-париентальная область коры принимает участие в индентификации 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 знака, 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 (а 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 [86] 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 (Parousek, Schuler, 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 [50].

Что касается ситуативных эмоций (*эмоциональных реакций – фазических 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. Глоzman 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 типов деятельности, в том числе эмоционально-образной, 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; Toker, 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, ответы вслух на вопросы личностных опросников, 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 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). На рис. 1 представлены усредненные для 28 испытуемых значения ЛП в первой и шестой пробах. Как видно из рисунка, 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, *привыкании*, явилась решающим фактором локализации зоны повышенной 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.

Рис. 1. Соотношение ЛП в первой и последней пробах. 1- левое полушарие, первая проба, 6-, правое полушарие. шестая проба, Л – лобное отведение, З – затылочное отведение.

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. 2 приведена динамика ранжированной частоты альфа-ритма в процессе повторных эмоциональных проб.

Рис. 2. Динамика фокуса локальной активации коры в течение опыта. 1–6 – последовательные эмоциональные пробы. Ф – фон, цифры – ранжированная частота альфа – ритма, кружки – фокус активации в данной пробе.

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. 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)–1 и 2.

У некоторых испытуемых после экспериментов отмечалась симметрия фокусов активации (рис 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 (рис. 2). 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, отвечать на вопросы опросника, 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 слабomodулированными – 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.

Особый интерес представляют пробы с ответами на вопросы опросника. В этом случае каждый вопрос был *новым*, испытуемый должен был его понять и дать вслух (негромко) ответ - положительный и отрицательный, иными словами это не были стереотипные вопросы – ответы. И тем не менее в этих пробах также наблюдалось перемещение фокуса активации в затылочные отделы правого полушария по мере продолжения эксперимента. В данном случае стереотипной была сама *процедура* эксперимента, новизна которой угасала по мере ее повторения (Соколов, 1958).

Динамика фокуса активации на сжатие 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 негативных), 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): 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)

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. 3).

Рис3. Динамика фокуса активации при ожидании болевого стимула и счете в уме у двух испытуемых (А и В). Цифры – частота альфа-ритма, кружком обведены фокусы активации. 1-фон, 2-ожидание боли, 3 – счет в уме.

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. 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 важными 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, определяемого 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 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 исследователями. 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.

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, вызывал 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 (Волюнкина, 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 3 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 посылки 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 [50], 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 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. В этом плане весьма показательные данные получены при сравнении результатов тестирования двух испытуемых (рис.4), которым предлагали умножение в уме двухзначных чисел, а также предупреждали, что через 20 секунд после сигнала они получат электрокожное раздражение.

Рис. 4. Схема перемещения активационного фокуса по коре больших полушарий, соответствующего повышению общего уровн. активации мозга

1—4 -активационные ранги для каждого из четырех отделов мозга, стрелка указывает на направление увеличения общего активационного уровня.

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.

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 о перемещении зоны повышенной активности по коре головного мозга с более высокого (передние отделы мозга) на более низкий (затылочные отделы) активационный уровень по мере повторения (автоматизации) условий эксперимента. Пример, приводимый на рис.4 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. 3 в большей мере объединяет результаты исследований *фазических эмоций*, т. е. *эмоциональных реакций*, непосредственно вызванных в эксперименте когнитивными эмоциогенными стимулами.

Между тем, 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 с соавт., 1967; Вейн, Соловьева, 1973; Балонов, Деглин, 1976; Кауфман, 1979; Брагина, Доброхотова, 1981; Филипычева с соавт. 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 с соавт, 1997). У высоко тревожной линии крыс выявляется специфический комплекс когерентных структур преимущественно в правом полушарии мозга (Свидерская с соавт. 2001). Таким образом, по данным 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). Оpozнание 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 дает 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 специализации *тонических эмоциональных состояний*, эмоционального фона может в определенной степени примирить схема, приведенная на рис. 5.

Рис. 5. Схема зависимости эмоционального тона, формируемого каждым из полушарий, от общего уровня 'активации мозга.

1—VI—уровни активации, “0” —нейтральный, «+» —положительный, «—» —негативный эмоциональный тон. Объяснение в тексте

Как и на схеме на рис. 3, «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 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.

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 лицах, показавшими 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 представлен континуум 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 *инактивационные* 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 континуум «сон–бодрствование», по данным В. М. Смирнова, не расположены в одном ряду. 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 состояния. 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 – отрицательный. К сходному выводу приходят ряд авторов (Heller, 1993; Симонов, 1994; Heller et al., 1997), однако не выделяя при этом физических 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 эмоциональном фоне, 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 отражение в сознании больного с поражением структур правого полушария неблагоприятной для жизни обстановки, иногда уже инвалидности, приводит к хорошему настроению, эйфории, благодушию? 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, содержание (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.

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. 3).

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, отдельной 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 отдельном 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 активированности, как это следует из схемы на рис. 5.

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 применим 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 речевого 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 определяемой в исследуемый момент, имея в виду динамическое преобладание активности одного из них.

Результаты позволяют внести некоторый вклад в понимание модели асимметрии мозга. Возникает вопрос, с помощью какого механизма регулируется выполнение соответствующей функции тем или иным полушарием? Мы полагаем, что разделение функций между полушариями происходит *по определенной схеме*. 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 оно отнюдь не противоречит и 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 одним из механизмов, с помощью которого два полушария делят между собою функции управления, являются параметры неспецифической активации мозга (энергетическая составляющая), в ряде случаев субъективно ощущаемая как общее напряжение, вызываемое 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*. 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 субъективного напряжения, берет на себя правое полушарие; более сложные проблемы связанные с новизной ситуации, субъективной трудностью задачи, в том числе и интенсивным эмоциональным напряжением, речевая деятельность и абстрактно-логическое мышление, 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., 1983). 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

полушарии стереотипная речевая модель. В этом нас убеждают и результаты настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Асланов А. С., Гаврилова Н. А. Сологуб Е.Б. Хризман Т. Л.* Пространственная синхронизация электрической активности мозга человека в норме и патологии. В кн.: Пространственная синхронизация головного мозга человека. М.: Наука, 1973. С.128-167.
2. *Айрапетянц В. А.* Сравнительное изучение функциональной межполушарной асимметрии у детей на разных этапах онтогенеза. //Взаимоотношения полушарий мозга, Тбилиси, 1982. С. 92-97.
3. *Анзимиров В. Л., Карасева Т.А., Корнянский Т.П., Симмерницкая Э.Г.* Доминантность полушарий и ее определение //Вопр. психологии. 1967. № 1. С. 31 – 37
4. *Асадова М. С.* Межполушарные взаимоотношения при эмоциональной патологии. //Дисс. ... канд. мед. наук. Л., 1987. 218 с.
5. *Афтанас Л. И.* Региональный и межрегиональный анализ ЭЭГ во время вызванных эмоций и ее связь с индивидуальными стилями переживания тревоги у человека.//Автореферат дисс..... док. мед. Томск, 1998
6. *Балонов Л.Я. Деглин В.Л.* Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий.Л.: Наука, 1976.218 с.
7. *Бехтерева Н. П.* Здоровый и больной мозг человека. Л.: Наука, 1980, 208 с.
8. *Болдырева Г.Н.* Электрическая активность мозга человека при поражении диэнцефальных структур. М.: Наука, 2000. 184 с.
9. *Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А.* Функциональные асимметрии человека. М.: Медицина, 1981. 288 с.
10. *Вейн А.М. Соловьева А. Д.* Лимбико-ретикулярный комплекс и вегетативная регуляция. М. 1973. 275 с.
11. *Волынкина Г. Ю., Суворов Н. Д.* Нейрофизиологическая структура эмоциональных состояний человека. Л.: Наука, 1981. 160 с.
12. *Глозман Ж. М., Ковязина М. С., Ермолаев Д. В.* Роль правого и левого полушарий в эмоциональной оценке зрительных стимулов. //Физиол. человека. 2000. Т. 26. № 4. С. 25–29.
13. *Данилова Н.Н.* Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М.: Изд-во МГУ, 1992. 178 с.
14. *Деглин В. Л.* Функциональная асимметрия мозга человека: Дис. ... д-ра мед. наук. Л., 1984. 514 с.
15. *Денисова З.В.* Механизмы эмоционального поведения ребенка. Л.: Наука, 1978. 256 с.

16. *Жаворонкова Л.А.* Особенности межполушарного взаимодействия ЭЭГ у правой и левой при осуществлении двигательных функций //Матер. Всес. Симпоз. «Регуляция сенсомоторных функций». Тез. докл. Винница, 1989. С. 61
17. *Жирмунская Е. А., Лосев В. С., Евакова Т. П.* Электроэнцефалографические корреляты функциональной асимметрии больших полушарий мозга человека //Успехи физиол. наук. 1982. Т. 13. № 1. С. 42 – 51.
18. *Жирмунская Е.А.* В поисках объяснения феноменов ЭЭГ. М.: Изд. НФП БИОЛА, 1996. 117 с.
19. *Иваницкий А. М.* Мозговые механизмы оценки сигналов. М.: Медицина, 1976. 298 с.
20. *Иваницкий А.М.* Сознание и рефлекс //Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. № 6. С. 1053–1062.
21. *Кайгородова О. А; Поклюхина А. Н.* Электроэнцефалографическое исследование коры мозга человека при разных условиях протекания деятельности //Вестн. ЛГУ. Биология. Л., 1983. С. 21–34.
22. *Кауфман Д. А.* Экспериментальное изучение особенностей функциональной специализации полушарий мозга при шизофрении // Физиология человека. 1979. Т. 5. № 6. С. 1007–1019.
23. *Кепалайте А.* Знак эмоциональности и особенности интеллекта //Психол. журн. 1982. Т. 3. С. 120–125.
24. *Князева П. Г., Волкова Е. О.* Межполушарная организация электрической активности мозга детей с разным уровнем процесса внимания в покое и деятельности //Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси. 1982. С. 98. 25. *Костандов Э.А.* Функциональная асимметрия мозга и неосознаваемое восприятие. М.: Наука, 1983. С. 171
26. *Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л.* Межполушарные функциональные отношения при отрицательных эмоциях у человека//ЖВНД. 1980. Т. 30. № 2. С. 327–335.
27. *Костюнина М.Б.* Коэффициенты кросскорреляции корковых биопотенциалов и вегетативные показатели при мысленном воспроизведении эмоциональных состояний у человека //Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т.46. №. 3. С. 600–603
28. *Курницкая И. В.* Исследование электрических реактивных потенциалов на эмоционально окрашенные события у больных с депрессивным синдромом//Актуальные вопросы психиатрии. М., 1985. С. 16–23.
29. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии М.: Изд-во МГУ. 1973. 373 с.
30. *Мадорский С. В.* Эмоциональные нарушения при поражении медиобазальных структур височной доли мозга. М.: Наука, 1985. 151 с.
31. *Майорчик В.Е.* Изменения ЭЭГ в зависимости от локализации опухоли мозга. //Клиническая электроэнцефалография. М.: Изд-во Медицина, 1973. С.106-146.
32. *Ольшанский Д. В.* Методика экспериментально-психологического исследования эмоциональных состояний больных с локальными поражениями мозга//Вопр. психологии. 1979. № 6. С. 121–129.

33. Павлова Л.П., Романенко А.Ф. Системный подход к психологическому исследованию мозга человека. Л.: Наука, 1988. 214 с.
34. Преображенская Л.А. Исследование межполушарных отношений в процессе выработки классического условного рефлекса у собак//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 3. С. 614–618.
35. Ротенберг В.С., Аршавский В.В. Биоэлектрическая активность мозга как отражение особенностей организации информации левой и правой гемисферой. //Материалы Всесоюз. конф. «Взаимоотношения полушарий мозга». Тбилиси, 1982 .С. 139.
36. Русалова М. Н. Экспериментальное исследование эмоциональных реакций человека. М.: Наука, 1979. 171 с.
37. Русалова М. Н. Латерализация произвольной регуляции мимической экспрессии //Физиология человека. 1987. Т. 13. № 4. С. 594–599.
38. Русалова М.Н. Уровни сознания и уровни активации//Журн. высш. нервн. деят. 1990. № 6. С. 1097 – 1104.
39. Русалова М.Н. Влияние эмоций на активацию левого и правого полушарий головного мозга //Физиология человека. 1988. Т.14. № 5. С.754–761.
40. Русалова М. Н., Костюнина М.Б. Частотно-амплитудные характеристики левого и правого полушарий мозга. // Физиология человека. 1999. Т. 25. № 5. С. 50–56.
41. Русинов В. С. Вопросы теории электроэнцефалограммы. Вопросы электрофизиологии и энцефалографии. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 12
42. Свидерская Н.Е., Прудников В.Н., Антонов А.Г. Особенности ЭЭГ признаков тревожности у человека//Журн. высш. нервн. деят. 2001. Т. 51. № 2 С. 158–165.
43. Сидорова О.А. Нейропсихология эмоций. М.: Наука. 2001. 147 с.
44. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981. 213 с.
45. Симонов П.В. Функциональная асимметрия фронтального неокортекса и эмоции //Докл. АН. 1994. Т. 338. № 5.С. 689 –699.
46. Симонов П. В., Русалова М.Н., Преображенская Л.А., Ванецян Г. Л. Фактор новизны и асимметрия деятельности мозга// Журн. высш.нervн. деят. 1995. Т. 45. № 1. С. 13–17.
47. Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л.: Медицина, 1976. 264 с.
48. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. М.: Изд-во МГУ, 1958. 333 с.
49. Соколов Е. Н. Об отображении ориентировочного рефлекса в электроэнцефалограмме человека //Вопросы электрофизиологии и электроэнцефалографии. М.:–Л.: 1960. С. 80 - 89.
50. Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. М.: Мир, 1983. 256 с.
51. Стрелец В.Б., Данилова Н.Н., Корнилова И.В. Ритмы ЭЭГ и психологические показатели эмоций при реактивной депрессии //Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 1. С. 11–21.

52. *Филипычева Н. А., Фаллер, Т. О., Гребенникова Н. В.* О некоторых вариантах « лобного синдрома» // А.Р.Лурия и современная психология. М.: 1982. С. 143–151.
53. *Хомская Е.Д., Батова Н.Я.* Мозг и эмоции. М.: Из-во РПА. 1998. 268 с.
54. *Шварц Л.А.* Чувствительность ночного и цветного зрения при
55. различных эмоциональных состояниях // Изв. АПН РСФСР. 1947. № 8. С. 92–96.
56. *Шеповальников А. Н., Цицерошин М. Н.* О возможности отражения в параметрах ЭЭГ функциональной асимметрии мозга человека // Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси, 1982. С. 84.
57. *Щелбанова Е. И.* Локальные особенности межполушарных соотношений ЭЭГ при мыслительной деятельности // Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси, 1982. С. 146.
58. *Abercrombie H.C., Schaefer S.M., Larson C.L., Ward R.T. et al.* Medial pre-frontal and amygdalar glucose metabolism in depressed and control subjects: an FDG-PET study // Psychophysiol. 1996. V. 33. P. 17–23.
59. *Alema G., Rosadini G., Rossi G.* Psiyhic reactions associated with intracarotid arnital injections relation to brain damage // Excerpta med. Int. Congress. 1961. № 97. P. 137–143.
60. *Ahern G.L., Swartz G.E.* Differential lateralization for positive versus negative emotion // Neuropsychologia, 1979. V. 7. № 6. P. 693–698.
61. *Bartoshuk A. K.* Electromyographic reaction to strong auditory stimulation as a function alfa amplituda // Comp. Physiol. Psychol. 1959. V. 52. P. 546-551.
62. *Banich M.T., Stolar N., Heller W., Goldman R.* A deficite in right-hemisphere erfbrmance after induction of a depressed mood // Neuropsychiat. Neuropsychol. Behav. Neurol. 1992 V. 5. P. 20–27.
63. *Blai A., Weinstein S. and Ray W.J.* Coherence measures of emotional processing // 3 European Congress of Psychophysiology, Konstanz, Germany, 1997. P. 98.
64. *Bovard E. W.* The balance between negative and positive brain system activity // Persp. Biol. and Med. 1962. V. 6. № 1. P. 127–131.
65. *Banich M.T., Stolar N., Heller W., Goldman R.* A deficite in right-hemisphere)erfbrmance after induction of a depressed mood // Neuropsychiat. Neuropsychol. Zehav. Neurol. 1992 V.5. P. 20–27.
66. *Cacioppo J. T., Petty R. E., Snider C. W.* Cognitive and affective response as a function of relative hemispheric involvement // Intern. J. Neurosci. 1979. V. 7. № 2. P. 327–342
67. *Cacioppo J.T., Crites S.L., Gardner W.L.* Attitudes to the right: evaluate processing is associated with lateralized late positive event-related potentials // Per Soc. Psychol. Bull. 1996. V. 22. P. 1205–1219.
68. *Cole H.W., Ray W.J.* EEG correlates of emotional tasks related to attention demands // Int. J. Psychophysiol. 1985. V. 3. P. 33–41.
69. *Crawford H.J.* Cerebral brain dynamics of mental imagery: evidence and issues for hypnosis / In: R.G. Kundendorf, N. Spanos and B. Wallace (Eds.), Imagination and Hypnosis. New York: Baywood Press. 1996. P. 253–281.

70. *Davidson R.J.* Cerebral asymmetry and emotion: conceptual and methodological conundrums //Cognit. Emot. 1993. V. 7. P. 115–138.
71. *Davidson R.J., Abercrombie H., Nitschke J.B., Putnam K.* Regional brain function, emotion and disorders of emotion//Curr. Opin. Neurobiol. 1999a .V. 9. P. 228–234.
72. *Davidson R.J., Coe C.C., Dolski I., Donzella B.* Individual differences in prefrontal activation asymmetry predict natural killer cell activity at rest and in response to challenge//Brain Behav Immun. 1999 b. V. 13. P. 93–108.
73. *Davidson R.J., Irwin W.* The functional neuroanatomy of emotion and affective style//Trends Cogn. Sci. 1999. V. 1. P. 11–21.
74. *Davidson R.J., Fox N.A.* Asymmetrical brain activity discriminates between positive and negative affective stimuli in human infants//Science. 1982. V. 218. № 4578. P. 1235–1237.
75. *Davidson R. J., Tomasken A. E.* Laterality and emotion: An electrophysiological approach //Handbook of neuropsychology. Amsterdam: Elsevier, 1989. V. 3. P. 143–154
76. *Dimond S., Fanton L., Johnson P.* Differing emotional response from right and left hemispheres //Nature. 1976. V. 261. P. 690–692.
77. *Drake R.A.* Lateral asymmetry of personal optimism.// J. Res. Pers. 1984. V. 18. № 4. P. 18–27.
78. *Drevets W.C., Videen T.O., Price J.L., Preskorn S.H. et al.* A functional anatomical study of unipolar depression //J. Neurosci. 1992. V. 12. P. 3628–3641.
79. *Flor-Henri P., Coles Z. I.* EEG studies of laterality in the affective psychoses //Clin. Neurophysiol., Aspects Psychopathology Cond.: 1-st Int. Symp. Umea, 1979. Basel. 1980. P. 21–27.
80. *Gazzaniga M. S. Le Doux J.E.* The integrated mind. New York; London: Plenum Press, 1978. 543
81. *Gray J.A.* Three fundamental emotion systems//In: P.Ekman, R.J. Davidson (Eds.), The nature of emotion: fundamental questions. New York: Oxford University Press. 1994. P. 243–247.
82. *Green J., Morris R.D., Epstein C.M., West P.D., Engler H.F., Jr.* Assessment of the relationship of cerebral hemisphere arousal asymmetry to perceptual asymmetry.//Brain Cognit. 1992. V. 20. P. 264–279.
83. *Hager J.C. Ekman P.* Methodological problems in Tourangeau and Ellsworth's study of facial expression and experience of emotion //J. Person. and social Psychol. 1981. V. 19. № 2. P. 263–272.
84. *Hagemann D., Naumann E., Becker G., Maier S., Bartussek D.* Frontal brain asymmetry and affective style: a conceptual replication//Psychophysiol. 1998. V. 5. № 4. P. 372–388.
85. *Harmonn D.W., Ray W.J.* Hemispheric activity during affective verbal stimuli an EEG study // Neuropsychologia. 1977. V. 15. P. 457–460.
86. *Harmon-Jones E., Alien J.J.* Anger and frontal brain activity: EEG asymmetry consistent with approach motivation despite negative affective valence//J. Person. Soc. Psychol. 1998. V. 74. №.5. P. 1310–1316.

87. *Heller W.* Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion personality, and arousal//*Neuropsychol.* 1993. V.7. P. 476–489.
88. *Heller W., Nitschke J.B.* Regional brain activity and emotion: a framework for understanding cognition in depression//*Cognit. Emot.* 1997. V. 11. № 5/6. P.637–661.
89. *Heller W., Nitschke J.B., Etienne M.A., Miller G.A.* Patterns of regional brain activity differentiate types of anxiety // *J. Abn. Psychol.* 1997. V. 106. №.3. P. 376–385.
90. *Heller W., Levy J.* Perception and expression of emotion in right-handers and left handers//*Neuropsychology.* 1981. V.19. № 2. P. 263–272.
91. *Henriques J.B., Davidson R.J.* Brain electrical asymmetries during cognitive task performance in depressed and nondepressed subjects//*Biol. Psychiat.* 1997. V. 42. P. 1039–1050.
92. *Hirschman R. S., Safer M. A.* Hemisphere differences in perceiving positive and negative emotions//*Cortex,* 1982. V. 18. № 4. P. 569–580.
93. *Kayser J., Bruder J.E., Tenke C.E., Stewart J.E., Quitkin F.M.* Event-related potentials (ERPs) to hemifield presentations of emotional stimuli: differences between depressed patients and healthy adults in P3 amplitude and asymmetry//*Int. Psychophysiol.* 2000. V. 36. P. 211–236.
94. *Kavanagh D.* Mood, persistence and success//*Austral. J. Psychol.* 1987. V. 39. № 3. P. 307–318.
95. *Kinsbourne M.* A model of adaptive behavior related to cerebral participation in emotional control //*Experimental brain research. Series 18.* Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag, 1989. P. 248–253.
96. *Kolb B., Milner B.* Observations on spontaneous facial expression after local cerebral excisions and after intracerebral injection of Sodium Amobarbital//*Neuropsychol.* 1981.V. 19. № 4. P. 107–116.
97. *Knorringer L. von, Goldstein L.* Quantitative hemispheric EEG differences between healthy volunteers and depressed patients. *Res. Commun. Psychol., Psychiat. Fnd Behav.* 1982.V.7 №1. P. 119–122.
98. *LeDoux J. E.* Cognitive –emotional interactions in the brain //*Cognition and Emotion.* 1989. V. 3. P. 267–289.
99. *LeDoux J.E.* Emotional memory systems in the brain//*Behav. Brain Res.* 1993. V. 58. P. 69 –79.
100. *LeDoux J.E.* Emotion: clues from the brain//*Annu. Rev. Psychol.* 1995. V. 46. P. 209–235.
101. *LeDoux J.E., Wilson D.H., Gazzaniga M.S.* A Divided Mind: Observations on the Conscious Properties of the Separated Hemispheres//*Annals of Neurology.* 1977. V. 2. P.417–421.
102. *Levy J., Heller W., Banich M.T., Burton L.A.* Are variations among right handed individuals in perceptual asymmetries caused by characteristic arousal differences between hemispheres //*J. Exp. Psychol.: Hum. Percept. Perform.* 1983. V. 9. P. 329–359.
103. *Lynch V. C.* The functional organisation of posterior parietal association cortex//*Behav. and Brain Sci.* 1980. V. 3. № 4. P. 485–489.

104. *Martinot J.L., Hardy P., Feline A., Huert J.D. et al.* Left prefrontal glucose metabolism in the depressed state: a confirmation//m. J. Psychiat.1990. V .147. P. 1313–1317.
105. *Morgan A.H., Romanski R.M., LeDoux J.E.* Extinction of emotional learn contribution of medial prefrontal cortex//Neurosci. Lett. 1993. V. 1. P.109–113.
106. *Muller M.M., Keil A., Gruber T., Elbert T.* Processing of affec pictures modulates right-hemispheric gamma band EEG activity//Clin. Neurophys 1999. V. 110. P. 1913–1920.
107. *Natale M., Gur. R.* Hemispheric lateralisation of emotional processes. INSMeting' Atlanta, Georgia, 1981
108. *Pardo J.V., Fox P.T., Raichle M.E.* Localization of human system for sustained attention by positron emission tomography//Nature 1991. V. 49. P. 61–64.
109. *Papousek I., Schulter G.* Different temporal stability and partial independence of EEG asymmetries from different locations: implications for laterality research//Int. J. Neurosci. 1998. V. 93. № 1–2. P. 87–100.
110. *Posner M.I.* Attention in cognitive neuroscience: an overview / In: M.S. Gazzaniga (Ed.), The cognitive neuroscience. Cambridge, M.A.: MIT Press, 1995.- p.615-624.
111. *Prise D., Barell J., Barell J.* A quantitative-experimental analysis of human emotions//Votivation and Emotion. 1985. V. 9. № 1. P. 47–54
112. *Reeves B., Lang A., Thorson E., Rotschild M.* Emotional television scenes a hemispheric specialization // Hum. Communic. Res. 1989. V. 15. P. 493–508
113. *Reuter-Lorem P., Davidson R. 3.* Differential contribution of the two cerebral hemispheres to the perceptions of happy and sad faces//Neuropsychology. 1981. V. 19. № 4. P. 609–615.
114. *Roland P. E., Larsen B., Lossen N.A.* Supplementary motor area and other corvoluntary movements in man //Journ. Neuropsychology. 1980. V. 43. P. 118–136.
115. *Roland P. E.* Cortical regulation of selective attention in man. A regional cerebral blood flow study// Journ. Neurophysiology. 1982. V. 48. P.1059–1077.
116. *Roland P. E., Friberg L.* Localization of cortical areas activated by thinking //Journ. Neurophysiology. 1985 V. 53. P. 1219–1263.
117. *Sackheim H.A., Gur R.G.,Sausy M.* Emotions are expressed more intensively on the left side of the face//Science. 1978. V. 202. P. 434–436.
118. *Schellberg D., Besthorn C., Pfleger W., Gasser T.* EEG power and coherent while male adults watch emotional video films // Int. J. Psychophysiol. 1990. V. 9. P. 279–291.
119. *Schmidt L.A., Fox N.A.* Left frontal EEG activation in the development of toddlers sociability //Brain Cogn. 1996. V. 32. № 2. P. 243–246.
120. *Smith B.D., Meyers M., Kline R.* Parietal processing of affect and cognition: cerebral organization in strongy lateralized left-handed subjects//Biol. Psychol 1989. V. 29. P. 11–26.

121. *Stenberg G.* Personality and the EEG: arousal and emotional arousability//*Person, individ. Differ.* 1992. V. 13. № 10. P. 1097–1113.
122. *Tomarken A.J., Keener A.D.* Frontal brain asymmetry and depression: A regulatory perspective//*Cognit. Emot.* 1998. V. 12. P. 387–420.
123. *Tucker D.M.* Lateral brain function, emotion/ and conceptualisation//
124. *Psychol. Bull.* 1981. V. 81. № 1. P. 19–44.
125. *Tucker D.M., Dawson S.L.* Asymmetric EEG changes as method actors generated emotions//*Biol. Psychol.* 1984. V. 19. P. 63–75.
126. *Wada J. A.* A new method for the determination of the side of cerebral speech dominance. A preliminary report on the intracarotid injection of sodium amytal in man//*Ygaku to Seibutsugaku (Med. and Biol.)*. 1949. V. 14. P. 221–228.
127. *Wiedemann G., Pauli P., Dengler W., Lutzenberger W., Birbaum Buchkremer G.* Frontal brain asymmetry as a biological substrate of emotions in patients with panic disorders//*Arch. Gen. Psychiat.* 1999. V. 56. № 1. P. 78–84.

ДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ

В.Ф. Фокин, Н.В. Пономарева

НИИ мозга РАМН, Москва

Понятие функциональной межполушарной асимметрии (ФМА) возникло, после того, как Брока и Вернике обнаружили, что симметричные образования правого и левого полушария играют в мозге различную роль. Это прежде всего относится к высшим корковым функциям (речи, гнозису, праксису и другим). ФМА также имеет место в организации сенсорных и моторных функций. Из-за того, что речь, а также представительство ведущей руки у правшей в наибольшей степени связаны с левым полушарием, это полушарие получило название доминантного, а правое - субдоминантного. Существуют представления, что у истинных левшей доминантным является правое полушарие, хотя у левшей латерализация функций более вариабельна, и, в целом, межполушарная асимметрия выражена меньше (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1981). Значительный вклад в изучение функционального неравенства полушарий внесли работы Р. Сперри и М. Газзаниги, показавших, что у пациентов с перерезкой мозолистого тела правое и левое полушарие выполняют различные специализированные операции (М. Газзанига, 1974).

Упомянутые выше фундаментальные работы получены нейропсихологами и клиницистами, на мозге с повреждением тех или иных образований. В этих случаях латеральность проявляется в виде устойчивых консервативных признаков, связанных со структурно-функциональными особенностями организации правого и левого полушария. Долгое время считали, что стационарная асимметрия является единственной формой ФМА, тем более, что существует довольно стабильное преобладание некоторых моторных и сенсорных характеристик (ведущая рука, ведущий глаз, ведущее ухо и т.п.).

Однако в деятельности головного мозга имеет место и другая асимметрия, информацию о которой сообщают исследования, выполненные с помощью биохимического картирования, а также методами регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и вызванной электрической активности, локального мозгового кровотока и др. Эта асимметрия носит динамический характер и зависит от функционального состояния мозга, которое и определяет избирательное повышение активности в правом или левом

полушарии. Например, преобладание спектральной мощности альфа ритма в правом полушарии статистически достоверно в состоянии спокойного бодрствования при закрытых глазах. Но на записи ЭЭГ можно выделить участки, где этого преобладания нет. Другой пример: попеременная снаподобная активность в правом и левом полушарии у дельфинов, когда качественно различная ЭЭГ имеет место в обоих полушариях головного мозга (Л.М. Мухаметов, А.Я. Супин, 1978).

Функциональная асимметрия деятельности полушарий зависит, в основном, от трех факторов: асимметрии внешней среды, характера межполушарных отношений и специфических особенностей работы каждого полушария. Представления о том, что асимметрия внешней среды формирует асимметрию деятельности головного мозга и соответственно асимметрию поведенческих реакций находится в полном соответствии с современными данными о морфо-функциональной организации головного мозга. Эти взгляды нашли экспериментальное подтверждение в работах R.L. Collins (1968-1975), а также в наших исследованиях (В.Ф. Фокин, 1982). Межполушарные взаимоотношения определяются в значительной мере теми влияниями, которые передаются по транскаллозальным связям. Из работ прошлых лет и современных исследований следует, что характер этих влияний преимущественно тормозный, хотя транскаллозальные связи могут быть и возбуждающими. Тормозные нейроны, осуществляющие транскаллозальную передачу, по преимуществу ГАМК-эргические (F. Kimura, R.W. Vaughan, 1997). Межполушарные отношения можно рассмотреть на следующем примере. Если активность одного из полушарий несколько выше, то в этом случае активность другого полушария будет тормозиться, при этом снизится и уровень тормозных влияний, идущих на первое полушарие. Это происходит до того момента пока процессы не начнут развиваться в противоположном направлении под влиянием каких-либо воздействий, приводящих к снижению активности первого полушария. Поведение такой системы проявляется в виде переменной активности правого или левого полушария, а состояние одинаковой активности обоих полушарий будет неустойчивым. Чередование деятельности правого и левого полушария позволяет более экономно расходовать энергетические резервы. Ярким примером такой активности у животных является чередование снаподобной активности в правом и левом полушарии у дельфинов (Л.М. Мухаметов, А.Я. Супин, 1978).

Здесь удобно ввести понятие динамической функциональной асимметрии, под которой будем подразумевать неустойчивые различия в деятельности симметричных образований головного мозга, проявляющиеся в неодинаковой их активности. Оценку динамической ФМА можно осуществлять с помощью электрофизиологических, биохимических, поведенческих и других показателей. Динамическая функциональная асимметрия зависит от функционального состояния и часто проявляется в

статистически значимом, преобладании нейронной активности в одном из полушарий. Понятно, что в этом случае интенсивность энергетического обмена выше в более активном полушарии. На понимании этой взаимосвязи основаны работы по изучению межполушарной асимметрии с помощью высокотехнологичных методов биохимического картирования мозга. В настоящей работе для оценки интенсивности церебрального энергетического используется анализ уровня постоянного потенциала головного мозга (УПП), который при определенных условиях регистрации может служить таким показателем.

О методе регистрации уровня постоянного потенциала головного мозга

Для изучения динамической ФМА успешно применяется регистрация уровня постоянного потенциала головного мозга (УПП). УПП, регистрируемый от кожи головы человека, отражает преимущественно потенциалы гематоэнцефалического барьера, зависящие от концентрации ионов водорода в мозге. Поскольку степень закисленности мозговой ткани и интенсивность церебрального энергетического обмена связаны между собой, то по величине УПП можно судить об интенсивности обмена. В норме высоким значениям УПП соответствует высокая интенсивность обмена и наоборот. Метод подробно описан ранее (В.Ф. Фокин, Н.В. Пономарева, 2001). Регистрация УПП наиболее часто проводилась монополярно в пяти отведениях - от лобной, центральной, затылочной областей по сагиттальной линии и височных отделов головы (точки Fpz, Cz, Oz, Td, Ts по международной схеме 10-20). В некоторых случаях регистрация осуществлялась в 17 отведениях по той же схеме.

История изучения УПП и ФМА

Впервые попытка связать функциональную межполушарную асимметрию с УПП была предпринята нами. В опытах на кошках, разделенных на группы "правшей", "левшей" и "амбидекстров" в зависимости от предпочтительного использования правой или левой передней лапы в инструментальных реакциях, было показано, что у животных "правшей" и "левшей" доминантное полушарие более позитивно по сравнению с субдоминантным. Аналогичные динамические характеристики были получены на людях при биполярной регистрации постоянных потенциалов (В.Ф. Фокин, 1982; В.Ф. Фокин, Н.В. Пономарева; 1982). В дальнейшем было выявлено, что у правшей молодого и зрелого возраста УПП достоверно выше в левой височной области, чем в симметричном отделе левого полушария. У левшей имеет место тенденция к обратным соотношениям УПП в височных областях, однако межполушарные

различия не значимы (Н.В. Пономарева, 1986). Л.Л. Клименко (1987) показано, что крысы разделенные по предпочтению правой или левой ветви Т-образного лабиринта при выработке рефлексов избегания имеют достоверно отличную от нуля межполушарную разность постоянных потенциалов. При этом полушарие ипсилатеральное стороне избегания более позитивно.

В современных работах при регистрации УПП с расположением активных электродов в разных областях головы, а референтного - на мочке уха, также имеются указания на связь ФМА с УПП. Например, в работе S.H. Curry; C. Pleydell 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. Авторы приходят к заключению, что нейрофизиологическое картирование с помощью УПП представляет собой метод для одновременного анализа степени активации различных корковых областей и оценки ФМА.

В другой работе для определения пространственной обработки информации в коре использовались теория калиброванных тестов и 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. Левый фронтально-центральный негативный максимум при решении вербальных задач ясно контрастировал с теменно-затылочным пиком в правом полушарии при решении пространственных задач. 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. Данные подчеркивают участие правой затылочной коры в решении пространственных задач и предполагают, что испытуемые с плохой латерализацией тратят больше энергии для решения этих задач (O. Vitouch et al., 1997).

Современный этап изучения динамической функциональной межполушарной асимметрии с помощью УПП

Динамические характеристики ФМА удобно исследовать с помощью УПП, поскольку энергетические процессы принимают непосредственное участие в деятельности асимметрично расположенных нервных центров.

Показатели церебрального энергетического метаболизма хорошо коррелируют с различными видами сенсорных, моторных и позных асимметрий.

В обследовании принимало участие более 400 испытуемых разного пола и возраста, среди которых преобладали правши. Для оценки латерализации функций использовались стандартные тесты из соответствующих опросников (M. Annet, 1972). К правшам относили субъектов, которые считали себя правшами и имели выраженную правостороннюю ориентацию моторных (рука) функций. При наличии у таких испытуемых левой латеральности сенсорных функций (глаз, ухо) считалось, что это правши с левым ведущим глазом и т.д.

Достаточно часто между симметричными участками головы, расположенными парасаггитально, регистрировалась устойчивая разность потенциалов. В настоящей работе основное внимание уделялось разности УПП, между симметричными височными областями, которая в дальнейшем будет подробно проанализирована. У взрослых здоровых правшей от 17 до 50 лет регистрировалась также статистически значимая разность УПП между симметричными отделами лобных, центральных и затылочных областей, при этом УПП был выше в левом полушарии, чем в правом (рис. 11.1). Это свидетельствует о более высоком уровне обмена в левом доминантном полушарии, по сравнению с субдоминантным.

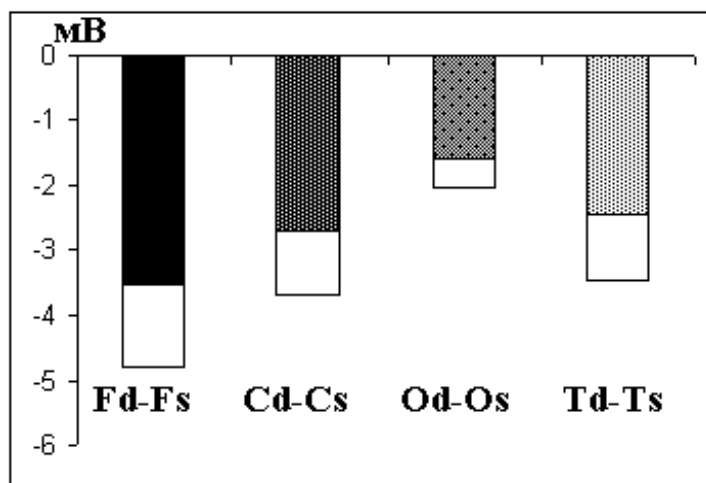


Рис. 1. Разность УПП между симметричными областями головы у здоровых правшей среднего возраста

По оси ординат - УПП в мВ. По оси абсцисс – области отведения: Fd-Fs – правая и левая лобные, Cd-Cs – правая и левая центральные, Od-Os – правая

и левая затылочные, Td-Ts правая и левая височные области. Окрашенные столбики - среднее арифметическое межполушарной разности УПП в различных отведениях, неокрашенные прямоугольники - величина стандартной ошибки.

Сравнение разностей УПП в центральных областях, зарегистрированной биполярно и полученной путем вычитания УПП в тех же областях при монополярном отведении, показало значительное сходство результирующих значений УПП. С учетом того, что результаты получены на разных группах испытуемых правой рукой, это свидетельствует об эквивалентности монополярного и биполярного методов отведения УПП при анализе межполушарной разности потенциалов.

Таким образом, у взрослых правой рукой устойчивая разность потенциалов найдена между следующими симметричными областями: лобной, центральной, затылочной и височной. Более высокий УПП свидетельствует о преобладании энергетического обмена в доминантном полушарии. В этой же возрастной группе (испытуемых молодого и зрелого возрастов) у правой рукой с левым ведущим глазом отсутствуют статистически значимые различия между симметричными областями головы.

Межполушарная разность потенциалов меняется в зависимости от возраста и пола, а также от конституциональных характеристик ФМА. Наиболее полная информация в настоящее время имеется по разности УПП в височных отведениях у правой рукой.

Межполушарная разность УПП в височных областях у мужчин и женщин разного возраста

Поскольку изменение церебральных функций в онтогенезе протекает неравномерно, мы выделяем ряд возрастных интервалов, которые являются определяющими, для описания динамики ФМА. Ниже приводятся значения межполушарной разности потенциалов в разных возрастных.

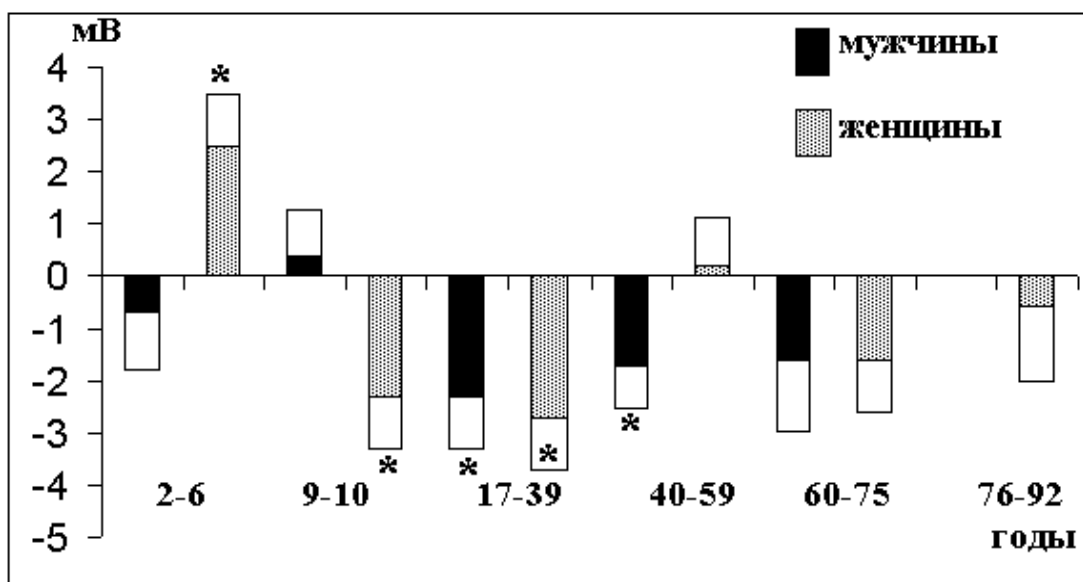


Рис 2. Средние значения межполушарной разности УПП в височных отведениях у правой руки мужчин и женщин различного возраста

По оси ординат - значение УПП в мВ. По оси абсцисс - возраст (годы). Черные столбики - средние арифметические межполушарной разности УПП в височных отведениях у мужчин. Серые столбики - то же у женщин. Неокрашенные - прямоугольники стандартная ошибка. * - достоверно отличающиеся от нуля ($p < 0,05$) значения межполушарной разности УПП.

Из рисунка видно, что межполушарная разность УПП имеет неодинаковую динамику у мужчин и женщин. У девочек раньше, к 9 летнему возрасту, формируется устойчивая разность потенциалов с преобладанием УПП в левом полушарии, что согласуется с данными о более раннем созревании мозга у девочек. Формирование свойственных для взрослых межполушарных различий УПП является одним из факторов, определяющих успешность обучения (раздел 10.2 «Функциональные энергетические состояния мозга и процесс обучения у младших школьников»). У мужчин значимые межполушарные различия УПП формируются несколько позже, но сохраняются дольше, - до 60 лет.

Достоверные различия между мужчинами и женщинами имеют место только в раннем возрасте. Это позволяет во многих случаях объединять в единую группу испытуемых разного пола. В молодом и зрелом возрастах значения УПП в левом доминантном полушарии статистически значимо выше, чем в правом. Устойчивая разность УПП между симметричными височными областями указывает на то, что височная область левого доминантного полушария и у мужчин и женщин в течение довольно

значительного жизненного отрезка требует больших энергозатрат, чем соответствующая область правого полушария.

Уменьшение моторной асимметрии у здоровых испытуемых старческого возраста выявлено и при поведенческом тестировании (А.М. Полухов, 1982). Снижение межполушарных различий, по-видимому, отражает инволюционные процессы, снижающие специализацию полушарий. Сглаживание межполушарной асимметрии очевидно связано и с изменениями мозгового кровотока, который при старении снижается более значительно в левом полушарии (А.Д. Дробинский, 1976). Дисперсия межполушарной разности УПП в височных отведениях возрастает примерно в два раза в пожилом и старческом возрасте по сравнению с этим же показателем в детском, молодом и зрелом возрастах. Это очевидно связано с повышением межиндивидуальной вариабельности межполушарной асимметрии в старческом возрасте за счет того, что инволюционные процессы могут преобладать у разных испытуемых либо в левом, либо в правом полушариях.

Динамика межполушарной асимметрии УПП у правшей при утомлении

Утомление может оказаться одним из факторов меняющих динамические свойства ФМА.

В настоящей работе исследование УПП проводилось 4 раза в течение суток (в 9, 11, 17 и 19 часов) у 6 здоровых мужчин среднего возраста ($36,3 \pm 3,8$ лет), работающих операторами электростанций во время их рабочей смены.

В течение дня УПП постепенно повышался в правой височной области и снижался в левой. Разность потенциалов Td-Ts в 9 и в 19 часов достоверно различалась (рис. 11.3).

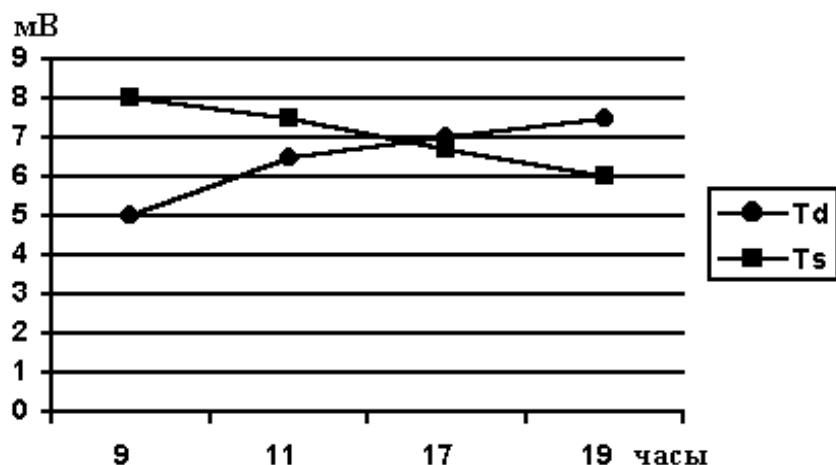


Рис. 3. Динамика УПП в правой и левой височных областях в разное время у операторов с суточным ритмом труда

По оси ординат - УПП в мВ, по оси абсцисс - время суток в часах. Td, Ts - значения УПП в правой и левой височных областях, соответственно.

Итак, у здоровых испытуемых в течение дня происходит изменение межполушарной асимметрии церебрального энергообмена: утром УПП и соответственно энергообмен преобладает в левом полушарии, а вечером – в правом. Возможно динамика асимметрии отражает развитие утомления в вечернее время.

Различия в распределении УПП у правшей и левшей

Различия между распределением УПП у лиц одного пола и возраста, но с разной ФМА наблюдаются как в височных областях, что представляется наиболее логичным, так и в сагиттальных отведениях

Если у правшей в молодом и среднем возрасте УПП достоверно выше в левой височной области, чем в правой, то у левшей того же возраста имеют место обратные соотношения уровня потенциала в височных областях. У левшей, однако, несколько меньше межполушарная разность УПП и больше индивидуальная вариабельность этого показателя, в результате чего различия между УПП в правом и левом полушариях статистически не значимы. Это соответствует меньшей латерализации левшей по данным поведенческих тестов (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1981; и др.). Различия разности УПП в височных областях у правшей и левшей достоверны (рис. 4).

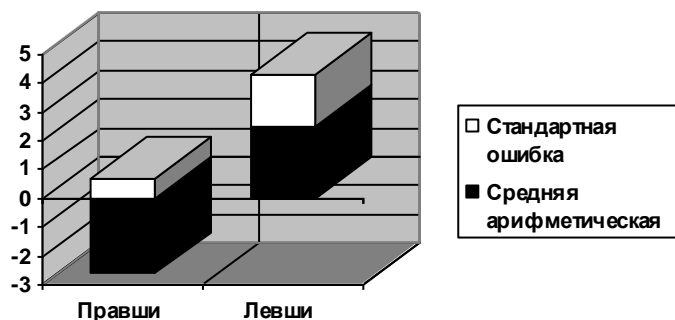


Рис 4. Разность потенциалов между правой и левой височными областями (Td-Ts) у правшей и левшей молодого и среднего возраста

По оси ординат значение УПП в милливольтгах.

Отличия левшей от правшей не ограничиваются межполушарными показателями. Левши имеют достоверно более высокий УПП, отражающий более высокий уровень церебральных энергетических процессов, в затылочной (Oz) и теменной (Pz) областях.

Различия УПП у правшей и левшей проявляются уже в детстве. В возрасте 8-10 лет у левшей локальный потенциал в правой височной области достоверно выше, чем у правшей (табл. 1).

Таблица 1

Различия по характеристикам УПП между группами правшей и левшей

Возраст (годы)	Мужчины или женщины (М, Ж)	Отведение УПП
8 – 10	Ж	Td*
16 –39	Ж, М	Td-Ts
		P
		O

Td* -локальный УПП в правой височной области. Во всех случаях, представленных в таблице, УПП выше у левшей.

Итак, для левшей, по сравнению с правшами, характерна обратная по знаку, но менее выраженная асимметрия энергетических процессов в височных областях, а также более высокий уровень церебрального

энергообмена в теменной и затылочной области. Это касается, прежде всего, людей молодого и среднего возраста.

Анализ связи между различными видами асимметрий и распределением УПП

Функциональную асимметрию описывают с помощью качественных и количественных показателей. Качественные показатели асимметрии, как правило, представлены бинарной характеристикой одного признака, например, правша - левша, большой палец сверху или снизу при тесте переплетения пальцев и т.д. В некоторых случаях возможны три градации: правша, левша, амбидекстр. Качественные показатели связаны со стационарной асимметрией и редко или никогда не меняются на протяжении жизни человека. Количественные показатели, напротив, могут описывать, как стационарную, так и динамическую асимметрию. Часто они указывают на градацию качественного признака. У правшей практически всегда правая рука сильнее левой, однако, в разное время и разных функциональных состояниях разность между силой правой и левой кисти будет различной. Рассмотрим несколько примеров связи распределения УПП с качественными и количественными показателями ФМА.

Как было показано ранее, параметры УПП различаются у правшей и левшей. Однофакторный дисперсионный анализ позволил выявить, что характеристики УПП мозга также зависят от сенсорной асимметрии. У испытуемых с правым ведущим глазом УПП и соответственно церебральный энергообмен выше в левой центральной, теменной и височной областях по сравнению с испытуемыми с левым ведущим глазом. Кроме того, разность потенциалов между левой и правой центральными областями (Cs-Cd) в первой группе была выше, чем во второй. Это указывает на то, что полушарие контралатеральное ведущему глазу имеет более высокий энергетический обмен. Закономерность, в принципе, аналогична и для сенсорной и для моторной асимметрии.

Имеются также различия УПП в зависимости от позной асимметрии. В пробе с переплетением пальцев рук в тех случаях, когда большой палец левой руки располагался сверху, что чаще встречается у левшей, испытуемые имели более высокий локальный потенциал в правой височной области, чем в случаях, когда сверху был большой палец правой руки. В позе Наполеона (поза с переплетением предплечий) в случаях,

когда сверху располагалась кисть левой руки, испытуемые имели более высокий локальный потенциал в правой теменной области. Эти результаты подтверждают представления о большей интенсивности энергообмена в правом полушарии у людей с проявлениями левшества. Показатели позной асимметрии часто связаны с характеристиками УПП правого полушария, в то время как другие показатели моторной асимметрии коррелируют с межполушарной разностью УПП. Позные и двигательные реакции, отражают различные уровни построения движения, и, возможно, поэтому в их управлении принимает ведущее участие активность разных полушарий.

Достаточно тесная взаимосвязь выявлена между динамическими показателями межполушарной асимметрии (разности между динамометрическими показателями правой и левой кисти) и параметрами УПП. Разность потенциалов между левой и правой лобными областями ($F_s - F_d$) положительно коррелировала с разностью динамометрических показателей правой и левой кисти ($r=0,61$; $p<0,01$). В количественных показателях асимметрии в большей мере, чем в качественных ее характеристиках, отражается степень асимметричной деятельности полушарий мозга в момент обследования, поэтому энергетические характеристики ФМА более тесно связаны с асимметрией динамических показателей.

Межполушарная разность УПП коррелирует с другими параметрами распределения УПП. В действительности множество характеристик УПП выступает как единое целое, поскольку является отражением энергетического метаболизма целого мозга. Поэтому был проведен множественный корреляционный анализ, где в качестве зависимой переменной выступала разность динамометрических показателей правой и левой руки, а независимыми переменными были различные показатели распределения УПП. В этом случае коэффициент корреляции составил $0,84$, $p<0,00177$.

Таким образом, из рассмотренного материала вытекает определенное представление о связи множества характеристик УПП и функциональной межполушарной асимметрии. При этом можно выделить несколько фактов. Коэффициент множественной корреляции выше, чем коэффициент линейной

корреляции (взятый по абсолютной величине). Это означает, что хотя существует связь между разностью УПП в симметричных областях и асимметричными позными или моторными реакциями, а также ведущим глазом эта связь, в целом, меньше, чем корреляция между какой-либо асимметричной реакцией организма и всей совокупностью параметров УПП, полученных при регистрации от различных областей головы. Значения коэффициентов корреляции свидетельствуют о наличии хотя и достоверной, но низкой или средней связи. После подсчета квадрата коэффициента корреляции, указывающего на долю влияний, приходящегося на разность УПП, можно говорить, что такое влияние не превышает 25% от влияния всех факторов. Это означает, что у отдельных правшей в момент обследования может регистрироваться иная разность потенциалов между симметричными областями, чем у большинства испытуемых из данной совокупности. Разность постоянных потенциалов может изменяться в связи с особенностями функционального состояния головного мозга, зависящего, в том числе, и от событий, которые предшествовали регистрации потенциалов.

Связь качественных показателей асимметрии с распределением УПП более слабая, хотя во всех упомянутых выше случаях статистически значимая, чем корреляции с динамическими показателями асимметрии. Качественные характеристики асимметрии указывают просто на наличие асимметрично организованных нервных центров, регулирующих сенсорные и двигательные функции или совокупность функций как в случае с правшеством и левшеством. Взаимосвязь между количественными показателями асимметрии и распределением УПП может быть весьма значительной, что видно на примере динамометрического теста, поскольку реальная степень асимметричной работы нервных центров отражается в количественных характеристиках церебрального энергообмена. В целом, в доминирующем полушарии имеет место более высокий уровень энергетического метаболизма.

Устойчивость межполушарной асимметрии УПП при выполнении нагрузочных и функциональных проб

Динамические показатели ФМА при функциональных нагрузках зависят от вида нагрузки, специализации полушарий и исходного состояния испытуемых.

При нагрузках, связанных со специализированной деятельностью одного из полушарий, происходит изменение динамических характеристик межполушарной асимметрии. Исследования локального мозгового кровотока, интенсивности потребления глюкозы мозгом и ЭЭГ обнаруживают большую активность правого полушария при решении

визуально-пространственных задач (Т.Ж. Furst, 1976), а левого полушария - при произнесении слов в уме или шепотом, а также при чтении (J.D. Jرابow et al., 1979; R. Leblanc et al., 1992). При чтении преобладание энергообмена по данным УПП в левом полушарии по сравнению с правым усиливается. Так как в фоне УПП у правшей выше в левом полушарии, то знак межполушарной разности УПП не меняется. Напротив, при прохождении теста на зрительно-пространственное ориентирование происходит достоверное усиление активности правого полушария по сравнению с левым, о чем свидетельствует изменение межполушарных различий УПП. Если до нагрузки у детей 6 лет разность УПП в височных областях (Td-Ts) составляла $-0,94 \pm 0,45$ мВ, то после прохождения теста на зрительно-пространственное ориентирование она составила $0,37 \pm 0,5$ мВ (Глава 10 «Церебральный энергетический обмен и некоторые психофизиологические характеристики личности»).

Небольшая латерализованная двигательная нагрузка сопровождается активацией энергетического обмена в полушарии, контралатеральном используемой руке. Так у правшей 21- 43 лет выполнении пробы быстрых нажатий правой рукой приводило к нарастанию разности УПП между левой и правой центральными областями (Cs-Cd) на $1,53 \pm 0,5$ мВ.

Изменение разности УПП при нелатерализованных нагрузках подчиняется другим закономерностям, обусловленным развитием стрессовых реакций. Если нагрузка носит выраженный стрессорный характер, например, у спортсменов в подготовительный к соревнованиям период, то изменение знака межполушарной асимметрии зависит от двух факторов: от фонового уровня межполушарной разности УПП и от самой нагрузки, поскольку сдвиг межполушарной разности УПП связан отрицательной корреляцией с фоновым УПП. Коэффициент корреляции между фоновой разностью УПП в симметричных височных отведениях и приращением этой разности под влиянием тренировочной нагрузки составил 0,82 ($p < 0,0001$). Ранее аналогичные закономерности были получены на животных, у которых вырабатывался инструментальный условный рефлекс на болевое раздражение (В.Ф. Фокин, 1982).

Перестройка межполушарных отношений играет важную роль в процессах адаптации. У здоровых правшей развитие стресса связано с активацией правого полушария. Возможно, это происходит из-за более тесных отношений правого полушария с диенцефальными структурами, активированными при стрессе. Ранее описывались связи правого полушария с иммунологической активностью, которая также меняется при стрессе. При адаптации, связанной с резким изменением климатогеографических условий, выявлена инверсия эффекта правого уха, который наблюдается в норме у правшей при дихотическом прослушивании, симультанной подаче слов в правое и левое ухо (В.П.

Леутин, Е.И. Николаева, 1988). Преимущественная активация правого полушария по показателям двигатель-проприоцептивной памяти имеет место в процессе адаптации к горным условиям (Р.Ю. Ильюченко, 1979). Если в покое у правшей альфа-ритм ЭЭГ менее выражен в левом полушарии в связи с большей его активацией, то в процессе адаптации отмечено преобладание альфа-ритма в левом полушарии (В.С. Иванов с соавт., 1976; В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988). Поведенческие тесты подтверждают это наблюдение. В заполярных условиях доля левшей и амбидекстров была выше по сравнению с популяцией людей, проживающих в средней полосе (В.И. Хаснулин с соавт., 1983). При предоперационном стрессе выявлено значительное нарастание асимметрии поздних компонентов зрительных вызванных потенциалов (Л.Р. Зенков, П.В. Мельничук, 1985). Усиление правополушарной активности показано с помощью ПЭТ у людей после депривации сна, которую также можно рассматривать как стресс (Н.В. Вольф, 1996).

У спортсменов-ребцов Олимпийской сборной до тренировки межполушарные различия УПП были 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 об активации правого полушария, в отличие от обычных людей среднего возраста, у которых статистически значимо преобладает активность левого доминантного полушария. У мужчин-спортсменов межполушарная разность УПП в височных областях (Td-Ts) достоверно не отличалась от нуля ($-0,73 \pm 1,2 \text{ мВ}$), а у женщин она имела тенденцию к инверсии знака ($0,74 \pm 0,7 \text{ мВ}$) по сравнению с нормой.

Рассмотрим более подробно, насколько стабильна межполушарная

разность потенциалов и отчего зависит изменение знака этой разности.

При регистрации УПП с интервалом в 1 час у здоровых испытуемых в возрасте от 20 до 60 лет, находящихся в состоянии спокойного бодрствования, не происходило каких-либо статистически значимых изменений в распределении УПП, включая межполушарную разность.

Стабильность динамических характеристик ФМА снижается в зависимости от интенсивности неспецифической нагрузки (табл. 2).

Таблица 2

Устойчивость межполушарной разности УПП при различных нагрузках

Вид нагрузки	Отведение УПП	% изменения знака межполушарной разности УПП
Значительная физическая нагрузка	Td-Ts	59-49
Гипервентиляция	Td-Ts	44-31
Акупрессура по Уманской	Td-Ts	30
Умеренная физическая нагрузка	Td-Ts	18
	Cd-Cs	18
	Fd-Fs	45
	Pd-Ps	55
	Od-Os	27

Fd-Fs, Cd-Cs, Pd-Ps, Td-Ts, Od-Os - межполушарные разности УПП в лобных, центральных, теменных, височных, затылочных отведениях, соответственно.

Из таблицы 2 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 и исходного распределения УПП наблюдается увеличение доли обследуемых с преобладанием УПП в правом или в левом полушариях и снижается число испытуемых с примерно равными значениями УПП в обоих полушариях.

Рассмотрим более подробно динамику УПП при различных воздействиях.

1. Физическая нагрузка

У мужчин гребцов, после физической нагрузки со значительным превышением порога аэробного обмена, знак разности УПП в височных отведениях сохранялся только у 41% спортсменов. При этом достоверного сдвига разности УПП по всем обследуемым не было. После нагрузки увеличилось количество спортсменов с преобладанием УПП в левом полушарии (рис. 6).

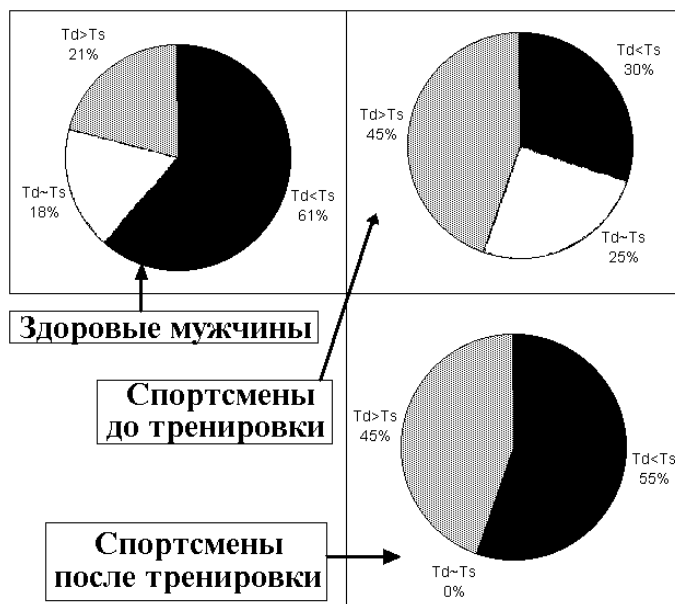


Рис. 5. Доли обследуемых с преобладанием УПП в левом ($T_d < T_s$), правом ($T_d > T_s$) полушариях или без преобладания ($T_d \sim T_s$) в контрольной группе здоровых людей и у спортсменов до и после тяжелой физической тренировки

На рисунке 5 видно, что в норме преобладают испытуемые с большими значениями УПП в левом полушарии, чем в правом. У спортсменов, наоборот, - УПП чаще выше в правом полушарии, по сравнению с левым. Под влиянием нагрузки у спортсменов сокращаются доли обследуемых с преобладанием активности в правом полушарии и возрастает количество людей с более высокими значениями УПП в левом полушарии.

Эта же закономерность, в принципе, имеет место и у спортсменок (рис. 6). После усиленной тренировочной нагрузки у женщин гребцов знак разности УПП между височными отведениями сохранился у 61% спортсменок, достоверного сдвига разности УПП не наблюдалось. После нагрузки также увеличилось количество спортсменок с преобладанием УПП в левом полушарии.

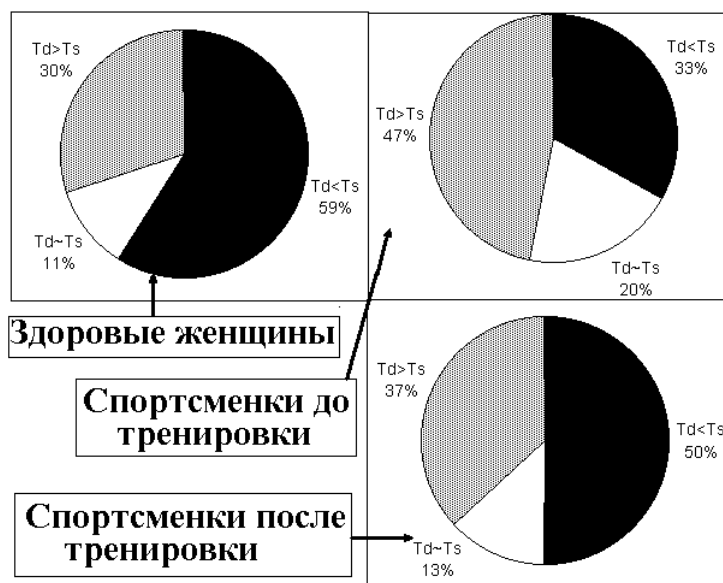


Рис. 6. Доли обследуемых с преобладанием УПП в левом ($T_d < T_s$), правом ($T_d > T_s$) полушариях или без преобладания ($T_d \sim T_s$) в контрольной группе здоровых женщин и у спортсменок до и после тяжелой физической тренировки

Характерно, что у мужчин и женщин спортсменов направленность сдвигов межполушарной разности УПП под влиянием нагрузки аналогична той, которая имеет место в норме. Это понятно, поскольку фоновые значения УПП и приращение УПП под влиянием нагрузки связаны друг с другом отрицательной корреляцией. Особенно это проявляется у спортсменов-мужчин, у которых значение межполушарной разности УПП до нагрузки и приращение межполушарной разности УПП связаны сильной корреляционной зависимостью ($r = -0,82$, $p < 0,001$)

При умеренной физической нагрузке у спортсменов знак разности УПП в височных отведениях сохранялся в 82% случаев. Столь же устойчива разность УПП в центральных отведениях, однако, в других областях ее устойчивость существенно ниже: в лобном - 55%, в теменном - 45%, в затылочном - 73% случаев. Таким образом, наиболее стабильна межполушарная асимметрия в височных и центральных отведениях (табл. 2).

Чем больше исходная разность УПП по абсолютной величине, тем значительнее сдвиг этой разности направленный в сторону ее среднего значения. Если подсчитывать среднее значение межполушарной разности УПП в различных выборках, то достоверные изменения средних величин наблюдаются не часто, однако дисперсия этой разности после различных воздействий практически всегда достоверно снижается. Кроме того, как правило, под влиянием нагрузки сокращается количество испытуемых, у которых межполушарная разность УПП была близка к нулю с точностью до

1 милливольт. Исходя из изложенных выше теоретических представлений об организации ФМА, состояние равенства активностей в обоих полушариях не является устойчивым в норме, а при нагрузке часто происходит инверсия исходной межполушарной разности УПП.

2. Гипервентиляционная проба

Одним из видов стандартной функциональной нагрузки является 3-х минутная гипервентиляционная проба. У испытуемых среднего возраста (до 45 лет) знак разности УПП в височных отведениях сохранялся в 56% случаев. Эти же испытуемые, получившие препарат Семакс, увеличивающий адаптационные возможности мозга, сохранили неизменным знак межполушарной разности потенциалов в 64% случаев.

Корреляция между изменением межполушарной разности УПП при гипервентиляции и ее исходным значением составила в норме $-0,65$, $p < 0,009$.

С возрастом лабильность ФМА при нагрузке, по-видимому, снижается. Пожилые испытуемые со средним возрастом $57,9 \pm 1,8$ лет после гипервентиляции сохранили постоянным знак межполушарной разности УПП в 69% случаев. Несколько увеличилось количество испытуемых с положительной разностью потенциалов после нагрузки. Однако и до и после гипервентиляции межполушарная разность потенциалов достоверно не отличалась от нуля, что характерно для этого возраста.

3. Акупрессура

У здоровых мужчин зрелого возраста массаж симметричных акупунктурных зон (по А.А. Уманской) также менял распределение межполушарной разности потенциалов примерно в 30% случаев. При этом межполушарная разность значимо не изменилась. После массажа увеличилось количество испытуемых с отрицательной разностью УПП. Между исходным уровнем межполушарной разности потенциалов и ее изменением после акупрессуры также выявлена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,42$, $p < 0,05$).

Таким образом, в зависимости от вида воздействия и исходного состояния человека динамика межполушарных отношений может существенно различаться. Нагрузки, связанные с преимущественным вовлечением в деятельность левого полушария (чтение, двигательная активность правой руки), приводят к повышению энергетического обмена в этом полушарии по отношению к правому, зрительно-пространственное

ориентирование вызывает противоположную динамику межполушарных отношений. При нелатерализованных нагрузках изменение межполушарной разности УПП зависит от силы воздействия и исходных характеристик асимметрии. Слабые воздействия вызывают смену знака асимметрии в небольшом проценте случаев, с ростом интенсивности нагрузки процент изменений знака межполушарной асимметрии нарастает. При стрессе знак межполушарной разности потенциалов, как правило, изменяется. Исходное состояние является одним из факторов, определяющих динамику показателей в процессе воздействия, о чем свидетельствует отрицательная корреляция между исходной разностью УПП и ее изменениями при нагрузке. В опытах на животных было найдено, что направление сдвига УПП под влиянием различных причин определяется в значительной мере тем, превышает или нет межполушарная разность УПП среднюю арифметическую величину. В первом случае наблюдается снижение УПП, во втором - повышение. При этом после нагрузки дисперсия значений УПП снижается (В.Ф. Фокин, 1982). Это наблюдается и у человека, в частности, после нелатерализованной интенсивной нагрузки величина дисперсии межполушарной разности УПП меньше, чем до нее.

Устойчивость межполушарной асимметрии при нагрузках в условиях патологии

Особым вопросом является динамика межполушарной разности постоянных потенциалов при патологии. Так у заключенных, находящихся на грани суицида, наблюдались стойкие изменения межполушарных отношений, сопровождающиеся прежде всего нарушением деятельности правого полушария и распределением нейромедиаторов в обоих полушариях (I. Weinberg, 2000). При деменциях альцгеймеровского типа знак межполушарной разности УПП сохранялся после гипервентиляции в 100% случаев. Легкий звуковой стресс оставлял неизменным знак межполушарной разности постоянных потенциалов. Также как и в норме, имела высокая корреляция между исходной величиной межполушарной разности потенциалов и ее динамикой при нагрузке. Коэффициент корреляции составил $-0,92$. Интересно, что у клинически здоровых родственников больных болезнью Альцгеймера гипервентиляция меняла знак межполушарного градиента в 44% случаев, что соответствует норме. Лонгитудинальные измерения, выполненные с интервалом в несколько дней, показали, что стабильная разность УПП у больных БА сохраняется в 85% случаев.

Межполушарные различия у больных с опухолями мозга мало меняются при премедикации и наркозе. В данном случае учитывался знак межполушарной разности УПП в шести симметричных отведениях правого и левого полушария: нижнелобного, лобного, центрального, теменного,

височного и затылочного. Оказалось, что при премедикации знак разности УПП сохранялся у 96% больных, а при наркозе у 85%.

Итак, при заболеваниях головного мозга, в частности, связанных со старением, показатели ФМА зависят от вида патологии, но относительно стабильны при функциональных нагрузках.

Особенности характеристик зрительных вызванных потенциалов, биохимических и иммунологических показателей в трех группах функциональной асимметрии

В современной литературе имеются достаточно убедительные данные о различиях в генетике, обмене веществ, иммунологических реакциях и других показателях в группах правшей и левшей, сформированных по сенсорным и моторным показателям (В.В. Абрамов, 1988, 1991; P.J. Neveu, 1993). В какой мере испытуемые с различной асимметрией церебральных энергетических показателей будут отличаться по перечисленным выше характеристикам? В качестве энергетических характеристик мы использовали межполушарную разность УПП между правой и левой височными областями. В первую группу входили обследуемые, у которых УПП в левом полушарии был выше, чем в правом не менее чем на 1 мВ. Во вторую группу - испытуемые, у которых значения УПП в височных областях не различались более чем на 1 мВ. В третью были включены обследуемые, у которых УПП в правой височной области был выше, чем в левой не менее чем на 1 мВ.

Характеристики зрительных вызванных потенциалов трех группах асимметрий

Рассмотрим характеристики зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) в указанных выше трех группах испытуемых. Регистрация УПП и ЗВП осуществлялась у 28 здоровых мужчин правшей (средний возраст $34,3 \pm 1,3$ года). В этой выборке обнаружено статистически значимое превышение УПП в левой височной области по сравнению с правой на $2,7 \pm 1,1$ мВ. Однако у отдельных испытуемых знак межполушарной разности УПП мог быть противоположным. После разбиения на три группы в зависимости от преобладания или равенства УПП в симметричных височных областях, проводился дисперсионный анализ для выявления различий в этих группах по амплитудным и временным показателям ЗВП (рис. 7).

Обнаружены различия в амплитудных и временных характеристиках ЗВП. Наименьший латентный период и наименьшая амплитуда компонента N2 регистрировались в группе испытуемых с примерным равенством УПП в

обоих полушариях. Наибольший латентный период этого компонента наблюдался в группе испытуемых с преобладанием УПП в левом полушарии, а наибольшая амплитуда в группе испытуемых с преобладанием УПП - в правом. Амплитуды компонентов P3 в правом и левом полушариях были наибольшими в группе с преобладанием УПП в правом полушарии.

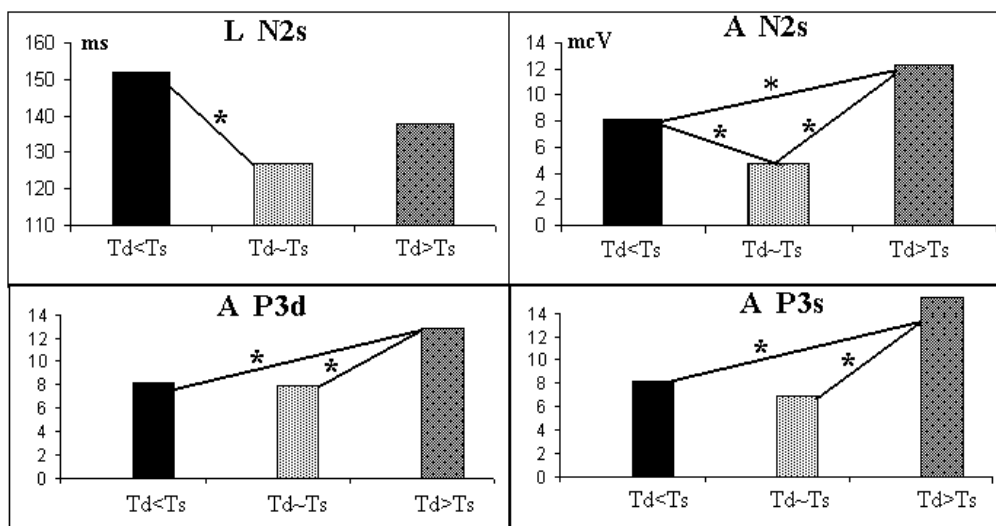


Рис. 7. Амплитудные и временные характеристики ЗВП в трех группах испытуемых

L -латентный период, A - амплитуда компонентов N2 и P3, зарегистрированных в правом (d) и левом (s) полушариях. Остальные обозначения те же, что и на рис. 11.7.

Межполушарная асимметрия УПП является фактором, оказывающим однотипное влияние на амплитуду компонентов P3, зарегистрированных как в правом, так и в левом полушариях. Компоненты P3 ЗВП возникают в коре мозга в ответ на афферентацию, поступающую по неспецифическим полисинаптическим зрительным системам. Их амплитуда определяется функциональной активностью коры и лимбико-ретикуло-кортикальных образований. Выявленная зависимость между энергетическим обменом в полушариях и ЗВП не может быть связана с собственно корковыми процессами, так как в последнем случае асимметрия энергетического обмена коррелировала бы с асимметрией характеристик ЗВП. Однотипная взаимосвязь повышения энергетического обмена в одном из полушарий и амплитуды компонентов ЗВП в обеих гемисферах можно объяснить только наличием избирательной связи полушарий с неспецифическими системами мозга, как это сформулировано в гипотезе Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1977). Данные об отношениях между межполушарной

асимметрией энергетических процессов и амплитудой позднего компонента РЗ в обоих полушариях свидетельствуют о том, что межполушарная асимметрия зависит от уровня неспецифической активации мозга.

Иммунологические характеристики в трех группах ФМА

При изменении знака межполушарной разности УПП иммунная активность существенно меняется. Пролиферативная активность Т-лимфоцитов под влиянием ФГА в различных разведениях была в два раза выше в том случае, когда УПП в правом полушарии был выше, чем в левом полушарии ($T_d > T_s$) по сравнению с группой испытуемых, у которых значения УПП были выше, соответственно, в левом полушарии ($T_d < T_s$) или с точностью до 1 мВ равны в обоих полушариях ($T_d \sim T_s$) (рис. 11.9).

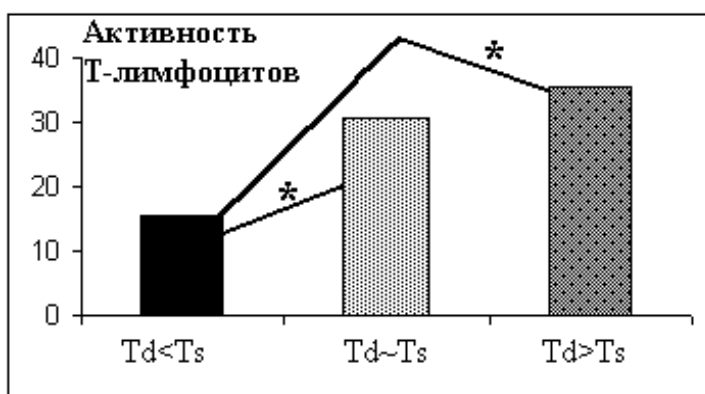


Рис. 8 Пролиферативная активность Т-лимфоцитов под влиянием фитогемагглютинаина (FGA) в трех группах испытуемых с различными характеристиками ФМА

По оси ординат - пролиферативная активность Т-лимфоцитов в условных единицах. Обозначение групп такое же, как на рис. 11.7.

Известно, что под влиянием стресса иммунная активность меняется фазным образом. На первой стадии стресса пролиферативная активность Т-лимфоцитов усиливается, при этом, как было показано выше, увеличивается активность правого полушария. Поэтому естественно, что более высокие значения УПП в правом полушарии по сравнению с левым связаны с повышением пролиферативной активности Т-лимфоцитов.

Биохимические показатели у спортсменов с различной межполушарной асимметрией

Биохимические показатели крови и мочи практически не различались до нагрузки у спортсменов, относящихся к различным группам асимметрий в зависимости от преобладания УПП в правом или левом полушарии. Однако после физической нагрузки, идущей со значительным превышением порога анаэробного обмена, различия выявлялись достаточно четко.

Судя по ПАНО и по состоянию КЩР, более высокие значения УПП в правом полушарии после физической нагрузки указывают на более тяжелые последствия перенесенного стресса. Так при оценке рН периферической крови у спортсменов, разделенных на три группы, - наиболее низкие значения рН были у спортсменов, у которых значение УПП в височной области правого полушария было выше, чем в левом (рис. 9).

Следует отдельно указать, что группа с примерно равными значениями УПП в правом и левом полушарии, по ряду биохимических показателей также не обладала оптимальными метаболическими характеристиками.

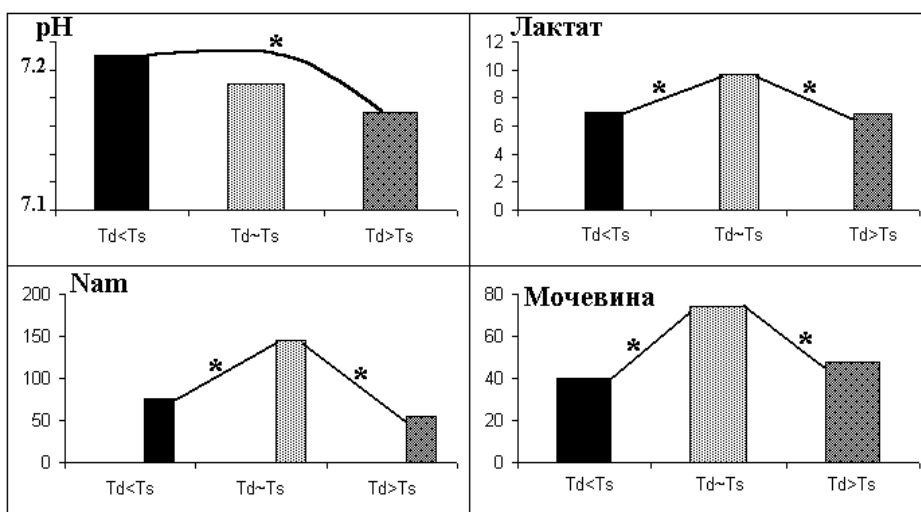


Рис. 9. Некоторые биохимические показатели крови и мочи после тяжелой физической нагрузки в трех группах спортсменов с различными характеристиками ФМА

Nam - аминный азот. Nam, лактат и рН - определялись в крови, мочевина в моче. Концентрации биохимических показателей даны в условных единицах.

Таким образом, складывается впечатление, что наилучшие биохимические показатели после перенесенной физической нагрузки встречаются у спортсменов с преобладанием УПП в левом полушарии. Конечно, эта закономерность не абсолютна. Понятно, что очень высокие значения УПП в левом полушарии также могут отражать один из вариантов нарушения энергетического обмена. Однако в данном обследовании спортсмены с умеренным преобладанием УПП в левом полушарии по целому ряду существенных биохимических показателей отличались лучшими характеристиками от спортсменов других групп.

Заключение

Динамические характеристики ФМА связаны с функциональным состоянием мозга и организма в целом. По данным УПП у взрослых здоровых правшей в состоянии спокойного бодрствования энергетический метаболизм выше в левом доминантном полушарии. У левшей, напротив, энергообмен имеет тенденцию к преобладанию в правом полушарии, у них также больше вариабельность этого показателя. Кроме того, левши по сравнению с правшами имеют более высокий энергообмен в теменно-затылочных областях мозга.

Свойственные для взрослых межполушарные различия формируются к 9-10 летнему возрасту, раньше у девочек, чем у мальчиков. Они являются показателем созревания мозга и связаны с успешностью обучения. В пожилом возрасте межполушарные различия становятся недостоверными в результате повышения вариабельности межполушарных показателей, зависящих от индивидуальных различий изменений кровотока и энергетического метаболизма в полушариях мозга при старении.

У людей среднего возраста межполушарная асимметрия энергообмена меняется в зависимости от времени дня и функциональных нагрузок. Утром и днем энергетический метаболизм у правшей преобладает в левом полушарии, вечером – в правом. При нагрузках, активирующих преимущественно левое полушарие (например, речь), усиливается преобладание энергетических процессов в этом полушарии, а при активации правого полушария (в случае задач на зрительно-пространственное ориентирование) напротив, энергообмен повышается в правой гемисфере.

Процессы адаптации тесно связаны с изменением ФМА. При умеренном стрессе активность чаще перемещается в субдоминантное полушарие, что сопровождается изменением центральной регуляции гомеостаза. Возможно, такое переключение является своеобразным отдыхом для деятельности доминантного полушария. Однако при некоторых видах патологии, а возможно и при старении, подобное переключение затруднено, что

сопровождается нарушением адаптационных процессов. Динамика межполушарных отношений при нелатерализованной нагрузке связана с исходной ФМА отрицательной корреляцией, то есть регулируется по механизмам отрицательной обратной связи, и зависит от интенсивности воздействия.

В данной работе приведены доказательства того, что большая активность одного из полушарий в височных областях по показателям УПП, а также их равенство отражает отличающиеся друг от друга функциональные состояния. Возможно, это обусловлено с тем, что правое и левое полушарие не только играют различную роль по отношению к высшим психическим функциям, но образуют как бы отличные друг от друга морфо-функциональные образования, имеющие определенные различия в связях с подкорковыми структурами. Исходя из этого, более понятны особенности нейрофизиологических, биохимических иммунологических и других характеристик у испытуемых, относящихся к различным группам асимметрии.

Литература

1. *Абрамов В.В.* Взаимодействие иммунной и нервной систем. - Новосибирск, 1988. - 165 С.
2. *Абрамов В.В.* Интеграция иммунной и нервной систем. - Новосибирск, 1991. - 167 С.
3. *Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А.* Функциональные асимметрии человека. - М. - 1981. - 288 с.
4. *Газзанига М.* Расщепленный человеческий мозг//Восприятие. Механизмы и моделию – М., 1974. – С.47-57.
5. *Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.* Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. - М. - 1977. – 360 с.
6. *Дробинский А.Д.* К вопросу об асимметрии кровенаполнения полушарий головного мозга у больных ранним церебральным атеросклерозом (по данным реоэнцефалографии)// Функциональная асимметрия и адаптация человека. –М., 1976. – С.210-211.
7. *Зенков Л.Р., Мельничук П.В.,* Центральные механизмы афферентации. - М., 1985. – 272 с.
8. *Иванов В.С., Корнак Л.И., Матюшенко Н.С., Павлова Л.П., Поколюхина О.А.* Показатели функциональной асимметрии больших полушарий коры мозга и рук человека в оценке сдвигов функционального состояния в «континууме» активации//Функциональная асимметрия и адаптация. – М., 1976. – С.48-50.
9. *Ильюченко Р.Ю.* Память и адаптация. – Новосибирск, 1979. – 192 С.

10. *Клименко Л.Л.* Многоуровневая организация функциональной моторной асимметрии. Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1986. – 155 с.
11. *Леутин В.П., Николаева Е.И.* Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. – Новосибирск, 1988. – 193 с.
12. *Мухаметов Л.М., Сутин А.Я.* Электрофизиологические исследования мозга дельфинов. - М. 1978. – 178с.
13. *Полюхов А.М.* Моторная асимметрия в позднем онтогенезе//Физиология человека. – 1982. – Т.8, №1. – С.162-163.
14. *Пономарева Н.В.* Пространственное распределение уровня постоянного потенциала головного мозга в норме и при органических заболеваниях ЦНС. ... Дисс.к-та. мед. наук. - М. - 1986. – 196 С.
15. *Фокин В.Ф.* Центральнo-периферическая организация функциональной моторной асимметрии. Дисс. ... д-ра. биол. наук. - М. - 1982. – 470 С.
16. *Фокин В.Ф., Пономарева Н.В.* Интенсивность церебрального энергетического обмена: возможности его оценки электрофизиологическим методом//Вестн. РАМН. – 2001. - №8. – С. 38 – 43.
17. *Хаснулин В.И., Шестаков С.И., Степанов Ю.М.* Функциональная асимметрия организма и приспособленность человека к жизни и работе в Заполярье//Региональные особенности здоровья жителей Заполярья. – Новосибирск, 1983. –С.62 – 67.
18. *Annet M.* The distribution of manual asymmetry// Brit. J. Psychol. –1972. – Vol.63. – P.343-358.
19. *Collins R.L.* On the inheritance of handedness. I. Laterality in inbred mice//J. Heredity.- 1968. – Vol.59, N1. – P.9-12.
20. *Collins R.L.* On the inheritance of handedness. II. Selection for sinistrality in mice//J. Heredity.- 1969. – Vol.60, N3. – P.117-119.
21. *Collins R.L.* When left-handed mice lives in right-handed worlds//Science.- 1975. – Vol.87, N 4171. – P.181-184.
22. *Curry S.H., Pleydell Pearce C.* Use of DC recording in the demonstration of functional specialization //J. Med. Eng. Technol. – 1995. – Vol.19, N2-3. – P.42-51.
23. *Furst C.J.* EEG asymmetry and visuospatial performance//Nature. – 1976. – Vol.260. – P.254-255.
24. *Jradow J.D., Aronson A. E., Greene K.L., Offord K.P.* A comparison of EEG activity in the left and right cerebral hemisphere by power-spectrum analysis during language and non-language tasks// EEG and Clin. Neurophysiol. – 1979. –Vol.47, N4. – P.833-835.
25. *Kimura F., Baughman R.W.* GABAergic transcallosal neurons in developing rat neocortex//Eur. J. Neurosci. – 1997. – Vol.9,N6. – P.1137-1143.
26. *Leblanc R., Meyer E., Bub D., Zatorre R.J., Evans A.C.* Language localization with activation positron emission tomography scanning//Neurosurgery. – 1992. –Vol.31, N2. – P.369-373.

27. *Neveu P.J.* Brain Lateralization and Immunomodulation //Intern. J. Neuroscience. – 1993. - Vol.70. P.135-143.
28. *Vitouch O., Bauer H., Gittler G., Leodolter M., Leodolter U.* Cortical activity of good and poor spatial test performers during spatial and verbal processing studied with Slow Potential Topography//Int. J. Psychophysiol. – 1997. – Vol.27, N3. – P.183-199.
29. *Weinberg I.* The prisoners of despair: right hemisphere deficiency and suicide//Neurosci. Biobehav. Rev. – 2000. –Vol.24, N8. – p.799-815.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА ГРЫЗУНОВ

Э. Д. Моренков

Кафедра высшей нервной деятельности биологического факультета
МГУ

Появление функциональной латерализации мозга, обнаруженной впервые у человека, первоначально связывалось с развитием центров речи в левом, доминантном по этой функции, полушарии. В дальнейшем были установлены проявления асимметрии сенсорных и моторных функций в норме и при ряде неврологических заболеваний, включая паркинсонизм, эпилепсию, болезни Хантингтона и Альцгеймера, а также нарушения в эмоционально-мотивационной сфере с сопутствующими вегетативными реакциями.

К настоящему времени получены многочисленные подтверждения наличия асимметрии функций контроля вокализации, манипуляции, пространственной ориентации и локомоции у различных представителей грызунов, приматов и птиц (В.Л.Бианки, 1985, 1989,1995, Andrew 1991, Annett 1972, Geschwind 1985, Glick et al. 1977,1885, Greenspoon 1983, Vallortigara 1994 и др). В частности, показано индивидуальное предпочтение направления движения в открытом поле, в лабиринте и в использовании передних конечностей для доставания корма у крыс (В.Л.Бианки 1989, 1997, Е.В.Плетнева 1999, Н.В.Маркина и др.1999, Е.А.Рябинская 1982 и др.).

Принцип относительной билатеральной асимметрии, в качестве фундаментального фактора эволюции, распространяется на низших позвоночных и беспозвоночных животных. Вместе с тем, остаются неясными видовые, половые и возрастные особенности складывающихся при разных формах поведения межполушарных взаимоотношений, что в значительной степени обусловлено методическими ограничениями. Полученные до настоящего времени с использованием предложенных ранее методических подходов экспериментальные доказательства врожденной пространственно-моторной асимметрии недостаточно убедительны из-за наличия ряда дополнительных факторов, осложняющих интерпретацию, включая условнорефлекторную или манипуляторную деятельность, ориентацию в лабиринте, зрительное различение и память. Межполушарные отношения могли изменяться с течением времени, под влиянием диссиметрии экспериментальной среды и не совпадать у одного и того же животного при

применении разных поведенческих тестов (В.Л.Бианки 1989,1995,1997, П.В.Симонов и др.1995, Е.А.Рябинская 1982, Е.В.Плетнева 1999,2000, Waters 1985, Denenberg 1981).

Соответствующие подтверждения этого феномена на экспериментальных моделях депрессии, тревожности и страха будут способствовать пониманию общих механизмов поведенческой адаптации к экстремальным условиям и разработке новых методов профилактики и коррекции последствий психических, нейродегенеративных заболеваний и стрессовых расстройств.

Поэтому представляется перспективным и актуальным сопоставление показателей генетически обусловленной асимметрии пространственно-моторных реакций аудиогенно-чувствительных грызунов-крыс, мышей и песчанок с целью выяснения динамики функциональных межполушарных отношений при однократной или многократной стимуляции, в условиях аудиогенного киндлинга.

Среди этих грызунов определенная часть популяции и даже подавляющее большинство, среди подвергнутых процедуре аудиогенного прайминга в раннем возрасте или селекции в ряду поколений на повышенную возбудимость, предрасположено к генерации судорожных разрядов, что может быть адаптивным защитным механизмом для прекращения перевозбуждения корковых нейронов (А.Н.Семьянов, Э.Д.Моренков и др., 2000).

В качестве модели, с помощью которой представлялась возможность выявления связи между предпочитаемым направлением и функциональной асимметрией мозга, служила ситуация круглого открытого поля без каких-либо ориентиров. В отдельных сериях экспериментов производили унилатеральную аппликацию хлористого калия на кору для вызова распространяющейся депрессии или закрыванием слуховых проходов масляными тампонами ограничивали бинауральное звуковосприятие. Использовались также методические подходы, основанные на индукции предсуществующих или искусственно создаваемых двигательных асимметрий путем системных или внутримозговых унилатеральных инъекций биологически активных веществ. В частности, одностороннее введение 6-гидроксидофамина (6-ОДА) - блокатора норадреналина (НА) и дофамина (ДА) приводило к нарушениям движений по типу гемипаркинсонизма, когда непрямой агонист ДА амфетамин вызывает ипсилатеральное вращение вследствие высвобождения ДА на уровне стриатума с интактной стороны, а прямой агонист апоморфин приводит к контралатеральным поворотам в результате активации гиперчувствительных ДА рецепторов в денервированном стриатуме (Ungerstedt 1971).

При общей противоречивости и немногочисленности сведений о модулирующем влиянии на характер асимметрии гормональных сдвигов в организме, особенно слабо изучены критические периоды, уровни и механизмы действия нейроактивных и половых стероидов, которые в значительной мере определяют процесс сексуальной дифференцировки мозговых полушарий, наряду с генетическими детерминантами.

В задачу данного исследования входило выяснение характера 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.

В процессе выполнения данной работы были сделаны наблюдения, выходящие за пределы поставленных задач, поэтому они явятся предметом отдельных публикаций, здесь же будут упомянуты в связи с обсуждением некоторых общих положений.

Методика

В качестве объектов исследования были использованы отобранные предварительно путем трехкратного еженедельного тестирования по признаку аудиогенной чувствительности крысы из разводимых в виварии

Биологического факультета МГУ субпопуляций линии Крушинского-Молодкиной (КМ, 5 групп, n=48), генетически предрасположенных к генерализованным судорожным припадкам на звук, линии Ваграй (ВР, 2 группы, n=24), с абсансными приступами и Вистар (В, 3 группы, n=32). Использовались, кроме того, белые беспородные крысы, мыши линии ДВА2/J (n=26) и монгольские песчанки (n=38). Взрослых животных содержали в групповых клетках при естественном освещении и свободном доступе к воде и корму, в соответствии с общепринятыми правилами. Беременных самок отсаживали в отдельные клетки, где они и находились с потомством до конца экспериментальной серии, до двух месяцев. Эксперименты проводились во второй половине дня (с 17 до 21 часа). Животных помещали для адаптации и измерения параметров активности поочередно на две минуты на центральную площадку (d=10 см) пластиковой установки круглого открытого поля диаметром 150 см с разделенным на 12 секторов и 3 концентрических круга (d=10,30,70см) полом. В части опытов, дополнительно, были использованы аналогичные устройства других размеров (d=35, 75, 100 см) и высотой бортов 60 см, применяемые обычно при тестировании грызунов на вращение, вынужденную локомоцию и пространственную память, соответственно, по методам Ungerstedt, 1971, Porsolt, 1967 и Morris, 1982. Помимо визуального контроля двигательных актов, осуществляли видео- и звукозапись с помощью расположенной над установкой по центру цифровой видеокамеры JVC, соединенной с компьютером и видеомagneтофоном SONY Video 08. Электрический звонок, закрепленный над центром арены на кронштейне, генерировал звуковые сигналы в широком диапазоне частот с максимумом в области 12-15 кГц с интенсивностью 80 дБ, в соответствии в устанавливаемой на автоматическом таймерном устройстве программой. В отдельной серии опытов подавали тональные послышки в диапазоне от 1 до 20 кГц от звукогенератора ГЗ 34, соединенного с динамиком. Силу судорожных припадков оценивали по общепринятой шкале в баллах. Стимуляцию включали при нахождении животного в центральном круге и прерывали, когда развивались начальные стадии припадков. Большинство животных подвергалось повторному озвучиванию еженедельно или ежедневно (до достижения киндлинга). Для обработки полученных результатов пользовались пакетом программ Statgrafics. Вычисляли среднее значение, ошибку средней, достоверность различий определялась по критериям Манна-Уитни и Вилкоксона. Направление и степень асимметрии оценивали по коэффициенту, полученному делением разности право- и левосторонних ротаций на их сумму, с положительными или отрицательными значениями при выборе направления, соответственно, вправо или влево, что позволяло оценить как направленность, так и ее степень.

В ходе эксперимента у некоторых крыс с предварительно вживленными в симметричные зоны сенсомоторной коры нихромовыми электродами монополярно регистрировали ЭЭГ с помощью стандартного 4-

канального усилителя. Для анализа частотных параметров ЭЭГ пользовались программой Sonap.

Результаты

При начале проведения процедуры тестирования в открытом поле отмечались характерные для аудиогенно-чувствительных грызунов, в особенности крыс линии КМ, большие латентности выхода из центра (рис.1А) и малое число перемещений (рис.1Б), 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 В (18,6), меньшими у ВР (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 (startle) с последующим настораживанием и при переходе тревоги в страх неожиданно начиналось безудержное бегство (wild running), зачастую с ускорением и высокими прыжками (jumping) (рис.1Б, В). Начальный вектор индуцированного острым стрессом бега сохранял постоянство у большинство животных в ходе серии испытаний и воспроизводился в каждой возрастной и половой группе (рис.1Г-З, 2А, Б). 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 со скоростью 60-115 м в сек 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 превышало левосторонние опрокидывания

($k=+0,31$). 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 ($k=-0,31$) 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 МП до 0,73 для КМ и 0,67 для ВР. Аудиогенная чувствительность крыс линии В 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 ВР и 0,9 у В.

У самок латерализация была выражена несколько слабее, что проявлялось в небольшой величине начального вектора или побежках прямо вперед, так что им требовалось достаточно большое расстояние для выбора определенного направления. Среди них чаще, чем среди самцов, встречаются особи, изменяющие направление бега. Кроме того, у самок миоклонусы имеют меньшую длительность и большую латентность, а при многократной киндлинговой стимуляции они вообще могли исчезнуть.

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 побежек в предпочтительном направлении без адаптации. Усиление пугливости в этих случаях сопровождалось обычными симпатическими реакциями-тахикардией, слезотечением, дефекацией, уринацией, саливацией, пилоэрекцией, экзофтальмом, а у самцов в связи с тоническими гиперкинезами также эрекцией и эякуляцией.

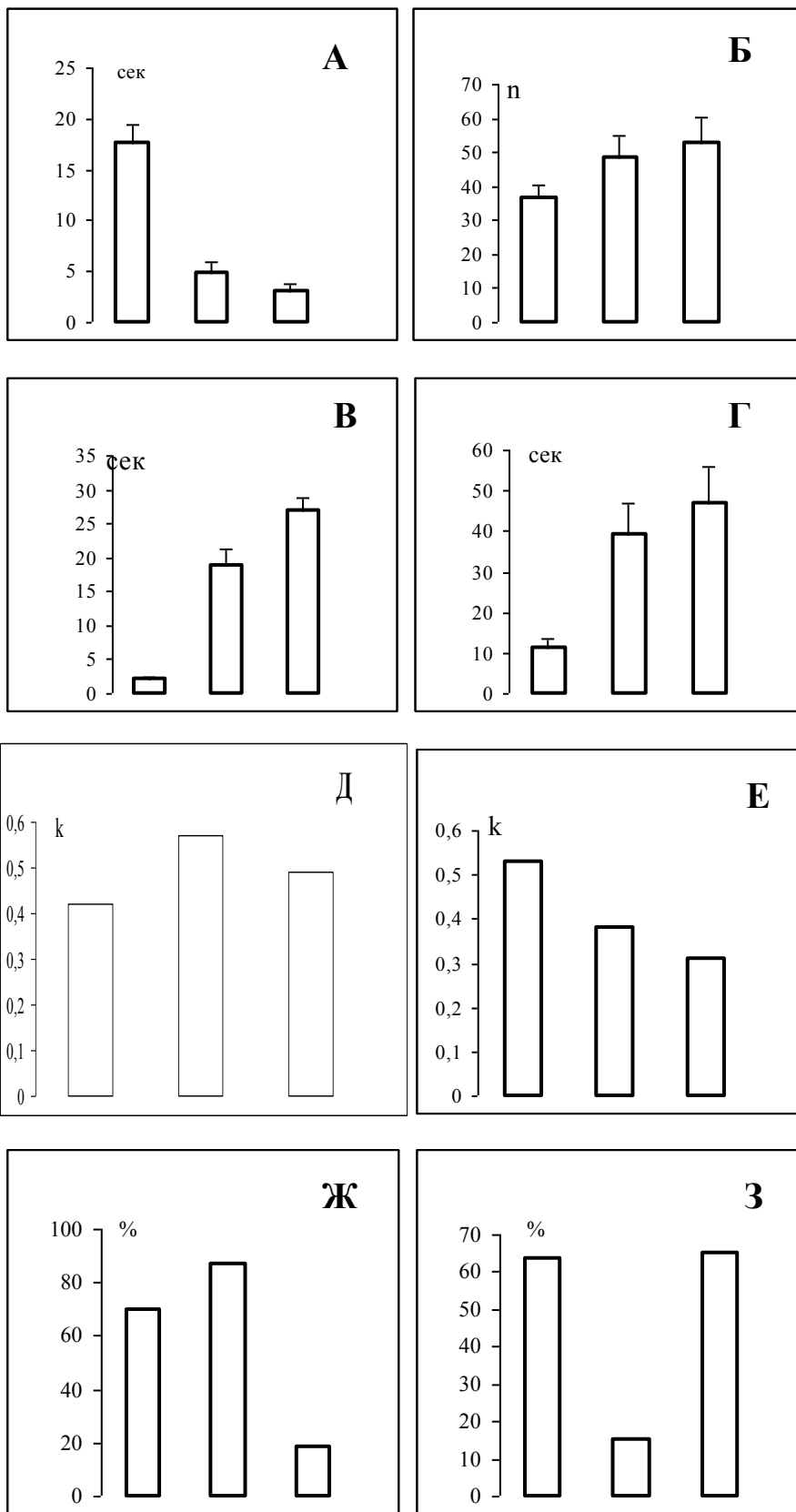


Рис.1. Показатели активности в открытом поле, аудиогенной чувствительности и асимметрии: ЛП выхода из центра (А), число пересечений сегментов (Б), ЛП бега (В), падения на бок (Г), коэффициент асимметрии при беге (Д) и падении

после правостороннего бега (Е) взрослых самцов крыс линий КМ, ВР и В (слева направо) и доля правосторонних направлений бега (Ж, З) при озвучивании бинаурально, с закрыванием правого или левого уха (Ж), до и после право-или левополушарной РД у самцов КМ (З, слева направо).

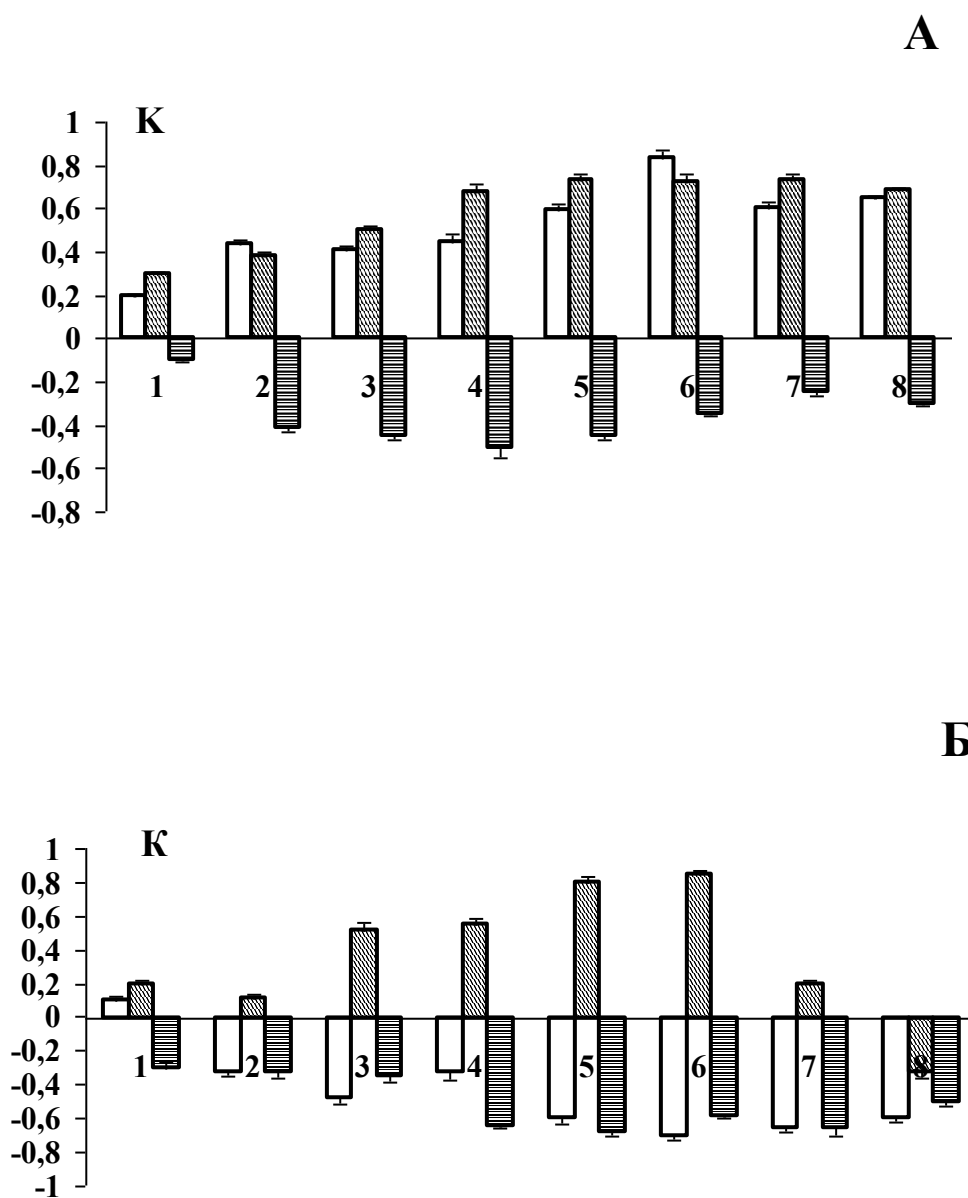


Рис.2. Изменение направления бега самцов (А) и самок (Б) крыс КМ с возрастом (недели, абсцисса) в контроле (светлые столбики), после введения тестостерона (косая штриховка), и эстрадиола (горизонтальная штриховка).

С возрастом чувствительность к звуковому воздействию у КМ усиливалась до периода полового созревания, достигая практически 100%. У ВР она обнаруживалась только в половозрелом возрасте, примерно в половине тестирований (46%). Среди В и беспородных белых крыс ее проявляли 10-25% особей. Мыши линии ДВА 2 давали судорожные реакции в основном в возрасте от 20 до 40 дней. Реакции песчанок в такой форме вызывались только при многократных звуковых воздействиях 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. По числу и времени, затрачиваемому на право- и левостороннюю ротацию, соотношение в группах самцов составляло от 3:1 до 9:1. Как видно на рис.1(Ж, З), после унилатеральной аппликации КС1 на теменно-затылочно-височные области правого полушария почти все побежки осуществлялись в левую сторону. РД тех же областей левого полушария приводила к досто-верному преобладанию поворотов в противоположную сторону (рис.1Е).

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 (рис.2А, Б).

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 все крысята-самцы и самки при еженедельном тестировании достоверно ($P < 0,05$) избирали правостороннее направление локомоции, начиная с 2-3 до 7-8 недели жизни (рис.2 А, Б). После инъекций тестостерона крысятам в первую или вторую недели было отмечено

преходящее изменение преимущественного направления движения самок на правостороннее в период с 2 до 3-5 недель. После воздействия эстрадиолбензоата в неонатальный период у крысят вплоть до полового созревания отмечены стойкие противоположные изменения направления бега, свойственного самцам в норме (рис.2 А) .

После унилатеральной аппликации 1М КСИ на предварительно обнаженную поверхность левого полушария взрослых крыс КМ побежки осуществлялись, как правило, в правую сторону (рис.1Ж, 3). 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, одно-стороннее ограничение звуковосприятия приводило к вращению преимущественно 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.

После внутримозговых инъекций 6-ОДА в область черной субстанции и медиального пучка переднего мозга или непосредственно в стриатум в дозе 8 мкг в первые 2-4 дня животные проявляли стремление к спонтанному ипсилатеральному вращению, но в дальнейшем начинали преобладать повороты в контралатеральную сторону при действии звука.

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 отмечается нестабильность ритмов, в которых отсутствуют спонтанные эпилептиформные разряды, но в большей мере, чем у В, представлены медленноволновые ритмы. При включении звонка ВП и депрессия фоновой активности у самцов КМ более выражены в правом полушарии, в котором раньше появляются и высокоамплитудные острые пики с началом реакции бегства. Затем от коры обоих полушарий отводятся множественные позитивно-негативные разряды, синхронизированные с клонико-тоническими судорогами. Тоническая стадия припадка приводит к сглаживанию волн ЭЭГ, которые начинают постепенно восстанавливаться через 1-2 мин.

После ежедневно провоцируемых припадков в коре увеличивается 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 появляются низкоамплитудные регулярные колебания с частотой 6-9 и затем 9-12 гц. В интериктальные периоды отмечается 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 ВР 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 разнополюх особей и подвержена колебаниям в связи с возрастом, периодом суток и эстральным циклом у самок.

Обсуждение

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, открытом поле 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.

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 (Ross 1982, Rosen et al.1983, Geschwind et al.1985, Matsumoto 1986).

Критическим для становления межполушарных асимметрий может быть поступление через плаценту андрогенов и эстрогенов в пренатальную фазу развития. В пользу данного утверждения могут быть приведены, главным образом, косвенные сведения. Так, типичная для новорожденных самок крыс правосторонняя ориентация хвоста и головы менялась на противоположную после пренатального воздействия тестостерона (Rosen et al.1983, Glick 1985). Вместе с тем, при одновременном тестировании детенышей-самцов не удавалось четко определить преимущественное направление отклонения хвоста, так что этот признак вряд ли следует рассматривать в качестве поло- или видотипичного. В этой связи представляют интерес данные о том, что положение зародышей в матке может явиться в будущем причиной таких особенностей поведения, как преобладание родительской заботы или проявление агрессивности по отношению к потомству у самок мышей (Kinsley et al.1981). Для находившихся между двумя другими эмбрионами-самками, как и для подвергавшихся пренатальному стрессированию или неонатальной кастрации мышей-самцов были характерны во взрослом состоянии родительские, а не свойственные в большей мере самцам в норме,

агрессивные проявления по отношению к детенышам, тогда как инъекции тестостерона усиливали их агрессивность (Von Saal 1983). Кроме того, раннее удаление гонад у самцов крыс в дальнейшем вызывало снижение скорости обучения дифференцировкам и повышало их активность в открытом поле до величин, характерных в норме для самок (Slob et al.1986).

Мнение о влиянии половых стероидов после рождения и у взрослых животных на обусловленные полом особенности поведения подтверждается, отчасти, изменением степени латерализации после гонадэктомии и введения гормональных препаратов (Holloway, Thor 1984, Glick 1985, Dowling a.o.1982).

По данным Бианки В.Л.с сотр.(1985, 1989), у предварительно гонадэктомированных в раннем возрасте крыс во взрослом состоянии оказывались сниженными показатели как показатели межполушарной асимметрии, так и общей двигательной активности, а также ориентировочно-исследовательских реакций в открытом поле. Дефицит гормональных влияний приводил к инверсии асимметрии у взрослых самок, подвергавшихся ранней овариэктомии. Введение стероидов кастрированным неонатально или по достижении половозрелого возраста крысам не обеспечивало восстановления у них межполушарной асимметрии в открытом поле. Инъекции стероидов противоположного пола интактным некастрированным самкам приводили к инверсии доминирования с правополушарного на левополушарное. У самцов под влиянием эстрадиола доминирование левого полушария даже возрастало. У предварительно гонадэктомированных в раннем возрасте крыс во взрослом состоянии оказывались сниженными не только показатели межполушарной асимметрии, но и общей двигательной активности, а также ориентировочно-исследовательских реакций в тесте открытого поля. Помимо этих аспектов в серии работ данного направления отмечались такие явления, как относительная симметрия полушарий у самок при меньшей их активности с преимущественно правосторонним вращением в открытом поле. Для объяснения выявленных половых различий в степени асимметрии и возрастания активности с преобладанием поворотов влево после выключения правой коры распространяющейся депрессией или экстирпацией было выдвинуто предположение, что у самцов доминируют активирующие влияния на моторику из левого полушария, а у самок – тормозные влияния правой коры на ипсилатеральную двигательную систему. Однако, такая трактовка не нашла экспериментального подтверждения, как и утверждение о торможении андрогенами правополушарных функций у самцов и активации эстрогенами правого полушария у самок. Наоборот, влияние андрогенов может приводить к задержке развития левого полушария (Geschwind, Galaburda 1975) или, скорее к активации правого у особей мужского пола. Из этого следует, что в процессе эмбриогенеза начальное преобладание левой половины конечного мозга над правой на поздних этапах

развития под влиянием ряда факторов, включая андрогены, может подвергаться инверсии (А.Е.Прошина и др.2000, С.Спрингер, Дейч Г. 1983, Bullmore et al.1995, Denenberg 1981, Glick et al.1981, 1984).

Таким образом, прежние заключения о характере межполушарных отношений, основанные на использовании особей одного пола (как правило, самцах) нуждаются в уточнении. Отчасти, это касается и представлений о преимущественной роли правого полушария в реакциях на сильные отрицательные эмоциональные воздействия и в решении пространственных задач, в то время как левое связано с положительными эмоциями, агрессивными проявлениями и доминирует в построении сложных двигательных программ, требующих прогнозирования, программирования, коммуникации и вероятностного обучения (М.И.Зайченко и др.2000, П.В.Симонов 1999, Н.Е.Свидерская и др.2000).

При обработке сенсорных сигналов в маскулинизированном мозге с доминированием правого полушария стратегия направлена на одномоментный пространственный анализ, наряду с определением степени негативных эмоциональных факторов, существенных для организации поведения нападения и избегания и при повышенной степени латерализации зрительно-пространственных и коммуникативных функций. В феминизированном мозге с ведущим левым полушарием лучше решаются задачи путем последовательного временного анализа параметров стимулов (Anderson, Felps 2000, Kimura 1982, Young, Bion, 1979, Bryden 1980). Это не противоречит представлениям о том, что врожденная функциональная асимметрия может усиливаться или редуцироваться под влиянием гонадных гормонов и испытываемых эмбрионами и детенышами стрессов, например, при обездвиживании или хэндлинге (Camp et al.1984, De Voogd, Nottebohm 1981, Denenberg 1986, Rosen et al. 1983, 1984), поскольку при этом меняется активность лимбических и ретикулярных образований, а также гормональный статус. Предсуществующие популяционные проявления асимметрии сочетаются с индивидуальными отличиями, поскольку у некоторых самцов доминантным может являться левое, а не правое полушарие, как у большинства особей.

Выявленные особенности реакций крыс, мышей и песчанок разного пола могут быть сопоставлены с данными, полученными на представителях других отрядов. Так, в отличие от крыс, у которых более высокая активность и частота поворотов были характерны для самок, у полевок самцы при тестировании оказывались более подвижными и чаще поворачивали вправо, что не свойственно самкам (Marczynsky et al. 1999). Правосторонние повороты предпочитали совершать также золотистые хомячки (Giehrl, Distel 1980). По другим данным, самцы крыс в Т-образном лабиринте чаще самок выбирают одну из сторон, то есть проявляют большую асимметрию (В.Л.Бианки 1985, 1995).

Повышенное предпочтение селектированными на малую массу мозга самцами мышей правостороннего направления обнаружено не только в Т-образном лабиринте, но и в тестах Морриса и на экстраполяционную способность (Н.В.Маркина и др.1999,2000). Поскольку такая асимметрия отсутствовала в исходной популяции, этот феномен объяснялся как следствие селекции по массе мозга.

Данные этих поведенческих экспериментов сопоставимы с результатами измерения поглощения меченой дезоксиглюкозы, которое повышалось в большинстве областей переднего мозга преимущественно справа после 45-минутного пребывания самцов мышей линии С 57В в арене открытого поля, причем эта асимметрия возрастала при генетически обусловленном нарушении развития мозолистого тела (Magara et al.1998).

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 тревожность, 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.

Представляют интерес, хотя и не являются достаточно доказательными утверждения о том, что введение тестостерона в гипоталамус самок сразу после рождения с правой стороны приводит впоследствии к маскулинизации поведения, а введение слева-главным образом к стерильности (Nordeen, Yahr 1982).

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 тестикул 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 рецепторов особенно велика в нейронах базолатерального ядра миндалина, 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 с правой стороны ниже, чем с левой (Г.Ф.Молодцова 2000). Содержание серотонина и его метаболитов в височной коре и гиппокампе и ДА в стриатуме крыс КМ исходно превышает их уровни у В. Эстрадиол и прогестерон модулируют активность серотонинергических структур мозга, воздействуя на мембранные и ядерные рецепторы в нейронах ядра шва, от которого прослеживаются восходящие связи с нигростриатной и лимбической системами (Alves 1998).

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). Изменение уровней половых стероидов в кровотоке и нейростероидов в мозге на протяжении репродуктивных циклов влияет на активность медиаторных систем.

Данным, полученным в опытах с однократным системным введением половых гормонов, не противоречат результаты инъекции эстрадиола предрасположенным к генерации спайк-волновых разрядов взрослым крысам-самцам линии ВР, 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 глутамат, ГАМК и холинергических связей в ретикуло-кортикальной системе.

Прогестерон увеличивал частоту эпилептических приступов у крыс этой линии (Budziszewska et al.1999, Kajita et al.1999), как и аудиогенную чувствительность крыс с генетически обусловленной эпилепсией .

Вариабельность эпилептиформных судорожных разрядов в коре мозга у крыс линий КМ и ВР 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). Судорожные процессы могут развиваться при вызванном глубокими стрессовыми и длительными отрицательными эмоциональными состояниями повышении функциональной активности лимбических образований мозга. Известна связь частоты судорожных эпизодов у женщин, подверженных эпилептическим приступам, с овуляторным циклом и изменением уровня прогестерона во время беременности (Herzog et al.1997)

Прослеживается половой диморфизм и в периодичности проявления шизофренических, параноидных, обсессивно-компульсивных, депрессивных и других психических расстройств (Zohar et al.1999, Kristof et al.1986). Врожденная пространственно-моторная асимметрия, обнаруженная у животных, нередко проявляется у людей при эпилепсии и других неврологических заболеваниях, а также нарушениях в эмоционально-мотивационной сфере, сопровождающихся соответствующими вегетативными и гормональными сдвигами. У мужчин при этом в большей

мере, чаще и раньше страдает правое полушарие, а у женщин – левое (Н.К.Корсакова 1985).

Результаты наших поведенческих исследований соответствуют морфологическим данным о различиях в толщине коры полушарий у крыс, которая в норме у самцов достоверно больше справа, тогда как у самок проявляется противоположная тенденция (Diamond et al.1975, 1982, Dowling et al.1982). Предполагается, что при этом относительно большее развитие соответствующих областей коры обеспечивает преимущество при интеграции соматосенсорных и других сигналов и при осуществлении сложных форм поведения.

Проведенные эксперименты подтверждают мнение о том, что инверсия межполушарных отношений может быть вызвана ранней гонадэктомией и введением стероидных гормонов другого пола. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что у самцов крыс неонатальная тестикулэктомия ведет к ультраструктурным изменениям в мозге, включая уменьшение числа синаптических связей, в частности в вентромедиальном гипоталамическом ядре (Matsumoto, Arai 1986).

Выявленные межполовые отличия могут быть связаны с особенностями строения лимбических и ретикулярных связей. Установлено, кроме того, что медиальное гипоталамическое ядро больше у самок, чем у самцов аудиогенно чувствительных мышей линии ДВА2, (Robinson et al.1985), тогда как у самцов больше общая протяженность и масса передней части голубоватого места, откуда направляются в гиппокамп и другие образования переднего мозга норадренергические пути (Babstock a.o.1997).

Тестостерон, эстрадиол и прогестерон через свои рецепторы в черной субстанции, ядрах шва и голубоватом месте способны модулировать активность 5НТ, ДА и НА-ергических нейронов (Alves a.o.1998).

В возникновении изученных двигательных и эмоциональных проявлений могут принимать участие несколько параллельных и последовательно организованных цепей нейронов, включающих амигдалу, четверохолмия, центральное серое вещество и тегментальные ядра, которые через свои связи с каудальным ретикулярным ядром моста и мезенцефальной локомоторной областью запускают спинальные мотонейроны. В формирование функциональных моторных асимметрий включаются также взаимодействующие с ними и между собой нигростриатная и мезокортиколимбическая системы. В модуляции двигательных реакций, наряду с нигростриатной и лимбической системами участвуют связи вентрального тегмента с прилежащим ядром, перегородкой, амигдалой, гиппокампом. В свою очередь, миндалина и прилежащее ядро проецируются в стриатум, модулируя возбудимость экстрапирамидной системы.

ВЫВОДЫ

1. На различных представителях отряда грызунов-белых крысах, мышах и монгольских песчанках показана моторная асимметрия при развитии индуцированных аудиогенным стрессом состояний тревоги, настороженности, испуга и страха с исходной дирекциональной ориентацией, последующим круговым бегом, падением на бок, конвульсиями и каталепсией.
2. Установлено генетически обусловленное, но модифицируемое под воздействием половых стероидов в постнатальный период доминирование правосторонних ротаций у самцов и левосторонних у самок, обусловленное, соответственно, преимущественным возбуждением нейронных систем правого и левого полушарий, что подтверждается электрофизиологическими данными, а также экспериментами с распространяющейся депрессией и воздействием тестостерона и эстрадиола.
3. Выявленные признаки функциональной асимметрии мозга формируются в раннем возрасте и сохраняются в течение жизни у представителей разных родов и линий, что свидетельствует об их универсальном видоспецифическом характере.
4. Индекс латерализации сохраняет постоянство при аудиогенном киндлинге и может инвертироваться при одностороннем воздействии блокатора ДА 6-ОДА или РД в контралатеральном полушарии, а также при ограничении звуковосприятия с ипсилатерального уха.

Литература

1. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. Л., Наука, 1989, 263 с.
2. Бианки В.Л., Филиппова Е.В. Асимметрия мозга и пол. Изд. СПб. Унив., 1997, 227 с.
3. Зайченко М.И., и др. Активность нейронов префронтальной коры мозга у крыс с разными типологическими особенностями при эмоциональных воздействиях. ЖВНД 2000, 5, 3, 492-499

4. Клименко Л.Л. и др. Динамика функциональной межполушарной асимметрии и половой диморфизм в онтогенезе крыс. *Биофизика*, 1999, 44, 5, 921-922
5. Корсакова Н.К., Московичуте Л.И. Подкорковые структуры мозга и психические процессы. Изд. МГУ, 1985
6. Маркина Н.В. и др. Межлинейные различия в поведении мышей, селективируемых на большую и малую массу мозга. *ЖВНД*, 1999, 49, 1, 59-67
7. Молодцова Г.Ф. Влияние факторов пола и полушарной локализации на вовлечение серотонина фронтальной коры, стриатума и прилежащего ядра в обработку новой информации у крыс. *ЖВНД*, 2001, 51, 1, 56-60
8. Плетнева Е. В. Особенности моторной асимметрии у крыс с генетической эпилепсией (линия Ваграй). *ЖВНД*, 1999, 49, 3, 485-488
9. Прощина А.Е. и др. Исследование раннего эмбрионального развития асимметрии головного мозга человека в норме и патологии. *Бюлл. эксп. биол. и мед.* 2000, 130, 9, 442-444
10. Рябинская Е.А. Асимметрия направления движений у крыс линий Вистар и Крушинского-Молодкиной в радиальном лабиринте. *ЖВНД*, 1982, 32, 3, 566-568
11. Свидерская Н.Е. и др. Пространственная организация ЭЭГ при генетически детерминированной эмоциональности у крыс. *ЖВНД*, 2000, 50, 3, 447-456
12. Симонов П.В. Функциональная асимметрия лимбических структур мозга. *ЖВНД*, 1999, 49, 1, 22-27
13. Andrew R.J. The nature of behavioral lateralization in the chick. In: R.J. Andrew (ed.) *Neural and behavioral plasticity. The use of the chick as a model.* Oxford Univ. Press, Oxford, 1991, 536-554
14. Annett M. The distribution of mammal asymmetry. *Brit. J. Psychol.*, 1972, 63, 343-358
15. Bawstock D. et al. The dorsal locus coeruleus is larger in male, than in female Sprague-Dawley rats. *Neurosci. Lett.*, 1997, 224, 3, 157-160
16. Berreti A.S., Yutzey D.A., Denenberg V.H. Prenatal testosterone causes shift of asymmetry in neonatal tail posture of the rat. *Dev. Brain Res.* 1883, 9, 1, 53-71
17. Brussard A.B. et al. Changes in properties and neurosteroid regulation of GABAergic synapses in the SO nucleus during the mammalian female reproductive cycle. *J. Physiol.*, 1999, 516, 2, 513-524
18. Budziszewska B et al. Effects of neurosteroids on spike-wave discharges in genetic model of absence epileptic Wag-Rij rats. *Epilepsy Res.*, 1999, 33, 23-29
19. Camp D. M., Robinson T. F., Becker J. B. Sex differences in the effect of early experience on the development of behavioral and brain asymmetries in rats. *Physiol. and Behav.* 1984, 33, 433-439
20. Denenberg V. H. Hemispheric laterality in animals and the effect of early experience. *Behav. Brain Sci.* 1981, 4, 1, 1-24

21. De Voogt T. J., Nottebohm F. Gonadal hormones induce dendrite growth in the adult brain. *Science* 1981, 211, 202-204
22. Diamond M., Johnston R., Ingram C. Morphological changes in the young, adult and aging rat cerebral cortex, hippocampus and diencephalons. *Behav. Biol.* 1975, 14, 163-174
23. Geschwind N., Galaburda A. M. Cerebral lateralization. Biological mechanisms, associations and pathology. *Arch. Neurol.* 1985, 42, 5, 428-459
24. Glick S.D., Ross S. A. Lateralization of function in the rat brain. *Trends Neurosci.* 1981, 4, 8, 196-199
25. Glick S. D., Zimmerberg B., Jerussi T. P. Adaptive significance of laterality in the rodents. *Ann. NY. Acad. Sci.* 1977, 299, 180-185
26. Guillamon A., Valencia A., Cales M. Effects of early postnatal gonadal steroids on the successive conditioning discrimination reversal in the rat. *Physiol. Behav.* 1986, 38, 3, 74-82
27. Kinsley G. H., Konen C. M., Miele J.L. Intrauterine position modulates maternal behavior in female rat. *Physiol. Behav.* 1981, 36, 5, 231-239
28. Magara F., Welker E. Increased asymmetries in 2-desoxiglucose uptake in the brain of mice. *Neurosci.* 1998, 87, 1, 243-254
29. Matsumoto A., Arai Y. Male-female difference in synaptic organization of the ventromedial nuclei of hypothalamus in the rat. *Neuroendocrinol.* 1986, 42, 3, 53-61
30. McCarthy M.M. et al. Excitatory neurotransmission and sexual differentiation of the brain. *Brain Res. Bull.* 1997, 44, 487-495
31. Reid H.M., Collins R.L. Lateralized audiogenic seizure: motor asymmetries exhibited and the effects of interrupted stimulation. *Behav. Neural Biol.* 1986, 46, 3, 424-431
32. Rodgers R.J., Johnston N.J. Behaviorally selective effects of neuroactive steroids on plus-maze anxiety in mice. *Pharmacol. Biochem. and Behav.* 1998, 59, 2, 221-232
33. Rosen G.D. et al. Neonatal tail posture and its relation to striatal dopamine asymmetry in the rat. *Brain Res.* 1984, 297, 305-368
34. Ross D. A., Glick S. D., Meibach R. C. Sexually dimorphic brain and behavioral asymmetries in the neonatal rats. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA, Biol. Sci.* 1981, 78, 3, 1958-1961
35. Semyanov A., E. Morenkov et al. The decreased susceptibility to the development of in vitro kindling-like state in hippocampal CA1 slices of rats sensitive to audiogenic seizures. *Neurosci. Lett.* 1997, 230, 187-190
36. Spratt D. P. et al. Sexually dimorphic effects of testosterone on preoptic area calcitonin gene-related peptide mRNA expression depend upon neuron location and differential estrogen and androgen receptor activation. *Endocrinology* 2001, 142, 8, 3397-33404
37. Vallortigara G. Andrew R. J. Differential involvement of right and left cerebral hemisphere in individual recognition in the domestic chick. *Behav. Processes* 1994, 33, 41-58

38. Vom Saal F. S. Variation in infanticide and parental behavior in male mice due to prior intrauterine proximity to female fetuses: elimination by prenatal stress. *Physiol. Behav.* 1983, 30, 5,163-172
39. Walker S. F. Lateralization of functions in the vertebrate brain. A review. *Brit. J. Psychol.* 1980, 71, 329-362
40. Ward J.P., Hopkins W.D. Primate laterality: current behavioral evidence of primate asymmetries. Springer Verl., N.Y.,1993
41. Zang P. J. e. a. Fear and anxiety: animal models and human psychophysiology. *J. Affect. Disord.* 2000, 61, 3, 137-159
42. Zohar J., Gross-Iseroff R., Hermesh H., Weizman A. Is there sexual dimorphism in obsessive-compulsive disorder? *Neuroscience and Biobehavioral Rev.* 1999, 23, 6, 845-849.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА ПРИ ОБРАБОТКЕ РЕЧЕВОЙ ИНФОРМАЦИИ

Н.В. Вольф, О.М. Разумникова

Государственное учреждение НИИ физиологии
Сибирского отделения РАМН

Методические достижения последних десятилетий, позволившие проводить прижизненные исследования, как структуры, так и функций полушарий мозга у здоровых испытуемых, убедительно показали, что половые различия в полушарной организации когнитивных функций не только связаны с особенностями обусловленной полом социализации, но имеют под собой биологическую основу. Половые различия проявляются не только и, возможно, не столько в успешности осуществления некоторых видов мыслительной деятельности, но и в стратегиях, на которых она базируется. Нейрофизиологических исследования последних лет все больше направлены на специальное изучение механизмов мозга, определяющих связанную с полом специфику когнитивных процессов. Однако накопившиеся факты рассматриваются в основном в рамках гипотезы, которая связывает половые различия в когнитивных процессах с разной выраженностью функциональной асимметрии мозга у особей мужского и женского пола. Эта точка зрения была аргументирована в обзоре МакГлоун (J. McGloun, 1980) на основании довольно полного анализа имевшихся к тому времени экспериментальных данных. Вместе с тем современные знания о полушарной организации вербальных процессов свидетельствуют, что в отличие от фонетического анализа, связанного преимущественно с левым полушарием мозга, в анализе семантических и лингвистических характеристик речевого материала значительная роль принадлежит правому полушарию. В связи с этим на первое место выходит вопрос не о разделении функций между полушариями, а о том, каким образом каждое из полушарий принимает участие в осуществлении конкретной речевой деятельности и как при этом осуществляются процессы межполушарного взаимодействия.

Именно с этих позиций мы попытаемся рассмотреть современные данные о половом диморфизме в полушарной организации речевых функций и возможности их интерпретации.

Морфологическая асимметрия полушарий у мужчин и женщин

Половые различия обнаружены в величине *planum temporale*, области вовлеченной в высшие речевые функции и входящей в состав зоны Вернике. По данным последних исследований с использованием метода ядерного-магнитного резонанса (ЯМР) выраженность анатомической асимметрии, характеризующейся большей величиной *planum temporale* в левом полушарии у мужчин по сравнению с женщинами (J.J. Kulynych et al., 1994; D.R. Weinberger, 1994; C.D Good et al., 2001; J. Shapleske et al., 1999). В противоположность этому посмертное исследование срезов мозга показало большую величину областей, ассоциируемых с областями Вернике и Брока, в левом полушарии у женщин по сравнению с мужчинами (J. Narasty et al., 1997), что, однако, противоречит данным более раннего аналогичного исследования (Wada, 1975). Недавно установлено, что половые различия касаются не только величины, но и клеточной организации левой *planum temporale*. В ряде исследований большая плотность серого вещества в речевых зонах обнаружена у женщин по сравнению с мужчинами (E.T. Schlaepfer et al., 1995; S.F. Witelson et al., 1995; R.C. Gur et al., 1999). Часто рассматриваемой характеристикой при изучении асимметрии речевых зон является морфология Сильвиевой борозды в левом и правом полушариях. Для ее горизонтальной части и Сильвиевой борозды в целом обнаружена большая асимметрия у праворуких мужчин по сравнению с женщинами и леворукими мужчинами (S.F. Witelson, D.L. Kigar, 1992). Эти различия остались достоверными и с учетом поправок, учитывающих разницу в весе мозга. Однако, в другой работе, также проведенной с использованием метода ЯМР, не выявлено половых различий в асимметрии Сильвиевой борозды (A.L. Foundas et al., 1999). С применением метода ЯМР было установлено, что, у праворуких мужчин и леворуких женщин парietальная область левого полушария больше, чем правого. В отличие от этого у леворуких мужчин и праворуких женщин асимметрия отсутствовала (A. Kertesz et al., 1990).

Во многих исследованиях обнаружены половые различия в морфометрических показателях мозолистого тела – структуры, связывающей два полушария мозга. У женщин выявлена большая ширина каудальной части мозолистого тела в области перешейка и валика и больший относительный размер этой части мозолистого тела (W. Byne, et al., 1988; J.M. Clarke et al., 1989; S.F. Witelson, 1989; R.L. Holloway et al., 1993; H. Steinmetz et al., 1992; J.M. Clarke, E. Zaidel, 1994), а также больший общий размер мозолистого тела (R.L. Holloway, M.C. de Lacoste, 1986). Эти данные наиболее бесспорны в отношении перешейка, тогда как не все исследования

подтверждают наличие половых различий в величине сплениума мозолистого тела (W. Byne, R. Bleier, L. Houston, 1988; S. Clarke et al., 1989; A. Prokop, M. Oehmichen, K. Zilles, 1990). Некоторые авторы считают, что для сплениума более стабильные результаты дает изучение формы. Так, исследования Кларка с соавторами (S. Clarke et al., 1989) и проведенный ими ретроспективный анализ данных других лабораторий свидетельствуют, что эта часть мозолистого тела у женщин является более выпуклой, чем у мужчин. Что касается величины сплениума, то большинство данных подтверждает существование тенденции к увеличению его размера у женщин по сравнению с мужчинами, однако половые различия стабильно выявляются только в исследованиях с учетом таких параметров, как величина мозолистого тела и мозга в целом, возраст, право- и леворукость испытуемых (A.B. Wisniewski, 1998). В то же время даже при невыявленных различиях в величине речевых зон и размерах мозолистого тела показано, что у мужчин, но не у женщин, полушарные различия в размерах задних речевых зон (силвиевой борозды и *planum temporale*) отрицательно коррелируют с площадью поперечного сечения мозолистого тела в области *isthmus*: более выраженная анатомическая асимметрия полушарий сочетается с уменьшением числа каллозальных связей (F. Aboitiz et al., 1992; E. Zaidel et al., 1995). Высказывается точка зрения, что менее латерализованный мозг нуждается в большем количестве межполушарных связей (S.F. Witelson, 1985; 1989; M. Habib et al., 1991). Однако не исключена вероятность того, что большее развитие мозолистого тела при симметрии полушарий обусловлено особенностями их онтогенетического развития (одновременное созревание) (S. Clarke, E. Zaidel, 1994).

Половые различия, обнаруженные в морфометрии задней части мозолистого тела, которая содержит волокна от каудальных речевых областей, могут быть дополнительным фактором, обуславливающим различия в полушарной организации речевых функций у мужчин и женщин (S.F. Witelson, 1989). Это подтверждается данными о взаимодействии факторов пола и "рукости" в морфометрических исследованиях. У мужчин-правшей область перешейка меньше, чем у мужчин с невыраженным преимуществом одной из рук, у женщин не наблюдается связи величины этой области мозолистого тела с "рукостью" (S.F. Witelson, 1989; V.H. Denenberg et al., 1991; M. Habib et al., 1991; S. Clarke, E. Zaidel, 1994). Исследование корреляций между показателями асимметрии в задании, требующем лексического решения, и размерами мозолистого тела также показало, что только у мужчин величина перешейка отрицательно коррелирует с полушарными различиями в речевых функциях, связанных с каудальными речевыми зонами. Заслуживает внимания и тот факт, что у мужчин в отличие от женщин обнаружена также отрицательная корреляция между эффективностью воспроизведения слогов, предъявлявшихся в правое ухо при дихотическом тестировании, и размером передней части мозолистого тела, для которой

не выявлено морфометрических половых различий (S. Clarke, E. Zaidel, 1994). В исследованиях на испытуемых разного пола установлено, что только у мужчин преимущество правого поля зрения в обработке ассоциированных слов отрицательно коррелировало с площадью сечения перешейка мозолистого тела (E. Zaidel et al., 1995). У женщин показатель беглости речи (вычисленный на основе показателей способности продуцировать слова, начинающиеся на заданную букву, подбирать слова одинакового значения и составлять предложения, со словами, с определенными начальными буквами) был позитивно связан с величиной задней части мозолистого тела, определенной методом ЯМР (M. Hines et al., 1992). Таким образом, разные вербальные процессы обнаруживают корреляцию с размерами разных отделов мозолистого тела, и эти зависимости отличаются у мужчин и женщин.

Новые данные о половых различиях в представительстве речевых функций внутри левого полушария были получены в исследованиях Кимуры (D. Kimura 1980, 1983). После поражений передних корковых областей левого полушария, преимущественно захватывавших зону Брока, наблюдались сходные афазические расстройства у мужчин и женщин. Однако при более каудальных поражениях, в основном связанных с зоной Вернике, выявлены существенные половые различия: у мужчин случаи афазии встречались значительно чаще, чем у женщин. На основе этих наблюдений был сделан вывод о различиях внутриполушарной организации речевых функций у мужчин и женщин: у женщин продуктивные речевые функции соотносятся с передними областями левого полушария, тогда как у мужчин в речевых процессах участвуют, как передние, так и задние отделы левого полушария, причем роль последних весьма существенна. Этот вывод впоследствии нашел подтверждение в клинических исследованиях влияния на речевые функции стимуляции передних и задних корковых областей у мужчин и женщин (C. Mateer et al., 1982; G.A. Ojemann 1983; G.A. Ojemann et al., 1989). Аналогичные данные были получены и на здоровых испытуемых с применением метода мануально-вербальной интерференции (R.S. Lewis, L. Christiansen, 1989).

Таким образом, результаты большинства исследований свидетельствуют о том, что латеральные особенности морфологии речевых зон более выражены у мужчин, чем у женщин. Этот факт часто используют как одно из подтверждений большей эквипотенциальности полушарий у женщин по сравнению с мужчинами. Однако данные о половых различиях внутриполушарной организации речевых функций, морфофункциональной организации мозолистого тела, взаимодействии факторов пола и "рукости" в морфометрических исследованиях свидетельствуют против такой упрощенной трактовки. В частности, половые различия в представленности речевых функций вдоль оси "лоб-затылок" в левом

полушарии могут определять особенности межполушарного взаимодействия, степень и характер вовлечения каждого из полушарий и их отделов в осуществление конкретных речевых функций. Подтверждением этого служат приведенные выше данные сопоставления результатов психофизиологического тестирования при разных речевых заданиях с данными морфологии передних и задних отделов мозолистого тела у мужчин и женщин (M. Hines et al., 1992; S. Clarke, E. Zaidel, 1994). При этом уменьшение латеральных морфологических различий полушарий у женщин может быть объяснено не только их эквипотенциальностью, но изменением соотношения левополушарных и правополушарных стратегий.

Следовательно, при изучении половых различий в полушарной организации речевых функций необходимо учитывать характер осуществляемой вербальной деятельности. Представление о полушарной организации этой деятельности может быть получено только на основе комплексного анализа как межполушарных, так и внутримушарных функциональных взаимодействий.

Полушарная организация фонетического анализа речи

В современных психофизиологических исследованиях восприятие речи рассматривают как многоступенчатый процесс, в котором уровень фонетического анализа является первым надсенсорным символическим уровнем речевого анализа (Л.Я. Балонов с соавт., 1985). Основная масса исследований функциональной асимметрии мозга относится именно к этому уровню, данных о полушарной организации других уровней языка значительно меньше.

В условиях угнетения одного полушария после унилатеральных электросудорожных припадков было показано, что повышение порогов обнаружения звуков речи, ухудшение опознания фонем, слогов и слов наблюдается только при инактивации левого полушария и обусловлено утратой смыслоразличительной функции фонем. Структурами правого полушария не производится фонематический анализ, значение слова извлекается из целостного звукового образа (Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976; Л.Я. Балонов и др., 1985). Эти данные в целом совпадают с результатами исследований, проведенных на здоровых людях с использованием метода дихотического тестирования, в которых показано преимущество левого полушария в восприятии бессмысленных слогов и слов (С. Спрингер, Г. Дейч, 1983; И.А. Вартанян с соавт., 1988; М.Р. Bryden, 1988).

Лишь немногочисленные данные позволяют сравнивать полушарную организацию фонетического анализа речи у мужчин и женщин. Так, превалирование женщин среди больных, проходивших курс электросудорожной терапии, (119 из 150 больных, Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976, стр. 40) позволяет заключить, что фонетический анализ у женщин, связан с левым полушарием мозга. Исследование влияния асинхронности предъявления слогов в дихотической паре на эффективность их воспроизведения у детей различных возрастных групп выявило половые различия, обусловленные лучшим восприятием опережающих слогов девочками при увеличении асинхронности, что может отражать большую скорость фонетического анализа (P. Mirabile et al., 1977). При анализе результатов дихотических исследований латерализации восприятия слогов, состоящих из согласной и гласной, и использовавших в качестве сравниваемых показателей средние значения разницы воспроизведения с правого и левого уха, только в одной работе выявлен больший эффект правого уха у женщин по сравнению с мужчинами (Dorman, R.J. Porter, 1975 цит. по J. McGlone, 1980), в большинстве исследований, не обнаружено половых различий (J. McGlone, W. Davidson, 1973; M. Hiscock, M. MacKay, 1985; M.P. Bryden, 1988; S. Clarke, E. Zaidel, 1994). В отличие от этого Д. А. Лейк и М.Р.Брайден (D.A.Lake, M.P. Bryden, 1976) обнаружили, что у мужчин преимущество правого уха выражено сильнее, чем у женщин. Сравнение мужчин и женщин по такому показателю, как количество испытуемых, показавших эффект правого уха, выявило как достоверно большую встречаемость левостороннего доминирования у мужчин (M.P. Bryden, 1973; D.A. Lake, M.P. Bryden, 1976), так и отсутствие половых различий (M.P. Bryden, 1975; M.P. Bryden et al., 1983). Тем не менее, обзор исследований половых различий латерализации при выполнении дихотического теста, сделанный в двух работах (M. Hiscock, M. MacKay, 1985; M.P. Bryden, 1988), привел авторов к выводу, что половые различия невелики и выявляют лишь тенденцию большего преимущества правого уха у мужчин по сравнению с женщинами при предъявлении бессмысленных речевых сигналов.

В последнее время появились данные, которые указывают по крайней мере на одну из возможных причин вариативности результатов оценки половых различий в фонетическом анализе дихотически предъявляемых слогов. Обнаружено, что на начальном этапе прослушивания длинного (120 пар) списка слогов у женщин наблюдается лучшее воспроизведение информации с левого, а у мужчин - с правого уха. По мере выполнения задания показатели асимметрии обеих групп сближались (B.E. Wexler, E. Lipman, 1988; P. Munro, E. Govier, 1993). Предполагается, что причиной такого эффекта могут быть половые различия в реакции на новизну информации: использование мужчинами преимущественно реакции приближения к стимулу (левополушарной стратегии), а женщинами - стратегии избегания (правополушарной) (B.E. Wexler, E. Lipman, 1988).

Чтобы проверить это предположение мы исследовали временную динамику воспроизведения дихотически предъявляемых слогов (120 пар) у мужчин (65 человек) и женщин (52 человека) в двух экспериментальных сериях. После предъявления каждой пары требовалось письменно воспроизвести оба слога. Оказалось, что и при повторном тестировании у как мужчин, так и у женщин наблюдается та же временная динамика изменения коэффициента асимметрии, как и при первом тестировании (Рис.1). Изменения коэффициента асимметрии были обусловлены нарастанием воспроизведения слогов, адресованных левому полушарию, у женщин и правому - у мужчин. Следовательно, наблюдаемые половые различия не связаны с новизной ситуации тестирования. В то же время проведенные нами эксперименты с избирательным воспроизведением слогов с одного из каналов при дихотическом предъявлении в отличие от ситуации распределенного внимания не выявило половых различий на начальных этапах тестирования. В процессе тестирования у всех испытуемых наблюдалось возрастание воспроизведения слогов с правого уха, более выраженное у женщин (О.М. Разумникова, Н.В. Вольф, 1997). Приведенные данные позволяют связать изменения полушарного вклада в обработку информации в ходе длительного тестирования с половыми особенностями организации процессов внимания.

Кас, %

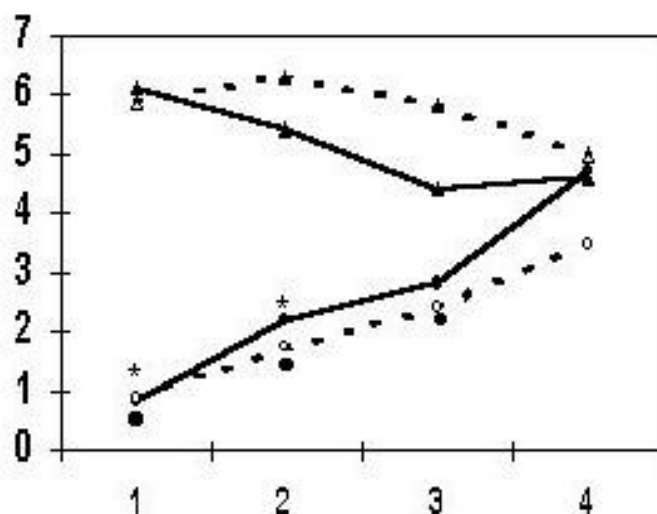


Рис.1. Зависимость коэффициента асимметрии воспроизведения слогов от длительности тестирования в двух экспериментальных сериях у мужчин и женщин.

По оси абсцисс – номер блока тестирования, по оси ординат – коэффициент асимметрии. Сплошные линии – первое тестирование, пунктирные – второе; кружками отмечены данные для группы женщин, треугольниками – мужчин. *, - $P < 0,05$ при сравнении соответствующих показателей у мужчин и женщин

Таким образом, различия в длине используемых списков, а также в характере процедуры тестирования могут влиять на проявление половых различий в результатах фонетического анализа при латерализованном предъявлении вербальных стимулов.

Полушарные особенности обработки семантически значимой вербальной информации

Наиболее изучен вопрос о роли полушарий в слуховом восприятии существительных. Их восприятие оценивалось с точки зрения положения на шкале абстрактности - конкретности, образности. Хотя результаты, полученные в этих исследованиях неоднородны, все же преобладающее количество работ свидетельствует об участии в обработке абстрактных существительных преимущественно левого полушария, тогда как при обработке конкретных существительных преимущество левого полушария исчезает (H.D. Ellis, J.W. Sheperd, 1974; J. Day, 1979; Д.А. Кауфман, О.П. Траченко, 1985; P.W. Ely et al., 1989; Т.В. Черниговская с соавт., 1996). Однако влияние образности-конкретности слов на выраженность преимущества правого уха зарегистрировано не во всех исследованиях (H.V. Orenstein, W.B. Meighan, 1976). При дихотическом исследовании с применением в качестве стимульного материала серий по три конкретных слова степень асимметрии у мужчин была выше, чем у женщин. Такой же характер половых различий наблюдался у детей различных возрастных групп (И.А. Вартанян с соавт., 1988). Наряду с эффектом «правого уха», разнообразные комбинации дихотического теста и моторных реакций выявили, что для мужчин в большей мере характерна стабильная асимметрия взаимодействия полушарий, тогда женщины используют разные стратегии переработки речевых сигналов (T. Welsh, D. Elliot, 2001). Однако использование в качестве дихотически предъявляемых стимулов названий чисел, обнаружив эффект правого уха у всех испытуемых, не выявило половых различий в его величине (J. McGlone, W. Davidson, 1973; M.P. Bryden, 1975). Таким образом, положение на шкале образности-абстрактности по-разному влияет на проявление функциональной асимметрии в организации вербальных процессов у мужчин и женщин. Очевидно, что уменьшение коэффициента асимметрии может происходить как за счет снижения функциональных возможностей левого, так и за счет повышения функциональных возможностей правого полушария. К сожалению, отсутствие в приведенных работах данных о продуктивности деятельности, связанной с каждым полушарием, не позволяет ответить на этот вопрос.

Существует ограниченное количество данных об особенностях нарушений речевой памяти у мужчин и женщин после локальных

повреждений мозга. Так, например, описаны более выраженные нарушения памяти после разрушений в области левой височной доли у мужчин по сравнению с женщинами (M.R. Smith, B. Milner, 1984; M.R. Trener et al., 1995). При менее точно локализованных поражениях левого полушария на небольшом контингенте испытуемых описаны как аналогичные результаты (J. McGlone, 1978), так и отсутствие половых различий (W.G. Snow, S. Cheese, 1985).

При анализе продуктивности вербальной памяти в ситуации свободного припоминания словесной информации воспроизведение у женщин было более успешным, чем у мужчин (P.C. Трубникова, 1974; J. Levy, 1980; Rugg et al., 1989; D.J. Herrmann et al., 1992; A. Herlitz, 1997.). Эффективность отсроченного воспроизведения слов по ряду данных также выше у женщин по сравнению с мужчинами (P.C. Трубникова, 1974; C.M. Sinton, 1981; E.V. Jones et al., 1987). Большинство же данных о половых различиях в вербальной памяти было получено как побочный продукт главным образом в исследованиях возрастных особенностей памяти (M.L. Bleecker et al., 1988; D.F. Hulstch et al., 1991; G.J. Larrabee, T.H. Crook, 1993; K.W. Schaie, S.L. Willis, 1993; Zelinski et al., 1993; R.D. Hill et al., 1995; R. Portin et al., 1995; P. Rabbitt et al., 1995) или при разработке нормативных данных для тестов памяти (R. Bolla-Wilson, M.L. Bleecker, 1986; G. Geffer et al., 1990; C.M. Temple, K.M. Cornish, 1993). Во всех этих исследованиях у женщин обнаружены более высокие показатели вербальной памяти, чем у мужчин. Однако физиологическая основа выявленного преимущества, его связь с особенностями полушарной интеграции экспериментально не изучены.

В связи с этим мы провели изучение половых особенностей полушарной организации процессов вербальной памяти, исходя из следующих основных предпосылок. Во-первых, приведенные выше данные о принципиальных различиях пространственной организации речевых функций в левом полушарии у мужчин и женщин (Kimura, 1981; 1983; R.S. Lewis, L. Christiansen, 1989; G.A. Ojemann et al., 1989; J. Levy, W. Heller, 1992) свидетельствуют в пользу гипотезы об использовании ими разных стратегий обработки сложной речевой информации (J. Levy, 1980; S. Batler, 1984; D. Kimura, R.A. Harshman, 1984). В соответствии с данной гипотезой в наибольшей степени половые различия в полушарной организации речевых функций должны проявляться в заданиях, допускающих произвольное применение испытуемыми как левополушарных, так и правополушарных способов обработки речевых сигналов. В связи с этим для выявления половых различий в наших экспериментах, был реализован подход, основанный на использовании различных вариантов латерализованного предъявления списков конкретных существительных, восприятие и запоминание которых возможно с опорой на когнитивные стратегии как правого, так и левого полушария (H.D. Ellis, J.W. Sheperd, 1974; R. Kelly, K. Orton, 1979; J. Day, 1979; Д.А. Кауфман, О.П. Траченко, 1985; P.W. Ely et al., 1989; Т.В. Черниговская с соавт., 1996). Во-вторых,

особенностью применяемых нами моделей дихотического тестирования является предъявление списков из 10 пар слов, что отвечает требованию сложности задания, выполнение которого необходимо для выявления половых различий в латерализации когнитивных функций (А.И. Федотчев, 1985).

Воспроизведение запоминаемых слов осуществлялось в трех вариантах. При непосредственном воспроизведении испытуемые записывали в произвольном порядке запомненные слова сразу после прослушивания каждого из 9 списков. При отсроченном воспроизведении

после записи слов последнего списка испытуемым неожиданно было предложено воспроизвести все запомненные слова из всех предъявленных списков или дифференцировать нажатием на соответствующие клавиши клавиатуры компьютера среди последовательно предъявляемых на экране монитора слов те, которые имелись или отсутствовали в этих списках (отсроченное узнавание) (Н.В. Вольф, 2000).

При непосредственном воспроизведении слов только у мужчин наблюдалось преимущество левого полушария. При этом различия в эффективности воспроизведения с правого уха (левого полушария) у мужчин и женщин отсутствовали, но женщины воспроизводили больше, чем мужчины, слов с левого уха. Таким образом, уменьшение латеральных различий у женщин обусловлено возрастанием эффективности обработки информации, адресованной правому полушарию (Рис.2). При отсроченном воспроизведении женщины воспроизводили больше слов, чем мужчины как с правого, так и с левого уха. У испытуемых обоего пола отсутствовали латеральные различия в эффективности воспроизведения (Рис.2). При узнавании слов женщины воспроизводили больше, чем мужчины слов с левого уха.

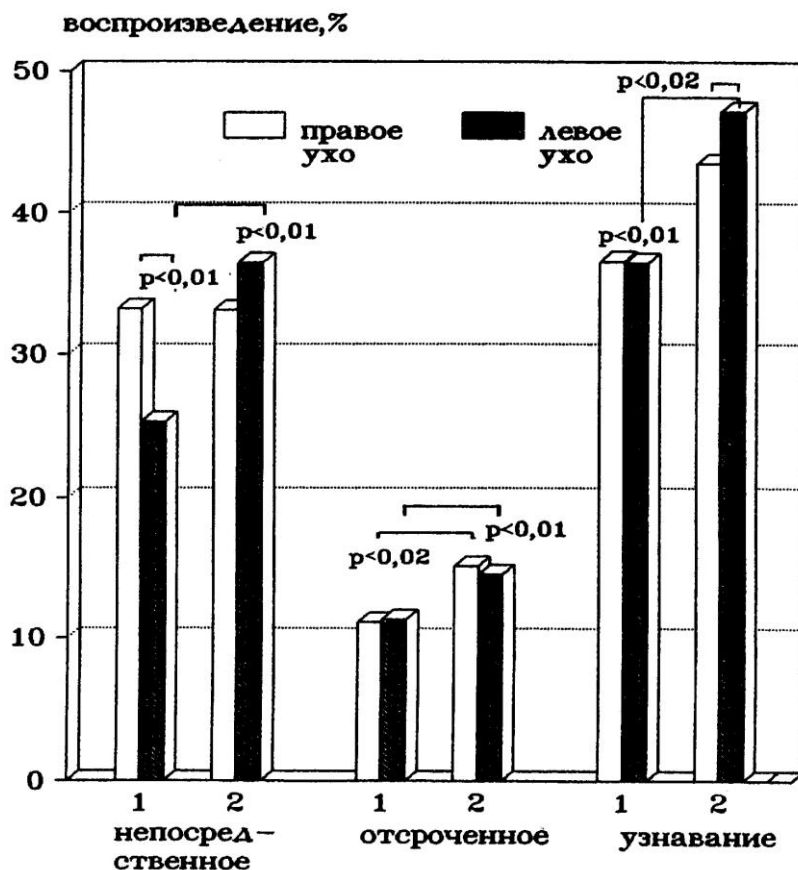


Рис.2. Различия в эффективности воспроизведения дихотически предъявленных списков слов у мужчин (1) и женщин (2).

Воспроизведение слов с правого уха не отличалось достоверно у мужчин и женщин. При узнавании у женщин в отличие от мужчин наблюдалась асимметрия воспроизведения, обусловленная лучшим узнаванием слов, предъявлявшихся в левое ухо. У мужчин асимметрия в узнавании латерально предъявленных слов отсутствовала. (Рис.2).

Данные о меньших латеральных различиях показателей непосредственного воспроизведения у женщин по сравнению с мужчинами согласуются с результатами, полученными в аналогичной ситуации дихотического тестирования с применением в качестве стимульного материала серий конкретных существительных (И.А. Вартанян с соавт., 1988). В то же время при использовании в качестве дихотически предъявляемых стимулов названий чисел, одинаковый эффект правого уха выявлен независимо от пола испытуемых (J. McGlone, W. Davidson, 1973; M.P. Bryden, 1975). Если исходить из гипотезы о билатеральном распределении аналогичных речевых функций между полушариями у женщин, то приведенные данные трудно поддаются объяснению, так как в обоих случаях предъявляется вербальная информация.

В отличие от результатов предыдущих исследований, анализировавших показатели асимметрии, рассмотрение нами данных, полученных для каждого полушария, показывает, что различия между мужчинами и женщинами в воспроизведении слов связаны с процессами, происходящими в правом полушарии. Если учесть, что при запоминании конкретных существительных, отличающихся от других вербальных стимулов высокой образностью, могут наряду с левополушарными использоваться правополушарные способы обработки информации, то выявленное правополушарное преимущество у женщин можно объяснить эффективным использованием ими правополушарных стратегий обработки информации. Для проверки этого предположения мы провели изучение стратегий, использовавшихся при запоминании дихотически предъявленных слов. Как видно из рисунка 3 у мужчин доминировала стратегия запечатлевания отдельных слов, а у женщин - образного представления и объединения слов (Н.В. Вольф, 1994, 2000).

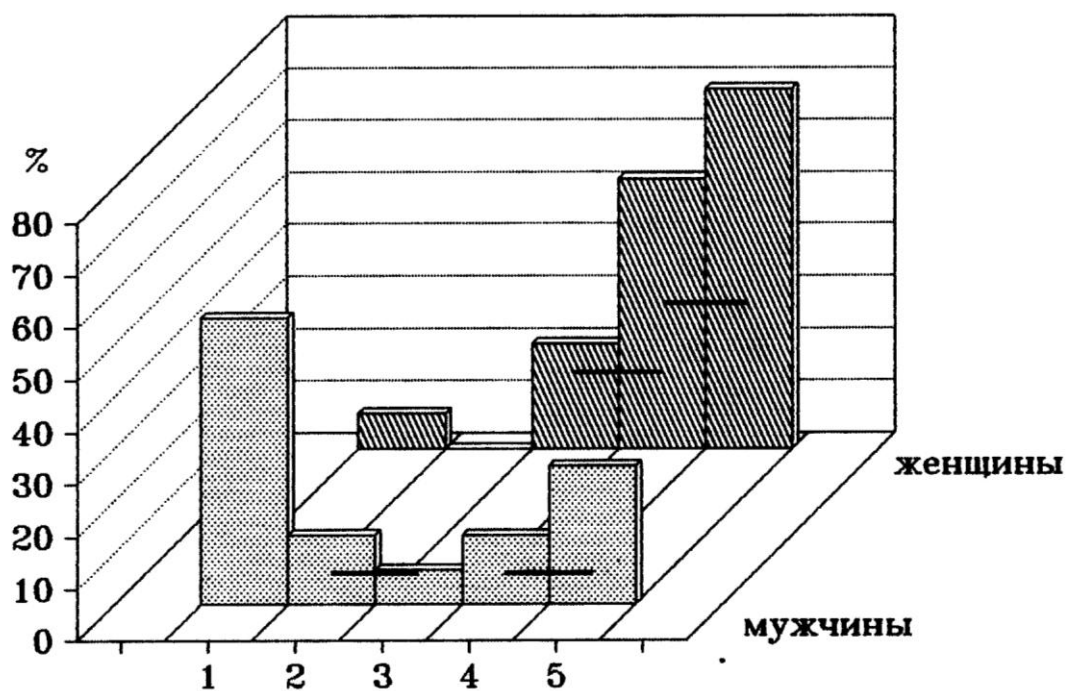


Рис.3. Распределение испытуемых в зависимости от стратегий запоминания слов.

Столбики – процент испытуемых, использующих данную стратегию; горизонтальные линии – количество испытуемых, использующих обе прилегающие стратегии. Стратегии запоминания: 1 – запечатлевание, 2 – по категориям, 3 – по созвучию, 4 – объединение слов в предложение, 5 – образное запоминание.

Анализ стратегий, применявшихся испытуемыми разного пола при запоминании большого объема вербальной информации, позволяет предположить, что преобладающая у мужчин стратегия запечатлевания, для которой характерно "всплывание" слов из памяти при воспроизведении, связана с левополушарными процессами собственно вербальной памяти. Доминирующая у женщин стратегия образного опосредования соответствует правополушарному способу представления и запоминания информации. Показано, что повышение функциональной активности правого полушария при гипнозе активирует образное мышление, стимулирует образную память. При этом по отчетам испытуемых усиливается взаимодействие между образами, что часто сопровождается придумыванием сопутствующих рассказов, чтобы облегчить запоминание (Н.Д. Crawford, S.N. Allen, 1983; В.С. Ротенберг, 1985). При инактивации левого полушария после применения унилатеральной электросудорожной терапии основным принципом объединения разных слов является их отнесение к внеязыковому предметному миру, воссоздание чувственного наглядного образа (Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976; Л.Я. Балонов с соавт., 1985).

Особого внимания заслуживает тот факт, что наибольшие различия между мужчинами и женщинами обнаружены нами при отсроченном воспроизведении, в ходе которого женщины воспроизводили значительно больше слов, чем мужчины. Существует имеющая подтверждение во множестве экспериментов точка зрения, что способность к воспроизведению из памяти через различные промежутки времени определяется не природой фиксации следа, а возможностью его считывания (Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1981). В нашем эксперименте каждый список слов предъявлялся испытуемым однократно. В опытах на животных показано, что определяющую роль в однократном обучении играет эмоциогенная система мозга, способствующая установлению связи следа памяти с программой воспроизведения (Р.Ю. Ильюченко, 1979; Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1981). При обеспечении процессов вербальной памяти эта регуляторная система, несомненно, работает во взаимодействии с другими, и, прежде всего корковыми, структурами мозга, так как для распознавания эмоциональности слов необходим их семантический анализ. О более тесной связи правого полушария с подкорковыми системами эмоциональной регуляции свидетельствует его преимущественная, по сравнению с левым полушарием, роль в регуляции вегетативных функций (W. Wittling, 1990; B.N. Johnsen, R. Hugdahl, 1993; W. Heller, 1993a). Таким образом, можно предполагать, что выявленное нами у женщин большее вовлечение в процессы вербальной памяти правого полушария, для которого показано тесное взаимодействие с подкорковыми системами эмоциональной регуляции, способствует формированию устойчивых связей следа памяти с программой воспроизведения и высокой эффективности непосредственного и, особенно, отсроченного

воспроизведения. Этот вывод подтверждается результатами, полученными нами при изучении влияния эмоциогенной стимуляции (электрокожное раздражение) на воспроизведение дихотически предъявляемых списков слов. Эмоциогенная стимуляция приводила к улучшению отсроченного воспроизведения слов у мужчин и ухудшению – у женщин. Можно полагать, что дополнительная эмоциогенная активация после восприятия информации создает у мужчин оптимальные условия для успешного считывания следа памяти, тогда как у женщин оптимальная активация создается самим мнемическим заданием, и дополнительная эмоциогенная стимуляция в этом случае приводит к ухудшению показателей вербальной деятельности (О.М. Разумникова, Н.В. Вольф, 2002).

Приведенные выше факты касались половых различий в эффективности воспроизведения латерализованной вербальной информации. В то же время известны данные, что процессы, обеспечивающие правильность и скорость мнемических операций могут иметь разную церебральную организацию (R.S. Lewin et al., 1994). В связи с этим для исследований полушарных механизмов памяти представляет интерес модель Стенберга (S. Sternberg, 1966, 1969; R.S. Lewin et al., 1994), позволяющая оценить скорость сканирования памяти. Существует точка зрения, что сканирование памяти в модели Стенберга осуществляется на основе зрительных кодов (S. Sternberg, 1976). Приведенные выше результаты наших исследований указывают на половые различия в использовании правополушарных, образных, способов обработки информации для обеспечения процессов вербальной памяти. В связи с этим представлялось, что исследование скорости сканирования вербальной памяти даст новые представления о полушарной организации вербальных мнемических процессов у мужчин и женщин.

В качестве показателя скорости и правильности сканирования кратковременной памяти анализировали наклон линий (коэффициенты регрессии), отражающих зависимость ВР от объема запоминания. Показатели, полученные при предъявлении цифр в разные полуполя зрения, анализировали отдельно. Как видно из Рис.4, сравнение тестового стимула с удерживаемым в памяти набором быстрее производили женщины.

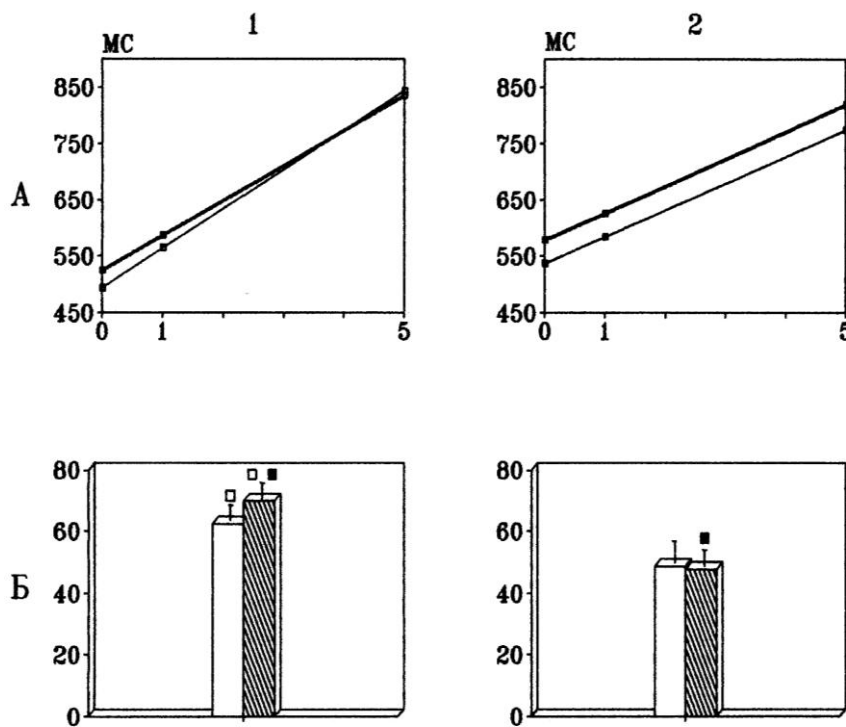


Рис.4. Различия в скорости сканирования кратковременной памяти у мужчин (1) и женщин (2).

А – изменение времени реакции в зависимости от объема запомненной информации: по оси Y- время реакции; по оси X – количество удерживаемых в памяти цифр; толстая линия – правое, тонкое – левое поле зрения. Б – значения коэффициента, характеризующего наклон линии зависимости времени реакции от нагрузки на память. Светлые столбики – правое поле зрения, обозначенные штриховкой – левое; - $P < 0.05$

Хотя тенденция к более быстрой обработке информации наблюдается при предъявлении стимулов как в правое, так и в левое полушарие, только для правого полушария скорость сканирования у женщин была достоверно выше, чем у мужчин. Дальнейший анализ внутригрупповых данных выявил также достоверные латеральные различия коэффициентов, характеризующих наклон линии зависимости ВР от количества элементов в запомненном наборе, у мужчин. Эта зависимость была более выраженной при предъявлении тестовых стимулов в левое полуполе зрения, что может свидетельствовать о разной эффективности мнестических процессов в правом и левом полушариях у мужчин. У женщин наклон линий был одинаков для предъявлений стимулов в правое и левое полуполя зрения.

Возрастание ВР с увеличением набора целевых стимулов, наблюдаемое в наших экспериментах, показывает, что сопоставление пробного стимула с целевым производится последовательно. Принимая во внимание данные о большей эффективности связанных с правым полушарием зрительно-пространственных функций у мужчин, полученные результаты более быстрого сканирования кратковременной памяти

женщинами можно объяснить, предположив, что у них более эффективно протекает процесс идентификации зрительных кодов вербальных стимулов. Это предположение хорошо согласуется с нашими данными о том, что использование стратегии образного опосредования при большой скорости предъявления слуховых словесных стимулов является предпочитаемым и эффективным приемом при запоминании вербальной информации женщинами.

Только у мужчин наблюдалась более значительная зависимость ВР от нагрузки на память для правого полушария. Эти данные свидетельствуют о наличии у мужчин асимметрии в воспроизведении данных из кратковременной памяти при меньшей эффективности этого процесса в правом полушарии. Аналогичный результат получен Д. Дж. Маденом и Р. Д.Небесом (D.J. Madden, R.D. Nebes, 1980) при использовании набора цифр на здоровых испытуемых, а также при использовании геометрических стимулов на макаках-самцах (R.S. Lewin et al., 1994). Однако выше были приведены сведения, отличающиеся от полученных нами данных. Наши результаты позволяют заключить, что расхождение данных, обнаруженных в предыдущих исследованиях латерализации процесса сканирования кратковременной памяти, проведенных без учета пола испытуемых, может быть следствием широкого варьирования полового состава экспериментальных групп.

В отличие от мужчин у женщин обнаружено отсутствие различий в наклоне линий, полученных для предъявлений тестирующих стимулов в левое и правое поля зрения, что свидетельствует о более высоких возможностях сканирования вербальной памяти в правом полушарии у женщин.

В исследованиях опознания зрительных образов показано, что описания изображений в правом и левом полушариях не идентичны. В левом полушарии осуществляется инвариантное описание объекта, а в правом - единое полное описание изображения. Соответственно, для опознания образов в левом полушарии используется классификационный, дискриминантный способ, в правом - структурный (Л.И. Леушина с соавт., 1982; А.А. Невская, Л.И. Леушина, 1990). Имея дело с хорошо знакомыми объектами, к которым, в частности, относятся применяемые нами цифровые стимулы, левое полушарие обладает преимуществом в опознании, быстро принимая решение, к какому из известных классов их следует отнести (А.А. Невская, Л.И. Леушина, 1990).

Для оценок полушарного вклада в обработку речевой информации с учетом возможностей образного опосредования большое значение имеет тот факт, что в правом полушарии в процессе тренировки на базе единого полного описания может вторично сформироваться инвариантное

описание изображения, аналогичное левополушарному (Л.И. Леушина с соавт., 1982; А.А. Невская, Л.И. Леушина, 1990). Раннее становление речевой функции, широкое использование образного опосредования при осуществлении вербальных функций - все это, на наш взгляд, способствует закреплению за правым полушарием женщин инвариантного описания и дискриминантного способа обработки зрительной информации, представляющей часто встречающиеся вербальные стимулы. Показано, что тенденция к применению левополушарного дискриминантного способа анализа стимулов проявляется у женщин и при использовании в модели Стенберга невербализируемых пространственных стимулов (С.Б. Цветовский, 1990). Известно, что применение левополушарных стратегий часто оказывается неэффективным при решении сложных зрительно-пространственных задач и, таким образом, может лежать в основе более низких образно - пространственных способностей у женщин по сравнению с мужчинами.

На основании данных о локальном представительстве речевых функций в левом полушарии у женщин и диффузном у мужчин при рассмотрении эффекта более успешного воспроизведения женщинами вербальной информации, адресованной правому полушарию, нами было сделано предположение об ограниченности межполушарных тормозных влияний у женщин и генерализованном тормозном межполушарном взаимодействии у мужчин. Для проверки этого предположения было проведено исследование половых особенностей эффектов интерференционных межполушарных взаимодействий при запоминании вербальной информации. Интерференционные взаимодействия исследованы для 3-х уровней асинхронности предъявления речевых сигналов (-50, 0, +50 мс) на основе сравнения разницы в количестве слов, воспроизведенных соответственно с правого или левого уха при дихотическом (синхронном и асинхронном) и моноауральном предъявлении (Н.В. Вольф, 1998).

Характер интерференционных влияний с правого на левое и с левого на правое полушария представлен на Рис. 5. Как видно из рисунка, латеральные различия интерференционных влияний были выраженными для мужчин и отсутствовали у женщин. У мужчин асимметрия межполушарного интерференционного тормозного влияния характеризовалась его большей выраженностью с левого на правое полушарие. Известно, что асимметричность тормозных межполушарных влияний способствует "контрастированию" полушарных эффектов и, в соответствии с результатами нашего исследования, может быть механизмом усиления роли левого полушария в речевых процессах у мужчин.

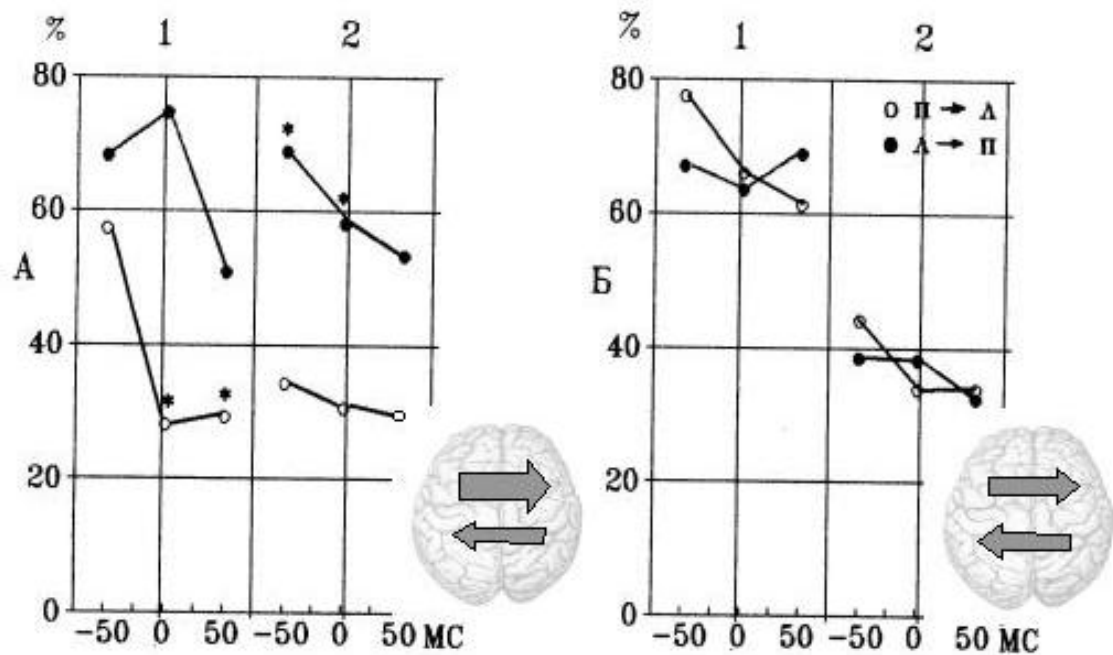


Рис.5. Интерференционное влияние конкурентных вербальных сигналов в зависимости от асинхронности предъявления у мужчин (А) и женщин (Б).

1- первые, 2 – вторые половины списков. По оси Y – интерференционное торможение, по оси X – асинхронность предъявления стимулов в паре: отрицательное значение – запаздывание, положительное – опережение интерферирующего сигнала. * - $P < 0.05$ по сравнению с соответствующим значением в группе женщин.

В свою очередь отсутствие асимметрии межполушарных тормозных влияний может быть следствием локальной организации процессов обработки речевой информации в структурах левого полушария у женщин. Вовлечение в деятельность локальных отделов левого полушария соответствует ограниченности тормозных влияний с левого на правое полушарие у женщин и создает условия для эффективного функционирования негомологичных отделов последнего в вербальных процессах, использования правополушарного образного опосредования при запоминании речевых стимулов, особенно таких, как используемые в наших экспериментах конкретные существительные. В пользу половых различий процессов полушарной интеграции свидетельствуют и наши данные, указывающие на большую скорость межполушарного переноса информации у женщин по сравнению с мужчинами (Н.В. Вольф, О.М. Разумникова, 2002).

Физиологически корреляты процессов полушарной обработки речевой информации

Среди электрофизиологических исследований большинство работ, рассматривающих половые различия, связано с анализом ЭЭГ или ВП. Исследования ЭЭГ в ходе выполнения вербального и невербального задания показало снижение мощности альфа-ритма в первом случае в левом, во втором - в правом полушарии в одинаковой степени выраженное у мужчин и женщин (W.H. Moore, 1979). Рассмотрение изменений по сравнению с фоном биопотенциалов альфа- и тета-диапазонов ЭЭГ в каждом полушарии при прослушивании и запоминании словесной информации показало, что у мужчин запечатление слов сопровождалось преимущественной активацией левого полушария и сопутствующим снижением активности правого. Изменения ЭЭГ при запоминании слов у мужчин были значительнее, чем при запечатлении числовой или музыкальной информации, что свидетельствует о наибольшей сложности данного задания. У женщин запоминание словесного материала происходило сравнительно легко, не вызывая заметных ЭЭГ-реакций за исключением снижения мощности альфа-ритма в левой центральной зоне (В.Ф. Коновалов, Н.А. Отмахова, 1984; Н.А. Отмахова, 1987). Анализ данных, полученных в этих исследованиях, позволяет предположить, что их неоднородность может быть связана с разной локализацией отводящих электродов при ограниченном количестве отведений, широким варьированием характера и трудности предъявлявшихся вербальных и пространственных заданий. Так по данным С. Варренбурга и Р. Пагано (S. Warrenburg, R. Pagano, 1981) достоверные половые различия асимметрии ЭЭГ наблюдаются только при выполнении сложных зрительно-пространственных заданий, требующих трехмерного представления. Результаты, свидетельствующие об увеличении сложности задания как факторе, способствующем выявлению половых различий, в частности в электрофизиологических исследованиях, получены и в других исследованиях (А.И. Федотчев, 1985).

В связи с этим при изучении половых различий важное значение имеет выбор адекватного по сложности задания. Однако это условие редко выполняется из-за отсутствия систематических исследований, ставящих целью изучение нейрофизиологической основы половых различий в организации речевых функций. Можно привести лишь единичные работы, в которых изучались особенности активности полушарий у мужчин и женщин при множественной регистрации электрической активности. Так, методом вызванных потенциалов, регистрируемых в 14 симметричных отведениях правого и левого полушарий, показано, что латентные периоды

поздних (несенсорных) компонентов вызванных потенциалов на предъявление повторяющихся слов у женщин короче, чем у мужчин. Обнаружены также половые различия вызванных потенциалов, связанные с положением регистрирующих электродов: в вербальной задаче у женщин в задних отделах полушарий амплитуда позитивных компонентов была больше, чем у мужчин; при идентификации повторяющихся фигур, наоборот, для мужчин были характерны большие значения позитивных компонентов в задних отделах полушарий, а для женщин в передних (M.J. Taylor et al., 1990). Анализ изменений ЭЭГ, вызванных сравнением слов, представленных в виде анаграмм, также выявил половые различия в амплитуде и топографии вызванных ответов. Многие различия были обнаружены для коротколатентных (70-120 мс) ответов, что свидетельствует о вовлечении различных корковых ансамблей у мужчин и женщин уже на ранних этапах обработки речевой информации (W. Skrandies et al., 1999). Половые различия в функциональной корковой организации при чтении и построении грамматических конструкций показаны при изучении мозгового кровотока методом позитронной эмиссионной томографии. При генерации глаголов в прошедшем времени у мужчин обнаружено левостороннее, а у женщин билатеральное усиление кровотока в области сильвиевой извилины. В обоих заданиях у женщин была выше активность в затылочных областях мозга (J.J. Jaeger, 1998). При выполнении задания по рифмованию слов левосторонняя активация фронтальной коры у мужчин и более диффузная, захватывающая оба полушария, у женщин обнаружена методом функционального магнитного резонанса (B.A. Shaywitz et al., 1995). Исследование тем же методом латерализации вербальных функций при выполнении двух лексико-семантических задач праворукими испытуемыми показало, что у мужчин они связаны преимущественно с левым полушарием, тогда как примерно у половины женщин имеет место левостороннее доминирование, а у остальных – билатеральное представительство (E.M. Vikingstad et al., 2000).

При рассмотрении коэффициентов корреляции в качестве показателей пространственной синхронизации ЭЭГ обнаружено, что в покое и при выполнении 3 разных вербальных заданий показатели глобальной синхронизации, а также усредненные показатели синхронизации отдельно для каждого полушария и уровень межполушарной синхронизации были выше у мужчин по сравнению с женщинами (Д.П. Белов с соавт., 1997). Однако в большинстве работ выявлена более высокая степень синхронизации электрической активности мозга у женщин. Так, у женщин обнаружена большая межполушарная когерентность биопотенциалов альфа-диапазона ЭЭГ по сравнению с мужчинами при выполнении вербальных заданий (G.J. Beaumont et al., 1978), а также в состоянии спокойного бодрствования (M. Corsi-Cabrera et al., 1989; 1993; F.H. Duffy et al., 1996). С этими результатами согласуются данные работы по изучению мозгового кровотока, которые выявили также большее взаимодействие полушарий при запоминании речевой информации у женщин по сравнению с мужчинами

(F.V. Wood et al., 1991). Интересные факты получены при изучении корреляций между изменениями метаболизма глюкозы в разных отделах полушарий в покое у мужчин и женщин. У мужчин наблюдалось больше позитивных внутриполушарных, а у женщин - межполушарных корреляций. Кроме этого, у мужчин обнаружены положительные корреляции между показателями метаболической и функциональной асимметрии, то есть высокие показатели фоновой метаболической активности правого полушария сочетались с лучшим выполнением тестов, ориентированных на правополушарные функции. Наоборот, у женщин преобладали отрицательные корреляции, когда более высокий уровень метаболизма в одном полушарии коррелировал с лучшим выполнением тестов, отражающих активность противоположного полушария (N.P. Azari et al., 1995). Из приведенных данных, видно, что изучение функциональных полушарных взаимодействий является одним из наиболее перспективных направлений в исследовании полового диморфизма в организации вербальных функций. Общепринятым показателем внутрикорковых взаимодействий считается когерентность биопотенциалов (М.Н. Ливанов, 1972; О.М. Гриндель, 1980; P. Rappelsberger, H. Petsche, 1988). Малочисленность и противоречивость данных о половых различиях в полушарных взаимодействиях при осуществлении вербальных функций побудило нас провести исследование когерентных связей при запоминании дихотически предъявляемой вербальной информации у мужчин и женщин.

Как и в поведенческих исследованиях, мы предъявляли для запоминания семантически значимые вербальные стимулы (списки конкретных существительных), теоретически допускающих использование как левополушарных, так и правополушарных способов обработки информации. По нашему мнению, именно такие условия должны были способствовать проявлению внутренне присущих испытуемым разного пола полушарных стратегий обработки речевой информации и их нейрофизиологических коррелятов.

При топографическом анализе изменений синхронизации биоэлектрических колебаний обнаружено что запоминание дихотически предъявляемых списков слов сопровождается повышением внутриполушарной когерентности ЭЭГ в тета- и альфа-диапазонах преимущественно в левом полушарии у мужчин и в правом у женщин (Рис.6).

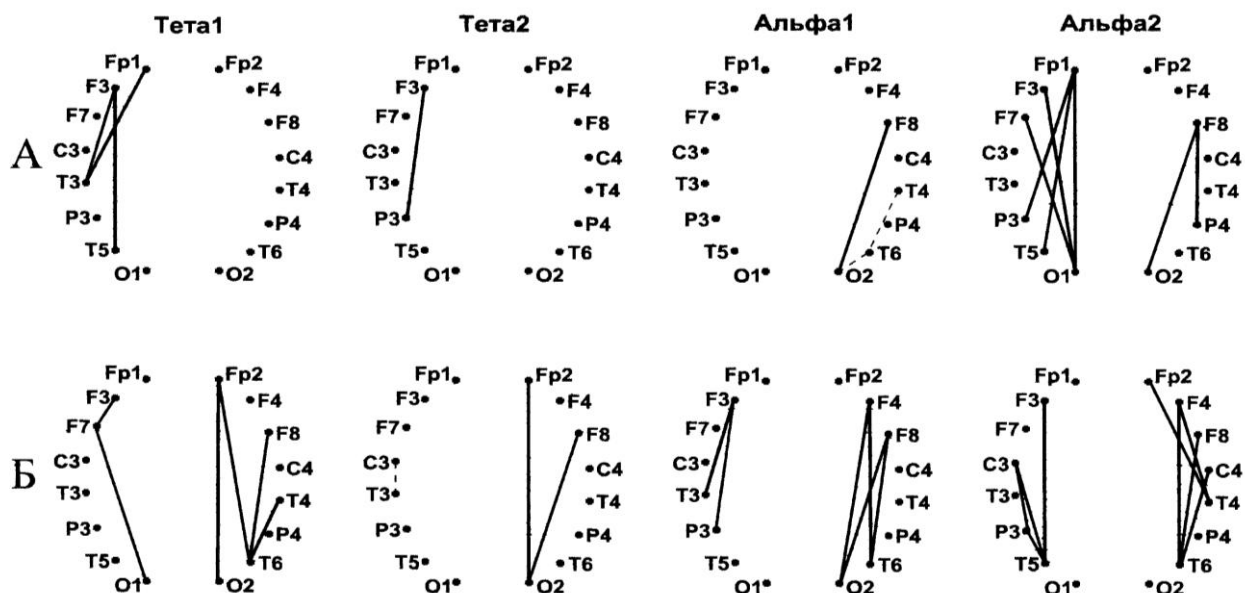


Рис.6. Карты изменений внутриполушарной когерентности у мужчин (А) и женщин (Б) при запоминании дихотически предъявленных списков слов.

Достоверные ($P < 0.05$ по критерию Вилкоксона) изменения когерентности между двумя отведениями представлены соединяющими их линиями. Сплошные линии – возрастание, пунктирные – снижение когерентности по сравнению с фоном.

При этом обращает на себя внимание тот факт, что половые различия касались в основном правого полушария. В тета-диапазоне при преимущественном росте когерентности биопотенциалов в правом полушарии у женщин рост когерентности биопотенциалов в правом полушарии у мужчин вообще отсутствовал. В альфа-диапазоне у женщин в правом полушарии количество пар отведений, для которых отмечен рост когерентности при выполнении вербального задания, более, чем в два раза, превышало количество таких пар у мужчин. Эти результаты, с учетом данных о функциональной значимости параметра когерентности, могут свидетельствовать о более высокой функциональной активности правого полушария в процессе выполнения вербального задания у женщин по сравнению с мужчинами.

Половой диморфизм обнаружен и при анализе изменений когерентности между отведениями, относящимися к разным полушариям. В тета диапазонах у женщин в отличие от мужчин наблюдалось более значительное и диффузное увеличение межполушарной когерентности. Качественные различия функциональной полушарной организации у мужчин и женщин проявились в пространственном распределении измененных межполушарных когерентных связей при запоминании речевой информации. У женщин наблюдалось усиление связей преимущественно передних ассоциативных областей коры каждого полушария с пространственно удаленными задними отделами коры противоположных полушарий. У мужчин изменения межполушарной

когерентности ограничивались парами отведений, представлявших задние отделы правого и левого полушарий (Рис.7). При этом у женщин отмечены преимущественно положительные корреляции между эффективностью воспроизведения и возрастом межполушарной когерентности.

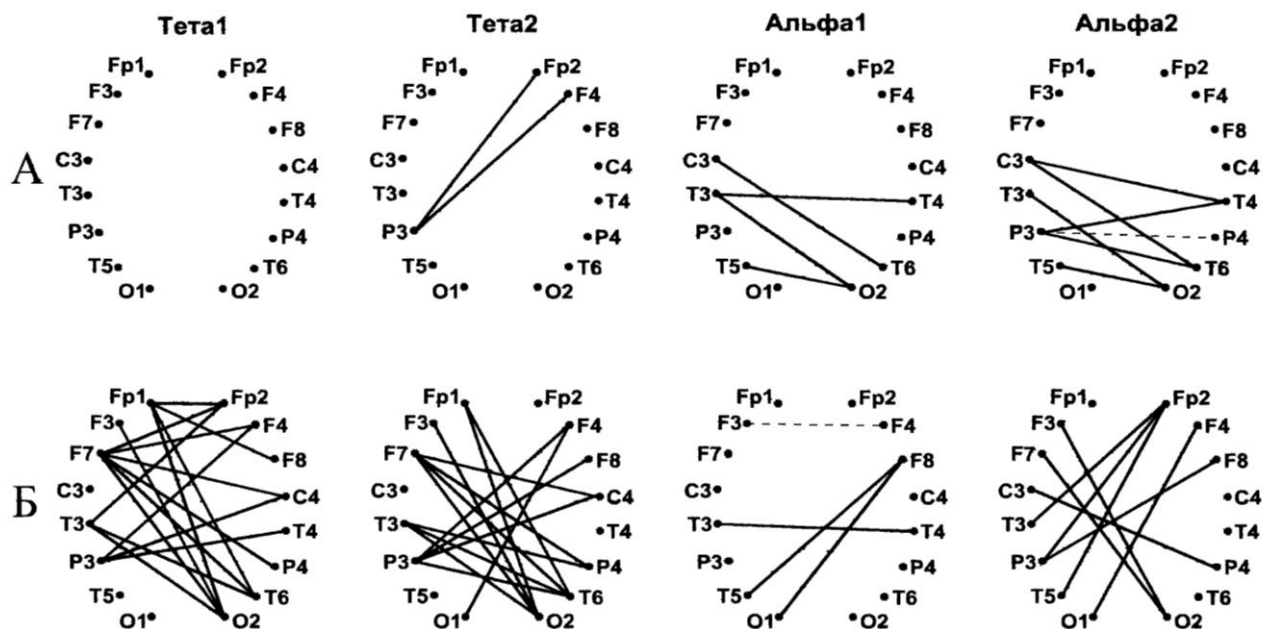


Рис.7. Карты изменений межполушарной когерентности у мужчин (А) и женщин (Б) при запоминании дихотически предъявленных списков слов.

Обозначения как на рис.6.

У мужчин коэффициенты корреляции между соответствующими показателями имели отрицательные значения (Рис.8).

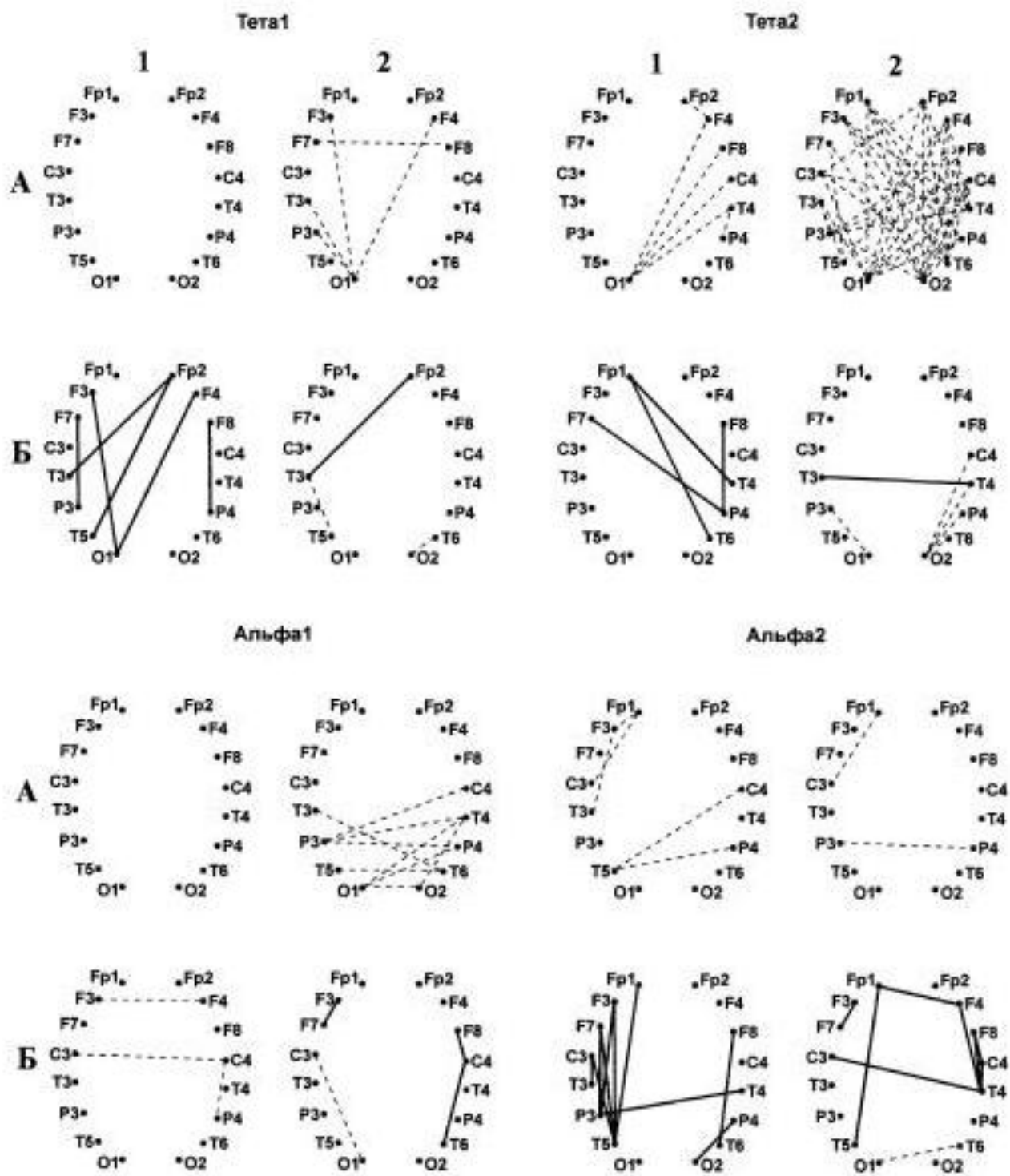


Рис.8. Карты изменений когерентности биопотенциалов, коррелирующих с эффективностью воспроизведения слов, адресованных левому (1) и правому (2) полушариям.

А – мужчины, Б- женщины. Сплошные линии – достоверные ($r > 0.6$, $P < 0.05$) положительные корреляции, пунктирные – отрицательные.

Известно, что ассоциативные зоны лобных отделов мозга играют ведущую роль в организации активного мнестического процесса, мало влияя на пассивное запечатление материала (А.Р. Лурия, 1973). Усиление функциональных связей между фронтальными и сложными межанализаторными каудальными ассоциативными зонами противоположных полушарий может создавать условия для кооперации фронтальной коры с височными областями, участвующими в анализе устной речи, и парието-окципитальными отделами, обеспечивающими обработку зрительных образов (P. Rappelsberger, H. Petche, 1995). В связи с этим стоит напомнить приведенные ранее данные об использовании большинством женщин стратегии образного опосредования при запоминании дихотически предъявляемых существительных. Основываясь на данных настоящего исследования, можно предположить, что женщины более успешно запоминают конкретные существительных за счет включения полимодальных сенсорных стратегий, базирующихся на кооперации функционально различных отделов мозга.

В пользу этого свидетельствуют и данные, полученные нами при исследовании ЭЭГ в процессе воспроизведения дихотически предъявленных списков слов. При анализе изменений мощности ЭЭГ, вызванных воспроизведением, половые различия выявлены для биопотенциалов тета2 диапазона. У женщин при воспроизведении наблюдалось более выраженным, чем у мужчин снижение мощности ритма в парието-окципитальных и задневисочных отделах коры мозга. Существуют данные, что мысленное воспроизведение прослушанных слов и связанных с ними образов приводит к активации, как слуховой коры, так и парието-окципитальных областей, связанных со зрительно-пространственными представлениями, пространственным воображением и вниманием (S.P. Gandhi, 2001). В соответствии с этими данными можно предположить, что рассмотренные выше половые особенности кодирования запоминаемой информации накладывают отпечаток на паттерны активности мозга при воспроизведении, что отражается в большей десинхронизации тета2-ритма в задних отделах коры мозга у женщин по сравнению с мужчинами.

В тета2, альфа1 и альфа2 частотных диапазонах у женщин наблюдались достоверные латеральные различия реактивности когерентности, обусловленные возрастанием при воспроизведении когерентности в левом и снижением в правом полушариях. У мужчин латеральные различия отсутствовали (Рис.9).

Существуют модели эпизодической памяти, в которых предполагается, что воспроизведение приводит к восстановлению паттерна нервной активности, свойственной стадии фиксации информации (A.R. Damasio, 1989; L.R. Squire, P. Alvarez, 1995). Однако в ряде исследований такое соответствие не подтверждается (E. Tulving et al., 1994; K. Allan, W.G.K.

Robb, M.D. Rugg, 2000) Наши результаты также указывают на неидентичность нервных процессов, лежащих в основе запоминания и воспроизведения следа памяти. Для всех рассматриваемых частотных диапазонов у женщин латеральные различия в реактивности когерентности были обусловлены снижением когерентных взаимодействий в правом и повышением в левом полушарии в ходе воспроизведения. В томографических исследованиях показано, что воспроизведение из семантической памяти в большей степени связано с левым, а из эпизодической – с правым полушарием (E. Tulving et al., 1994; R.L. Buckner, E. Tulving, 1995).

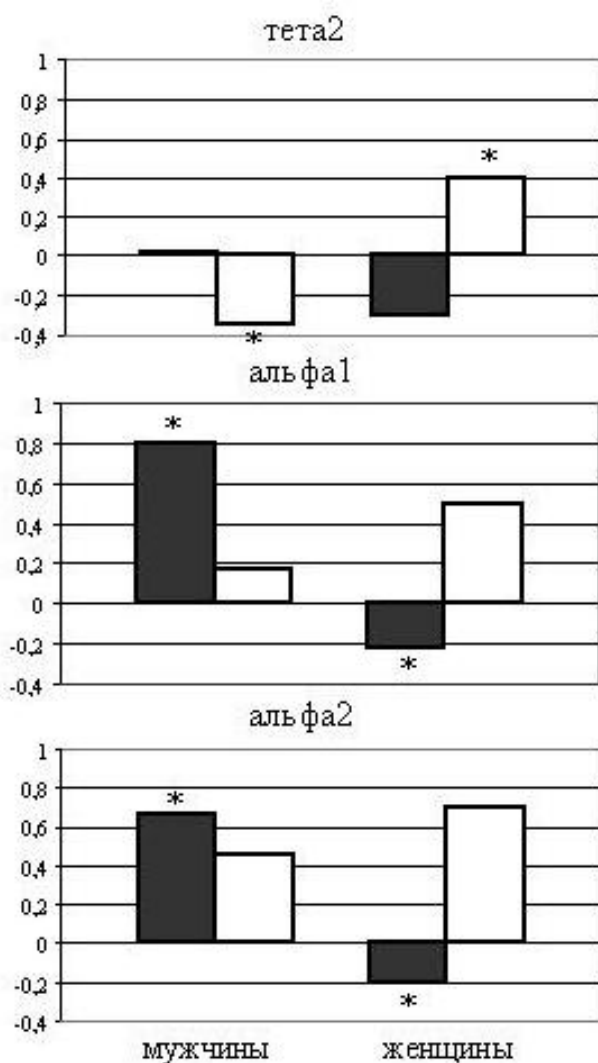


Рис.9. Латеральные различия связанной с воспроизведением реактивности когерентности (разности между значениями в фоне и при воспроизведении) у мужчин и женщин

Темные столбики - суммарная реактивность когерентности левого полушария, светлые - правого. * - $P < 0,05$ между одинаково обозначенными значениями в данном частотном диапазоне.

Таким образом, сдвиг баланса внутрикорковых взаимодействий в сторону левого полушария согласуется с нашими данными о более глубокой семантической переработке запоминаемой информации у женщин, что приводит к преобладанию семантического воспроизведения над эпизодическим. Напротив, большие значения когерентности тета2 ритма в правом полушарии у мужчин по сравнению с женщинами могут свидетельствовать о доминировании у них воспроизведения из эпизодической памяти, для которого необходима постоянная связь воспроизведения с маркерами предшествующего эпизода запоминания.

В наших экспериментах выявлены достоверные половые различия в реактивности когерентности биопотенциалов альфа1 и 2 диапазонов в левом полушарии, которые были обусловлены усилением когерентных взаимодействий при воспроизведении у женщин и снижением у мужчин. Что касается альфа1 ритма, то изменения когерентности биопотенциалов этого частотного диапазона позволяют дифференцировать обработку информации различной сенсорной модальности, а изменения альфа2 ритма отражают особенности семантической обработки информации (S.Weiss, P. Rappesberger, 2000). Приведенные данные позволяют заключить, что у женщин воспроизведение конкретных существительных обеспечивается за счет формирования в левом полушарии динамических функциональных систем, возможно, связанных с процессами сознательной реконструкции сенсорных и семантических характеристик запомненной информации.

Половые различия ЭЭГ коррелятов процессов фиксации и воспроизведения слов могут быть связаны с упоминавшимися ранее особенностями представительства речевых функций в левом полушарии у мужчин и женщин (D. Kimura 1980; 1983; C. Mateer et al., 1982; G.A. Ojemann 1983; G.A. Ojemann et al., 1989), которые могут создавать условия для параллельного участия обоих полушарий и их взаимодействия в процессе обработки вербальной информации у женщин. В свою очередь выявленные нами при запоминании слов множественные отрицательные корреляции между эффективностью воспроизведения информации, адресованной правому полушарию, и усилением межполушарных связей у мужчин могут свидетельствовать о тормозном характере межполушарных взаимодействий.

Приведенные данные в совокупности с рассмотренными ниже современными представлениями о механизмах межполушарных взаимодействий позволяют предложить новую гипотезу относительно половых различий в организации полушарных функций.

Что касается межполушарных взаимодействий, то наибольшей экспериментальной и теоретической разработке подверглись представления о тормозных взаимодействиях и роли мозолистого тела в поддержании процессов

независимой обработки информации в каждом из полушарий, "экранировании" деятельности одного полушария от другого (V.H. Deneberg, 1983; N.D. Cook, 1986; E. Zaidel et al., 1990; T.V. Wey et al., 1993; C. Chiarello, L. Maxfield, 1996). Часто рассматривают одностороннее торможение одного полушария другим. О торможении правого полушария со стороны левого обычно говорят в связи с речью. В пользу тормозного влияния левого полушария на правое свидетельствуют факты повышения речевой компетенции правого полушария у лиц, перенесших операцию расщепления мозга (M.S. Gazzaniga, R.W. Sperry, 1967; M.S. Gazzaniga, S.A. Hillard, 1971). Снижение функциональных возможностей левого полушария, связанное с наличием подкорковых фокусов судорожной активности, также ведет к расширению возможностей правого полушария в выполнении несвойственных ему речевых функций (M. Regard et al., 1994). С точки зрения однонаправленного торможения левым полушарием правого объясняется факт снижения амплитуды вызванных потенциалов на зрительные стимулы в левом полушарии и повышения в правом в процессе решения испытуемыми вербальных задач. Предполагается, что повышение активации левого полушария во время обработки речевого материала (обнаружение слов одной семантической категории или фонетический анализ) приводит к уменьшению амплитуды, регистрируемых в этом полушарии вызванных потенциалов на зрительные стимулы. Увеличение амплитуды вызванных потенциалов в правом полушарии является отражением снижения его функциональной активности и активации. На основе анализа полученных данных автор делает вывод об активном торможении левым полушарием гомологичных отделов правого полушария в процессе обработки речевых сигналов (A.C. Paranicolau, 1980).

Последние модели тормозного межполушарного взаимодействия отходят от представлений о глобальном тормозном влиянии одного полушария на другое, заменяя их моделями ограниченных межполушарных взаимодействий (N.D. Cook, 1986; T.V. Wey et al., 1993). Основываясь на данных нейроанатомии и нейрофизиологии мозолистого тела, Н.Д. Кук (N.D. Cook, 1984, 1986) рассматривает следующий механизм тормозных внутри- и межполушарных взаимодействий при обработке речевой информации. Активация речевых зон левого полушария приводит к ипсилатеральному торможению окружающих нейронов и транскаллозальному торможению симметричных отделов правого полушария, сопровождающемуся активацией окружающих нейронов, которые, предположительно, могут участвовать в контекстуальном анализе (W. Warner et al., 1981). Поставленные ими (T.V. Wey et al., 1993) специальные эксперименты с регистрацией успешности идентификации слов, предъявляемых тахистоскопически при различных вариантах стимуляции контрлатерального зрительного поля, подтвердили положения, предсказываемые предлагаемой моделью межполушарного торможения.

Т.В. Уэй с соавторами (T.V. Wey et al., 1993) предполагают, что сила тормозных влияний каждого из полушарий пропорциональна степени его

вовлечения в конкретную деятельность. Другими словами, полушарие, доминирующее в данном задании, будет оказывать более выраженный ингибирующий эффект на противоположное полушарие, усиливая межполушарные различия. При этом преимущественно гомотопный характер межполушарных связей будет способствовать подавлению только идентичных процессов в противоположном полушарии.

Идея локальных межполушарных взаимодействий допускает одновременное участие двух полушарий, осуществляющих специфические функции, в решении любой задачи. Таким образом, результаты межполушарного взаимодействия могут зависеть как от характера вербальных сигналов и модальности их предъявления, так и от специфики задания, определяющих возможности использования и соотношение левополушарных и правополушарных стратегий обработки информации.

Таким образом, диффузное представительство речевых функций в левом полушарии у мужчин может приводить к диффузному торможению правого полушария при осуществлении вербальных мнестических функций. В отличие от мужчин у женщин тормозные влияния с левого полушария на правое могут быть менее генерализованными в связи с фокальным представительством речевых функций в их левом полушарии. При этом локальность тормозных влияний может способствовать кооперации правого и левого полушарий для обеспечения вербальных функций у женщин при значительном участии корково-подкорковых связей. Рисунок 10 является графическим представлением предложенной модели.

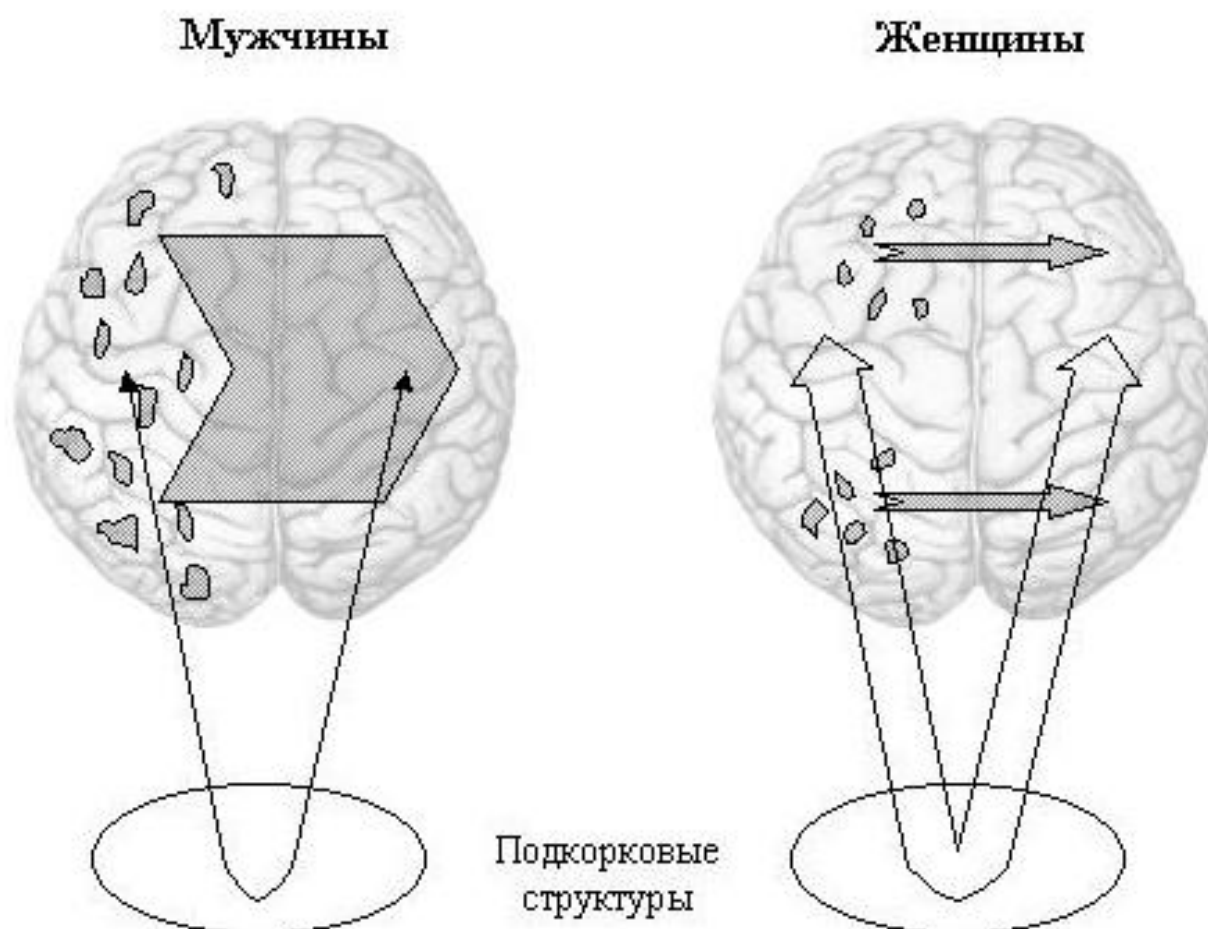


Рис.10. Модель межполушарных и корково-подкорковых взаимодействий при осуществлении вербальных функций у мужчин и женщин.

Серые области в левом полушарии – зоны представительства вербальных функций. Тонированные стрелки – гомотопное транскортикальное торможение с левого на правое полушарие; незакрашенные - межполушарные взаимодействия через подкорковые структуры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балонов Л.Я., Деглин В.Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. - Л.: Наука, 1976. - 220 С.
2. Балонов Л. Я., Деглин В.Л., Черниговская Т.В. Функциональная асимметрия мозга в организации речевой деятельности // Сенсорные системы: Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. - Л.: Наука, 1985. - С.99-115.

3. Белов Д.П. Кануников М.Е. Кавшбая Н.А. Влияние пола на пространственную синхронизацию ЭЭГ // Российск. физиол. журн. – 1997. – Т.83. – N7. – С.28-36.
4. Вартанян И.А., Галунов В.И., Дмитриева Е.С., Зайцева К.А., Королева И.В., Кузьмин Ю.И., Морозов В.П., Шургая Г.Г. Восприятие речи. Вопросы функциональной асимметрии мозга. - Л.: Наука, 1988. - 135 С.
5. Вольф Н.В. Половые различия при запоминании дихотически предъявленных списков слов // Журн. высш. нервн. деят. - 1994. - Т.44. - Вып.1. - С.18-24.
6. Вольф Н.В. Половые различия межполушарных интерференционных взаимодействий при запоминании речевой информации // Журн. высш. нервн. деят. - 1998. - Т.48. - N3. - С.551-553.
7. Вольф Н.В., Разумникова О.М. Время унимануальных реакций при сравнении латерализованных вербальных стимулов: особенности межполушарных взаимодействий, связанные с полом испытуемых // Физиол. чел. - 2002. – Т.28. – N4. - С.
8. Вольф Н.В., Разумникова О.М. Половые различия полушарных пространственно-временных паттернов ЭЭГ при воспроизведении вербальной информации // Физиол. чел. - 2002. – Т.28. – N6. - С.
9. Гриндель О.М. Оптимальный уровень когерентности ЭЭГ и его значение в оценке функционального состояния мозга человека // Журн. высш. нервн. деят. - 1980. - Т.30. - Вып.1. - С.62-70.
10. Ильюченко Р.Ю. Память и адаптация. - Новосибирск: Наука, 1979. - 192 С.
11. Ильюченко Р.Ю., Гишинский М.А., Лоскутова Л.В., Дубровина Н.И., Вольф Н.В. Миндалевидный комплекс. - Новосибирск: Наука, 1981. - 242 С.
12. Кауфман Д.А., Траченко О.П. Функциональная асимметрия мозга и восприятие слов, относящихся к разным грамматическим категориям // Сенсорные системы: Сенсорные процессы и асимметрия полушарий.- Л.: Наука, 1985.- С.115-126.
13. Коновалов В.Ф., Отмахова Н.А. Межполушарная асимметрия ЭЭГ-реакций // Психол. журн. - 1984. - Т.5. - N1. - С.62-70.
14. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б., Вершинина Е.А. Инвариантность зрительного опознания в правом и левом полушариях мозга человека // Переработка информации в зрительной системе. Высшие зрительные функции. - Л.: Наука, 1982. - С.21-36.
15. Ливанов М.Н. Пространственная организация процессов головного мозга.- М.: Наука, 1972. - 182 С.
16. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии.-М.:Изд. МГУ, 1973.- 388 С.
17. Невская А. А., Леушина Л. И. Асимметрия полушарий и опознание зрительных образов. - Л.: Наука, 1990. - 152 С.

18. Отмахова Н.А. Половые особенности межполушарной асимметрии // Асимметрия мозга и память. - Пущино, 1987. - С.115-124.
19. Разумникова О.М., Вольф Н.В. Половые различия временной динамики межполушарной асимметрии восприятия речевой информации // Бюл. Сибирск. Отдел. РАМН - 1997. - N2. - С.87-90.
20. Разумникова О.М., Вольф Н.В. Латеральные эффекты эмоциогенной стимуляции в вербальных мнестических процессах у мужчин и женщин // Журн. высш. нервн. деят. - 2002. - Т.52. - Вып.3. - С.197-192.
21. Ротенберг В.С. Гипноз и образное мышление // Психологич. журн. - 1985. - Т.6. - N2. - С.128-133.
22. Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. - М.: Мир. - 1983. - 256 С.
23. Трубникова Р.С. ЭЭГ, память и половой диморфизм // Память и следовые процессы. - Пущино, 1974. - С.248-249
24. Федотчев А.И. Проявление половых различий в психофизиологических показателях в зависимости от сложности экспериментального задания // Физиол. чел. - 1985. - Т.11. - N5. - С.730-733..
25. Цветовский С.Б. Специализация полушарий и индивидуальные особенности межполушарной функциональной асимметрии в процессах опознания зрительной информации // Бюлл. Сибирск. Отдел. РАМН. - 1992. - N1. - С.38-44.
26. Черниговская Т.В., Лях Н.Ю., Токарева Т.И. Латерализация восприятия слов в зависимости от лингвистических факторов // Физиол. чел. - 1996. - Т.22. - N4. - С.12-17.
27. Aboitiz F., Sheibel A.B., Fisher R.S., Zaidel E. Fiber composition of the human corpus callosum // Brain Behav. Evol. - 1992. - Vol.598. - P.143-153.
28. Aboitiz F., Sheibel A.B., Zaidel E. Morphometry of the Sylvian fissure and the corpus callosum, with emphasis on sex differences // Brain. - 1992. - Vol.115. - P.1521-1541.
29. Allan K., Robb W.G.K., Rugg M.D. The effect of encoding manipulations on neural correlates of episodic retrieval // Neuropsychologia. - 2000. - Vol.38 - N8. P.1188- 1192..
30. Azari N.P., Pettigrew K.D., Pietrini P., Murphy D.G., Horwitz B., Shapiro M.B. Sex differences in patterns of hemispheric cerebral metabolism: a multiple regression/discriminant analysis of positron emission tomographic data // Intern. J. Neurosci. - 1995. - Vol.81. - N1-2. - P.1-20.
31. Batler S. Sex difference in human cerebral function // Prog. Brain Res. - 1984. - Vol.61. - P.132-144.
32. Beamont G.J., Mayers A.R., Rugg M.D. Asymmetry in EEG alfa coherence and power: effects of task and sex // EEG and Clin Neurophysiol. - 1978. - Vol.45. - N3. - P.393-401.

33. Bleeker M.L., Bolla-Wilson K., Agnew J., Meyers D.A. Age-related sex differences in verbal memory // *J. Clin. Psychol.* - 1988. - Vol.44. - P.403-411.
34. Bolla-Wilson K., Bleeker M.L. Influence of verbal intelligence , sex,age,and education on the Rey Auditory Verbal Learning Test // *J. Exper.Psychol.:General.* - 1986. - Vol.2. - P.203-211.
35. Bryden M.P. Perceptual asymmetry in vision: Relation to handedness, eyedness, and speech lateralization // *Cortex.* - 1973. - Vol.9. - P.419-435.
36. Bryden M.P. Speech lateralization in families: a preliminary study using dichotic listening // *Brain Lang.* - 1975. - Vol.2. - P.201-211.
37. Bryden M.P. An overview of the dichotic listening procedure and its relation to cerebral organization // *Handbook of Dichotic Listening.* - Chichester, England: Wiley, 1988. - P.1-43.
38. Bryden M.P., Hecaen H., DeAgostini M. Patterns of cerebral organization // *Brain Lang.* - 1983. - Vol.20. - P.249-262.
39. Bryden M.P., Munhall K., Allard F. Attentional biases and the right-ear effect in dichotic listening // *Brain Lang.* - 1983. - Vol.18. - P. 236-248.
40. Buckner R.L., Tulving E. Neuroimaging studies of memory: theory and recent PET results // *Handbook of Neuropsychology.* - 1995. - Vol.10. - P.439- 452.
41. Byne W., Bleier R., Houston L. Variations in human corpus callosum do not predict gender: a study using magnetic resonance imaging // *Behav. Neurosci.* - 1988. - Vol.102. - P.222-227.
42. Chiarello C., Maxfield L. Varieties of interhemispheric inhibition, or how to keep a good hemisphere down // *Brain Cogn.* - 1996. - Vol.30. - P.81-108.
43. Clarke S., Kraftsik R., Van der Loos H., Innocenti G.M. Forms and measures of adult and developing human corpus callosum: Is there sex dimorphism? // *J. Comp. Neurol.* - 1989. - Vol.280. - P.213-230.
44. Clarke J. M., Zaidel E. Anatomical-behavioral relationships: corpus callosum morphometry and hemispheric specialization // *Behav. Brain Res.* - 1994. - Vol.64. - P.185-202.
45. Cook N.D. Callosal inhibition: the key to the brain code // *Behav. Sci.* - 1984. - Vol.29. - N1. - P.98-110.
46. Cook N.D. The brain code: mechanisms of information transfer and the role of the corpus callosum. - London: Mathuen, 1986. - 227 P.
47. Corsi-Cabrera M., Herrera P., Malvido M. Correlation between EEG and cognitive abilities: sex differences // *Int. J..Neurosci.* - 1989. - Vol.45. - N1-2. - P.133-141.
48. Corsi-Cabrera M., Ramos J., Guevara M.A., Arce C., Gutierrez S. Genin the EEG during cognitive activity // *Int. J. Neurosci.* - 1993. - Vol.72. - N3-4. - P.257-264.

49. Crawford H.J., Allen S.N. Enhanced visual memory during hypnosis as mediated by hypnotic responsiveness and cognitive strategies // *J. Exp. Psychol. Gen.* - 1983. - Vol.112. - N4. - P.662-685.
50. Damasio A.R. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition// *Cognition.* - 1989. - Vol.33.- N1-2.- P.25 – 31.
51. Day J. Visual half-field word recognition as a function of syntactic class and imaginability // *Neuropsychologia.* - 1979. - Vol.17. - P.515-523.
52. Denenberg, V.H. Micro and macro theories of the brain // *Behav. Brain Sci.* - 1983. - Vol.6. - P.174-178.
53. Denenberg, V.H., Kertesz A., Cowell P.E. A factor analysis of the human's corpus callosum // *Brain Res.* - 1991. - Vol.548. - P.126-132.
54. Duffy F.H., Mcanulty G.B., Albert M.S. Effects of age upon interhemispheric EEG coherence in normal adults // *Neurobiol. Aging.* - 1996. - Vol.17. - N4. - P.587-99.
55. Ellis H.D., Shepherd J. W. Recognition of abstract and concrete words presented in left and right fields // *J. Exper. Psychol.* - 1974. - Vol.103. - P.1035 - 1036.
56. Ely P.W., Graves R.F., Potter S.M. Dichotic listening indices of right hemisphere semantic processing // *Neuropsychol.* - 1989. - Vol.27. - P.1007-1015.
57. Foundas A.L., Faulhaber J.R., Kulynych J.J., Browning C.A., Weinberger D.R. Hemispheric and sex-linked differences in Sylvian fissure morphology: a quantitative approach using volumetric magnetic resonance imaging. // *Neuropsychiatry Neuropsychol Behav Neurol.* – 1999. – Vol. 12. - P. 1-10.
58. Gandhi S.P. Memory retrieval: Reactivating cortex // *Current Biol.* - 2001. - Vol.11. - R.32
59. Gazzaniga M.S., Hillgard S.A. Language and speech capacity of the right hemisphere // *Neuropsychologia.* - 1971. - Vol.9. - P.273-280.
60. Gazzaniga M.S., Sperry R.W. Language after section of the cerebral commissure // *Brain.* - 1967. - Vol.90. - P.131-148.
61. Geffer G., Moar K.J., O'Hanlon A.P., Clark C.R., Geffen L.B. Performance measures of 16-to-86-years-old males and females on the Auditory Verbal Learning Test // *Clin. Neuropsychologist.* - 1990. - Vol. 4. - P.45-63.
62. Gur R.C., Turetsky B.I., Matsui M., Yan M., Bilker W., Hughett P., Gur R.E. Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adults: correlations with cognitive performance // *J. Neurosci.* - 1999. - Vol.9. - N10. - P.4065-4072.
63. Habib M., Gayraud D., Oliva A., Regis J., Salamon G., Khalil R. Effects of handedness and sex on the morphology of the corpus callosum: a study with brain magnetic resonance imaging // *Brain Cogn.* - 1991. - Vol.16. - P.41-61.
64. Harasty J., Double K.L., Halliday G.M., Kril J.J., McRitchie D.A. Language-associated cortical regions are proportionally larger in the female brain. // *Arch Neurol.* - 1997. – Vol. 54. - N2. – P. 171-176.

65. Heller W. Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion, personality, and arousal // *Neuropsychol.* - 1993a. - Vol.7. - N4. - P.476-489.
66. Herlitz A., Nilson L.-G., Backman L. Gender differences in episodic memory // *Memory Cogn.* -1997. - Vol.25. - N6. - P.801-811.
67. Herrman D.J., Crawford M., Holdsworth M. Gender-linked differences in everyday memory performance // *Brit. J. Psychol.* - 1992. - Vol.83. - N2. - P.221-231.
68. Hines M., Chiu L., McAdams L.A., Bentler P.M., Lipcamon J. Cognition and the corpus callosum: verbal fluency, visuospatial ability, and language lateralisation related to midsagittal surface areas of callosal subregions // *Behav. Neurosci.* - 1992. -Vol.106. - N1. - P.3-14.
69. Hill R.D., Grut M., Wahlin A., Herlitz A., Winblad B., Backman L. Predicting memory performance in optimally healthy very old adults // *J. Ment. Health Aging.* - 1995. - Vol.1.- P.55-65.
70. Hiscock M., MacKay M. The sex difference in dichotic listening: multiple negative findings // *Neuropsychologia.* - 1985. - Vol.23. - P.437-440.
71. Holloway R.L., Fnderson P.J., Defendini R., Harper C. Sexual dimorphism in the human corpus callosum from three independent samples: relative size of the corpus collosum, *Am. J. // Phys Anthropol.* -1993. - Vol. 92 - P.481-498.
72. Holloway R. L., de Lacoste M. C. Sexual dimorphism in the human corpus callosum: An extension and replication study. // *Human Neurobiology* – 1986. - Vol. 5. - P. 87-91.
73. Hultsch D. F., Masson M.E.J., Small B.J. Adult age differences in direct and indirect tests of memory // *J. Geront.: Psychol. Sci.* - 1991. - Vol.46. - P.22-30.
74. Jaeger J.J., Lockwood A.H., Van Valin R.D.Jr., Kemmerer D.L., Murphy B.W., Wack D.S. Sex differences in brain regions activated by grammatical and reading tasks // *Neurorep.* - 1998. - Vol.9. - N12. - P.2803-2807.
75. Johnsen B.N., Hugdhal R. Right hemisphere representation of autonomic conditioning to facial emotional expressions // *Psychophysiol.* -1993. -Vol.30. -P.274-278.
76. Jones E.B., Gorman J.G., Byrne B. Forgetting of word associates as a function of recall interval // *Brit. J. Psychol.* - 1987. - Vol.78. - P.79-89.
77. Kelly R., Orton K. Dichotic perception of word-pairs with mixed image values // *Neuropsychol.* - 1979. - Vol.17. - N3-4. - P.363-372.
78. Kertesz A., Polk M., Black S. E. and Howell J. Sex, handedness, and the morphometry of cerebral asymmetries on magnetic resonance imaging // *Brain Res.* -1990. - Vol. 530. – P. 40-48.
79. Kimura D., Sex differences in intrahemispheric organization of speech // *Behav.. Brain Sci.* - 1980. - Vol.3. - P.240-241.
80. Kimura D. Sex differences in cerebral organization for speech and praxis functions // *Can. J. Psychol.* - 1983. - Vol.37. - P. 19-35.3

81. Kimura D., Harshman R.A. Sex differences in brain organization for verbal and non-verbal function // *Prog. Brain Res.* - 1984. - Vol.61. - P.423-441.
82. Kinsbourne M. The control of attention by interaction between the cerebral hemispheres. In: S. Kornblum (Ed.), *Attention and Performance IV*// Academic press, New York. - 1973. - P.239-256.
83. Kulynych J.J., Vldar K., Jones D.W., Weinberger D.R. Gender differences in the normal lateralization of the supratemporal cortex: MRI surface-rendering morphometry of Herschl's gyrus and planum temporale // *Cereb. Cortex.* - 1994. - Vol.4. - P.107-118.
84. Lake D.A., Bryden M.P., Handedness and sex differences in hemispheric asymmetry // *Brain Lang.* - 1976. - Vol. 3. - P. 266-282.
85. Larrabee G.J., Crook T.H. Do men show more rapid age-associated decline in simulated everyday verbal memory than do women? // *Psychol. Aging.* - 1993. - Vol. 8. - P.68-71.
86. Levy J. Cerebral asymmetry and the psychology of man // *Brain and Psychology.* - N.Y., 1980. - P.183-191.
87. Levy J., Heller W. Gender differences in human neuropsychological function // *Sexual Differentiation, Handbook Behav. Neurol.* - N.Y.:Plenum Press, 1992. - Vol.11. - P.245-274.
88. Lewine J., Doty R., Astur R., Provencal S. Role of the forebrain commissures in bihemispheric mnemonic integration in macaques // *J. Neurosci.* - 1994. - Vol.14. - N5. - P.2515 - 2530.
89. Lewis R.S., Christiansen L. Intrahemispheric sex differences in the functional representation of language and praxic functions in normal individuals // *Brain Cogn.* - 1989. - Vol.9. - P.238-243.
90. Madden D.J., Nebes R.D. Hemispheric differences in memory search // *Neuropsychologia.* - 1980. - Vol.18. - P.665 - 673.
91. Mateer C., Polen S.B., Ojemann G.A. Sexual variation in cortical localization of naming as determined by stimulation mapping // *Behav. Brain Sci.* - 1982. - Vol.5. - P.310-311.
92. McGlone J., Sex differences in functional brain asymmetry // *Cortex.* - 1978. - Vol.14. - P.122-128.
93. McGlone J. Sex differences in human brain asymmetry: a critical survey // *Behavior. Brain Sci.* - 1980. - Vol.3. - P.215-227.
94. McGlone J., Davidson W., The relationship between cerebral speech laterality and spacial ability with spetial reference to sex and hand preference // *Neuropsychologia.* - 1973. - Vol.11. - P.105-113.
95. Mirabile P. J., Porter R. J., Hughes L.F., Berlin Ch. I. Dichotic LAG effect in children 7 to 15 // *Devel. Psychol.* - 1977. - P.2-8.
96. Moore W.H. Jr. Alpha hemispheric asymmetry of males and females on verbal and non-verbal tasks: some preliminary results // *Cortex.* - 1979. - Vol.15. - N2. - P.321-326.
97. Munro P., Govier E., Dynamic gender-related differences in dichotic listering performance // *Neuropsychologia.* - 1993. - Vol.31. - N4. - P.347-353.

98. Ojemann G.A. Brain organization for language from the perspective of electrical stimulation mapping // *Behav. Brain Sci.* - 1983. - Vol.6. - P.189-230.
99. Ojemann G.A., Ojemann O. J., Lettich E., Berger M. Cortical language lateralization in left, dominant hemisphere. An electrical stimulation mapping investigation in 117 patients // *J. Neurosurg.* - 1989. - Vol.71. - P.316-326.
100. Orenstein H.B, Meighan W. B. Recognition of bilaterally presented words varying in concreteness and frequency: lateral dominance or sequential processing? // *Bull. Psychonom. Soc.* - 1976. - Vol.7. - P.179-180.
101. Papanicolau A.C. Cerebral excitation profiles in language processing: the photic probe paradigm // *Brain Lang.* - 1980. - Vol.9. - N3. - P.269-280.
102. Portin R., Saarijarvi S., Joukamaa M., Salokangas R.K. Education, gender and cognitive performance in a 62-year-old normal population: results from the Turva Project // *Psychol. Med.* - 1995. - Vol.25. - N6. - P.1295-1298.
103. Prokop A., Oehmichen M., Zilles K. Sexual dimorphism of the corpus callosum? // *Beitr. Gerichtl. Med.* - 1990. - Vol.48. - P. 263-270.
104. Rabbitt P., Donlan C., Watson P., McInnes L., Bent N. Unique and interactive effects of depression, age, socioeconomic advantage, and gender on cognitive performance of normal healthy older people // *Psychol. Aging.* - 1995. - Vol.10. - P.307-313.
105. Rappelsberger P., Petsche H. Probability mapping: power and coherent analysis of cognitive processes. // *Brain Topogr.* - 1988. - Vol.1. - P.46-54.
106. Rappelsberge, P., Petsche H. () Amplitude and coherence analysis of visual imagery and visual perception. In M. Eiselt, U. Zweiner and H. Witte (Eds.), *Quantitative and Topological EEG and MEG Analysis*, Universitätsverlag, Jena. 1995, pp.181-186.
107. Regard M., Cook N.D., Wieser H.G., Landis T., The dynamics of cerebral dominance during unilateral limbic seizures // *Brain.* - 1994. - Vol.117. - P.91-104.
108. Ruff R.M., Light R.H., Quayhagen M. Selective reminding tests: a normative study of verbal learning in adults // *J. Clin. Exp. Neuropsychol.*, 1989. - Vol.11. - P.539-550.
109. Schaie K.W., Willis S.L. Age difference patterns of psychometric intelligence in adulthood: generalizability within and across ability domains // *Psychol. Aging.* - 1993. - Vol.8. - P.44-55.
110. Schlaepfer T.E., Harris G.J., Tien A.Y., Peng L., Lee S., Pearlson G.D. Structural differences in the cerebral cortex of healthy female and male subjects: a magnetic resonance imaging study // *Psychiat. Res.* - 1995. - Vol.61. - N3. - P.129-135.
111. Shaywitz B.A., Shaywitz S.E., Pugh K.R., Constable R.T., Skudlarski P., Fulbright R.K., Bronen R.A., Fletcher J.M., Shankweiler

- D.P., Katz L. et al. Sex differences in the functional organization of the brain for language // *Nature*. - 1995. - Vol.373. - N6515. -P.607-609
112. Silberman E., Weingartner H. Hemispheric lateralization of functions related to emotions // *Brain Cognit.* - 1986. - Vol.5. - P.322-353.
113. Sinton C.M. Sex differences in the interaction of emotional factors with memory // *Intern. J. Neurosci.* - 1981. - Vol.14. - P.211-218.
114. Skrandies W., Reik P., Kunze C. Topography of evoked brain activity during mental arithmetic and language tasks: sex differences // *Neuropsychol.* - 1999. - Vol.37. - N4. - P.421-430.
115. Smith M.L., Milner B., Residual memory deficits after unilateral cerebral excision // *Annual Meet. Internat. Neuropsychol. Sympos.* - Beaune, France, 1984. - P.10.
116. Snow W.G., Sheese S., Lateralized brain damage, intelligence and memory: a failure to find sex differences // *J. Consult. Clin. Psychol.* - 1985. - Vol.53. - P.940-941.
117. Squire L.R., Alvarez P. Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective// *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V.5.N2. P.169)
118. Steinmetz H., Jancke L., Kleinschmidt A., Schlaug G., Volkman J., Huang Y. Sex but no hand difference in the isthmus of the corpus collosum // *Neurology*.- 1992. - Vol.42. - N4. - P.749-752.
119. Sternberg S. High-speed scanning in human memory // *Science*. - 1966. - Vol.153. - P.652-654.
120. Sternberg S. Memory scanning: mental processes revealed by reaction time experiments // *Am. Sci.* - 1969. - Vol.57. - P.421-457.
121. Sternberg S. Two operations in character recognition: some evidence from RT measurement // *Percept. Psychophys.* - 1976. - Vol.2. - P.421-457.
122. Taylor M.J., Smith M.L., Iron K.S. Event-related potential evidence of sex differences in verbal and nonverbal memory tasks // *Neuropsychologia*. - 1990. - Vol. 28. - N.7 - P.691-705.
123. Temple C.M., Cornish K.M. Recognition memory for words and faces in schoolchildren: a female advantage for words // *Brit. J. Develop. Psychol.* - 1993. - Vol.11. - P.421-426.
124. Trenerry M.R., Jack C.R. Jr., Cascino G.D., Sharbrough F.W., Ivnik R.J. Gender differences in post-temporal lobectomy verbal memory and relationships between MRI hippocampal volumes and preoperative verbal memory // *Epilepsy Res.* - 1995. - Vol.20. - N1. - P69-76.
125. Tulving E., Kapur S., Markowitsch H.J., Craik F.I.M., Habib R., Houle S. Neuroanatomical correlates of retrieval in episodic memory: auditory sentence recognition // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994. - Vol.91. - N6. - P.2012-2016.
126. Vikingstad E.M., George K.P., Jonson A.F., Cao Y. Cortical language lateralization in right handed normal subjects using functional magnetic resonance imaging // *J.Neurolog.Sci.* - 2000. - Vol.17. - P.17-27.

127. Wapner W., Hamby S., Gardner H. The role of the right hemisphere in the apprehension of complex linguistic materials // *Brain Lang.*- 1981.- Vol.14.-N1.- P.15-33.
128. Warrenburg S. Pagano R. Sex differences in EEG asymmetry predict performance in visiospatial tasks // *Psychophysiol.* - 1981. - Vol.18. - N2. - P.171-172.
129. Weinberger D.R., Gender differences in the normal lateralization of the supratemporal cortex - MRI surface -rendering morphometry of Heschl's // *Cereb. Cortex* . - 1994. - Vol.4 - N2. - P. 107 - 108.
130. Weiss S., Rappelsberger P. Long-range EEG synchronization during word encoding correlates with successful memory performance// *Cognitive Brain Res.* - 2000. - V9. - N3. - P.299-237.
131. Welsh T., Elliott D. Gender differences in a dichotic listening and movement task: lateralization or strategy? //*Neuropsychol.*, 2001. – Vol . 39. - P. 25-35.
132. Wey T.V., Cook N.D., Landis T., Regard M. Lateralized lexical decisions and the effects of hemifield masks: a study of unterhemispheric inhibition and release // *Intern. J. Neurosci.* - 1993. - Vol.71. - P.37-44.
133. Wexler B.E., Lipman E. Sex differences in change over time in perceptual asymmetry // *Neuropsychol.* - 1988. - Vol.26 - P.943-948.
134. Wisniewski A. B. Sexually dimorphic partterns of cortical asymmetry, and the role for sex steroid hormones in determining cortical patterns of lateralization *Psychoneuroendocrinol.* – 1998. - Vol.23. - Is. 5. - P. 519-547.
135. Witelson S. F. Hand and sex diferences in the isthmus and genu of the human corpus callosum // *Brain.* - 1989. - Vol. 112. - P. 799-835.
136. Witelson S.F., Glezer I.I., Kigar D.L. Women have greater density of neurons in posterior temporal cortex // *J. Neurosci.* - 1995. - Vol.15. - P.3418-3428.
137. Witelson S. F. and Kigar D. L. Sylvian fissure morphology and asymmetry in men and women: Bilateral differences in relation to handedness in men. // *The J. Compar. Neurol.* – 1992. – Vol. 323. – P. 326-340.
138. Wittling W. Psychophysiological correlates of human brain asymmetry: blood pressure changes during lateralized presentation of an emotionally laden film // *Neurophysiol.* - 1990. - Vol.28. - P.457-470.
139. Wood F.B., Flowers D.L., Naylor C.E. Cerebral laterality in functional neuroimaging // *Cerebral Laterality: Theory and Research. The Toledo Symposium.* - Hillside, NJ: Erlbaum, - 1991. - P.103-115.
140. Zaidel E., Glarke, J.M., Suyenobu B. Hemispheric independence: a paradigm case for cognitive neuroscience // *Neurobiology of Higher Cognitive Functions.* - N.Y., 1990. - P.297-355.

МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА В СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПРОЦЕССОВ ЖЕНСКОЙ РЕПРОДУКЦИИ

В.И. Орлов, А.В. Черноситов, К.Ю. Сагамонова, Т.Л. Боташева

Ростовский НИИ акушерства и педиатрии

Доминантно-энантиоморфный принцип организации и преемственности функциональных систем женской репродукции.

Данные, полученные в последние годы в ходе клинико-экспериментальных исследований позволили существенно переосмыслить классические представления о системной организации процессов женской репродукции.

В норме при каждой овуляции репродуктивная система полностью подготовлена 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 бластоциста находит с поразительной точностью. Эта зона латерализована и располагается на ипсилатеральной по отношению к овулирующему яичнику половине матки. Исследованиями В.И. Орлова с соавторами (2000) показано, что в ней, по сравнению с контралатеральной зоной эндометрия, происходит усиление митотических процессов, причем задолго до овуляции и оплодотворения, т.е. уже на стадии созревания фолликула. Это подтверждает сведения (J. Kavakami, 1993) о том, что имплантация плодного яйца в подавляющем большинстве случаев происходит на ипсилатеральной по отношению к овулирующему яичнику стенке матки.

Эти данные свидетельствуют не только о временной, но и о пространственной согласованности предгестационных и гестационных процессов, каждый из которых детерминирован генетически и может быть реализован только в континууме индивидуального латерального фенотипа.

Координатором этих процессов становится нервная система, важнейшим принципом текущей функциональной организации которой является доминанта.

В 1904 году А.А. Ухтомский впервые обнаружил эффект корроборации (переключения), которому он спустя 19 лет дал название «доминанта» (от латинского *dominans* - господствовать).

Распространенная в настоящее время формулировка сущности этого явления мало отличается от авторской; доминанта - временно господствующая в организме рефлекторная система, направляющая работу нервных центров на определенном временном отрезке (В.С. Русинов, 1969). Очень быстро представления о доминанте, как о локальном очаге возбуждения в мозге, существенно изменились. Уже в своих ранних публикациях А.А. Ухтомский стал рассматривать ее как констелляцию возбужденных мозговых структур. Более того, еще до появления объективных доказательств активного содействия периферии с очагом стационарного возбуждения в коре он прозорливо включил в рамки доминанты не только субкортикальный, но и вегетативный и гуморальный компоненты (А.А. Ухтомский, 1923-1924). Тем самым он, по сути дела, впервые ввел понятие **доминантной системы**.

Параллельно с учением о доминанте начало века ознаменовано расцветом рефлекторной теории И.П. Павлова. Эти два основополагающих физиологических учения как нельзя лучше дополняли друг друга. И.П. Павлов считал, что открытый им суммационный рефлекс является основой доминанты. А.А. Ухтомский, не отрицая этого, рассматривал доминанту гораздо шире, аргументируя это тем, что возбудимость в доминирующих нервных центрах может поддерживаться не только воздействием чисто нервных стимулов, но и гормональными влияниями.

Оказалось, что вне зависимости от способов воспроизведения и места локализации в доминантной зоне преобладают процессы возбуждения, манифестирующиеся на спонтанной ЭЭГ ослаблением мощности альфа-колебаний и увеличением мощности бета-колебаний. Указанные изменения спонтанного электрогенеза сопровождаются снижением амплитуды первичных и части поздних компонентов вызванных ответов.

Объективные сложности в электрофизиологической идентификации естественных доминант у человека заставляли ограничиваться преимущественно констатацией ее вегетативных и поведенческих признаков.

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).

Теория функциональных систем интегрировала основные идеи А.А. Ухтомского, Н.Е. Введенского, и И.П. Павлова, дополнив и объединив их биокибернетическими принципами аутоуправления (поляриность, многоуровневое дублирование, прямые и обратные положительные и отрицательные связи и т.д.).

С позиций теории П.К. Анохина интерцентральный динамик возбуждения в каждый момент упорядочена иерархически организованной функциональной системой, в основе которой - доминанта, организующая синхронизацию работы

конstellации 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».

На примере половой доминанты отрабатывались теоретические принципы висцеро-гуморального компонента, т.е. спорадической активации специфических половых функций. В естественных условиях доминанта прекращает свое существование после удовлетворения вызвавшей ее биологической потребности или после того, как в силу тех или иных причин прекращается поддерживающее ее влияние афферентных нервных или гуморальных сигналов. Доминанта исчезает в тех случаях, когда она вытесняется новой доминантой (Г.И. Косицкий, В.М. Смирнов, 1970).

Во многих работах по изучению естественных доминант и, прежде всего, половых, отчетливо просматривается роль эндогенных факторов, определяющих их формирование и угасание.

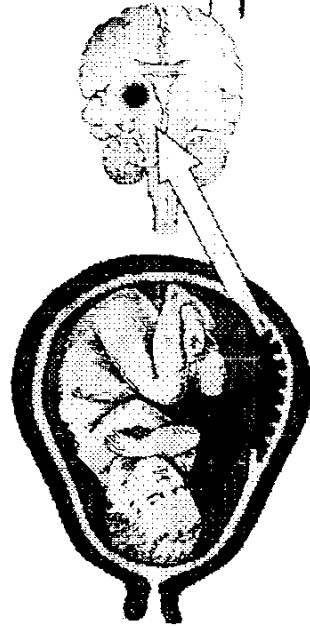
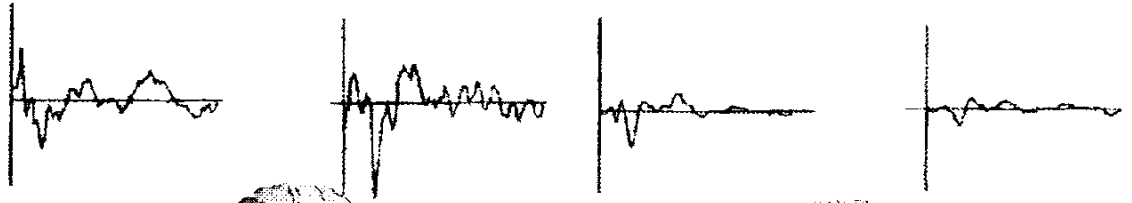
Конкретизация всего того, что относится к «репродуктивным» доминантам, получила развитие в работах И.А. Аршавского (1957, 1967) По его мнению, в женском организме происходит последовательная смена 4-х доминантных установок: 1-я связана с так называемой половой доминантой, обеспечивающей поиск, сближение 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.

Постулированная И.А. Аршавским смена доминантных установок созвучна развиваемой в настоящее время концепции о том, что в организменном континууме одна функциональная система сменяется другой (К.В. Судаков, 1987) и априори не исключает последовательное возникновение 4-х перечисленных доминант. Однако, такая парадигма, будучи вполне приемлемой с теоретической точки зрения, мало что могла дать для практической медицины. Этим, по-видимому, можно объяснить и крайне редкое упоминание о доминанте мозга в работах прагматичных западных репродуктологов.

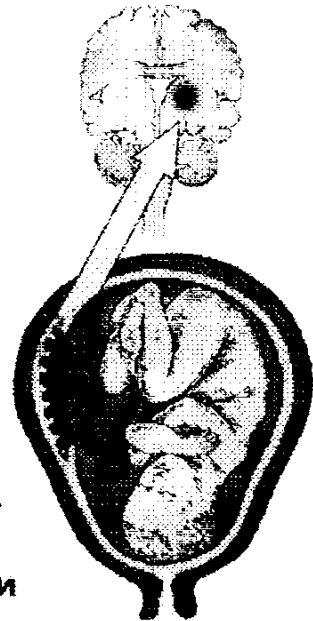
Действительно, наблюдаемое у многих беременных повышение порогов ноцицептивного раздражения, повышение специфической и неспецифической резистентности, ослабление клинических признаков сахарного диабета или гипертензии И.А. Аршавский вполне обоснованно связывает с эффектом сопряженного торможения многих структур мозга со стороны гестационной доминанты (ГД). 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.

Существенный прорыв в понимании механизмов ГД наметился в середине 80-х годов. Работами А.Б. Порошенко и В.И. Орлова (1985) было впервые установлено, что при одноплодной беременности гестационная доминанта является однополушарной. Она захватывает лимбико-диэнцефальные образования в полушарии, контралатеральной стороне расположения плаценты. Такое их пространственное соотношение является важным условием нормального течения беременности. Электрофизиологическая идентификация ГД осуществлялась с использованием компьютерного анализа вызванных потенциалов на информационно-индифферентные световые вспышки в сроки 25–30 недель, то есть 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, контралатеральной стороне расположения плаценты, рассматривалась авторами как объективный и достоверный признак ГД (рис. 1а).

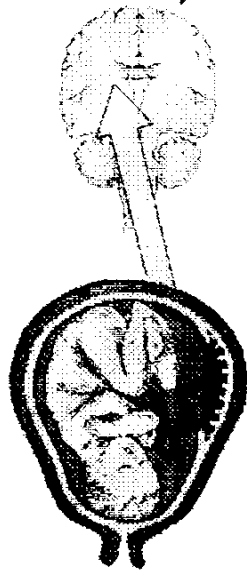
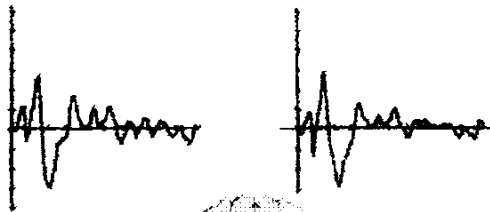


27 недель

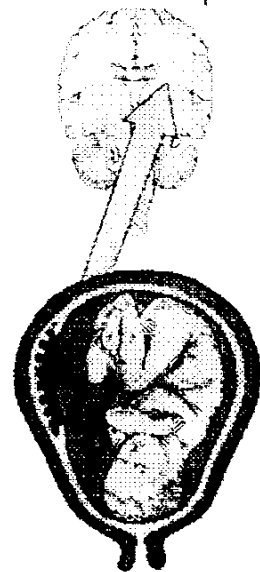
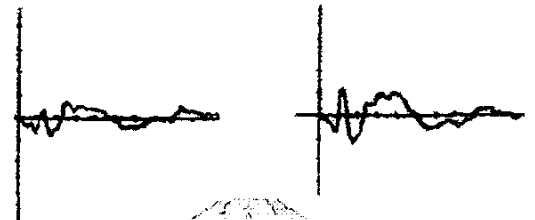


29 недель

Нормальное
течение
беременности



34 недели



29 недель

Угрожающее
состояние
беременности

Рис. 1 Вызванный электрогенез полушарий мозга при нормально протекающей и осложненной беременности.

А - УВП признаки однополушарной доминанты при правостороннем и левостороннем расположении плаценты на 30 неделе неосложненной беременности;

Б - Отсутствие УВП признаков гестационной доминанты при угрозе преждевременных родов на 29 неделе беременности: На левом фрагменте - межполушарная симметрия УВП;

На правом фрагменте - амплитудная инверсия УВП по сравнению с нормой.

(Приведено по Порошенко А.Б. 1985).

Стертость электрофизиологических признаков однополушарной ГД, как и инверсия асимметрии УВП в сопоставлении со стороной расположения плаценты, достоверно сопровождали, а иногда и опережали клинические проявления угрожающего прерывания беременности (рис. 1б).

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) (В.В. Васильева, А.В. Черноситов, В.И. Орлов и др., 1999).

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.

Для обработки результатов использовали пакеты Statistica 5.0, Excel 8.0. Вычислялись коэффициенты межполушарной асимметрии (К МПА) в каждой паре отведений для каждой женщины в отдельности с последующим усреднением результатов по группам.

$$K \text{ МПА} = (MR - ML) / (MR + ML),$$

где MR - значения мощности альфа ритма справа

ML - значения мощности альфа ритма слева

Анализ энцефалографических данных осуществлялся с учетом латеральности расположения плаценты. При статистической обработке использовался алгоритм двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA. Для сравнения среднегрупповых значений спектральных характеристик и коэффициентов межполушарной асимметрии использовался t-критерий Стьюдента.

Проведенный дисперсионный анализ свидетельствовал о статистически достоверном совместном влиянии двух факторов (латеральности расположения плаценты и угрозы прерывания беременности) на межполушарную асимметрию альфа ритма в центральных и височных отведениях.

В контексте сложившихся в электрофизиологии представлений, функционально более активным (большой уровень активации) считают то полушарие (или область мозга), в котором мощность альфа-частот ниже (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; и др.). Полученные данные свидетельствуют о неодинаковой латерализации ЭЭГ-активации у беременных с различной стороной расположения плаценты.

У женщин при неосложненной беременности с правосторонней и амбилатеральной плацентой обнаружено превалирование активации в центральных и височных областях левого полушария. У беременных с аналогичной латерализацией плаценты и признаками угрозы прерывания больший уровень активации центральных и височных отделов коры определялся, напротив, в правом полушарии.

Зеркальная ситуация наблюдалась у беременных с леволокализованной плацентой: правосторонняя кортикальная активация (в височных и центральных областях) сочеталась с благоприятным течением беременности; большая активация левого полушария или отсутствие достоверной асимметрии этого признака было сопряжено с признаками угрозы прерывания беременности.

У всех женщин с токсикозом второй половины беременности или угрозой прерывания, независимо от стороны расположения плаценты, помимо инверсии или отсутствия выше описанных ЭЭГ-признаков гестационной доминанты, наблюдалось увеличение мощности тета-волн в центральных отведениях. Такое перераспределение мощности спонтанного электрогенеза коры в пользу медленных колебаний связывают с нарушением регуляции со стороны диэнцефальных структур (Н.П. Бехтерева, 1971), являющихся подкорковой проекцией маточно-плацентарного комплекса. По мнению К.В. Судакова (1996) эти изменения сопровождаются снижением уровня гомеостаза и дезадаптацией на организменном уровне, а, по мнению В.С. Русинова (1977) - устойчивым психогенным напряжением. Можно предположить, что при угрозе прерывания беременности подкорково-диэнцефальная активация имеет избыточный характер (перевозбуждение) с последующим запредельным торможением корковых зон. На фоне снижения тонуса коры происходит переход на более низкий уровень регуляции с доминированием

филогенетически более древних структур лимбической системы или "системы выживания". По-видимому, это является одним из компенсаторных механизмов ЦНС, проявляющихся в экстремальных условиях. В контексте данного исследования, полученные результаты позволяют утверждать, что высокие значения мощности медленных частот могут свидетельствовать о патологическом протекании гестации. Подобные изменения центральной нейродинамики на завершающем этапе беременности (36-38 недель) могут отражать и естественное затухание гестационной доминанты.

Следует остановиться на еще одной интересной закономерности: на поздних сроках гестации сравнительный анализ показателей локальной синхронизации биоэлектрической активности мозга показал увеличение высокоамплитудной, низкочастотной бета-активности в симметричных лобных областях. Можно предположить, что данные особенности спектральных характеристик ЭЭГ отражают состояние готовности, оптимальный уровень "предстартового" состояния перед родами.

Таким образом, превалирование активации центральных и височных областей полушария, контралатеральной стороне расположения плаценты может рассматриваться как еще один признак гестационной доминанты, манифестирующий нормальное течение беременности. В свою очередь, отсутствие или инверсия межполушарной асимметрии активации является прогностическим и ранним диагностическим признаком угрозы прерывания беременности.

Эти данные стали еще одним подтверждением правомочности сформулированной ранее концепции гестационных асимметрий, согласно которой одним из важнейших условий нормального развития беременности является пространственная сонаправленность функциональной асимметрии, а точнее – гестационной доминанты головного мозга и морфофункциональной асимметрии маточно-плацентарного комплекса. Это обеспечивает полноценную центрально-периферическую интеграцию и оптимальное развитие системы «мать – плацента - плод», в частности, за счет повышения ее неспецифической резистентности (А.В. Черноситов, 1995).

Результаты этих исследований вскрыли еще одно важное обстоятельство: оказывается, что вероятность неосложненного течения беременности значительно выше в случаях левополушарной локализации ГД и правосторонней плаценте, чем при левосторонней плаценте (В.И. Орлов, А.Б. Порошенко, 1988).

Объяснить этот факт можно, принимая во внимание процентное соотношение в популяции индивидов с различными латеральными фенотипами (исходным характером морфофункциональных асимметрий организма).

Наиболее широко используемый с этой целью признак – ведущая рука. В генеральной совокупности праворукие составляют 80%, леворукие – 4–6% и

амбидекстры примерно 14– 16%. Сторона ведущей руки достаточно четко коррелирует с доминированием контралатерального полушария мозга. Исходя из этого, очевидно, что большая часть человеческой популяции леводоминантна по мозгу. Соответственно, формирование плаценты справа и ГД слева как нельзя лучше соответствует исходному латеральному фенотипу большинства женщин.

С этой точки зрения для относительного меньшинства, т.е. для праводоминантных по мозгу индивидов с синистральными соматовисцеральными и поведенческими признаками латерального фенотипа, физиологически адекватной является левосторонняя локализация плаценты (рис. 2 а, б). Помимо этих двух абсолютно полярных типов стереофункциональной организации системы «мать-плацента-плод», существует и третий, смешанный.

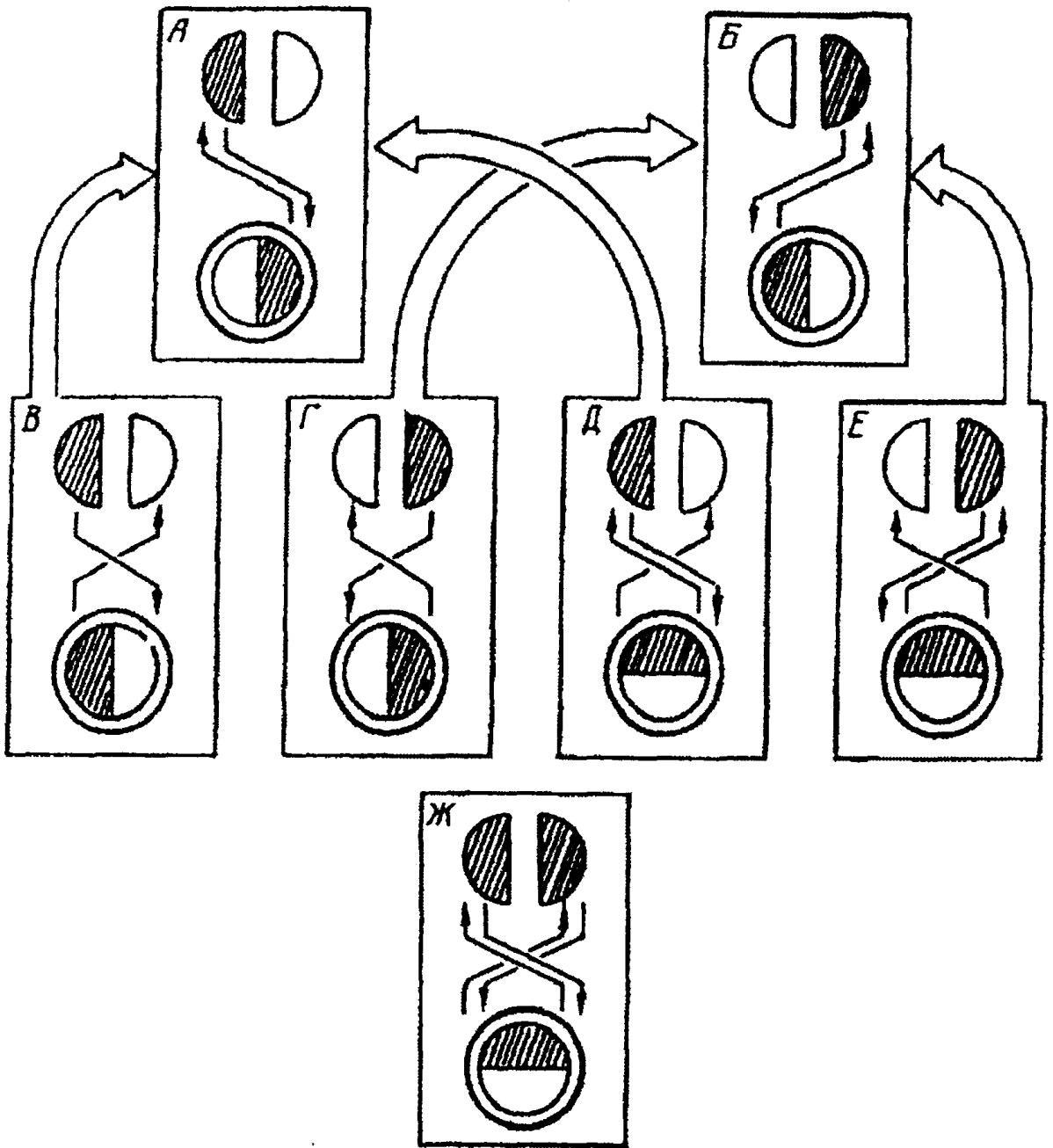


Рис. 2 Варианты соотношения стороны исходно-доминантного полушария мозга (заштриховано в верхней части каждого фрагмента) и стороны плацтации (заштриховано в нижней части каждого фрагмента) при одноплодной беременности у женщин. Тонкими стрелками обозначена направленность значимых внутрисистемных афферентно-эфферентных связей; толстые стрелки показывают вероятные пути достижения центрo-периферической интеграции. Объяснения в тесте.

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. 2ж). Амбилатеральное расположение плаценты определяет самый вариативный и сложный для понимания тип пространственной организации системы «мать-плацента-плод» (рис. 2д, е, ж). Справедливости ради следует сказать, что амбилатеральная плацента не является абсолютной прерогативой женщин-амбидекстров и может встречаться как среди лево-, так и праводоминантных (по мозгу) индивидов.

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 (А.Б. Порошенко, В.И. Орлов, А.В. 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-ретропроплацентарная гиперплазия миометрия (термин предложен А.Б. Порошенко и В.И. Орловым в середине 80-х годов) в норме достигает максимальной выраженности к 8-10 неделе беременности и сохраняется примерно до 14-15 недели.

Вместе с тем, зона первичной закладки хориона не всегда совпадает со стороной окончательной локализации плаценты. Акушерам хорошо известен факт ее миграции в конце I-го, 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 находила.

Интерпретировать это нередкое для гестации явление оказалось возможным только с точки зрения внутрисистемной пространственной «взаимоподстройки» центральной и периферической асимметрий, обеспечивающей центрально-периферическую интеграцию системы «мать-плацента-плод».

Дело в том, что, 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 остановке беременности, а в более благоприятных случаях – к 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 миграции яйцеклетки, плацента может мигрировать на левую половину матки.

Итак, рассматривая беременность с точки зрения стереофункциональной реорганизации, а точнее – взаимовлияния исходных и привнесенных самой гестацией морфофункциональных асимметрий, очевидно, что формирование плаценты контралатерально исходно-доминантному полушарию снижает, а ипсилатерально исходному доминантному – повышает вероятность возникновения угрожающих состояний беременности.

Таким образом, для леводоминантных по мозгу женщин оптимальной, в плане вынашивания беременности, следует считать правостороннюю локализацию плаценты. Для праводоминантных более благоприятной является левосторонняя плацентация. Оба этих варианта можно рассматривать как нормальное соотношение морфофункциональных асимметрий «центра» и «периферии» в пространстве системы «мать-плацента-плод».

Ипсилатерально исходно-доминантному полушарию и, соответственно, чаще – левосторонняя плацентация, приводя к пространственной дезинтеграции центральной и периферической асимметрии, становится одним из факторов угрозы прерывания беременности. Отсутствие при этом электрофизиологических признаков гестационной доминанты в полушарии контралатеральном плаценте служит признаком центрально-периферической дезинтеграции. В таких случаях и наблюдается миграция плаценты. Вероятней всего трофические условия на половине матки, которая получает эфферентацию от исходно – доминантного полушария мозга, более приемлемы для нормального функционирования плаценты. На основании собственных наблюдений мы можем сказать, что миграция плаценты в «правильном» направлении часто способствует самопроизвольному ослаблению или исчезновению признаков угрозы невынашивания.

Что касается нелатерализованной плаценты, то теоретически такому ее расположению более адекватна функциональная амбивалентность полушарий головного мозга. Однако, исходная полушарная амбивалентность, проявляемая поведенческой амбидекстрией, встречается в популяции намного реже, чем нелатерализованная плацента, если судить о ее локализации по итогам обследования на ранних этапах беременности. Однако, 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.

Многовековой опыт свидетельствует, что вероятность успешного зачатия, неосложненного течения беременности и родов значительно возрастает на фоне нормального предгестационного состояния репродуктивной системы.

Феноменологическая связь гестационных нарушений и предшествующей ей гинекологической патологии также вполне очевидна. Такое неспецифическое, но наиболее заметное проявление многих форм репродуктивной патологии как нарушение менструального цикла, нередко сочетается с ослаблением фертильности, а в случае возникновения беременности – с увеличением процента самопроизвольных аборт и высокой вероятностью осложнений во II-III триместрах, связанных чаще всего с плацентарной недостаточностью.

Как правило, высокая заболеваемость является прямым следствием снижения устойчивости организма к тем или иным патогенным факторам. Понятно, что в случаях акушерско-гинекологической патологии речь идет о низкой резистентности системы репродукции, природу которой вполне логично связывать с внутрисистемной дискоординацией морфофункциональных асимметрий.

Мы уже говорили о большем проценте гестационных осложнений среди беременных с левосторонней локализацией плаценты. Примерно то же наблюдается и в отношении гинекологической заболеваемости.

Так, среди женщин фертильного возраста, хронически подвергавшихся неблагоприятным воздействиям производственной среды, наибольшая встречаемость гинекологических заболеваний, проявляющихся в том числе нарушениями менструального цикла, выявлена у индивидов с превалированием синистральных компонентов латерального фенотипа (В.В. Логачев, 1992).

В последние годы нами было обнаружено, что среди девушек 14-17 лет с нарушениями менструального цикла и эндокринными дисфункциями процент явных и скрытых левшей с превалированием синистральных фенотипических признаков в несколько раз превышает среднюю по популяции распространенность этого признака.

Приведенные факты и теоретические предпосылки давали все основания рассматривать не только гестацию, но и циклические процессы в репродуктивной системе, предшествующие ее становлению, с позиций теории функциональных систем П.К. Анохина (1980).

Согласно этой теории – функциональная система формируется и существует для реализации конкретной цели и самоликвидируется, когда цель достигнута. Важнейшие свойства любой функциональной системы – полярность, повторяемость, саморегулирование с использование прямых и обратных связей

четко отражены в механизмах репродукции. По мнению К.В. Судакова (1987), в организменном континууме одна функциональная система во времени сменяется другой. Этот принцип отчетливо проявляется в периодичности рефлекторных нейрогуморальных процессов в репродуктивной системе до наступления беременности. Морфологическая основа сложной центрo-висцеральной рефлекторной дуги постоянна: на периферии – яичники, матка; в центре – структуры лимбической системы, гипоталамус и гипофиз. На всех уровнях они продублированы и функционально полярны (2 яичника, 2 функционально неоднородные половины матки, 2 полушария мозга). Периодичность и количество овуляций (350-420) на протяжении фертильного периода жизни, позволяют вести речь о циклически возникающей (повторяемость) функциональной системе, полезным результатом которой является созревание яйцеклетки, а перманентной целью – подготовка репродуктивного аппарата к беременности.

Имеющиеся теоретические и фактические предпосылки делали вполне обоснованным предположение о доминантно-асимметричной природе процессов, функциональных систем, определяющих созревание яйцеклетки и овуляцию. Для доказательства этого предположения было необходимо электрофизиологически идентифицировать доминанту мозга, континуально (т.е. во времени и пространстве), связанную с овуляторным процессом в яичнике.

Были обследованы 30 практически здоровых добровольцев с регулярным менструальным циклом. В том числе – 15 девушек 17-18 лет, обследование которых непрерывно проводили на протяжении 2-х циклов через каждые 2-3 дня, и 15 женщин 22-41 года, каждую из которых обследовали на протяжении года в течение 2-3 циклов накануне, по завершению месячных и непосредственно перед овуляцией. Для определения стороны расположения предовуляторного фолликула использовали метод УЗ-сканирования, данные которого сопоставляли с показателями УВП обоих полушарий мозга.

По показателям латерального поведенческого профиля среди обследованных правшей было 26 (86,7%), амбидекстров 2 (8,8%) и одна левша (4,4%).

Согласно ультразвуковым данным созревание фолликула и овуляция в правом яичнике происходила в 69% случаев, в левом яичнике – в 24%. В 7% случаев доминантный фолликул выявить не удалось.

Также было обследовано более 150 женщин, поступавших в клинику для искусственного прерывания беременности в сроки 6-10 недель. УЗ обследование и регистрацию УВП у них проводили за сутки до и спустя 10-14 суток после операции. Из анализа исключали женщин с заметными гинекологическими, эндокринными и неврологическими заболеваниями, а также с послеоперационными осложнениями воспалительного характера.

Для идентификации электрофизиологических паттернов, связанных с весьма кратковременным процессом созревания яйцеклетки и овуляции потребовалась специальная математическая обработка усредненных вызванных потенциалов.

Из нативных УВП лобных, височно-теменных и затылочных зон коры на световые вспышки, предъявляемых в стохастическом режиме с интервалом 1-2 секунды, выделяли наиболее информативные составляющие (вектора) и определяли их коррелятивную связь с фактором латерализации доминантного полушария, а у женщин с малым сроком беременности – со стороной расположения хориона. Для систематизации и анализа УВП применяли метод главных компонент, модифицированный к.ф.-м.н. Е.И. Кутыным. Рассматривали три симметричные и три асимметричные компоненты УВП для каждой пары лобных, височно-теменных и затылочных отведений, выделенные при анализе генеральной совокупности.

За генеральную совокупность была принята объединенная выборка, содержащая более 2000 измерений УВП беременных и небеременных женщин, имевшаяся в базе данных на текущий момент.

Симметричные компоненты обозначались **F+**, **T+**, **O+**, а асимметричные компоненты обозначались **F-**, **T-**, **O-**.

Каждая их перечисленных компонент представляла собой преобразованный электрический сигнал длительностью 512 мс, измеренный в каждом из 256 равноотстоящих моментов времени.

Любая из компонент (условно обозначим ее **U**) за указанный промежуток времени может быть представлена как U_j ($j=1,2,\dots,256$). Из каждого U_j вычислялось среднее значение M_j и ковариация s_{ij} по генеральной совокупности по формулам:

$$M_j = \sum U_j / N,$$

$$s_{ij} = \sum (U_i - M_i) * (U_j - M_j) / N, \quad i, j = 1, 2, \dots, 256.$$

Суммирование велось по пациентам. В результате для s_{ij} получали симметричную квадратную матрицу размерностью 256×256 . Ее диагональные элементы имеют смысл вариативности случайной величины U_i относительно своего среднего M_j . Недиагональные элементы отражают взаимную вариативность случайных величин U_i и U_j относительно своих средних M_i и M_j .

Симметричную матрицу приводили к диагональному виду, то есть к матрице, у которой кроме диагональных элементов все остальные равны 0.

Это производили путем ортонормированного преобразования T координатного базиса пространства векторов U_i . Пространство разворачивали так, что базисными векторами вместо U_i становились некоторые $V_i = T_{ij} * U_j$. В этом

базисе ковариационная матрица принимала диагональный вид. Смысл элементов ковариационной матрицы сохранялся с той лишь разницей, что вместо случайных величин U_j выступают их линейные комбинации V_i ; U_i которые можно понимать, как амплитуду УВП, равного 1 в j -тый отрезок времени и 0 во все остальные. V_i в таком случае имеет смысл амплитуды некоторого сигнала в j -ые отсчеты времени, равного j -ым элементам i -ой строки матрицы T_{ij} .

Такие сигналы названы главными компонентами (векторами) УВП. Компоненты V , так же как и U , являются биоэлектрическим сигналом, лишь с тем различием, что вариативность каждой V независима друг от друга.

Любой УВП сигнал U_j можно разложить по главным компонентам как по базису. Главные компоненты могут отличаться друг от друга различной степенью вариативности. Наименее вариативные главные компоненты – это почти постоянные составляющие УВП каждого пациента из генеральной совокупности. Поэтому поиск их связи с теми или иными изменчивыми внешними или внутренними факторами лишен смысла. Поэтому мы рассматривали только наиболее вариативные вектора.

В нашем исследовании их оказалось восемь.

Анализ симметричных и асимметричных компонент показал, что в период созревания доминантного фолликула и во время самой овуляции, межполушарная асимметрия амплитуд вызванных ответов была значительно выраженное, нежели в начале и конце менструального цикла.

Предстояло выяснить – какие составляющие вызванных ответов, в какой зоне мозга и в каком полушарии наиболее заметно реагируют на латерализованный процесс созревания фолликула и овуляцию.

По аналогии с ранее обнаруженной в поздние сроки беременности однополушарной гестационной доминантой (А.Б. Порошенко, 1985) можно было предположить, что такой зоной также окажется височно-теменная область, т.е. корковая проекция гипоталамо-диэнцефального представительства аппарата репродукции.

Вторая задача состояла в выявлении электрофизиологических признаков ГД на ранних сроках беременности и обнаружении возможной преобладности центральных механизмов овуляции и гестации.

Амплитудные значения 1-8 векторов УВП правого и левого полушарий по-разному коррелировали с размерами лево- и праволокализованных фолликулов. По височно-теменным отведениям значимая (коэффициент корреляции (КК) более 0,1) положительная корреляция со стороной размещения доминантного фолликула для 1-4, 6 и 7 векторов обнаруживалась лишь к 8-10 дню цикла. К

этому сроку наблюдались существенные различия в размерах доминантного фолликула в одном яичнике и «субдоминантных» в противоположном (рис. 3).

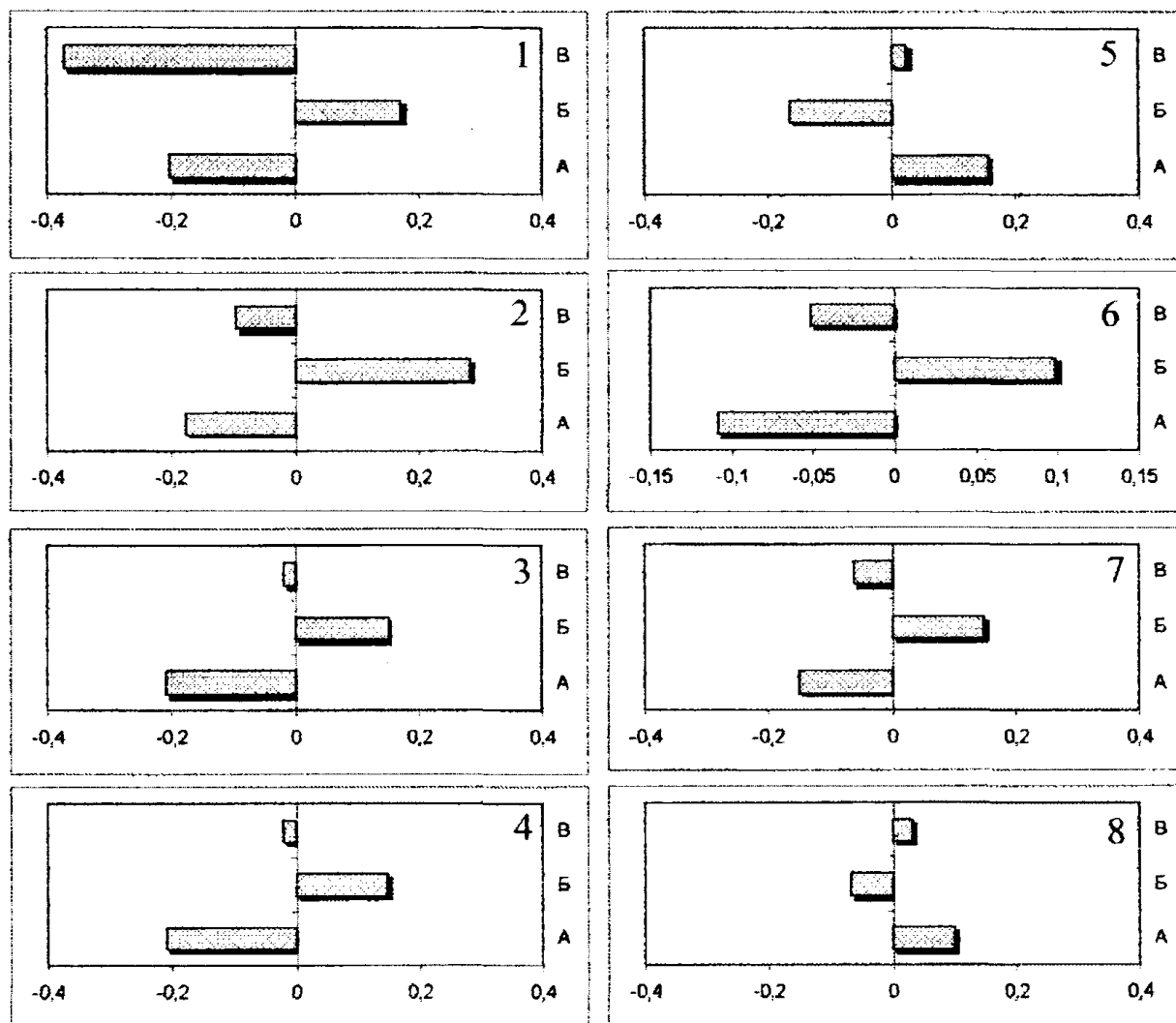


Рис. 3 Корреляция векторов УВП со стороной расположения доминантного фолликула. А - лобные; Б - теменные; В - затылочные отведения.

По оси абсцисс - значения коэффициента корреляции.

Такая корреляция означает, что амплитуда 1-4, 6 и 7 векторов относительно больше в полушарии, ипсилатеральном доминантному фолликулу, а амплитуда 5 и 8 векторов, напротив, относительно больше в полушарии, контралатеральном доминантному фолликулу. В фазе созревания доминантного фолликула выраженная межполушарная асимметрия проявляется и в нативных УВП височно-теменных отведений (рис. 4).

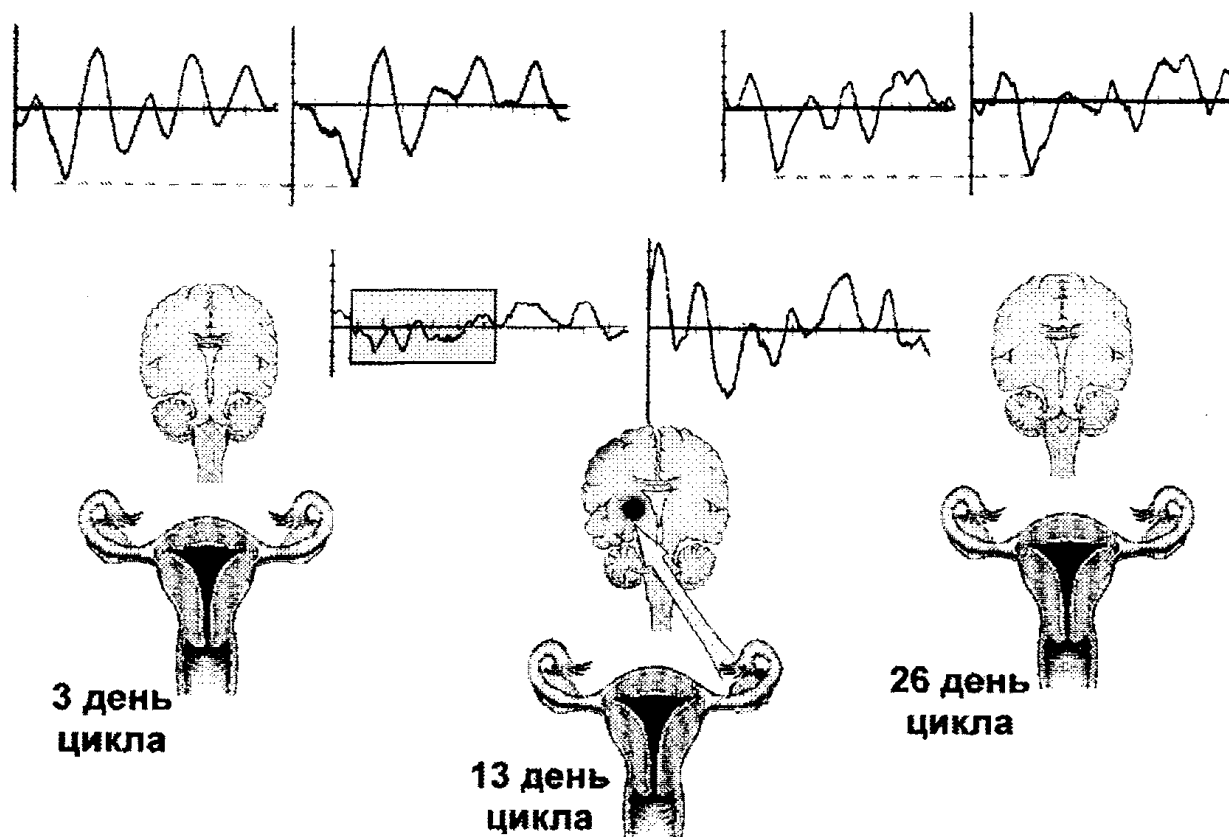


Рис. 4 Динамика нативного УВП симметричных височных зон коры в разные сроки менструального цикла.

По оси X - 500 мс; по оси Y- каждое деление - 5 мкВ.

Аналогичный корреляционный анализ, проведенный с векторами УВП лобных зон мозга, выявил диаметрально противоположную картину. Корреляционные связи векторов затылочных УВП с фолликуло-овуляторным фактором полностью идентичны таковым для лобных УВП, однако, степень их корреляции значительно слабее.

Перейдем теперь к описанию коррелятивных отношений векторов УВП, полученных у женщин с малыми сроками беременности (6-10 недель), а также зарегистрированных у них же через 10-14 дней после прерывания беременности.

Для этого обратимся к таблице.

Таблица 1

Распределение основных векторов УВП по направленности и степени их корреляции с фолликулярным и плацентарным (хориальным) фактором.

В скобках даны номера векторов, коэффициент корреляции которых менее 0,1.

Зона УВП	Направленность корреляции	Созревание фолликула и овуляция	Беременность малого срока	Через 14 дней после прерывания беременности
Лобная	+	5 8	2 4 (5 7)	6 (2 8)
	-	1 2 3 4 6* 7	1 6* 3 (8)	1 3 4 7 (5)
Височно-теменная	+	1 2* 3 4 6 7	2* 4 (7)	4 (1 3 5 7 8)
	-	6 8*	1 3 6 8* (5)	6 (2)
Затылочная	+	(5 8)	8 (2 3 5 6)	6 7 (1 2 4 8)
	-	1 2 (3 4 6 7)	4 7 (1)	(3 5)

Видно, что, несмотря на существенные различия в «векторно-корреляционной мозаике» предовуляторно – овуляторного периода и раннего срока беременности, они обнаруживают сходство по вектору 8 и вектору 2 для височно-теменных УВП, а также по вектору 6 для лобных УВП (в таблице помечены *).

Иными словами, амплитуда 6 вектора в лобных отведениях и 8 вектора в височно-теменных относительно больше в полушарии, контралатеральном стороне доминантного фолликула и хориона, а амплитуда 2 вектора больше в височно-теменных отведениях полушария, ипсилатерального стороне доминантного фолликула или хориона.

Очевидно, что именно эти вектора, а точнее – биоэлектрические процессы в мозге, которые они отражают, являются общими для двух взаимосвязанных процессов в репродуктивной системе – овуляции и гестации.

Каждый вектор УВП представляет собой кривую, имеющую положительные и отрицательные колебания с определенными латентностями. По этим признакам он может быть сопоставлен с временными параметрами нативного вызванного ответа. Так, латентный период положительной составляющей в 105 мс и латентность в 145 мс отрицательной составляющей второго вектора височно-теменного УВП позволяют говорить об их сходстве с компонентами **P-2** и **N-3** нативного вызванного ответа.

Основные элементы 8 вектора височно-теменных отведений по своей латентности соответствуют компонентам **N-2** и **P-2** нативного вызванного ответа, а основные элементы 6 вектора лобных УВП сопоставимы с компонентами **N-2**, **P-2**, **N-3** и **N-4** нативного вызванного ответа.

Визуально амплитуда нативных УВП височно-теменных отведений в преовуляторно-овуляторный период заметно ниже в полушарии, контралатеральном доминантному фолликулу (рис. 4).

Дополнительным аргументом в пользу фолликулярно-овуляторной природы описанных биоэлектрических межполушарных отличий является их отсутствие у женщин, страдающих аменореей.

Аналогичные амплитудные межполушарные различия нативных височно-теменных УВП обнаружены и в ранние сроки беременности при сопоставлении с латерализацией хориона (рис. 5).

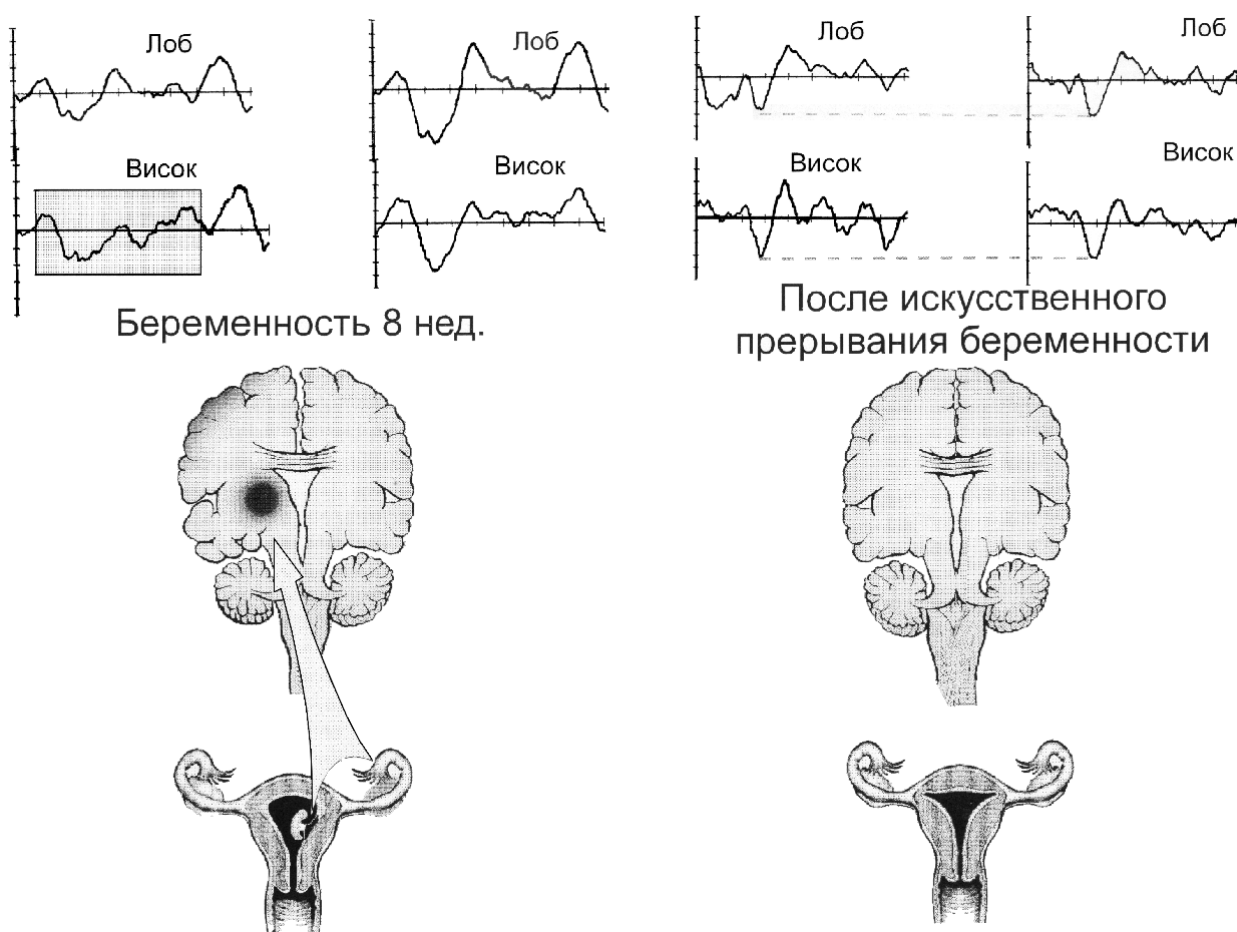


Рис. 5 Нативные УВП симметричных лобных и височно-теменных зон коры до и спустя 14 дней после прерывания беременности.

По оси X - 500 мс.

По оси Y - 5мкв.

Напомним, что принципиально сходный характер УВП асимметрии височных отведений оценивается как важнейший признак однополушарной гестационной доминанты в третьем триместре беременности (А.Б. Порошенко, В.И. Орлов, 1985).

Будучи составным элементом нативного суммарного вызванного ответа, любой из векторов при наличии значимой корреляции с плацентарным или овуляторным фактором может рассматриваться в контексте однополушарной гестационной или овуляторной доминанты.

Естественное или искусственное устранение латерализованного периферического источника однополушарной доминанты, например, отсутствие доминантного фолликула в постовуляторной фазе цикла или прерывание беременности, должно приводить к ослаблению межполушарной асимметрии амплитуд нативных вызванных ответов и амплитуд отдельных векторов УВП.

Подтверждение этих положений было получено в результате УВП обследования женщин, у которых беременность малых сроков была искусственно прервана (рис. 5).

Вернемся к данным, представленным в табл.1. Общим признаком для фолликулярно-овуляторной (ФОД) и гестационной доминант явились показатели корреляции 6 вектора лобных и 2 и 8 векторов височно-теменных УВП. После аборта обнаруживается противоположная состоянию гестации направленность корреляции названных векторов со стороны «бывшего» хориона.

Иными словами, характерные для раннего срока гестации электрофизиологические признаки ГД перестали проявляться в полушарии, контралатеральном хориону после ее искусственного устранения.

Итогом данного фрагмента исследований явилось:

а) обнаружение с помощью специальных методов статистического анализа электрофизиологических паттернов однополушарного отклика на латерализованный процесс созревания доминантного фолликула и овуляцию, которые вполне можно рассматривать как признаки **фолликулярно-овуляторной доминанты (ФОД)** мозга в континууме персистирующей одноименной доминантной функциональной системы (В.И. Орлов, А.В. Черноситов, С.Л. Дубровина и др., 1997).

б) обнаружение электрофизиологических признаков гестационной доминанты на ранних этапах неосложненной беременности и их исчезновение после ее искусственного прерывания.

в) обнаружение ряда идентичных для овуляции и раннего периода гестации признаков трансформации межполушарных отношений, свидетельствующих о **преимущественности нейрофизиологических механизмов (фолликулярно-овуляторной и гестационной доминант)**, обеспечивающих благоприятные условия для зачатия и гестации.

Изменение направленности корреляции векторов с хориальным фактором касается, как видно, не только височно-теменных, но и лобных УВП. Это свидетельствует о том, что специфичные для ранних сроков беременности изменения межполушарной нейродинамики не ограничены височно-теменными зонами коры. По всей видимости, и лобная кора входит в констелляцию мозговых структур, причастных к гестационной доминанте.

Сравнение «векторно-корреляционной» мозаики межполушарных и внутриполушарных связей на предовуляторно-овуляторном этапе цикла и на ранних сроках беременности в аспекте ФОД и ГД показывает не только их сходство, о чем мы говорили ранее, но и весьма существенные различия.

Если на этапе созревания доминантного фолликула и овуляции характер корреляции всех без исключения векторов лобных УВП зеркален по отношению к таковым в височно-теменных УВП, то при беременности корреляция практически всех векторов лобных УВП сонаправлена с векторами височно-теменных УВП.

Учитывая общеизвестное свойство доминанты, можно предположить, что в первом случае мы имеем пример не только межполушарного, но и внутриполушарного сопряженного торможения. Т.е. ФОД, формирующаяся в височно-теменных зонах полушария, контралатерального доминантному фолликулу, тормозит активность ипсилатеральной лобной зоны коры.

При гестации же сфера ФОД расширяется, вовлекая лобную зону, что может быть объяснено гораздо более интенсивным потоком афферентной импульсации по сравнению с таковым до беременности.

Эволюционные предпосылки взаимосвязи морфофункциональных асимметрий репродуктивного аппарата и ФМА

Существуют ли эволюционные корни обнаруженного у женщин взаимовлияния морфофункциональной асимметрии репродуктивного аппарата и асимметрии мозга, т.е. - прослеживается ли подобная связь на тех этапах филогенеза, на которых у женских особей явно выражена структурная асимметрия матки и придатков?

А во-вторых - существуют ли заметные отличия в уровне НРЗ у особей с адекватным и неадекватным пространственным соотношением ФМА и морфофункциональной асимметрии репродуктивного аппарата.

Опыты поставлены на 113 нелинейных самках белых крыс весом 90-120 грамм. С помощью 6-7 кратного тестирования животных в лабиринте определяли латеральный профиль пробежек и ротаций. Часть оттестированных таким образом крыс ($n=53$) умерщвляли эфиром, матку с придатками экстирпировали и помещали в физиологический раствор при температуре 37°C , где проводили их измерение. Остальных животных подвергали операции одностороннего удаления маточного рога, маточной трубы и яичника – корнтубовариоэктомии (КТОЭ) у 30 крыс слева, у 30 - справа. Операцию проводили в стерильных условиях под эфирным наркозом с использованием микрохирургического материала, атравматических игл и шовного G. Спустя 15 суток материала 4.0 Dexon Plus и 2.0 Soic канадской фирмы Devis после операции животных 6-7 раз тестировали в лабиринте, после чего их подсаживали на 2-3 суток к самцам. Третий этап лабиринтного тестирования проводили с 15 по 20 дни беременности.

Путем обсчета по формуле абсолютных значений лево- и правосторонних побегов, ротаций, длины правого и левого маточного рога определяли индивидуальные латеральные профили побегов (ЛПП), ротаций (ЛПР) и рогов матки (ЛП рогов). Выстраивали упорядоченные по возрастанию ряды ЛПП, ЛПР и ЛП рогов. Корреляционную связь определяли в каждой паре рядов.

Была обнаружена достоверная корреляционная зависимость ЛП рогов от ЛПП (рис. 6) (коэффициент КК – 0,6127, что при $n=53$ более чем в 2 раза превышал критическое значение КК достоверности 0,99, т.е. $p < 0,01$). Относительно слабая, но, тем не менее, достоверная корреляционная зависимость была обнаружена между ЛП рогов и ЛПР (КК – 0,3432, $p < 0,05$), что можно отнести за счет неполного совпадения в направленности или степени унилатеральности побегов и ротаций у отдельных крыс.

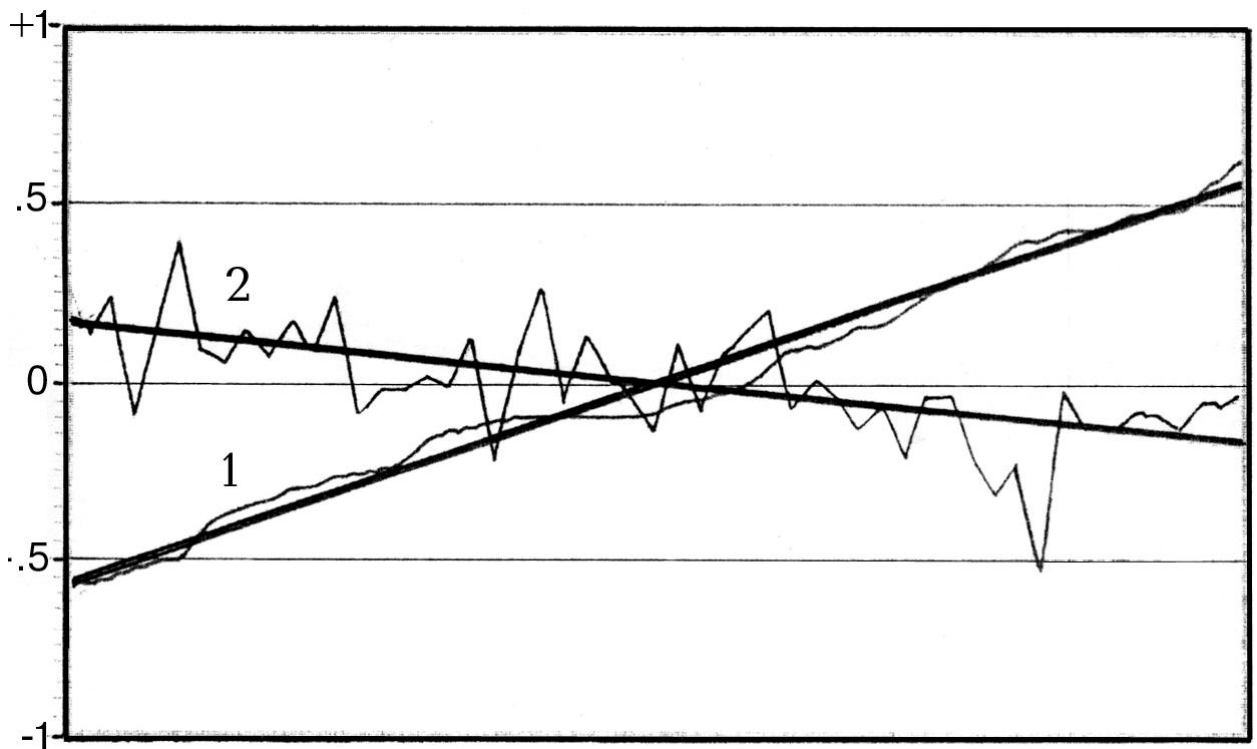


Рис. 6 Зависимость ЛП рогов от ЛПП.

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 ЛП рогов, толстая линия - линейная аппроксимация зависимого ряда значений ЛП рогов.

На оси X - каждой крысе соответствует 1 деление. На оси Y - значения ЛП.

Таким образом, налицо обратная корреляция между направленностью побежек и ротаций и длиной ипсилатерального рога матки и прямая корреляция между направленностью побежек и ротаций 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 ($p < 0,05$).

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.7).

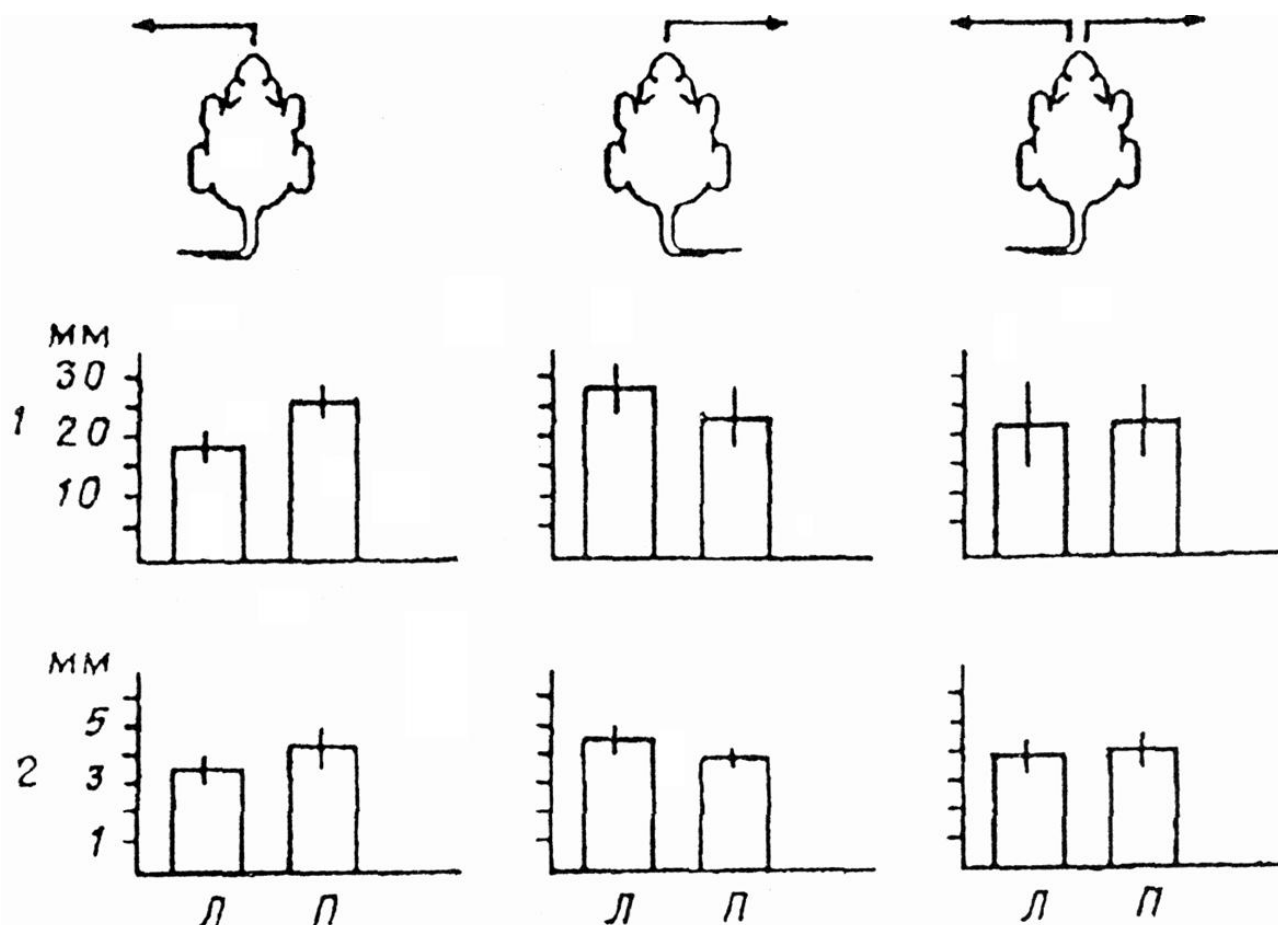


Рис. 7 Усредненные показатели длины маточных рогов (1) и продольных размеров яичников (2) у крыс с различными типами латерального поведения. Л - левая сторона; П - правая сторона; стрелками отмечена направленность побегов в лабиринте.

Следует отметить, что относительно большие размеры правого рога матки в исследованной выборке регистрировали не только на фоне левоориентированного, но отчасти амби- и даже правоориентированного поведения в лабиринте. В итоге – крысы, у которых правый маточный рог относительно больше левого составляли более 2/3 от выборки, причем до 20% среди них составляли амбилатеральные и правобегущие.

Иными словами, далеко не всякая самка, у которой правый маточный рог больше левого, обнаруживала левые признаки моторно-ориентационной асимметрии, т.е. была леводоминантной в плане ФМА, но практически у каждой

крысы с левополушарной доминантностью правый маточный рог больше левого.

Влияние «висцеральной» асимметрии на ФМА было подтверждено возможностью изменения ее направленности за счет одностороннего удаления одного из рогов матки вместе с придатками – корнтубовариозектомии (КТОЭ).

Так, у крыс с 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%.

Удаление правого рога матки с придатками у исходно леводоминантных самок, наряду с изменением характера межполушарных отношений существенно нарушало репродуктивную функцию: значительно снижало фертильность, повышало процент анэмбриональных концептов и мертворожденных, увеличивало процент преждевременных родов (аналог невынашивания у человека), учащало случаи каннибализма со стороны матери.

В этом плане уместно провести параллель с последствиями хирургического удаления правых придатков у женщин. По сравнению с теми, у кого придатки были удалены слева, эти женщины отличались существенным ослаблением фертильности и достоверно большим процентом осложнений беременности в случае ее возникновения (А.В. Кузьмин, 1993, 1994).

Все это мы склонны рассматривать как следствие нарушений центральной регуляции репродуктивными процессами, возникающими из-за «конкуренции» между левым, исходно-доминантным полушарием, лишенным нормального афферентного подкрепления от правой половины репродуктивного аппарата, и правым, исходно субдоминантным полушарием, сохранившим афферентно-эфферентные связи с левой половиной репродуктивного аппарата.

Не менее интересные изменения ФМА после односторонних КТОЭ были обнаружены у исходно амбилатеральных особей. Левосторонняя КТОЭ и, соответственно, беременность в правом роге матки сопровождалась явной тенденцией к синистрализации латерального поведенческого профиля, а правоориентированная КТОЭ и беременность в левом маточном роге – тенденцией к декстрализации ЛПП.

Возникающая в сохраненном маточном роге беременность, контрастирует возникшие вследствие КТОЭ изменения латерального поведения. Следует сказать, что при достаточно сходном характере изменений моторно-ориентационной асимметрии как при ипси-, так и контралатеральной, по отношению к исходному доминантному полушарию, КТОЭ, они более выражены при беременности, развивающейся в правом маточном роге.

На основании полученных данных можно утверждать, что морфофункциональная асимметрия аппарата репродукции является важным «висцеральным» фактором функциональной асимметрии головного мозга у особей женского пола, а, учитывая аналогичную взаимосвязь у человека, ее можно рассматривать как общебиологическую закономерность.

Напомним, что по нашим данным не всякая самка, у которой правый маточный рог длиннее левого, совершает преимущественно левосторонние побежки (т.е. может быть отнесена к леводоминантным по мозгу особям), но практически каждая крыса с синистральной выраженностью латерального поведенческого профиля имеет больших размеров правый маточный рог. Иными словами, выраженность и направленность латерального поведенческого профиля (ЛПП) может рассматриваться не только как показатель асимметризирующего влияния на мозг со стороны аппарата репродукции, но и как показатель аналогичного, если не большего по значимости, влияния ФМА мозга на аппарат репродукции.

Эти данные, с нашей точки зрения, имеют принципиальное значение. Они существенно дополняют представление об эволюционных предпосылках и причинах физиологической конформности функциональной асимметрии женского мозга, а, учитывая роль ФМА в организации центральных механизмов неспецифической резистентности, - во многом объясняют половые и индивидуальные особенности последней.

Поведенческие, электрофизиологические и нейрохимические корреляты естественной и индуцированной асимметрии репродуктивного аппарата

Закономерно возникал вопрос: каковы центральные электрофизиологические и нейрохимические эквиваленты исходной асимметрии репродуктивного аппарата крыс и его искусственной асимметрии, смоделированной удалением одного маточного рога и беременностью в оставшемся.

Сопоставимы ли эти эквиваленты с электрофизиологическими и нейрохимическими критериями исходной ФМА, характерными как для самок, так и для самцов.

Напомним, что у самок и самцов с преимущественно левосторонними побежками, т.е. синистральным поведенческим профилем, показатели суммарного (СС) и мгновенного (Н) свечения перекисной хемилюминесценции в коре, гипоталамусе и стриопаллидуме левого полушария были достоверно ниже по сравнению с симметричными структурами правого полушария.

Что касается катехоламинов, то столь однозначных межполушарных различий их содержания выявить не удалось. Тем не менее, у правобегущих крыс обнаружено относительное увеличение ДА в коре и ДОФА и НА в гипоталамусе левого полушария. Это определенным образом совпадает с данными о

межполушарном распределении ДА в мозге правоориентированных животных (S.D. Glick, 1988; и др.).

У крыс с синистральным типом ЛПП относительное увеличение ДОФА отмечалось в коре, а ДА в гипоталамусе левого полушария. Вместе с тем асимметрия по содержанию НА, а именно, его относительное повышение в гипоталамусе и стриопаллидарном комплексе и снижение в коре правого, контралатерального направления побежек, полушария было противоположным в сравнении с правобегающими крысами. Зеркальное межполушарное соотношение содержания КА обнаруживается при сопоставлении их латеральных профилей с латеральным профилем маточных рогов. Что лишний раз подтверждает пространственную сонаправленность ФМА и асимметрии рогов матки.

Эти данные дали основания предполагать, что полярные типы моторно-ориентационной асимметрии связаны с количественными и качественными межполушарными отличиями в распределении всех составных КА-пула в полушариях. В частности, декстральный тип ЛПП связан с межполушарной асимметрией эволюционно самого древнего медиатора КА ряда дофамина, причем эта асимметрия затрагивает самый молодой отдел мозга - неокортекс. Синистральная же тип ЛПП проявляется асимметрией эволюционно более молодого медиатора КА ряда – норадреналина, а также его предшественника ДОФА и такая асимметрия прослеживается по всех структурах.

Повышение содержания медиаторов в ткани обычно свидетельствует либо об усилении их выработки в пресинаптических терминалях, либо об уменьшении количества или активности тропных им постсинаптических рецептов, либо ослаблении обратного захвата.

Усиление медиаторной активности неизбежно сопровождается увеличением энергоемких, в том числе - окислительных процессов и наоборот. Это особенно характерно для КА, помимо медиаторного, обладающих еще и прямым метаболическим эффектом. Действительно в некоторых структурах мозга на фоне понижения содержания КА мы наблюдали относительное снижение показателей свободно-радикального окисления - т.е. Н и СС. Подобная параллель прослеживается в гипоталамусе и стриопаллидуме для НА и СТ левобегающих крыс и частично в сенсомоторной коре и гипоталамусе у правобегающих крыс. По другим структурам мозга подобного параллелизма выявить не удалось.

Исходя из полученных данных можно было ожидать, что трансформация моторно-ориентационной асимметрии, возникающая в результате односторонней КТОЭ и развивающейся в сохраненном маточном роге беременности будет сопровождаться сходными и сонаправленными с КТОЭ нейрохимическими изменениями в полушариях. Однако, при односторонних КТОЭ - сдвиг латерального профиля побежек в направлении, контралатеральном сохраненному маточному рогу (КК - 0.967; $P < 0,05$) не

подкреплялся достоверными изменениям нейрохимического баланса в полушариях, которые бы коррелировали со стороной сохраненного рога матки.

Их удалось обнаружить только у тех крыс, у которых после односторонней КТОЭ в оставшемся роге развивалась беременность. В структурах полушария, контралатерального "беременному" рогу матки, отмечено относительное снижение Н и СС показателей перекисной хемилюминесценции (КК - 0.971; $P < 0,05$). Причем, при праволокализованной беременности это касалось коры и стриопаллидума, а при леволокализованной беременности - коры и гипоталамуса. Таким образом, наиболее четко коррелировал с гестационной асимметрией рогов межполушарный профиль корковых показателей ХМЛ.

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 сенсомоторной теменной и зрительной коре левого полушария значительно ниже, чем в правом ($p < 0.05$).

У крыс с обратным соотношением длины маточных рогов соотношение амплитуд УВП было прямо противоположным. Само собой разумеется, что в первом случае крысы имели синистральный, а во втором декстральный тип ЛПП.

Описанный амплитудный межполушарный градиент УВП обнаруживался не только при униполярном, но и при биполярном (висок-затылок) способе отведения биопотенциалов (рис. 8).

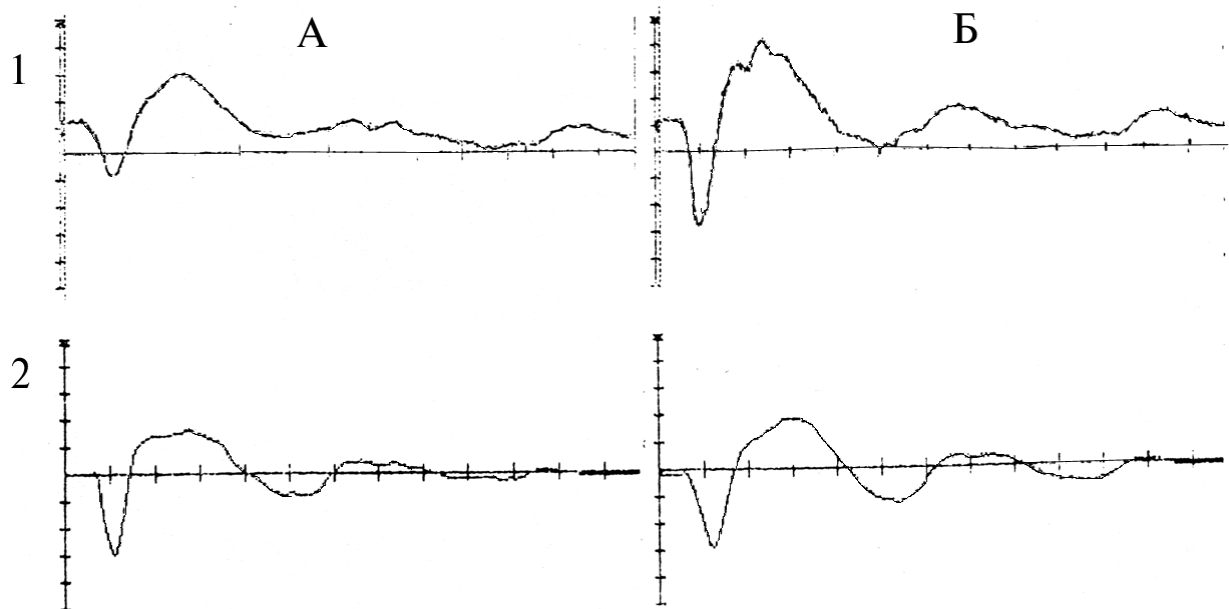


Рис. 8 Усредненные по 40 вспышкам вызванные потенциалы

1 - Крыса с синистральным ЛПП=0,4; пр. маточный рог - 31мм; лев. рог - 22 мм.

2 - Крыса амбилатеральная ЛПП=0,05; пр. маточный рог - 27мм; лев. рог - 28 мм.

А - левое полушарие; Б - правое полушарие. (фронттоокципитальное отведение).

Аналогичные межполушарные УВП различия обнаружены и при односторонней КТОЭ, особенно тогда, когда она проводилась ипсилатерально преимущественной направленности побегок. Например, если у крысы с синистральным типом ЛПП удаляли левый маточный рог и яичник. В тех же случаях, когда КТОЭ была разнонаправлена с фоновым ЛПП асимметрия УВП либо вообще не определялась, либо была незначительно выражена только в зрительной коре.

Таким образом, морфофункциональная асимметрия системы женской репродукции, как в своем фенотипическом виде, так и искусственно доведенная до крайней выраженности, способна дифференцировано влиять на электрогенез гомотопических отделов полушарий мозга и тем самым изменять характер межполушарных отношений.

Что же происходит в мозге крыс с нормально развивающейся беременностью в обоих рогах матки? Учитывая то, что количество плодов в левом и правом роге почти всегда разнится, можно было предполагать, что одностороннее численное преобладание маточно-плацентарных комплексов также способно определенным образом отразиться на характере межполушарных отношений, в том числе на содержании КА и интенсивности перекисных процессов в гомотопических отделах правого и левого полушарий.

В отличие от небеременных у беременных крыс регистрируется существенное снижение абсолютных значений содержания НА, ДА, а в большинстве случаев и СТ и уменьшение показателей перекисной хемилюминесценции как в правом, так и в левом полушариях мозга.

Это происходит на фоне резкого ослабления моторно-ориентационной активности: к 5-7 дню беременности значительно снижается двигательная активность крыс, в том числе уменьшается количество спонтанных побегок в лабиринте. В эти и более поздние сроки беременности отмечена тенденция к амбилатерализации побегок и ротаций и у тех крыс, которые в фоне демонстрировали явную унилатеральность побегок.

Однако, катехоламиновая асимметрия, становится более выраженной по сравнению с интактными самками и зависит от количественного распределения плодов в маточных рогах.

Так, большее количество плодов в левом роге соотносится с относительным увеличением содержания ДОФА, ДА и СТ в стриопаллидуме и одновременным

относительным уменьшением НА, ДОФА, ДА и СТ в коре левого полушария, ипсилатерального рогу с большим числом плодов. При таком соотношении числа плодов в маточных рогах в коре и, особенно в стриопаллидуме ипсилатерального левого полушария значения пикового свечения и светосуммы ПХЛ выше, чем в правом. Абсолютные же величины этих показателей в мозге беременных животных были значительно ниже, чем у интактных ($P < 0.05$).

Совершенно иная картина наблюдалась в тех случаях, когда большее количество плодов содержалось в правом маточном роге. К слову: таких крыс в выборке оказалось большинство. В этих случаях в гипоталамусе правого полушария регистрировали относительное увеличение НА и ДОФА, а в стриопаллидуме - НА, ДОФА, ДА и СТ.

В коре латеральные профили НА, ДОФА, ДА и СТ, несмотря на отдельные случаи разнонаправленности, имели общую тенденцию к синистризации. При количественном преобладании плодов в правом роге относительно меньшие величины пикового свечения и светосуммы ПХЛ регистрировались в коре и стриопаллидуме левого полушария, что подтверждалось высокими значениями обратной корреляции между ЛП плодов и латеральными профилями Н и СС ($KK=0.96$; $P < 0.01$).

Очевидно, что нейрохимические признаки гестационно-зависимой асимметрии полушарий появляются лишь при существенном различии количества плодов в левом и правом рогах матки.

Это нашло подтверждение и в электрофизиологических показателях. К середине беременности (10-15 день) у большинства крыс, наряду со значительным снижением амплитуды УВП в обоих полушариях, сохранялась межполушарная амплитудная асимметрия той же направленности, что и в фоне.

Если же и в фоне наблюдалась амбилатеральность УВП (параллельно с низкими значениями ЛПП), то во время беременности она чаще всего сохранялась. Патологоанатомическое исследование матки на этом этапе беременности показало, что большее количество плодов находится в маточном роге, контралатеральном тому полушарию, в котором амплитуда рассмотренных выше компонентов УВП относительно ниже.

Однако были и весьма интересные исключения. В качестве примера приведем один из них. Вне беременности у крысы выявлен декстральный тип ЛПП, что сопровождалось более низкой амплитудой компонентов УВП справа. Заметных отличий в конфигурации право и левосторонних УВП не было.

На 16 день беременности наряду с заметным общим снижением, регистрировалось относительное уменьшение амплитуды УВП слева, (рис. 9).

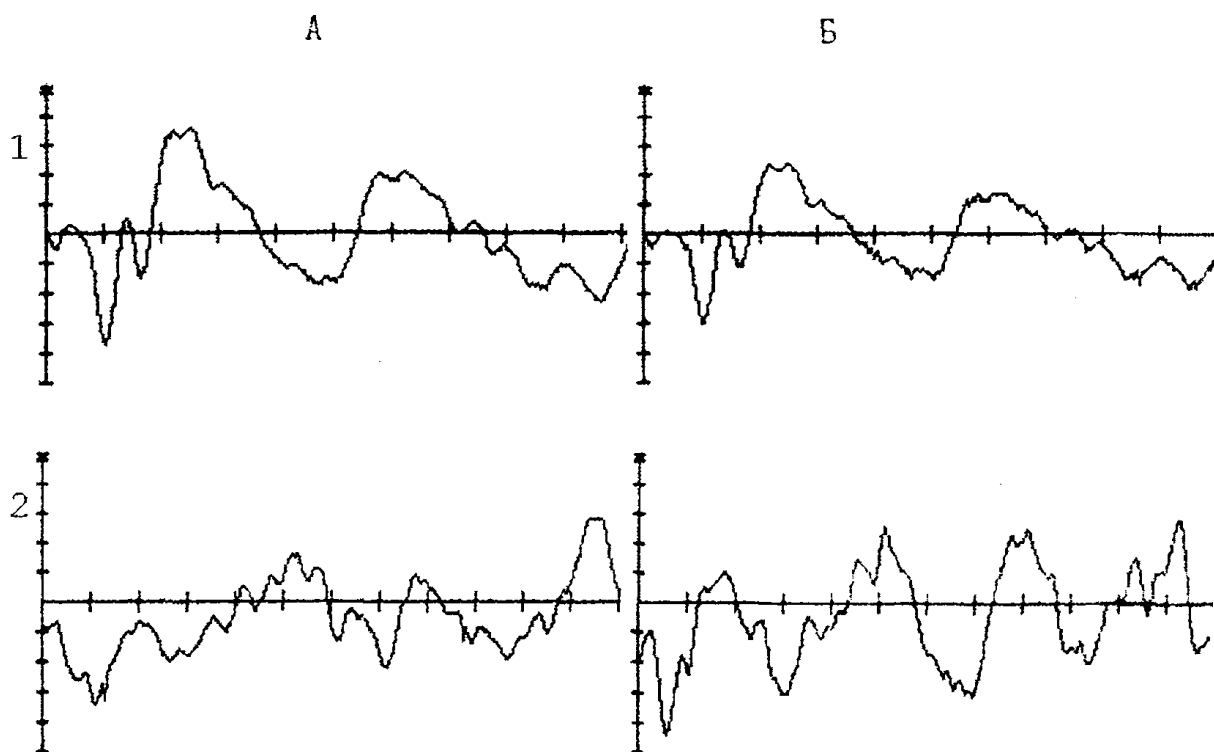


Рис. 9 Вариант гестационной инверсии фоновой межполушарной асимметрии УВП.

1 - фон, У - 20 мкв/дел;

2 - беременность 16 дней, У - 10 мкв/дел.

А - левое полушарие; Б - правое полушарие.

(биполярное отведение).

При этом латентный период первого позитивного компонента УВП справа сократился на 15 мс. Такая инверсия по сравнению с фоновой УВП давала возможность предполагать, что она инициирована более мощной афферентацией с правого маточного рога, основной и, пожалуй, единственной причиной чего у первородящей самки могло быть только значительно большее количество плодов в правом маточном роге. Однако на этом этапе мы не имели возможности подтвердить это, т.к. сразу после регистрации УВП она была перемещена в гидрокамеру, где на 2 сутки, т.е. на 18 день беременности начались досрочные роды. Роды были очень затяжными и сопровождалась каннибализмом части плодов. Вскрытие, проведенное после рождения 2 плодов показало, что в правом роге оставалось 7, а в левом - 2 плода. Это явилось прямым доказательством справедливости высказанного предположения: очевидно, что большее число имплантаций произошло в правом роге на фоне отчетливого доминирования правого полушария.

Этим примером мы продемонстрировали сходную с клиническими случаями, но весьма редкую для крыс картину гестационной трансформации полушарного электрогенеза, манифестирующую дезинтеграцию в системе "мать-плаценты-плод", что не могло не сказаться на резистентности этой системы к экстремальному воздействию и привело к описанному выше исходу.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что у крыс, в период нормальной беременности, развивающейся в обеих рогах матки, среди возможных факторов диссимметризации мозга на первый план выходит количественное преобладание фетоплацентарных комплексов в одном из рогов.

Думается, что не будет большим преувеличением рассматривать электрофизиологическую и нейрохимическую асимметрию мозга беременных крыс, наиболее четко выявляемую при существенном градиенте числа лево- и праволокализованных плодов, в качестве раннего эволюционного предвестника однополушарной гестационной доминанты человека.

Асимметрично-доминантный принцип организации процессов женской репродукции – как основа для совершенствования вспомогательных репродуктивных технологий (ВРТ)

70% неудач в применении ВРТ связаны со многими причинами, но одна из них совершенно очевидна – недостаточное понимание организации репродуктивных процессов в условиях длительного и мощного фармакологического воздействия по отношению к гипоталамо-гипофизарно-гонадной системе и связанными с этим функциональными изменениями в органах-мишенях.

Этапным моментом в понимании механизмов формирования доминанты беременных, явились исследования В.И. Орлова и А.Б. Порошенко (1988), впервые сделавших акцент на асимметричность физиологических процессов, происходящих в репродуктивной системе женщины.

Из данных литературы, подтверждающих асимметричность процессов, происходящих в репродуктивной системе, следует отметить работы немецких специалистов, показавших, что все сперматозоиды (предварительно меченные) движутся по трубе, ипсилатерально расположенной доминантному фолликулу, в то время как устье противоположно расположенной (контралатеральной) маточной трубы закрыто в результате спазма маточно-трубного сфинктера (Y. Kunz et al., 1997).

При обследовании 30 женщин на протяжении нормального менструального цикла была выявлена однополушарная фолликуло-овуляторная доминанта (терминология авторов), имевшая впечатляющее

сходство по электрофизиологическим показателям и топике расположения с гестационной доминантой (С.О. Дубровина, 1999).

Полученные данные позволили сместить основной акцент исследований на поиски путей оптимизации исходов программы ЭКО и ПЭ с позиций морфофункциональных асимметрий органов репродуктивной системы. Предполагалось показать, что проведение стимуляции суперовуляции в подавляющем большинстве случаев сопровождается формированием лидирующих фолликулов в правом яичнике, и в дальнейшем функциональная система будет формироваться основе правой рефлекторной дуги (правый яичник, правая сторона матки, левое полушарие).

По мере набора материала и предварительного анализа полученных данных, был выявлен совершенно неожиданный результат: если в 1996-1998 гг. нами отмечалось преобладание функциональной активности правого яичника (у 56% пациенток) по сравнению с левым (28%), то за период 1999-20001 гг. эти цифры составили, соответственно 41% и 42%. Процент пациенток с одинаковой функциональной активностью яичников (амбилатеральные пациентки) практически не изменился и был равен 16% и 17%.

Более высокая функциональная активность правого яичника была установлена нами в спонтанных менструальных циклах здоровых женщин (у 17 из 25 женщин в течение года доминантный фолликул формировался в правом яичнике, у 5 – в левом, и лишь у 3 женщин было отмечено поочередное функционирование яичников. Эти данные и результаты исследований, полученных за период 1996-1998 гг., подтвердившие выявленную закономерность и укоренившие наши представления о морфофункциональном преобладании правого яичника над левым не вписывались в понимание результатов дальнейших исследований, поскольку уже с 1999 г. наметился явный сдвиг в этом отношении в пользу левого яичника.

Возникла необходимость переосмысления полученных результатов и поиска новых идей, позволивших найти объяснение тем процессам, которые происходят в 2-х симметрично построенных структурах с одинаковой функцией, но с различными морфофункциональными возможностями.

В результате проведенных исследований нам показался наиболее приемлемым следующий подход, объясняющий механизмы формирования и реализации репродуктивных функциональных систем: в каждом менструальном цикле и во время каждой беременности из 2-х симметрично построенных, аналогичных по типу рефлекторных дуг, одна, во всех составляющих звеньях, является доминантной, другая - субдоминантной, при этом сохраняются межсистемные интегративные связи.

Не составило особого труда определить по доминантности яичников при проведении стимуляции суперовуляции – из 587 женщин у 264 (45%) доминантным оказался правый яичник, у 226 (38,5%) – левый и у 97 пациенток (16,5%) ответная реакция яичников была одинаковой.

Как показал анализ этого фрагмента исследований признаком доминантности одного из яичников, является большее количество созревших фолликулов по сравнению с субдоминантным, независимо от того идет ли речь о правом или о левом из них. У амбилатеральных пациенток с одинаковой ответной реакцией яичников на стимуляцию суперовуляции количество фолликулов было практически одинаковым.

Преобладающим в доминантном яичнике оказалось и количество аспирированных в момент пункции ооцитов. При одинаковом ответе яичников у амбилатеральных женщин существенных отличий в количественном составе аспирированных ооцитов выявлено не было.

Интересные данные были получены и при анализе результатов отдельного культивирования оплодотворенных ооцитов и развития эмбрионов в культуре *in vitro*. Количество эмбрионов, полученных при оплодотворении ооцитов из доминантного яичника, почти в 2 раза было выше по сравнению с субдоминантным, при несущественных отличиях у амбилатеральных пациенток.

Таким образом, признаками доминантности яичников являются: большее количество зрелых фолликулов, аспирированных ооцитов и полученных при культивировании эмбрионов.

Приведенные количественные показатели доминантного яичника в 1,5 – 2 раза превышают таковые субдоминантного.

При изучении качественных характеристик фолликулов доминантного и субдоминантного яичников, в последних обнаружен более высокий процент «пустых» фолликулов и фолликулов, содержащих некачественные ооциты.

Согласно существующей классификации полноценные эмбрионы относят к классу А, остальные (в зависимости от наличия ряда морфологических изменений) – к классу В,С,Д.

Проведенный анализ показал, что эмбрионы, полученные при оплодотворении ооцитов из доминантного яичника, относятся к классу А в 81,7 – 86,7% случаев, а из субдоминантного – только в 43,7-50,4% случаев. Эти данные, проверенные на более высоком методологическом уровне, логично вписываются в развиваемую нами концепцию о доминантном принципе построения функциональных систем.

Для более убедительного ее обоснования был изучен также состав фолликулярной жидкости доминантного и субдоминантного яичников, поскольку химический состав и физико-химические свойства которой определяют условия роста и созревания ооцита.

В этом фрагменте исследований проведен сравнительный количественный анализ содержания гормонов, ингибина А, эпидермального фактора роста, активности пептид-гидролаз в фолликулярной жидкости яичников у 20 женщин в спонтанных менструальных циклах и у 184 женщин после стимуляции суперовуляции.

Оказалось, что независимо от того является доминантным правый или левый яичник, именно в фолликулярной жидкости доминантного фолликула отмечались достоверные различия в содержании ФСГ, эстрадиола, тестостерона и стероидсвязывающего глобулина, в то время как содержание ЛГ, пролактина и прогестерона не имело отличий.

Как и для ранее приведенных показателей, не выявлялось различий в уровне перечисленных гормонов в группе амбилатеральных пациенток.

В фолликулярной жидкости доминантных яичников уровень ингибина А оказался достоверно ниже ($p < 0,001$), а уровень ЭФР – выше ($p < 0,01$) таковых в субдоминантных яичниках.

В группе амбилатеральных пациенток сохранялась уже неоднократно описанная ситуация – содержание ингибина А и ЭФР в фолликулярной жидкости обоих яичников оказалось одинаковым.

Наконец, на неоднозначную активность метаболических процессов в фолликулах доминантного и субдоминантного яичников указывают и различия в уровне пептид-гидролаз, определяемых в фолликулярной жидкости. Активность пептид-гидролаз в фолликулярной жидкости доминантного правого яичника была выше в 1, 5 раза ($p < 0,01$), а доминантного левого – в 1, 6 раза ($p < 0,01$) по сравнению с показателями в соответствующем субдоминантном яичнике; у амбилатеральных пациенток этот показатель в правом яичнике составил $52,05 \pm 8,12$ мг/мл, а в левом – $53,46 \pm 6,21$ мг/мл.

Таким образом, выявленные отличия в содержании гормонов, ингибина А, ЭФР, пептид-гидролаз в фолликулярной жидкости, полученной при пункции фолликулов доминантного и субдоминантного яичников, дают основание считать, что доминантный характер построения функциональных репродуктивных систем сохраняется и на интраовариальном уровне. Какие бы выдающиеся успехи не были достигнуты в получении полноценных ооцитов, предимплантационной диагностике генетически обусловленных заболеваний, отборе и подготовке сперматозоидов, адекватная готовность

эндометрия к восприятию плодного яйца играет, и будет играть немаловажную роль в достижении необходимого результата.

Описанные ранее функциональные и морфологические изменения в доминантных и субдоминантных яичниках, в доминантных и субдоминантных фолликулах явились стимулом для изучения состояния слизистой оболочки матки на условно обозначенной нами доминантной и субдоминантной сторонах матки. Речь идет об «окне имплантации», т. е. – участке эндометрия, максимально подготовленном для приема бластоцисты как морфологически, так и функционально (Б.В. Леонов, 1994; D. Klentzeris, 1999).

При исследовании 168 биоптатов, полученных при раздельном выскабливании правой и левой стенок матки у 84 пациенток после индукции суперовуляции, получены убедительные данные, свидетельствующие о существенных отличиях в строении эндометрия стороны матки, ипсилатеральной по отношению к доминантному фолликулу (доминантная сторона) и контралатеральной (субдоминантной) стороны.

Из 35 женщин с праводоминантным яичником у 97% на правой стороне матки имела место более выраженная секреторная трансформация эндометрия по сравнению с левой. Речь идет об опережающем темпе морфологических изменений в эндометрии доминантной стороны матки, разница которых составляла от 1 до 3 дней по сравнению с субдоминантной стороной (если на доминантной (правой) стороне матки имела место начальная стадия ранней фазы секреции, то на противоположной (левой) – поздняя стадия фазы пролиферации и т.д.) Совершенно очевидно, что успешная имплантация бластоцисты в этом случае в левой половине матки невозможна.

Абсолютно идентичные результаты были получены у 38 женщин с доминантным левым яичником. Частота совпадения стороны расположения доминантного яичника и стороны матки, с более выраженной на ней трансформацией эндометрия, составляла 95%.

У 11 женщин, у которых ответная реакция яичников на стимуляцию суперовуляции оказалась одинаковой по количеству созревших фолликулов (амбилатеральные пациентки), также сохранялся доминантный и субдоминантный характер изменений в эндометрии – у 7 обследуемых доминантной оказалась правая сторона матки, у 3 – левая и лишь у 1 морфологическая картина была идентичной в обеих половинах матки.

Наряду с морфологическими признаками доминантности стороны матки (опережающая секреторная трансформация эндометрия доминантной стороны), иммуно-гистохимические исследования позволили выявить повышенную рецепторную активность эндометрия на стороне матки,

ипсилатеральной расположению доминантного яичника (более высокое количество эстрогенов и прогестерона).

Кроме гистологических и иммуно-гистохимических методов исследований эндометрия, позволивших получить данные о различной степени готовности разных участков слизистой матки к восприятию плодного яйца (бластоцисте), было проведено изучение белков ядерного хроматина биохимическими методами.

Изучение гистонов и кислых белков ядерной фракции эндометрия показало существенное увеличение их содержания на ипсилатеральной, по отношению к доминантному яичнику, стороне матки и на контралатеральной. У женщин с праводоминантным яичником содержание кислых (негистоновых) белков хроматина в эндометрии доминантной (правой) стороны матки на 66,3%, а гистонов – на 53,5% превышало соответствующие величины этих белков на противоположной стороне.

В случаях, когда доминантный яичник располагался слева, на левой стороне матки по сравнению с правой уровень кислых белков был выше на 32,8%, а гистонов на 27,1%.

При одинаковой ответной реакции яичников на стимуляцию суперовуляции (у амбилатеральных пациенток) содержание изученных белков было практически одинаковым.

Наше внимание было обращено на эти белки не случайно, поскольку более высокий уровень указанных белков, как свидетельствуют данные литературы (P. Platz et al., 1983; и др.), связан с увеличением акцепторных сайтов хроматина для стероид-рецепторных комплексов, обеспечивающих оптимальный эффект стероидных гормонов.

Другими словами, благодаря гистонам и негистоновым белкам создаются необходимые условия для имплантации плодного яйца, а более высокое содержание их в эндометрии доминантной стороны матки является убедительным подтверждением того, что именно ипсилатеральная по отношению к доминантному яичнику половина матки способна обеспечить необходимые физиологические условия для успешной имплантации.

Высокая функциональная активность доминантного яичника и интенсивность процессов, обеспечивающих прегравидарную готовность эндометрия в ипсилатеральной (доминантной) половине матки будет обеспечиваться более интенсивным кровотоком в соответствующих сосудах по сравнению с субдоминантной половиной.

У здоровых женщин интенсивность кровотока в яичниковой артерии на стороне расположения доминантного яичника в начале цикла, ко времени

созревания доминантного фолликула и до конца менструального цикла была достоверно выше по сравнению с противоположной артерией.

Было обнаружено также усиление кровотока в ипсилатеральной, по отношению к доминантному яичнику, маточной артерии к моменту овуляции и до конца менструального цикла.

У женщин, планирующих проведение программы ЭКО и ПЭ описанная асимметрия выражена значительно слабее или отсутствует.

На этапе обследования 332 пациенток, включенных в программу ЭКО и ПЭ была изучена динамика показателей кровотока в яичниковых и маточных сосудах на протяжении стимулированного цикла: на 1-2 дни менструального цикла (до начала стимуляции суперовуляции), за 30-40 минут до пункции фолликулов и аспирации ооцитов (11-13 дни менструального цикла) и за 1-2 дня до предполагаемого срока менструации (14-15 дни после переноса эмбрионов в полость матки).

Динамическая доплерометрия яичниковых и маточных артерий позволила выявить достоверное усиление кровотока в правой яичниковой и правой маточной артериях у праводоминантных пациенток на протяжении стимулированного цикла и левой яичниковой и левой маточной артериях - у леводоминантных пациенток.

У амбилатеральных пациенток достоверных различий в интенсивности кровотока правых и левых яичниковых и маточных сосудов отмечено не было.

Для выявления достоверно значимых критериев доплерометрической оценки яичникового и маточного кровотоков в прогнозировании исходов программы ЭКО и ПЭ был проведен ретроспективный анализ показателей яичниковой и маточной гемодинамики в циклах программы ЭКО у больных с положительными и отрицательными ее исходами.

Мы получили существенные различия в показателях КСК изучаемых сосудов у женщин, у которых после проведения программы ЭКО и ПЭ наступила беременность и у которых эффект от проводимой программы отсутствовал.

Беременность наступила у тех право- и леводоминантных пациенток, у которых были выявлены: а) более интенсивный характер кровотока в ипсилатеральной (доминантной) яичниковой и маточной артериях по сравнению с субдоминантными, б) прогрессивное динамическое усиление гемодинамики в доминантной яичниковой и маточной артериях на протяжении менструального цикла, в) сонаправленность характера гемодинамических изменений.

В случаях неблагоприятных исходов программы ЭКО и ПЭ имел место менее интенсивный кровоток в доминантной яичниковой и маточной артериях и отмечалось несоответствие между направленностью их гемодинамических изменений.

Учитывая упоминавшиеся данные о локализации фолликулярно-овуляторной и гестационной доминант в лимбико-диенцефальных отделах полушария мозга, контралатеральной стороне расположения доминантного фолликула и плаценты.

Было проведено изучение динамики показателей биоэлектрической активности мозга с позиций морфофункциональных асимметрий женской репродуктивной системы у пациенток с различными исходами программы ЭКО и ПЭ (184 пациентки).

Предварительные аналогичные исследования были проведены в группе 20 здоровых женщин на протяжении нормального менструального цикла в те же дни, что и при проведении других исследований. Представляя полученные результаты, по аналогии с ранее представленными, можно вести речь о выявлении следующих особенностей: на 1-2 дни менструального цикла в обеих группах (у 85 - 90% пациенток) билатеральная асимметрия ритмов отсутствовала во всех отделах мозга, на 10-12 дни менструального цикла у здоровых женщин отмечено снижение альфа-активности ЭЭГ в височных и центральных областях контралатерального полушария мозга. В то же время у пациенток, включенных в программу ЭКО и ПЭ, эти изменения отсутствовали, что по нашему мнению, свидетельствовало о нарушении у них процессов формирования овуляторной доминанты мозга.

Изучение спектральных характеристик ЭЭГ в зависимости от исходов программы ЭКО и ПЭ привело к следующим результатам: у 122 пациенток с неблагоприятным исходом программы ЭКО и ПЭ на протяжении стимулированного цикла достоверных изменений спектральных характеристик ЭЭГ установлено не было. У 29 пациенток с наступившей и благополучно в последующем завершившейся беременностью отмечалась выраженная электрофизиологическая асимметрия височных зон со снижением мощности альфа-ритма ЭЭГ в левом полушарии. Эта направленность сохранялась до предполагаемого дня менструации.

Важно отметить, что у 33 пациенток, беременность у которых прервалась в ранние сроки, в отличие от пациенток с сохраненной беременностью, мощность альфа-ритма за 1-2 дня до предполагаемых менструаций имела противоположную направленность – отмечался рост мощности альфа-ритма, превышавший даже фоновые значения.

Все приведенные в этом и предыдущих разделах данные явились теоретическим обоснованием для модификации программы ЭКО и ПЭ.

При заборе ооцитов из доминантного яичника, раздельном их культивировании и переносе эмбрионов на доминантную сторону матки процент наступивших беременностей был почти в 2 раза (33,4%), а процент беременностей, завершившихся родами в 1,7 раза (54%) выше по сравнению с группой женщин, у которых применялись стандартные подходы для проведения программ ЭКО и ПЭ (соответственно 18% и 32%).

Кроме этого неблагоприятные исходы беременностей (самопроизвольные аборты, неразвивающиеся беременности) при разработанной нами модификации встречались в 1,5 раза реже, чем при традиционном проведении программы ЭКО и ПЭ.

Особый интерес представлял анализ исходов беременности в зависимости от доминирования яичника и стороны матки. Нами подтверждены результаты многолетних исследований, проведенных в институте, о более благоприятном течении беременности, меньшей частоте осложнений при доминировании правого яичника и правостороннем расположении плаценты. Очень важным моментом, влияющим на исход беременности, оказалось совпадение стороны расположения доминантного яичника и стороны имплантации плодного яйца в матке. Если они находились в ипсилатеральных отношениях друг к другу, то беременность завершалась родами с практически одинаковой частотой как у право-, так и у леводоминантных пациенток (73,5%; 71,4%). При неблагоприятных исходах программы ЭКО и ПЭ у 46,2% и 69% пациенток отмечалось несовпадение стороны расположения хориона (плаценты) и доминантного контура.

Таким образом, сохраняющийся доминантный принцип формирования репродуктивных функциональных систем обеспечивает не только больший процент наступающих беременностей после проведения программы ЭКО и ПЭ, но и более благоприятный ее исход в подавляющем количестве случаев.

Полученные клинические результаты являются прямым доказательством правомочности доминантно-энантиоморфного принципа построения репродуктивных функциональных систем не только в естественных, но и в искусственных условиях. Он помогает выбору оптимальной стратегии ЭКО и ПЭ, способствующей попаданию наиболее полноценной оплодотворенной яйцеклетки на благодатно подготовленный участок эндометрия на доминантной стороне матки и с первых часов ее адгезии – формированию однополушарной ГД, а, следовательно – полноценной доминантной функциональной системы «мать-плацента-плод».

СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем.- М.: Наука, 1980.- 197с.
2. Аршавский И.А. Очерки возрастной физиологии.- М.: Медицина, 1967.- 475с.
3. Аршавский И.А. Роль гестационной доминанты в качестве фактора, определяющего нормальное или уклоняющееся от нормы развитие зародыша. //Актуальные вопросы акушерства и гинекологии.- М.: Медгиз, 1957.- С. 320-333.
4. Бехтерева Н.П. Нейрофизиологические аспекты психологической деятельности человека.- Л.: Медицина, 1971.- 118 с.
5. Васильева В.В., Черноситов А.В., Орлов В.И. и др. Электрофизиологические корреляты гестационной межполушарной асимметрии в норме и патологии. //Мат. XII междунар. конф. по нейрокибернетике.- Ростов-н/Д, 1999.- С. 303-305.
6. Дубровина С.О. Роль интеграции центральных и периферических морфофункциональных асимметрий в генезе нормального менструального цикла, нарушений менструального цикла и ранних сроков беременности.// Автореф. дисс. канд. мед. наук.-1999.-23с.
7. Косицкий Г.И., Смирнов В.М. Нервная система и "стресс".- М.: Наука, 1970.- 205с.
8. Кузьмин А.В. Клинико-экспериментальное обоснование рационального ведения беременных с искусственной асимметризацией репродуктивной системы. //Дисс..канд. мед. наук.- Ростов-на-Дону, 1994.- 160с.
9. Кузьмин А.В., Орлов В.И., Черноситов А.В., Кутьин Е.И. Экспериментальная модель асимметризации половой системы белой крысы. //Актуальные вопросы материнства и детства.- Ростов-на-Дону, 1993.- С.10-13.
10. Леонов Б.В. Разработка альтернативного метода лечения бесплодия-экстракорпорального оплодотворения и переноса эмбрионов.// Акуш. и гинеколог.-1994.-№3.-С.63-64.
11. Логачев В.В. Прогнозирование и профилактика гинекологической заболеваемости у механизаторов сельского хозяйства. /Автореф.дисс.канд.мед.наук.- Ростов-на-Дону, 1992.- 20с.
12. Орлов В.И., Порошенко А.Б. Природа полярности функциональной системы "мать-плацента-плод" и ее значение в патогенезе угрожающих состояний беременности. //Акуш. и гин., 1988, № 7.- С. 13-16.
13. Орлов В.И., Черноситов А.В., Дубровина С.О. и др. Овуляторная доминанта как предшественник доминанты беременной. //Проблемы эндокринологии в акушерстве: Мат. II съезда ассоциации врачей акушеров-гинекологов.- М., 1997.- С. 87-88.
14. Орлов В.И., Сагамонова К.Ю., Черноситов А.В., Погорелова Т.Н., Боташева Т.Л., Кузьмин А.В., Дубровина С.О., Васильева В.В., Кутьин Е.И. Механизмы формирования функциональных систем в спонтанном менструальном цикле при проведении программ ЭКО.// ЭКО: беременность и роды. Материалы пленума проблемной

- комиссии «Физиология и патология беременности и родов»
Межведомственного Научного Совета по акушерству и гинекологии
РАМН.-2000.-Ростов-на-Дону.-С.86-101.
15. Павлова Л.П., Романенко А.Ф. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека.-Л: Наука.- 1988.-214с.
16. Порошенко А.Б. Нейрофизиологический анализ природы и свойств асимметрии женской репродукции. //Дисс..канд.биол.наук.- Ростов-на-Дону, 1985, 285 с.
17. Порошенко А.Б., Орлов В.И., Кураев Г.А., Шмакова Л.Л. Нейрофизиологический и клиничко-экспериментальный анализ плодоматеринских отношений. //Проблемы нейрокибернетики. Механизмы функциональной межполушарной асимметрии мозга.- Элиста: КГУ, 1985.- С. 126-138.
18. Порошенко А.Б., Орлов В.И., Черноситов А.В., Логачев В.В. Способ диагностики угрожающего состояния беременности. //А.С. 1780719, СССР. /Бюлл. откр. и изобр., 1992, №.46.
19. Русинов В.С. Доминанта.- М.:Медицина, 1969.- 231 с.
20. Русинов В.С. Электрофизиологические исследования корковой доминанты. //Функциональное значение электрических процессов головного мозга.- М.:Наука, 1977.- С.363-372.
21. Судаков К.В. Системная интеграция функций человека: новые подходы к диагностике и коррекции стрессовых состояний. //Вест. Рос. Акад. мед. наук, 1996, № 3.- С. 15-25.
22. Судаков К.В. Функциональные системы организма.- М.: Медицина, 1987.- 432с.
23. Ухтомский А.А. Учение о доминанте: Соб. соч.- Л.: изд-во Ленингр. У-та, 1950, т.1.
24. Черноситов А.В. Неспецифическая резистентность к экстремальным воздействиям в зависимости от характера функциональных межполушарных отношений. /Автореф.дисс..докт.биол.наук.- Ростов-на-Дону, 1995.- 37с.
25. Glick S.D., P.A.Hinds and J.L.Baisd. Two kinds of nigrostriatal asymmetry: relationship to dopaminergic drug sensitivity and 6-hydroxydopamine lesion effects in Long-Evans rats. //Brain research, v.450, 1988.- P.334-341.
26. Kavakami J., Andon, Mizunuma et al. //Fertil. Steril, 1993, vol.59.- p. 1003-1006.
27. Klentzeris L.D. Роль эндометрия в имплантации (обзор литературы)// Проблемы репродукции.- 1999.- №2.- С.27-33.
28. Kunz Y., Biel D., Deiniger H., Einspanier A., Mall Y., Leyendecker Y. The uterine peristaltic pump. Normal and impeded sperm transport within the family genital tract. // Adv. Exp. Med. Biol. – 1997. - № 424. – P. 267-277.

29. Platz P., Stein G.S., Kleinsmith L. Changes in the phosphorylation of nonhistone chromatin proteins during the cell cycle of Hela S₃ cells. // J. Biochem. Biophys. res. comm. – 1983. – V.51.-№ 3. – P.735-742.

Литература

1. Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма. //Наследственность и развитие.- М., 1974. - С. 54- 55.
2. Баллонов Л.Я., Деглин В.Л., Кауфман Д.А., Николаенко Н.Н., Трауготт Н.Н. Функциональная специализация и особенности нервной организации доминантного и недоминантного полушарий. //Функциональная асимметрия и адаптация человека.- М., 1976.- С. 22.
3. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных.- Л.: Наука, 1985.- 295с.
4. Бианки В.Л. Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных. //Журн. высш. нерв. деят., 1979, т.29, вып. 2.- С.295-304.
5. Брагин Е.О. Нейрохимические механизмы регуляции болевой чувствительности.- М.: изд-во МГУ, 1991.- 248 с.
6. Вартамян Г.А., Клементьев Б.И. Химическая симметрия и асимметрия мозга.- Л.: Наука, 1991.- 150 с.
7. Глумов Г.М. К механизму двигательной асимметрии. //Проблемы нейрокибернетики. Механизмы функциональной межполушарной асимметрии мозга.- Элиста: изд. Калм. ун-та, 1985.- С.79-89.
8. Гриндель О.М. Оптимальный уровень когерентности ЭЭГ и его значение в оценке функционального состояния мозга человека. //Журн. высш. нерв. деят., 1980, т.30, вып.1.- С. 62-70.
9. Дильман В.М. Четыре модели медицины.- Л.: Медицина, 1987.- 311 с.
10. Захаров В.Ф. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях. //Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – М., 1979. – 19 с.
11. Книпст И.Н. Межполушарная асимметрия пространственно-временной организации потенциалов мозга кролика. //Журн. высш. нерв. деят., 1991, т.41, № 6.- С. 1204-1210.
12. Коган А.Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности.- М.: Высшая школа, 1988.- 368 с .
13. Косицкий Г.И., Смирнов В.М. Нервная система и "стресс".- М.: Наука, 1970.- 205с.
14. Крушинский Л.В. Проблемы поведения животных: Изобр. труды. - М.: Наука, 1993.- 320 с.
15. Кураев Г.А. Орлов В.И. Клинико–нейрофизиологические аспекты межполушарной асимметрии мозга. – Ростов н/Д, 1989. – 57 с.

16. *Кураев Г.А.* Функциональная асимметрия коры мозга и обучение.- Ростов-на-Дону: изд-во РГУ, 1982.- 158 с.
17. *Луценко В.К., Карганов М.Ю.* Биохимическая асимметрия мозга. //Нейрохимия, 1985, т.4.- С. 197-213.
18. *Мосидзе В.М., Рижинашвили Р.С., Самадишвили З.В., Турашвили Р.И.* Функциональная асимметрия мозга.- Тбилиси: Мецниере, 1977.- 118с.
19. *Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евенков В.И.* Стрессреактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности млекопитающих. //Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса.- Новосибирск: Наука, 1990.- С. 171-180.
20. *Науменко Е.В.* Длительные нарушения моноаминовых систем головного мозга, вызванные действием вредных факторов внешней среды в раннем онтогенезе. //Нейрохимия, 1988, т. 7, № 2.- С. 288-302.
21. *Павлыгина Р.А., Хори Я., Маликова А.К.* Спектральнокорреляционный анализ электрической активности неокортекса кролика при создании доминантной позы в хронических условиях. //Журн. высш. нерв. деят., 1980, т. 30, вып. 1.- С. 113-122.
22. *Панов А.Н.* Проблема метаболической адаптации нейронов ряда структур головного мозга крыс к длительному лишению парадоксальной фазы сна. //Теоретические вопросы строения и деятельности мозга.- И-т мозга ВНИЦПЗ АМН СССР. (Сб. научн. трудов).- М., 1983, вып. 12.- С. 162-165.
23. *Панов А.Н., Рубинская Н.Л.* Лишение парадоксальной фазы сна у крыс как стрессорный фактор. //Физиол. журн. СССР, 1975, т.61, № 12.- С.1793-1797.
24. *Попай М., Гехт К., Хильзе М., Марейро-Акино А., Пише Л., Вахтель Е., Эме П.* Значение асимметричного распределения норадреналина в мозге и надпочечниках для развития экспериментального невроза. //Исследование механизмов нервной деятельности.- М.: Наука, 1984.- С.280-283.
25. *Порошенко А.Б.* Нейрофизиологический анализ природы и свойств асимметрии женской репродукции. //Дисс..канд.биол.наук.- Ростов-на-Дону, 1985, 285 с.
26. *Рахимов Р.Н., Рахимова Н.Н., Хакман П.Ю., Ряндур А.В.* Асимметрия фонда свободных аминокислот в некоторых участках мозга крыс. //Бюл. экспер. биол. и мед., 1989, № 6.- С.676-678.
27. *Ротенберг В.С., Ковальзон В.М., Цибульский В.Л.* Парадоксальный сон - защита от стресса. //Наука в СССР, 1986, № 2.- С. 45-51.
28. *Русинов В.С.* Электрофизиологические исследования корковой доминанты. //Функциональное значение электрических процессов головного мозга.- М.:Наука, 1977.- С.363-372.
29. *Русинова Е.В.* Влияние "животного гипноза" на двигательную доминанту, созданную действием постоянного тока на кору левого полушария. //Журн. высш. нерв. деят., 1997, т.47, № 1.- С. 109-115.

30. *Рябинская Е.А., Валуйская Т.С.* Асимметрия направленного движения, как тактика пищевого поведения у крыс. //Журн. высш. нерв. деят., 1983, т.33, вып. 4.- С. 654-666.
31. *Снарский С.И., Бианки В.Л.* Половой диморфизм роли левого и правого полушарий крыс в контроле болевой чувствительности. //Физиол. журн. им И.М. Сеченова, 1992, т.78, № 1.- С. 12-19.
32. *Спрингер С., Дейч Г.* Левый мозг, правый мозг. Пер.с англ.- М.: Мир, 1983.- 256с.
33. *Суворов Н.Ф.* Структурно-функциональная организация базальных ганглиев. //Актуальные вопросы стереонейрохирургии эпилепсии.- М., 1993.- С.92-101.
34. *Судаков К.В.* Функциональные системы организма.- М.: Медицина, 1987.- 432с.
35. *Фокин В.Ф., Федан В.А.* Моторная асимметрия у кошек в норме и при действии унилатерального электрошока. //Функциональная асимметрия и адаптация человека.- М., 1976.- С. 288-291.
36. *Фокин В.Ф., Федан В.А.* Функциональная асимметрия полушарий головного мозга кошки при формировании условного рефлекса. //Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, вып. 1.- С. 77-84.
37. *Цобкалло Г.И., Калинина М.К.* Изменение функционального состояния головного мозга при сдвигах в обмене биогенных аминов под действием ипразида. //Цепные нейрогормональные реакции и симпатoadреналовая система.- Л.: Наука, 1968.- С. 166-171
38. *Черноситов А.В., Ле-Тху-Льен.* Электрофизиологические и медиаторные особенности реакции нейронов аркуатного ядра гипоталамуса на раздражение различных кожнорецепторных зон. //Физиол. журн. СССР, 1987, т.22, № 9.- С. 1170-1175.
39. *Черноситов А.В., Морозова Р.Ф.* Влияние ингибитора моноаминоксидазы на уровень судорожной готовности и функциональную асимметрию мозга. //Журн. высш. нерв. деят., т. 30, вып. 1, 1980.- С.157-164.
40. *Черноситов А.В., Чуприков А.П.* Способ моделирования латерального двигательного поведения.: А. С. 1014007, СССР. //Бюлл.откр.и изобрет, 1983, № 15.- С. 223.
41. *Чуприков А.П., Линев А.Н., Воронков А.П., Черноситов А.В.* Способ лечения психозов. /А.С. 1303168, СССР. //Бюлл. откр. и изобр., 1987, №14.
42. *Чуприков А.П., Линев А.Н., Воронков А.П., Черноситов А.В.* Способ лечения шизофрении. /А.С. 1309987, СССР. //Бюлл. откр. и изобр., 1987, № 18.
43. *Чуприков А.П., Линев А.Н., Марценковский И.А.* Латеральная терапия.- Київ: здоров"я, 1994.- 176с.
44. *Шалыпина В.Г., Маркова М.П., Гарина И.А., Ракицкая В.В.* Гипофизарно-адренкортикальная система у крыс со спонтанной и стероидной гипертонией. //Онтогенетические и генетико-

эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса.- Новосибирск: Наука, 1990.- С. 125-135.

45. Юматов Е.А., Белова Т.И., Ульянинский Л.С., Бадиков В.И. Эмоции в системной организации поведенческих актов. Системные механизмы устойчивости к эмоциональному стрессу. //Функциональные системы организма. М.:Медицина, 1987.- С.245-292.

46. Bradshaw J.L., Nettleton N. The nature of Hemisphere Specialization in man.- Behav. Brain Sci., 1981, vol. 4,- P. 51-95.

47. Denenberg V.H. Lateralization of function in rats // Amer. J. Physiol. - 1983. - Vol. 245, №4. - P. 505- 511.

48. Gainotti G., Sorbl S., Micelli M., Ainaducei L. Neuroanatomical and neurochemical correlates of cerebral dominance: amini-review. //Res. commun.Psychol., Psychiat. and Behav., 1982, v.7, №1.- P.7-19.

49. Glick S.D., P.A.Hinds and J.L.Baisd. Two kinds of nigrostriatal asymmetry: relationship to dopaminergic drug sensitivity and 6-hydroxydopamine lesion effects in Long-Evans rats. //Brain research, v.450, 1988.- P.334-341.

50. Glick S.D., Meibach R.C., Cox R.D., Maayani J.C. Multiple and interrelated functional asymmetries in the rat brain. //Life Sci., 1979, v.25, №4.- P.395-400.

51. Jamamoto, Bryan K., Lane Ross F., Freecl Curt R. Normal rats trained to circle show asymmetric caudate dopamine release. //Life Sci., 1982, v.30.- P.2155-2162.

52. Jouvet M. Biogenic amines and the states of sleep. //Physiol. Rev. 1967, v.47, N2.- P. 117-177.

53. Poppai M., Hecht K., Aizapetjanz M. et al. Stress und Neurose: Charakterisierung von Stadien der chronischen Verlaufsfonn des Stressses im Entwicklungsprozess einer experimentellen Neurose. //Exp.Neurose, Berlin. Humboldt.Univ., 1980, Bd. 3.- P. 14.

54. Schwarting R., Nagel J.A., Huston J.P. Asymmetries of brain dopamine metabolism related to conditioned paw usage in the rat. //Brain Res. 1987, 417, №1.- P. 75-84.

55. Selye H. The stress of life. -N.Y. -Toronto-London, 1956.

56. Starr M., Kilpatrick J.C. Bilateral asymmetry in brain GABA function. //Neurosci.Lett, 1981, 25, №2.- P.167-172.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ И НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ РЕЗИСТЕНТНОСТЬ МОЗГА

А.В. Черноситов, В.И. Орлов

Ростовский НИИ акушерства и педиатрии

По выражению В.Л. Бианки (1985) "...настоящий период разработки вопроса (асимметрии мозга; прим. авт.) специфичен с точки зрения эволюционной физиологии. Мы знаем сегодня в этом плане неизмеримо больше о человеке, нежели о животных, поэтому в процессе познания мы вынуждены идти не от простого к сложному, а, наоборот с тем, чтобы в дальнейших исследованиях более полно понять это сложное". Проблема ФМА у человека имеет более чем 100-летнюю историю. Точкой отсчета можно считать знаменитый афоризм П. Брока "Мы говорим левым полушарием", произнесенного в 1865 году (Р. Вроса, 1865). Это положение быстро обросло дополнительными фактами и стало основой концепции "доминирования" левого полушария у людей-правшей, причем не только в отношении речи, но и определенных типов моторной деятельности, мышления, восприятия внешних сигналов и т.д. (Р. Marie, 1906; Н. Head, 1926; и др.).

Примерно до середины XX столетия в науке господствовала концепция тотального доминирования левого полушария у человека. Постепенная трансформация взглядов происходила под влиянием результатов исследований на людях с расщепленным мозгом (M.S. Gazzaniga, 1963, 1970, 1975; R.W. Sperry, 1966), и на животных (В.М. Мосидзе с соавт., 1977), которые серьезно поколебали мнение о том, что правое полушарие представляет собой лишь протой автомат, помогающий сознательному левому (J.C. Eccles, 1965). Начала формироваться теория парциального доминирования, предусматривающая сложную функциональную дискриминацию и специализацию полушарий в пространственном и временном анализе (Н.Н. Брагина, Т.Д. Доброхотова, 1981; J.L. Bradshaw, N. Nettleton, 1981). Нараставший объем клинических данных, нуждавшихся в интерпретации механизма, заставил, в конце концов, уделить серьезное внимание эволюционным аспектам проблемы. Однако оказалось, что выявить признаки ФМА у животных, даже по чисто техническим причинам, было значительно сложнее, чем у человека. Но главное препятствие состояло в другом: по аналогии с человеком пытались обнаружить признаки видовой асимметрии. А поскольку наличие таковой долгое время доказать не удавалось, возникло мнение, что ФМА у животных вообще отсутствует, что это прерогатива человеческого мозга, так сказать - неповторимое и единственное в своем роде произведение эволюции (Е.В. Шмидт, С.В. Бабенкова, 1975; С.В. Trevarthen, 1973, 1978; J.M. Warren, 1980). Справедливости ради следует сказать, что существовали и менее категоричные высказывания, допускавшие наличие ФМА у животных и, вместе с тем, подчеркивавшие уникальность отдельных ее проявлений у человека. Такая ситуация породила необходимость пересмотра методологии исследования ФМА у животных.

В этом плане введение понятия "индивидуальной" асимметрии (В.Л. Бианки, 1985) было более чем своевременным и тактически верным. Оно санкционировало поиск признаков ФМА на внутривидовом и внутригрупповом уровне у различных животных. Результаты не заставили долго себя ждать. Подтвердилась ранее обнаруживаемая моторная асимметрия конечностей у крыс (G.M. Peterson, 1934), у кошек (J. Cole, 1955), приматов (J. M. Warren et al., 1967), появился цикл исследований нейробиологических механизмов ротационной асимметрии и асимметрии побегов в лабиринте у крыс (S.D. Glick et al., 1979-1988). Были получены электрофизиологические данные, подтверждающие наличие ФМА у животных в состоянии спокойного бодрствования (И.Н. Книпст, 1991, В.П. Бианки с соавт.). В итоге существование функциональной межполушарной асимметрии у животных было доказано. Из признания этого факта вытекал очень важный вывод, что функциональная асимметрия мозга - одно из основополагающих неспецифических и эволюционно детерминированных свойств нервной системы.

Принципиально важным явилось обнаружение влияния факторов среды, обучения и тренировки на характер поведенческой асимметрии (В.Ф. Фокин, В.А. Федан 1978, 1982; А.Б. Коган с соавт., 1980; и др.). Изменения межполушарных отношений при выработке условных рефлексов были изучены на уровне механизма в электрофизиологических исследованиях Г.А. Кураева (1982, 1986, 1989).

Однако, если место ФМА в совершенствовании сенсорных, моторных и когнитивных функций уже довольно глубоко исследовано, то ее роль в обеспечении таких важнейших свойств как реактивность и резистентность, определяющих выживаемость биологических видов и отдельных особей до сих пор специально не изучалась.

Вместе с тем отдельные, преимущественно косвенные данные говорят о зависимости уровня неспецифической резистентности от направленности и степени выраженности ФМА.

Замечено, что пространственная разнонаправленность ФМА и висцеральных асимметрий, так же 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 возможный источник, либо, по крайней мере, как условие возникновения патологии. Было показано, что искусственно сформированная доминанта в одном из полушарий повышает стрессоустойчивость организма. (Г.И. Косицкий, В.М. Смирнов, 1970). Причем, более эффективна в этом плане левополушарная доминанта (Е.В. Русинова, 1997), что согласуется с данными С.И. Снарского, В.Л. Бианки (1992) о превалирующей роли левополушарной коры в антиноцицептивной защите.

Установлено, что доминирование передней конечности является достаточно прочным (В.Л. Бианки с соавт. 1979) и определяется соматосенсорной областью контрлатерального полушария (V.H. Denenberg, 1983). Правшество и левшество у животных представляет собой совокупность воздействий генетических факторов и факторов внешней среды (Б.Л. Астауров, 1974; В.Ф. Захаров, 1979).

Чрезвычайный интерес представляют изменения межполушарных отношений в динамике экстремальных состояний. В норме у животных и человека имеются существенные межполушарные отличия по содержанию белков, активности ферментов, нейрого르몬ов, спонтанному и вызванному электрогенезу (Л.Я. Баллонов с соавт., 1976; M. Starr, J. Kilpatrick, 1981; Z. Amaducci et al., 1981; J. Valdes et al., 1981; G. Gainotti et al., 1982; Н.Р. Рахимов с соавт., 1989; S.D. Glick et al., 1979, 1988).

В то же время, судя по имеющимся литературным данным, при экстремальных воздействиях (ЭВ) характер межполушарных взаимоотношений существенно изменяется. Так, стресс у животных, вызванный иммобилизацией, характеризуется "выравниванием" содержания катехоламинов в полушариях (М. Попай с соавт., 1984). При экспериментальной цереброишемической гипертензии полушария симметризируются по общему содержанию белка и нуклеиновых кислот (Б.А. Насибулин, Н.Н. Бровина, 1982). При тяжелой гипероксии у кошек наблюдается симметризация биоэлектрических показателей и напряжения кислорода в гомотопических участках височно-теменной коры (Э.Э. Фейгман с соавт., 1982). Замечено, что и у человека при отрицательных эмоциональных состояниях исчезают признаки биоэлектрической латерализации (Ф.П. Ведяев, Л.Г. Кателевская, 1983). Своеобразные переливы веретенообразной быстроволновой активности из одного полушария в другое обнаружены в симметричных отделах коры мозга в динамике травматического шока у крыс (Л.И. Лебедева, 1982). Стресс-факторы ослабляют пространственно-ориентационную асимметрию, сформированную у крыс выработкой условных рефлексов (Е.А. Рябинская, Т.С. Валуйская, 1983).

К сожалению, ни в одной из перечисленных работ не проведено четкого сопоставления описанных изменений с фоновыми показателями ФМА, а, самое главное, - с исходами экстремальных состояний. Лишь в единичных исследованиях просматривается феноменологическая связь функциональной амбивалентности полушарий в фоне с низкой устойчивостью к экстремальным воздействиям (Г.М. Глумов, Л.Г. Кателевская, 1985).

Несмотря на очевидную разноплановость приведенных данных не трудно заметить, что присущая в норме животным и человеку функциональная межполушарная асимметрия под воздействием разнообразных по природе экстремальных факторов на какое-то время сменяется функциональной симметрией. Подобный вывод не смог бы выйти за рамки умозрительного обобщения без целенаправленной экспериментальной проработки, в процессе которой необходимо было ответить на ряд взаимосвязанных вопросов:

- зависит ли характер, степень тяжести и исходы экстремальных состояний от индивидуальных особенностей ФМА в фоне;

- на каких этапах экстремальных состояний возникает симметризация полушарий и какова в целом динамика межполушарных функциональных взаимоотношений при экстремальных патологических процессах;

- какие паттерны межполушарных отношений могут служить критериями высокого уровня неспецифической резистентности.

Поведенческие, электрофизиологические и нейрохимические корреляты функциональной межполушарной асимметрии крыс

Самый первый вопрос, который встает перед исследователем, занимающимся изучением НРЗ в аспекте ФМА мозга - это критерии асимметрии. Это должны быть не слишком трудоемкие в реализации, но, одновременно максимально информативные и, по возможности, интегральные показатели, приемлемые для обследования больших экспериментальных выборок.

В качестве более или менее интегральных показателей ФМА приоритет отдается латеральным поведенческим феноменом, где далеко не последнее место занимают работы, в которых направленность поведенческой асимметрии сопоставляли с нейромедиаторными и метаболическими межполушарными отличиями. Основным положительный итог исследований такого рода заключается в обнаружении факта межполушарной асимметрии по отдельным нейрохимическим показателям, коррелирующими с моторной или моторно-ориентационной асимметрией. В большой серии работ С.Д. Глика с соавт., направленность ротаций связывается с асимметрией ДА-ергических механизмов стриопалидарных комплексов. Работами Jamamoto с соавт. (1982) показано некоторое повышение количества высвобождаемого дофамина в хвостатом ядре полушария, контралатерального направленности ротаций, обнаруживаемого, однако, только при подкреплении вращения у обученных крыс, и, что самое главное, только в процессе самого вращения. Вместе с тем количество D-2 дофаминовых рецепторов больше как правило в стриатуме левого полушария (L. Schneider et al., 1982.), а относительно более высокий метаболизм ДА обнаружен в амигдале ипсилатеральной используемой конечности в тесте с нажатием на рычаг (R. Schwarting et al., 1987). У крыс, предпочитавших левые побежки в Т - образном лабиринте был обнаружен больший вес левого гиппокампа, относительное увеличение захвата меченных тритием НА, СТ и ацетилхолина в правом гиппокампе, и примерно одинаковая концентрация белка в обоих. В человеческом мозге активность холинацетилтрансферазы более выражена в теменных и височных зонах коры левого полушария (L. Amaducci et al., 1981; G. Gainotti et al., 1982). Содержание ГАМК выше в черной субстанции, collikululus superior и nukl. accumbens справа, а в вентральной покрывке,

вентромедиальном таламусе и хвостатом ядре – слева (M. Starr, J. Kilpatrick, 1981). Сложная, но в целом обратная зависимость в активности D-2 дофаминовых и ГАМК-рецепторов левого и правого полушарий мозга отмечена в работах M. Herrera-Marschitz, U. Ungestedt (1987). Вместе с тем, говорить о кардинальном сдвиге в понимании нейрохимических механизмов ФМА и, в частности, моторно-ориентационной асимметрии, к сожалению пока нельзя, так как оно определяется функциональным, часто разнонаправленным, дифферентом не отдельных, а множества мозговых структур, которые в силу чрезвычайно пестрой мозаики и высокой лабильности нейрогормональных и медиаторных систем представляют чрезвычайно более сложный объект для нейрохимического анализа.

Реально оценивая возможности и ограничения существующих методик, мы использовали комплексный подход. Поскольку, ФМА является одним из наиболее общих системных свойств мозга, в экспериментальном исследовании ее нейрохимической природы можно ориентироваться на общие для всех отделов мозга биохимические критерии, в количественном плане не зависящие от медиаторного и нейрогормонального полиморфизма.

Этим требованиям соответствуют показатели свободно-радикального окисления. Они универсальны в том смысле, что в любой ткани они характеризуют уровень энергетических кислородозависимых процессов и состоятельность антиоксидантных механизмов. Последнее особенно важно в плане НРЗ, ибо уровень оксидантного сопротивления свидетельствует о способности поддержания кислородозависимых энергетических процессов, а, следовательно - и функции того или иного образования мозга.

Говоря о механизмах НРЗ нельзя обойти вниманием и катехоламиную систему мозга. Именно КА рассматриваются как одно из важнейших звеньев патогенеза экстремальных состояний и стресса (В.Г. Шаляпина, 1976; М.И. Митюшов, 1976; К.В. Судаков с соавт., 1987; Е.В. Науменко, 1988; В.Г. Шаляпина с соавт., 1990; и др.). А, как уже говорилось, с их неравномерным распределением в полушариях связывают моторные проявления ФМА.

Поскольку моторно-ориентационная асимметрия как отправной показатель в ряду изучаемых признаков, в значительной мере связана с функциональным состоянием сенсомоторных зон коры и стриопалидарного комплекса (Н.Ф. Суворов с соавт., 1990; Н.Ф. Суворов, 1993; А. Хикс, 1982; А. Brodal, 1969), а афферентная информация от внутренних половых органов - самым непосредственным образом с гипоталамусом, эти структуры и стали объектом изучения свободнорадикального окисления методом перекисной хемилюминесценции, содержания катехоламинов - норадреналина (НА), ДОФА, дофамина (ДА) и серотонина (СТ) методом высокоточной газожидкостной хроматографии.

В этих же мозговых структурах регистрировали спонтанную биоэлектрическую активность, а в симметричных зонах сенсомоторной, височно-теменной и зрительной коры - усредненные вызванные потенциалы на световые вспышки.

Однако вернемся теперь к показателям латерального поведения. Среди множества поведенческих тестов при изучении ФМА у мелких животных наибольшей популярностью пользуются два весьма сходных показателя: направленность побегов в Т или в Y-образном лабиринте и направленность ротаций, т.е. - спонтанных вращательных движений в ротометре или развороты в тупиках лабиринта. При этом исследователи нередко отмечают частичное несовпадение направленности ротаций и побегов в лабиринте у одного и того же животного. Чаще всего это объясняют неизбежной для поведенческих реакций индивидуальной вариативностью и высокой лабильностью разных поведенческих реакций. Мы тоже наблюдали такое несовпадение, причину которого склонны видеть в разной степени участия сенсорных и моторных составляющих ФМА в реализации этих довольно сходных компонентов латерального поведения.

Учитывая возможность несовпадения парциальных асимметрий, такая разнонаправленность указанных проявлений латерального поведенческого профиля вполне объяснима.

В выше упомянутых работах С.Д. Глика с соавторами направленность ротаций связывается с повышением содержания дофамина в стриопалидуме контралатерального полушария. На этом основании эти авторы именуют такое полушарие доминантным. Вывод весьма сомнительный по многим причинам. Во-первых: повышение уровня какого-либо медиатора далеко не всегда является показателем активации соответствующих мозговых структур. Тем более что эти же авторы обнаруживали в контралатеральном, "субдоминантном" по их терминологии полушарии - повышение количества и чувствительности дофаминергических рецепторов. Во-вторых: более или менее обоснованно говорить о доминировании полушария, опираясь на показатели только одного медиатора без сопоставления с другими нейрохимическими данными и характером электрогенеза полушарий, совершенно невозможно.

Как уже говорилось ранее, доминантным традиционно считают полушарие, контролирующее более "сильную" половину сенсорных и моторных систем. Косвенное подтверждение такой точки зрения можно найти в ряде хорошо известных фактов. Подавляющая часть человеческой популяции леводоминантна, что проявляется декстральностью большинства показателей поведенческого фенотипа (ведущая правая рука, ведущая правая нога, правый глаз и т.д.). В то же большинство время заблудившиеся в незнакомой местности люди ходят по кругу, как правило, против часовой стрелки, а большинство столкнувшихся лицом к лицу людей также совершают произвольный шаг влево. Экстраполируя эти факты на крыс можно предположить, что сторона доминирующего полушария и латеральный профиль побегов должны быть сонаправлены. Иначе говоря, если крыса бежит в лабиринте преимущественно

влево, то это говорит об относительном функциональном преобладании (доминировании) левого полушария.

Тестирование крыс в Y-образном лабиринте проводили в одно и то же время суток при максимальном ограничении внешних раздражителей, преимущественно с 10 до 12 часов утра. Регистрировали направление спонтанных побегов в месте расхождения коридоров лабиринта и направленность разворотов (ротаций) в тупиках коридоров. По суммарному числу правых и левых побегов и ротаций определяли латеральный поведенческий профиль (ЛПП).

Биоэлектрическую активность симметричных участков соматосенсорной, височно-теменной и зрительной коры регистрировали с помощью имплантированных в истонченную кость сферических позолоченных, а активность левого и правого медиального таламуса с помощью игольчатых платиновых электродов. Индифферентный электрод размещали в кости передней стенки лобной пазухи. Стереотаксические операции проводили в стерильных условиях по координатам атласа мозга Е. Фифковой, И. Маршала (1960); Хорслей-Кларка (по Я. Сентаготаи и др., 1965).

Спонтанную суммарную активность обрабатывали по комплексной программе, включавшей нахождение кросскорреляционной и когерентной функций электрограмм каждой пары отведений. Вызванные потенциалы в ответ на световые вспышки (10 мс, 700 лкс) с интервалом 1-1,5 сек., (FTS-2I, Medicor) усредняли по 30-100 стимулам. Для обработки биоэлектрической информации на первых этапах работы использовали ЦЭВМ "Одра-1204", а затем IBM совместимые ПЭВМ AT-486, снабженные оригинальными быстродействующими АЦП. В качестве усилителя биопотенциалов использовали электроэнцефалограф "EEG 16S" фирмы "МЕДИКОР", а также многоканальные усилители оригинальной конструкции (инженер-электронщик И.С. Ильин, к.ф.-м.н. Е.И. Кутьин). Эпоха анализа составляла 500 мс, частота квантования 2 мс. Усреднение осуществлялось стандартным способом. Усредненные вызванные потенциалы (УВП) выводили на двух координатный самописец или принтер.

Анализ УВП проводили с помощью специальной программы, которая включала нахождение пиковых значений вызванного ответа во временных окнах 25-79, 80-150, 151-300 мс для лево и правополушарных отведений, вычисление индивидуальных латеральных профилей амплитуд для каждой пары симметричных отведений.

Сходный подход к анализу вызванных ответов при оценке поведенческих актов был использован Г.А. Вартамяном и А.П. Козловым (1995).

Регистрацию ЭЭГ и УВП мозга проводили как в условиях жесткой фиксации, так и в свободном поведении. Для обеспечения равномерной засветки глаз животного при регистрации УВП на световые вспышки в свободном поведении

применяли цилиндрическую камеру, вся внутренняя поверхность которой была выполнена из светоотражающего материала.

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) и антиоксидантной защиты в тканях мозга и сыворотке крови определяли хемилюминесцентным методом на хемилюминометре с ПЭВМ. Для регистрации свечения использовали ФЭУ-127 (установка сконструирована и изготовлена НПП «Инж-мед», Москва).

Содержание катехоламинов (КА); и серотонина (СТ) в ткани мозга определяли с использованием обращенно-фазового варианта высокоэффективной жидкостной хроматографии (А.М. Krstulovic, А.М. Powell, 1979) на аппарате Liguochrom 312/1.

В качестве детектора использовали флюорисцентный спектрофотометр "Hitachi F - 4010" (Япония) со встроенным процессором, с помощью которого проводили расчет концентрации (КА) в образцах по специально разработанной программе.

В зависимости от характера анализируемых признаков и объема выборки использовали соответствующие методы и приемы статистической обработки: критерий Колмогорова-Смирнова, параметрический критерий Стьюдента, дисперсионный двухфакторный анализ, корреляционный анализ (И.А. Плохинский, 1970; Г.Ф. Лакин, 1980). Все виды статистического анализа и построение графиков проводили в интегрированной среде Supercalc 2.0.

В связи с тем, что во всех сериях отправным показателем, с которым сопоставляли остальные, служила направленность моторно-ориентационной асимметрии (МОА), подробно остановимся на принципах ее оценки.

Тестируя крыс в лабиринте, мы, как и другие авторы, убедились в высокой вариативности количественного соотношения лево и правосторонних побегов. Значительное число особей, демонстрируя весьма заметное различие в количестве лево и правосторонних побегов при использовании традиционной для таких случаев оценки достоверности этого показателя по критерию знаков, тем не менее, не могли быть отнесены к унилатеральным. Вместе с тем большинство из них неверно было рассматривать и как амбилатеральных и исключать их из анализа, так как тогда в кривой распределения случайных величин признака могли возникать существенные пробелы. В связи с этим для выявления зависимости МОА с другими признаками был использован метод корреляционного анализа, позволяющий учитывать и особей с "сомнительной" унилатеральностью побегов, и т.о. рандомизировать выборку.

В качестве подготовительной процедуры проводилось вычисление латерального профиля побегов и ротаций (ЛПП и ЛПР) по формуле $L-II/L+II$ (В.М. Ефимов с соавт., 1987), где L и II означало суммарное количество левосторонних и правосторонних побегов или ротаций особи за несколько сеансов тестирования. Аналогичным образом вычисляли латеральные профили по

содержанию КА, показателям хемилюминесценции и амплитудам УВП в полушариях мозга.

В результате комплексных исследований, проведенных на нескольких сотнях нелинейных половозрелых белых крыс обоего пола была выявлена достоверная обратная корреляция между латеральным профилем (ЛП) побежек и амплитудой УВП на световые вспышки в гомотопических зонах сенсомоторной, височно-теменной и зрительной коры: амплитуда положительных компонентов УВП во временном окне 25-79 мс и отрицательных - во временном окне 80-150 мс были значимо ниже в полушарии, ипсилатеральном преимущественной направленности побежек. Здесь отмечали также специфичность таламокортикальных отношений, выражавшуюся высокими значениями когерентности ЭЭГ сенсомоторной коры и медиального таламуса в частотном диапазоне 7-15 и 30-40 гц (рис. 1).

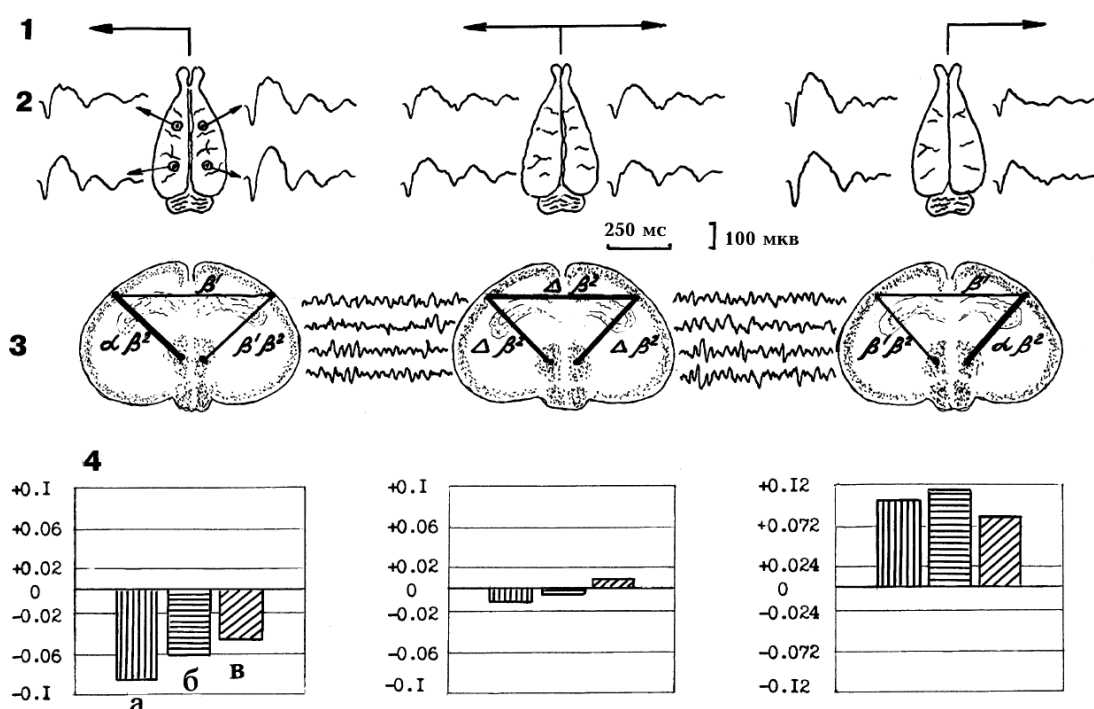


Рис.1 Соотношение латерального профиля побежек (1), показателей УВП коры (2), когерентности ЭЭГ коры и таламуса (3) и латерального профиля суммарного свечения ПХЛ (4) в полушариях мозга.

а - сенсомоторная кора; б - гипоталамус; в - стриопалидум.

Стороны треугольника на фронтальных срезах мозга попарно связывают симметричные зоны сенсомоторной коры и медиального таламуса. Толщина линий означает степень когерентности в означенном диапазоне частот.

Аналогичная корреляционная зависимость была обнаружена между латеральным профилем побежек и латеральным профилем показателей

перекисного окисления липидов - мгновенным (Н) и суммарным (СС) свечением ПХЛ. В сенсомоторной коре, гипоталамусе и стриопалидуме полушария, ипсилатерального побегам их величина была относительно ниже, чем в симметричных структурах контралатерального полушария. В полушарии, ипсилатеральном преимущественной направленности побегек, также отмечено относительное снижение содержания НА в гипоталамусе и стриопалидуме, а ДА-в коре.

У амбилатеральных крыс, т. е. тех, у которых ЛП побегек колебался в пределах от +0.05 до -0.05, регистрировали однотипно-высокую когерентность колебаний с частотой 1-4 гц и свыше 30 гц между всеми отведениями таламо-кортикального треугольника, а также полную амплитудную и конфигуративную идентичность УВП и отсутствие различий в показателях ПХЛ полушарий.

Обнаруженные электрофизиологические корреляты моторно-ориентационной асимметрии в сопоставлении с электрофизиологическими признаками искусственно сформированной (П.П. Густсон, 1964; В.С. Русинов, 1969, 1977), а также гестационной однополушарной доминанты у человека (А.Б. Порошенко, 1985 - 1988), позволяют рассматривать полушарие, ипсилатеральное преимущественной направленности побегек, как доминантное.

В пользу этого свидетельствует и полушарный градиент ПХЛ: ибо более функционально активные, т.е. доминантные структуры мозга, по определению должны обладать более эффективными антиоксидантными механизмами, одним из признаков чего является относительное снижение суммарного свечения ПХЛ. Все это дало возможность в последующих экспериментах использовать латеральный профиль побегек - как адекватный показатель степени выраженности и направленности ФМА для крыс вне зависимости от их пола.

Зависимость неспецифической резистентности к экстремальным воздействиям функциональной асимметрии мозга и направленности судорожной готовности от выраженности и

Эксперименты проводили на половозрелых нелинейных самках и самцах крыс с использованием моделей травматического шока, формалинового стресса, общей гипотермии, а также экстремального состояния по способу Жуве (М. Jouve, 1964, 1967, 1972).

Травматический шок - воспроизводили по Кеннону дозированной механической травмой мягких тканей бедер и основания хвоста. Боек "травматизатора" с механическим приводом имел контактную поверхность 4 кв. см, обеспечивал ударное давление в 1000 г/кв. см. Наносилось 100 ударов в течении минуты.

Формалиновый стресс (другое название - формалиновый болевой шок) по Селье. Его воспроизводили введением в мягкие ткани спины по средней линии 1.0 мл 20% раствора формалина.

Общую гипотермию осуществляли охлаждением тела животного, фиксированного в специальной камере, льдом до снижения ректальной температуры до 18 С , после чего холодовой фактор устраняли.

Экстремальное состояние по методу Жуве (1964), вызываемое депривацией парадоксального сна. В авторском варианте этот метод был использован для воспроизведения острого неврозоподобного состояния, а в последующем - для моделирования стресса (А.Н. Панов, Н.Л. Рубинская, 1975; В.С. Ротенберг, 1985; В.М. Ковальзон, 1994). Помимо основного этиопатогенетического фактора - депривации парадоксального сна данный способ включает и такие компоненты, как умеренная гипотермия, статическая гипердинамия, отрицательный эмоциональный фон. Осуществляли его следующим образом: крыс помещали на 3 суток в гидрокамеру на островки окруженные со всех сторон водой, размеры которых позволяли животным удерживаться лишь крепко ухватившись лапками за их кромки. Островки были оборудованы механоэлектрическими датчиками, срабатывающими в момент "покидания" крысой островка. Сигнал подавался в электронную систему регистрации. Островки были отделены друг от друга плотными перегородками. Один раз в сутки на 30 минут животных извлекали из камеры для кормления. Активные прыгивания и пассивные падения крысы автоматически суммировались и выдавались на цифровые счетчики. Для идентификации моментов перехода медленноволнового сна в парадоксальный проводили визуальное наблюдение, выборочную фото-видео документацию поведения и непрерывный ЭЭГ-мониторинг.

При воспроизведении всех четырех экстремальных состояний наибольший процент летальности был обнаружен среди амбилатеральных особей, а самый низкий - среди унилатеральных леводоминантных (рис. 2).

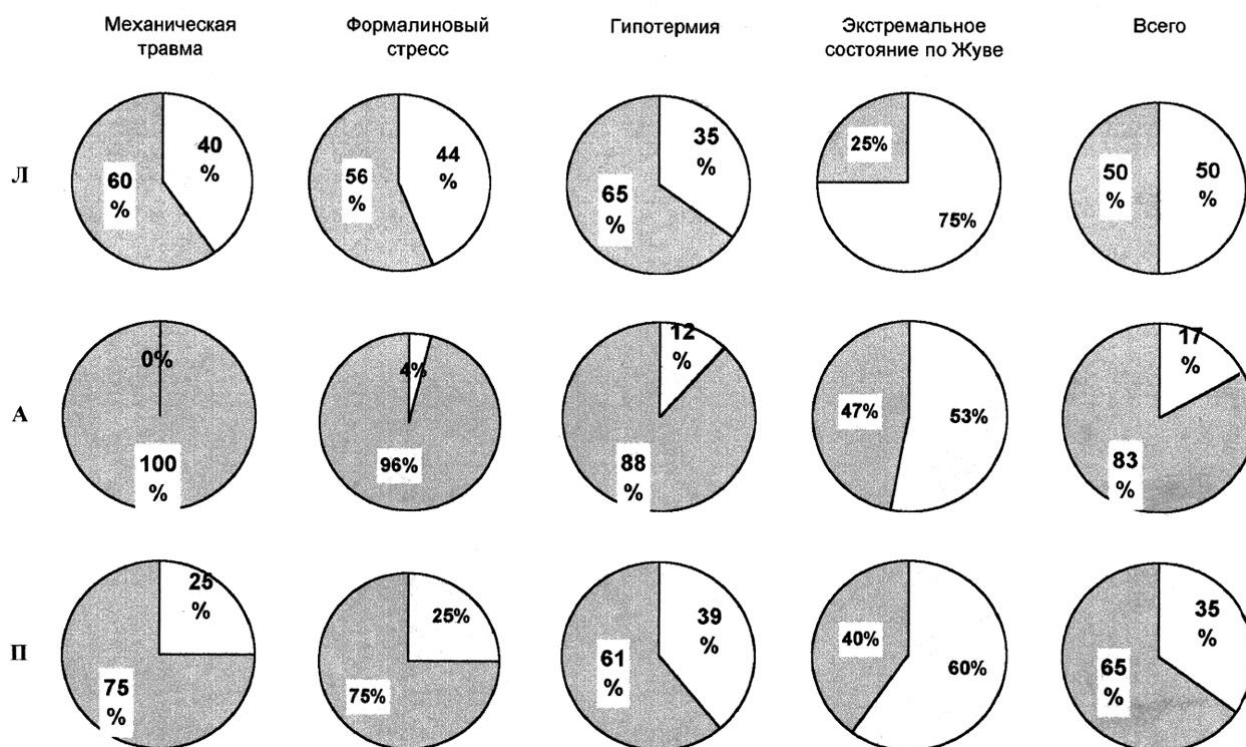


Рис. 2 Исходы экстремальных состояний по показателю "летальность-выживаемость" среди леводоминантных (Л), амбилатеральных (А) и праводоминантных (П) крыс. Темным цветом отмечена доля погибших животных.

Несмотря на то, что абсолютные значения показателей летальности и выживаемости при разных экстремальных состояниях существенно разнятся, что связано с различной природой и тяжестью повреждающего фактора, их соотношение с очевидностью демонстрирует зависимость исходов экстремальных состояний от наличия и направленности ФМА.

В следующих сериях эксперимента выявляли феноменологическую связь между уровнем летальности (как показателя неспецифической резистентности), выраженностью и направленностью латерального профиля побегов (как показателя ФМА) и уровнем судорожной готовности.

Судорожная готовность (СГ) является весьма специфическим состоянием центральной нервной системы млекопитающих, детерминирующим близкий к эквипотенциальному и присущий простейшим тип реагирования на раздражитель. Наличие СГ у высокоорганизованных животных свидетельствует о патологическом увеличении возбудимости мозговых структур и ослаблении тормозных механизмов как на синоптическом, так и на системном уровнях. На таком фоне под влиянием разнообразных, часто физиологических раздражителей, происходит генерализация первично-очаговой пароксизмальной активности, кульминацией которой становится судорожный приступ. Наиболее физиологичным фактором, способным спровоцировать эпилептиформные

пароксизмы у крыс и, тем самым, выявить наличие и степень судорожной готовности, является высокочастотный прерывистый звук (Л.В. Крушинский, 1960, 1993).

В генеральной совокупности нелинейных белых крыс по оценкам разных авторов повышенной чувствительностью к аудиогенному раздражителю, т.е. повышенным уровнем СГ обладают от 5 до 20% особей. Степень эпилептиформной реакции на звук у крыс оценивали по шкале, предложенной Л.В. Крушинским (1960): отсутствие реакции - 0 баллов, резкое двигательное возбуждение - 1 балл, клонические судороги - 2 балла, тонические судороги - 3 балла.

Поскольку функциональная межполушарная асимметрия есть ни что иное, как манифестация доминантно-субдоминантных взаимоотношений в головном мозге (В.Л. Бианки, 1985), а любая доминанта резко ограничивает возможность генерализации пароксизмальной активности, можно было предполагать, что наличие ФМА, т.е. отчетливое функциональное преобладание одного из полушарий, должно соотноситься с низкой СГ. Учитывая предрасположенность к генерализации возбуждения и неизбежное последующее истощение нервных механизмов у животных с повышенной СГ, мы рассматривали последнюю, как неблагоприятный фон, потенциально ослабляющий возможность внутрицентральных компенсаторных перестроек в ответ на экстремальные воздействия. В связи с этим мы ожидали увидеть среди возбудимых на звук крыс высокий процент летальности. Результаты экспериментов подтвердили такое предположение.

На рис. 3 представлен комбинированный график по выборке из 25 крыс обоего пола, подвергнутых шокогенной механической травме. Аналогичная картина прослеживалась у крыс обоего пола, подвергнутых формалиновому стрессу. В обеих группах слабо выраженная ФМА (ЛПП от 0.3 до -0.3) сопряжена с высоким уровнем судорожной готовности, и что самое главное, - с большей вероятностью гибели, чем у крыс с 0 - баллом судорожной готовности и латеральным профилем побежек более 0.3 и менее -0.3, т.е. унилатеральных.

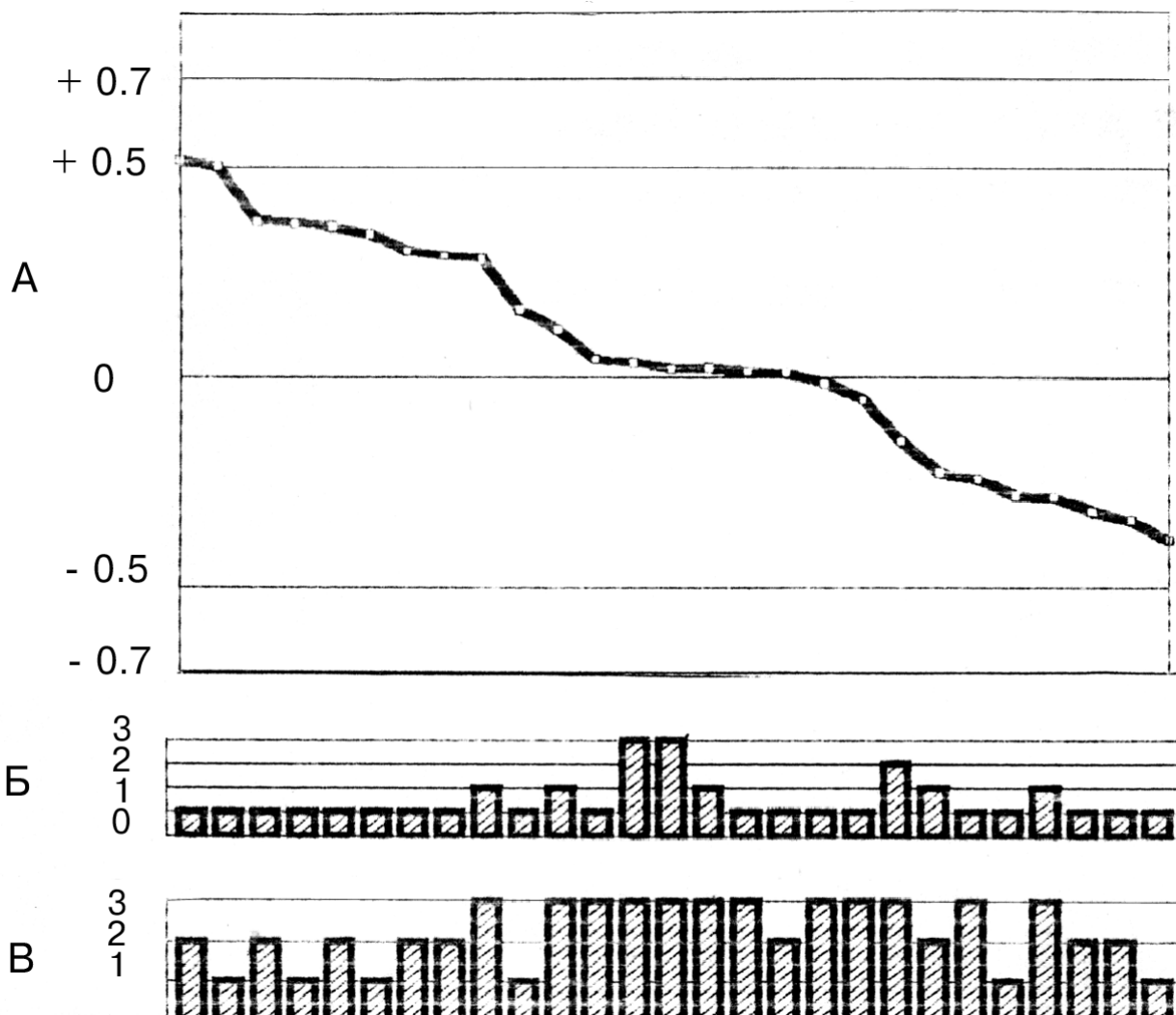


Рис. 3 Зависимость летальности при травматическом шоке от латерального профиля побегов (ЛПП) и судорожной готовности (СГ). Выборка включает самцов и самок.

А - упорядоченный по убыванию график ЛПП; Б - гистограмма СГ в баллах; В - гистограмма летальности: 3- гибель в течении 1-го часа, 2 - гибель в течении последующих 7 часов, 1 - отсутствие гибели. Пробелы на графике А и соответствующие им по вертикали столбцы на графиках Б и В отражают сопряженные показатели ЛПП, СГ и летальности по каждой крысе.

Реконструкция выборок по половому признаку не выявило принципиальных отличий в соотношении признаков СГ и НРЗ в сравниваемых вариационных рядах у самок и самцов за исключением, пожалуй, тенденции к большей встречаемости особей с высокой, в 2-3 балла, судорожной готовностью и большей долей (50%) срочной, в течении часа, гибели среди самцов 40% по сравнению с самками (соотв. 8% и 33%), что, впрочем, вполне соответствует сложившимся представлениям о более высокой устойчивости самок к экстремальным воздействиям.

Во всех указанных группах между величиной ЛПП и СГ, как и между величиной ЛПП и летальностью существует достоверная обратная корреляционная связь, а между СГ и летальностью - достоверная прямая корреляционная связь ($KK = 0.3516$, $P < 0.01$; $KK = 0.3617$, $P < 0.01$). Таким образом, функциональная межполушарная асимметрия, манифестирующаяся синистральным и, в меньшей степени - декстральным типом побегов, коррелирует с низкой судорожной готовностью и относительно более высокой устойчивостью к экстремальным воздействиям. Напротив, функциональная амбилатеральность полушарий, проявляемая слабо выраженной моторно-ориентационной асимметрией, коррелирует со значительно более низкой устойчивостью к экстремальным воздействиям и повышенной судорожной готовностью.

Электрофизиологические паттерны «экстремализации» межполушарных отношений и их прогностическое значение

Поскольку речь далее пойдет о различиях в организации спонтанного и вызванного электрогенеза у унилатеральных и амбилатеральных особей в развитие экстремальных процессов, мы считаем нелишним напомнить об особенностях этих показателей в фоне. Так, у унилатеральных животных отмечалась высокая когерентность ЭЭГ в широком частотном диапазоне (7-18, 32-40 Гц) между сенсомоторной корой и медиальным таламусом полушария, ипсилатерального направленности побегов. Между симметричными зонами коры высокая когерентность обнаруживалась лишь для колебаний 23-27 Гц. У амбилатеральных особей, напротив, обнаруживали единообразный профиль когерентных отношений между всеми отведениями таламокортикального треугольника, причем наибольшая когерентность отмечалась для колебаний дельтаволнового диапазона.

Сразу (1-5 мин) после нанесения шокогенной механической травмы или инъекции формалина у унилатеральных крыс отмечалось резкое усиление когерентности в дельтаволновом диапазоне между всеми исследованными структурами с одновременным снижением до минимальных значений уровня когерентности для остальной части волнового спектра. Сохранение подобного характера когерентных связей в пределах таламо-кортикального треугольника в течении нескольких десятков минут коррелировало со стабилизацией артериального давления на уровне 65-70 мм ртутного столба и большей вероятностью выживания.

Совершенно иной характер кортико-кортикальных и таламокортикальных отношений прослеживался у амбилатеральных, в подавляющем проценте - погибших животных. У них во всех парах отведений отмечалась высокая когерентность в широком частотном диапазоне не только в первые минуты шока, но и на всем его протяжении, вплоть до наступления терминальной стадии.

Принципиально сходные данные были получены при регистрации вызванной активности мозга. Напомним, что амплитудная асимметрия усредненных вызванных ответов в фоне обнаруживалась только у животных с выраженным латеральным профилем побегок и проявлялась меньшей амплитудой положительного и отрицательного компонентов УВП в полушарии, ипсилатеральном преимущественной направленности побегок. У животных со слабо выраженным латеральным профилем побегок заметных амплитудных различий вызванных ответов в полушариях не наблюдали вовсе, либо таковые были разнонаправлены в различных зонах коры. Например, относительно меньшая амплитуда компонентов УВП во временном окне 25-150 мс регистрировалась в левой височной коре и в тоже время в правой сенсомоторной.

В первые минуты развития патологического процесса асимметрия УВП у унилатеральных крыс, вне зависимости от ее фоновой направленности, сменялась симметризацией параллельно с некоторым снижением амплитуд негативного и позитивного компонентов во всех зонах коры обоих полушарий на фоне высокой когерентности дельта колебаний спонтанной энцефалограммы. Такая картина наблюдалась в течение 10-15 минут (рис. 4 а).

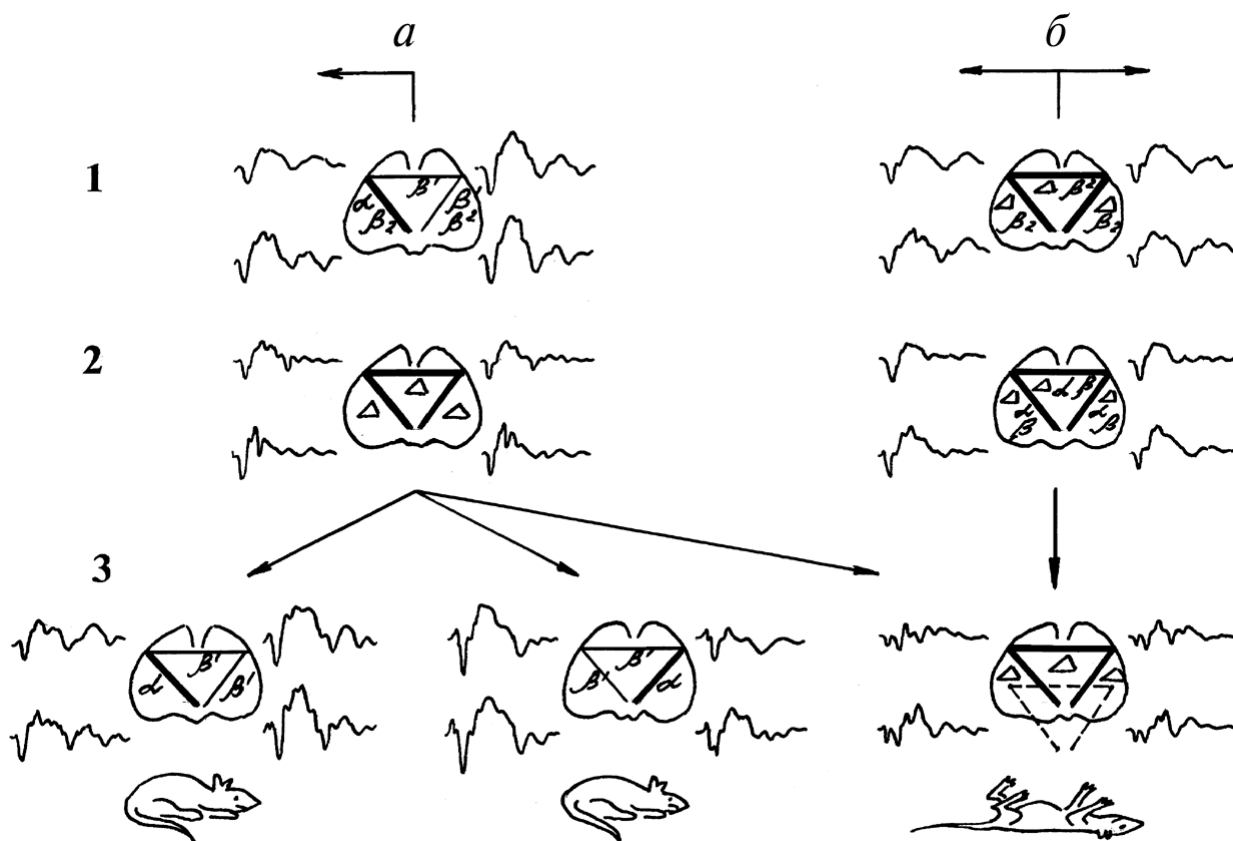


Рис. 4 Характер УВП коры и когерентности ЭЭГ в таламокортикальном "треугольнике" у леводоминантных (А) и амбилатеральных (Б) крыс в фоне (1) и динамике экстремальных состояний (2, 3). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

После непродолжительной симметризации наблюдали восстановление асимметрии УВП такой же, как в фоне или противоположной направленности. У амбилатеральных крыс с первых минут развития патологических процессов наблюдали более выраженное и быстро прогрессирующее снижение амплитуды УВП и их симметризацию во всех зонах коры, что коррелировало с более стремительным падением температуры тела и артериального давления, предвосхищавшего летальный исход (рис. 4 б).

Итак, начальный период экстремальных состояний для унилатеральных крыс характеризовался симметризацией мозга, выражавшейся в сглаживании межполушарных отличий УВП и снижением их амплитуды в обоих полушариях, а также возрастании когерентности волн ЭЭГ с частотой 1-4 Гц одновременно с резким снижением когерентности по остальным частотам между всеми отведениями таламокортикального треугольника. При травматическом шоке и формалиновом стрессе этот этап трансформации электрогенеза совпадал с подъемом артериального давления на 15-25 мм Нг, характерным для эректильной фазы шока, а при гипотермии - с повышением ректальной температуры на 0.2-0.4 градуса. Спустя, в среднем, 10 минут от начала воздействия у леводоминантных крыс отмечали постепенное восстановление электрофизиологической асимметрии, которая по своей направленности совпадала или была инвертирована по сравнению с фоном. При травматическом шоке и формалиновом стрессе это коррелировало со стабилизацией артериального давления на уровне 60-80 мм Нг с последующим постепенным его повышением и высокой, порядка 0.8, вероятностью выживания крысы. При гипотермии восстановление электрофизиологической асимметрии обнаруживали также лишь у тех животных, которые после устранения холодного фактора оказывались способными к самостоятельному восстановлению температурного гомеостаза и выживанию.

У амбилатеральных крыс электрофизиологическая симметрия прослеживалась на всем протяжении экстремального состояния, однако, в его инициальном периоде наряду с сохранением высоких значений когерентности ЭЭГ - волн с частотой 1-4 Гц, высокая когерентность регистрировалась практически во всем спектре ЭЭГ между корой и таламусом. В среднем за 20-25 минут до наступления гибели у таких животных отмечалось значительное снижение амплитуды УВП равномерно в обоих полушариях параллельно с резким уменьшением когерентности по всему частотному спектру ЭЭГ. При травматическом шоке и формалиновом стрессе это коррелировало с прогрессирующим падением артериального давления, а при гипотермии с - отсутствием признаков восстановления температурного гомеостаза. Весьма сходная трансформация спонтанного и вызванного электрогенеза обнаруживалась у тех немногих унилатеральных особей, экстремальное состояние у которых завершалось летальным исходом. Важно, что у них уровень судорожной готовности был существенно выше, чем у выживших унилатеральных - (0.95 ± 0.15 балла против 0.1 ± 0.04). Представленные данные позволили заключить, что:

а) важнейшим неспецифическим паттерном инициального периода экстремального состояния (стресса) является транзиторная функциональная симметризация полушарий;

б) восстановление функциональной асимметрии после кратковременной экстремальной симметризации является прогностическим признаком относительно благоприятного исхода экстремального состояния и характерно для унилатеральных, прежде всего - леводоминантных особей;

в) сохранение и усиление электрофизиологической симметрии полушарий на фоне прогрессирующей редукции спонтанного и вызванного электрогенеза является прогностическим признаком летального исхода и характерно для амбилатеральных особей.

Можно предположить, что функциональная амбивалентность полушарий в сочетании с повышенным уровнем СГ создает благоприятный фон для чрезмерного усиления межполушарной синхронии при экстремальном воздействии, что приводит к быстрому истощению центров, разрушению корково-таламических связей и неизбежно сопровождается нарушением системных механизмов контроля за гемодинамикой и терморегуляцией. В то же время экстремальная симметризация полушарий леводоминантных крыс характеризуется относительно коротким периодом резонирования исключительно низкочастотных колебаний, что, надо полагать, приводит лишь к минимизации, но не разрыву вертикальных и горизонтальных внутримозговых связей, формирует замкнутые циклы возбуждения (О.М. Гриндель, 1980), профилируя тем самым необратимое истощение нервных структур за счет ограничения патологической афферентации.

Такой подход не противоречит законам и логике биологического развития. Полушарная унилатеральность контрастируется и популяционная плотность леводоминантных особей возрастает пропорционально степени организации мозга, достигая максимальной выраженности у человека. Это может свидетельствовать о меньшей уязвимости такого типа функциональной организации мозга под воздействием экстремальных факторов.

Неизбежен и контраргумент: почему тогда, наряду с леводоминантными, в генеральной совокупности животных и человека сохраняется, а в последнее время значительно возрастает (А.П. Чуприков) процент праводоминантных и амбилатеральных индивидов. Вероятно, их мозг уступая леводоминантному в способности адекватной перестройки центральных регуляторных аппаратов в экстремальных ситуациях, способен компенсировать этот "недостаток" за счет иных форм и механизмов неспецифической защиты.

Повышение неспецифической резистентности путем искусственной модуляции межполушарных отношений

С точки зрения методологических принципов патофизиологии, материал предыдущих разделов можно рассматривать как результат первого и второго этапов (оценка фоновых показателей и моделирование патологического процесса) классического патофизиологического эксперимента.

Их анализ позволил сформулировать рабочую гипотезу, предполагающую зависимость индивидуальных различий уровня неспецифической резистентности к экстремальным воздействиям от степени выраженности и направленности функциональной асимметрии мозга. Исходя из этого суть третьего, заключительного этапа патофизиологического эксперимента – экспериментальной терапии, состояла в попытке повысить уровень резистентности путем искусственного формирования функциональной асимметрии полушарий.

Для модуляции межполушарных отношений существует немало способов, основанных как на фармакологических, так и физических воздействиях.

Возможностью влиять на характер ФМА и, в частности, ее поведенческий эквивалент, например, – индуцировать одну из разновидностей моторной асимметрии – т.н. barrel rotation, обладают многие фармакологические препараты холинэргического действия, а также пептиды эндоцеребрального происхождения и их антагонисты (В.К. Луценко, М.Ю. Карганов, 1985, 1986; Г.А. Вартамян, Б.И. Клементьев, 1991; M. Cohn, 1975; R. Burke et al., 1982).

Работами S.D. Glick (1982 - 1988) было показано, что спонтанные и индуцированные ротации совершаются крысами в направлении, противоположном полушарию с относительно большим содержанием дофамина. Им же была обнаружена разнонаправленная межполушарная асимметрия активности пре- и постсинаптических дофаминовых рецепторов стриатума и возможность ее трансформации с помощью медикаментозной стимуляции или блокады дофаминергических механизмов (L-Дофа, амфетамин).

Наш выбор пал на ипразид, препарат ингибирующий моноаминоксидазу и увеличивающий за счет этого общее содержание катехоламинов в ткани мозга (В. Brodie et al., 1959; Spektor et al., 1960; Г.И. Цобкало, М.К. Калинина, 1968; Н.К. Попова, 1970). Лишним поводом использования ипразида для экспериментальной терапии с целью подтверждения рабочей гипотезы послужили данные о его противосудорожном эффекте (Е.П. Семенова, 1971).

Введение ипразида амбилатеральным крысам с высокой судорожной готовностью и, соответственно – низким уровнем резистентности (линия Крушинского-Молодкиной) значительно повышало судорожный порог и увеличивало процент выживаемости животных при шокогенной механической травме (А.В. Черноситов, Р.Ф. Морозова, 1980). Повышение резистентности

сопровождалось появлением достоверных амплитудных межполушарных различий в первичных, транскортикальных и вторичных ассоциативных корковых вызванных потенциалах. Появление электрофизиологической асимметрии коррелировало с 2-4 кратной разницей содержания адреналина и норадреналина в тканях левого и правого полушарий.

Последующие серии экспериментов были посвящены верификации направленности индуцированной ипразидом асимметрии полушарий по показателям латерального профиля побегок и сопоставлению с его противошоковым и противосудорожным эффектами.

Для этого крысам обоего пола после определения исходного ЛПП и СГ внутрибрюшинно вводили раствор ипразида из расчета 5 мг/100 г массы. Длительность фармакологического действия препарата позволяла проводить последующее 3-4 кратное тестирование в лабиринте и 2 кратное "прозванивание", после чего одних животных подвергали механической травме, а других формалиновому стрессу. Как видно из представленного графика (рис. 5), ипразид вызывал существенное изменение значений фонового ЛПП. У крыс с синистральным типом моторно-ориентационной асимметрии отмечалось увеличение значений ЛПП без смены знака и закономерное снижение уровня СГ. У животных с декстральным типом ЛПП и амбилатеральных увеличение значений ЛПП могло сопровождаться его инверсией.

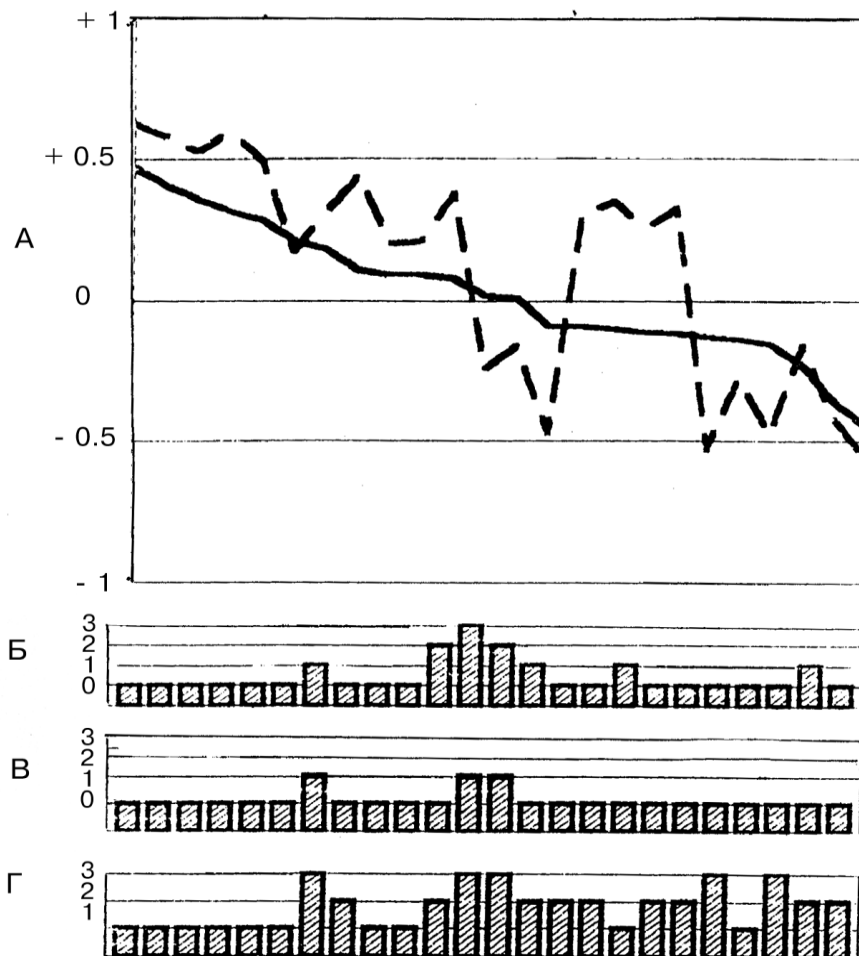


Рис. 5 Зависимость летальности от латерального профиля побегов и судорожной готовности при травматическом шоке на фоне предварительного введения ипразида.

Выборка включает самцов и самок.

Сплошная линия на графике А - ЛПП в фоне, пунктирная - ЛПП после введения ипразида; Б - судорожная готовность в фоне; В - судорожная готовность после введения ипразида; Г - гистограмма летальности.

Остальные обозначения те же, что на рис.3.

Что касается летальности, то в сравнении с теми сериями, в которых экстремальным воздействиям подвергались интактные крысы, совершенно очевидно ее общее снижение прежде всего за счет уменьшения процента срочной гибели. Однако в случаях инверсии ЛПП или увеличения его декстральной выраженности сохранялась высокая вероятность срочной гибели животных. У таких крыс не отмечалось и радикального снижения судорожной готовности.

Анализ результатов, полученных в экспериментах с ипразидом, закономерно породил вопрос - является ли повышение устойчивости к экстремальным воздействиям следствием усиления ФМА или последнее служит не более как соответствующим показателем такого повышения. Было необходимо подобрать более "чистое", свободное от побочных фармакологических эффектов воздействие, непосредственным образом изменяющее ФМА в желаемом направлении.

Существует множество экспериментальных методов как селективной активации, так и функционального "подавления" одного из полушарий мозга, ведущих к односторонним поведенческим, нейрохимическим и электрофизиологическим нарушениям. Функциональное выключение одного из полушарий можно достичь методом распространяющейся депрессии, локальным охлаждением, блокадой кровоснабжения (Я. Буреш с соавт., 1991), унилатеральным электрошоком (Л.Я. Баллонов с соавт., 1976; В.Ф. Фокин, В.А. Федан, 1978). Однако ни один из перечисленных способов не может быть признан достаточно физиологичным, ибо все они чреватые серьезными изменениями на клеточно-субклеточном уровне. Есть и другие причины, делающие невозможным использование этих методов в хронических опытах. С большой натяжкой можно признать физиологичными и большинство способов электрической активации полушарий с целью формирования доминанты (Р.А. Павлыгина, Р.А. Позднякова, 1960; Л.С. Гречушникова, 1974; Р.А. Павлыгина с соавт., 1980).

В свое время И.М. Сеченов, характеризуя афферентацию от внутренних органов, ввел в научный обиход термин “темные ощущения”. В отсутствие патологических изменений в органах и тканях такая афферентация (а ее существование неоспоримо доказано методом нейрографии) неощутима и субъективно никаким образом не воспринимается.

Единственно доступным и корректным искусственным аналогом такой афферентации, по крайней мере, в плане отсутствия субъективного восприятия, является субсенсорная, т.е. значительно ниже порога чувствительности, электротоковая стимуляция (В.С. Русинов, 1969). Мы предполагали, что подобная стимуляция, наносимая унилатерально, способна изменить межполушарные отношения, не вызывая при этом нежелательных структурных изменений в ткани мозга. Для этого проводили тщательный подбор параметров стимуляции, эффект которой подтверждался четкими признаками трансформации ФМА. Был использован разработанный А.П. Чуприковым и успешно используемый для лечения нервно-психических заболеваний метод субсенсорного унилатерального транскутанного воздействия постоянным током и постоянным пульсирующим током (А.П. Чуприков с соавт. 1987, 1994). Нами совместно этот метод был адаптирован для модуляции латерального поведения у крыс (А.В. Черноситов, А.П. Чуприков, 1983).

Электростимуляцию осуществляли посредством стимулятора ЭСУ-2 у фиксированных на животе бодрствующих животных с помощью стальных игольчатых электродов, вводимых под кожу нижней трети дорсальной поверхности передних конечностей. Межэлектродное расстояние 6-10 мм. Длительность импульсов 1-2 мс, частота следования 20 в секунду, форма импульсов - прямоугольная, длительность непрерывного раздражения 30 мин. Величину импульсов индивидуально подбирали так, чтобы она составляла не более половины пороговой, вызывающей локальную двигательную реакцию.

Ультроструктурный анализ тканей сенсомоторной коры и гипоталамуса стимулированных животных, проведенный на электронном микроскопе Jem 100 (Япония) показал отсутствие заметных изменений со стороны нейронного, глиального и сосудистого аппарата.

Дополнительные исследования показали, что в сенсомоторной коре и медиальном гипоталамусе полушария, контрлатерального стимулированной конечности в первые 5 минут стимуляции возникает десинхронизация энцефаллограммы, которая на 6-7 минуте сменяется низкоамплитудной медленноволновой (3-6 Гц) активностью. В это же время десинхронизация нарастает в ЭЭГ противоположного полушария (А.В. Черноситов, Е.Г. Савченко, 1980).

Сопоставляя эти данные с реакцией медиального гипоталамуса на короткие прямоугольные импульсы постоянного тока, подаваемые на кожу контрлатеральной передней конечности, которая у 70 % нейронов выражалась в тормозно-возбудимом типе импульсного ответа (А.В. Черноситов, Ле Тху

Льен, 1987), мы пришли к заключению, что длительная субсенсорная односторонняя стимуляция приводит к функциональному торможению корковых и подкорковых структур “адресного” полушария.

Учитывая возможность появления различий в эффектах стимуляции, связанных с полом животных, исследование проводили на группе самцов и группе самок по 25 особей в каждой. Как явствует из уже описанных экспериментов, пониженная устойчивость к экстремальным воздействиям сочетается с низкими значениями ЛПП и высокой судорожной готовностью. Исходя из этого, в указанные группы были включены преимущественно амбилатеральные особи, у которых количественное соотношение лево- и правосторонних побегов не превышало 1:1,3. Поскольку наибольшая устойчивость к экстремальным воздействиям коррелировала с синистральностью ЛПП, стимуляцией необходимо было обеспечить левостороннюю направленность моторно-ориентированной асимметрии. В реализации этой задачи мы опирались на результаты предварительных исследований, которые свидетельствовали о том, что стимуляция левой конечности у амбилатеральных крыс резко увеличивает количество побегов влево (рис. 6).

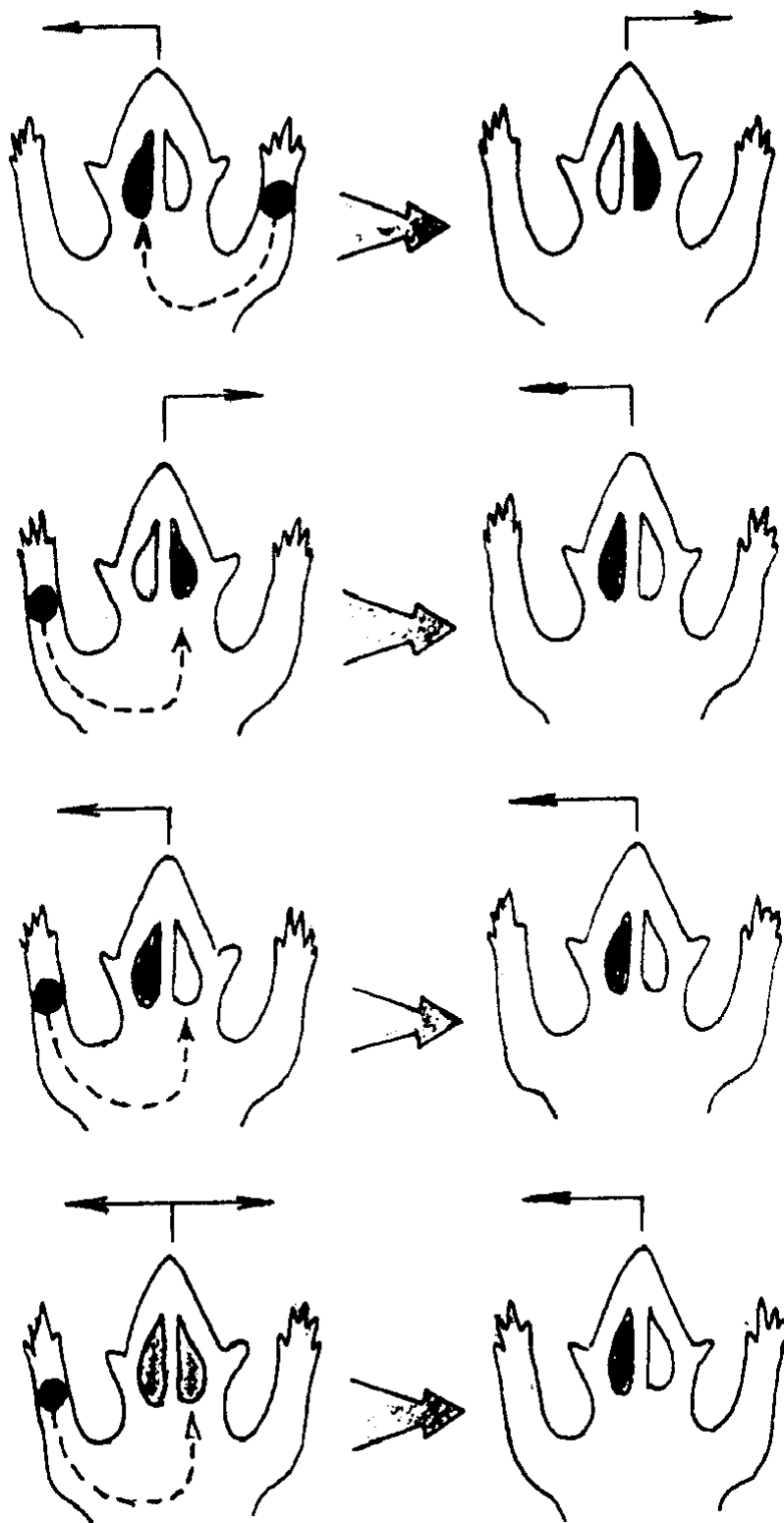


Рис. 6 Эффекты унилатеральной субсенсорной электростимуляции .

Горизонтальные стрелки отражают преимущественную направленность побегов до (левая часть рисунка) и после (правая часть рисунка) стимуляции.

Зона стимуляции на конечности отмечена темным кружком. Темным цветом отмечены полушария, доминирующие в фоне и после стимуляции.

В качестве экстремального воздействия использовали механическую травму. Методики тестирования и последовательность эксперимента были аналогичны предыдущим сериям.

Полученные данные (рис. 7; рис. 8) свидетельствуют о высокой, особенно у самцов, воспроизводимости метода, позволяющего нивелировать фоновую амбидекстральность и закономерно смещать ЛПП в синистральном направлении при стимуляции левой конечности. В отличие от ипризида, эффект которого заключается, скорее всего, в усилении исходной асимметрии независимо от ее направленности, унилатеральная субсенсорная стимуляция обладает строго направленным влиянием на межполушарные отношения.

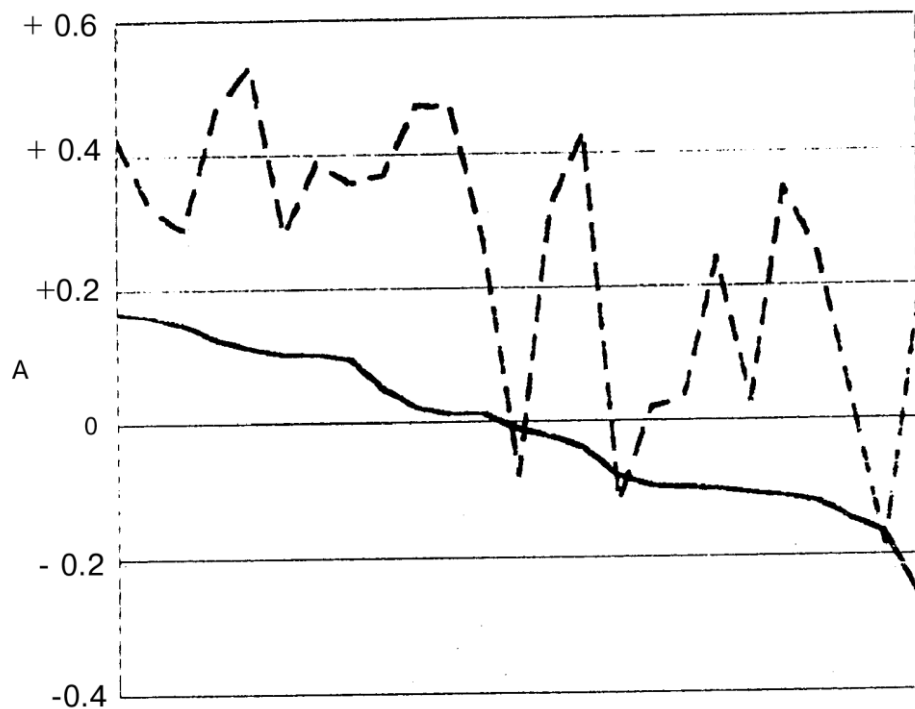


Рис. 7 Зависимость летальности от латерального профиля побегок и судорожной готовности у самок на фоне предварительной унилатеральной субсенсорной электростимуляции. Травматический шок. Пунктирная линия на графике А - ЛПП после стимуляции; В - судорожная готовность после стимуляции.

Остальные обозначения те же, что на рис.3.

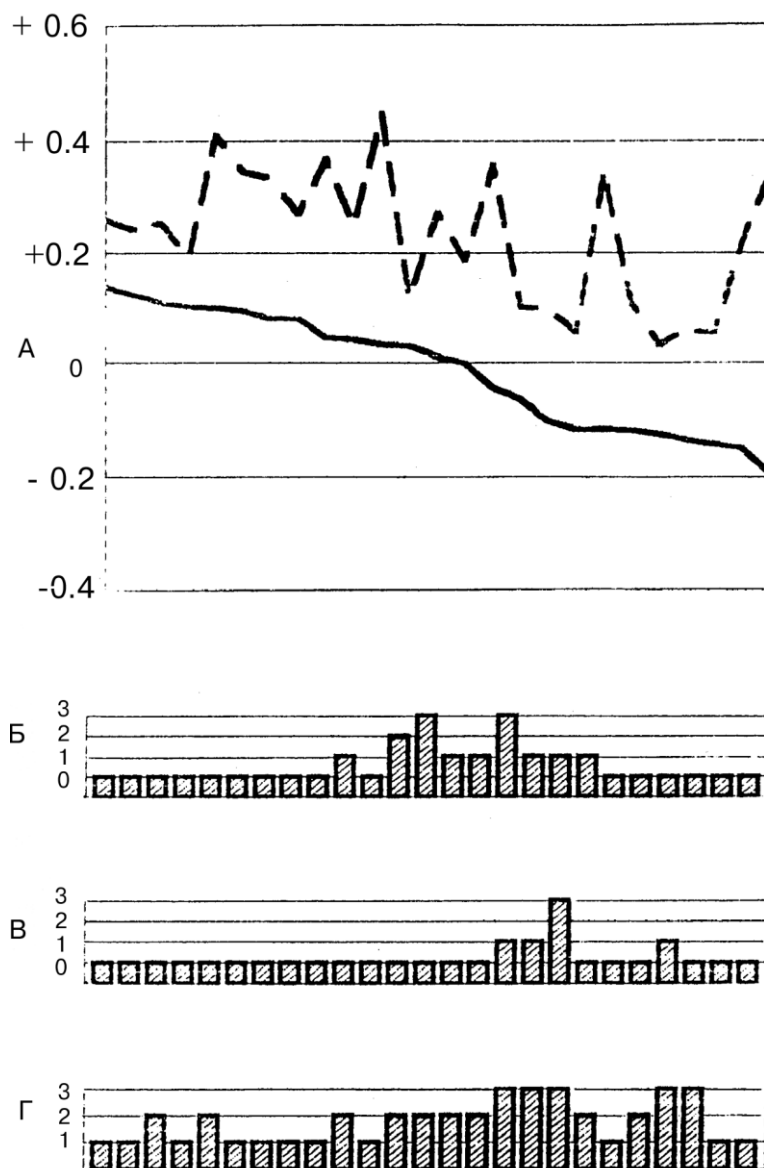


Рис. 8 Зависимость летальности от латерального профиля побегов и судорожной готовности у самцов на фоне предварительной унилатеральной субсенсорной электростимуляции.

Остальные обозначения те же, что на рис.3, рис.7.

Этот эффект более выражен у самцов, как с синистральным, так и с декстральным типом ЛПП. В то же время у самок с декстральным типом ЛПП стимуляция левой конечности не вызывает закономерной синистризации побегов, а в ряде случаев еще больше смещает ЛПП вправо, что коррелирует с отсутствием заметного снижения СГ, а иногда и с ее повышением по сравнению с фоном. Что касается летальности, то здесь, как в предыдущей серии с ипразидом, заметно уменьшается количество случаев срочной и отсроченной гибели, связанное, как это видно из графиков, с усилением синистральности ЛПП и снижением уровня судорожной готовности.

С помощью субсенсорной электростимуляции удавалось не только усиливать, но и ослаблять моторно-ориентационную асимметрию, моделируя у крыс поведенческую амбилатеральность. Такой эффект можно было достигнуть стимуляцией конечности, контралатеральной стороне преимущественной направленности побегов. Однако, более эффективной в этом плане оказалась попеременная стимуляция обеих конечностей, когда за 30 минутный сеанс на каждую конечность воздействовали 3 раза по 5 минут. Такая, по терминологии А.П.Чуприкова, “раскачка” полушарий приводила к нивелированию имевшейся в фоне моторно-ориентационной асимметрии, крыса становилась амбилатеральной.

11 самок спустя 24 часа после такого рода стимуляции были подвергнуты механической травме. Срочная, в течение первого часа, гибель наступала у 6 крыс, отсроченная, в течение последующих 7 часов - у четырех. Выжила только одна. Подчеркнем, что все животные до стимуляции имели высокие, более 0,3, показатели латерального профиля побегов.

Полученные данные дают веские основания рассматривать синистральность моторно-ориентационной асимметрии как важнейший фактор, а не только как признак повышения НРЗ, особенно в сочетании с низким уровнем СГ, а амбилатеральный и декстральный типы асимметрии в сочетании с повышенной СГ - как фактор ослабляющий НРЗ. Это в равной степени относится и к самцам и к самкам.

Следует еще раз подчеркнуть, что при обоих методах модуляции ФМА (ипразид и унилатеральная субсенсорная электростимуляция) изменения со стороны ЛПП у самок с декстральным или близким к нему типом моторно-ориентационной асимметрии были более вариабельными, а в ряде случаев - противоположными по сравнению с самцами с аналогичным типом ЛПП.

Это дает основание предполагать существование у самок в отличие от самцов какого-то эндогенного и достаточно сильного асимметризирующего влияния на мозг, у одних - контрастирующего синистральный, а у других - декстральный тип моторно-ориентационной асимметрии. Оно, вероятно, и препятствует попыткам искусственной инверсии ФМА у самок с декстральным типом ЛПП.

Какова же природа этого гипотетического фактора? Вполне логично предположить, что его источником является то, что собственно и определяет женский пол особи, т.е. система женской репродукции.

Соотношение стресс и невротизации в структуре неспецифической резистентности в зависимости от латерального фенотипа и гестационных асимметрий

Чаще всего для оценки уровня неспецифической резистентности к острым экстремальным воздействиям используют критерий "гибель-выживание", т. е. - соотношение числа погибших и выживших особей в однородных по каким-либо фенотипическим признакам экспериментальных выборках.

Такой подход вполне правомочен лишь в отношении острых и по своей интенсивности - сублетальных патогенных воздействий. Однако, он гораздо менее эффективен в изучении таких составляющих элементов НРЗ, как стрессреактивность, стрессустойчивость и стрессуязвимость.

Например, известно, что выживаемость и летальность в зависимости от природы экстремального воздействия могут коррелировать как с низким, так и с высоким уровнем стрессреактивности (М.П. Мошкин и др., 1990). Повышение стрессреактивности нередко приводит к так называемому гипердаптозу, т.е. к избыточному ответу компенсаторно-адаптационных механизмов на стрессовое воздействие и неизбежному их перенапряжению (В.М. Дильман, 1987).

В общей гамме последствий стресса приоритет отдавали изучению метаболических, вегетативных и морфологических нарушений, редко обращая внимание на их соотношение с нервно-психическими дисфункциями. Нельзя сказать, что последние не изучали вообще. Скорее - напротив (Х. Лагерлеф, 1970; П. Миллер с соавт., 1973; М. Попай с соавт., 1984). Однако, большинство из них, в частности - невротоподобные расстройства, рассматривали как облигатный вторичный эквивалент стресса, пропорциональный прочим нарушениям и лимитируемый только типом нервной системы.

Проанализировав многочисленные факты о том, что сходные по своей природе, интенсивности и длительности экстремальные воздействия, например - психогенные, вызывают далеко не однозначный патогенный эффект (у одних индивидов - с преобладанием нервно- психических, а у других - вегетативно-

метаболического компонентов) было решено подробно изучить причины этого явления в плане индивидуальных, половых и гестационных особенностей ФМА.

Для этого нами был использован способ Жуве, предложенный в авторском варианте для воспроизведения острого неврозоподобного состояния, а в последующем и для моделирования стресса (А.Н. Панов, Н.Л. Рубинская, 1975; А.Н. Панов, 1983; В.С. Ротенберг с соавт., 1985, 1986; Б.М. Абушев с соавт., 1992). Последовательность эксперимента: 1 этап - тестирование в лабиринте и в открытом поле - 5 суток; 2 этап – выработка условных реакций активного избегания (УРАИ) с параллельным тестированием - 4 суток; 3 этап- экстремальное воздействие в гидрокамере в течении 3 суток, во время которого крыс ежедневно извлекали из гидрокамеры для тестирования в лабиринте. У беременных крыс 1 этап приходился на 8-11, 2 этап - на 12-15, 3 этап -на 16-19 дни гестации. У этих крыс лабиринтное тестирование проводили и до наступления беременности. У выживших крыс после извлечения из гидрокамеры исследовали УРАИ и латеральный профиль побегов, после чего их умерщвляли эфиром и подвергали наряду с погибшими патологоанатомическому исследованию. На части крыс, помимо описанных, проводили нейрохимические и электрофизиологические исследования. УРАИ вырабатывали путем сочетанного предъявления прерывистых звуковых (7 Гц, 2 кГц) и пороговых ноцицептивных стимулов, для чего через пол и стенки экспериментальной камеры пропускали постоянный ток с 4 секундной задержкой к условному раздражителю (УР). Условным раздражителем служил звуковой сигнал (7000 Гц, по 300 мс с интервалом в 200 мс), положительным ответом считали вспрыгивание крысы в ответ на УР на укрепленный в крыше камеры и достигающий пола резиновый шест – безопасную зону. Учитывали и редуцированный эквивалент УРАИ, когда крыса, на предъявление УР лишь передними лапками обнимала шест, а задними продолжала опираться на токопроводящий пол. Уровень ситуационных рефлексов (СР) оценивали процентом опережающих вспрыгиваний к числу УР.

Обучение проводили в одно и то же время суток спустя 2-3 часа после кормления 20-кратным сочетанием условного и безусловного раздражителей.

Наименьший уровень летальности среди самцов и интактных самок, также как и при других экстремальных воздействиях, обнаружен у леводоминантных особей, т.е. тех, латеральный профиль побегов которых был более 0,3 (табл. 1).

В большинстве случаев смерть животных наступала в конце вторых или на третьи сутки пребывания на островках, у некоторых - в течении 1-3 суток после извлечения из гидрокамеры. Гибель беременных крыс отмечали лишь на фоне выраженной абсолютной амбилатерализации побегов, на фоне общего снижения двигательной активности.

Таблица 1

Летальность животных в зависимости от типа ФМА.

Группы	Леводоминантные			Праводоминантные			Амбилатеральность			% погиб
	п	погибли	В % к п	Н	погибли	В % к п	п	Погибли	В % к п	
Интактные самки N-216	112	33	29,5	77	33	42,9	27	12	44,4	38,9
Самцы N-97	55	11	20,0	33	11	33,3	9	5	55,5	36,3
Беременные самки N-14	-	-	-	-	-	-	14	2	14,3	14,3

Такая поведенческая амбилатерализация может быть обусловлена как общим снижением двигательной и исследовательской активности у беременных крыс, так и нивелированием функциональной асимметрии матки в тех случаях, когда количество эмбрионов в маточных рогах одинаково или разница малозначительна, например 5:6 или 6:7. Можно предполагать, что в подобных случаях с правых и левых маточно-плацентарных комплексов в мозг поступают примерно равные по своей интенсивности афферентные сигналы.

Однако, обнаруживаемая у беременных крыс амбилатерализация побегок не подкреплялась нейрохимическими и электрофизиологическими признаками симметризации полушарий.

По-видимому, подобная, манифестирующаяся лишь поведенчески, тенденция к симметризации мозговых функций, не затрагивает базальных основ исходной ФМА и не только не сопровождается снижением резистентности, но, напротив, согласуется с ее повышением.

Параллельно с этим у беременных крыс отмечено повышение в среднем на 25 % порога безусловного раздражителя, что совпадает с данными других авторов и представляет интерес в плане сопоставления с обнаруженной гестационной активацией центральных опиоидных механизмов (S.A. Baron, A.R. Gintzier, 1987).

У части выживших животных выявлено более или менее выраженное ослабление УРАИ, что свидетельствует о невротоподобных нарушениях ВНД.

Вместе с тем у большинства из них не обнаружено заметных изменений пищевого поведения, вегетативных и трофических расстройств, а самое главное, - случаев отсроченной гибели. У другой части крыс, напротив, на первый план выступали афагия, адипсия, кровавые поносы и рвоты, исчезновение ритуализированных видовых стереотипий, коррелировавшие с обнаруженными при вскрытии кровоизлияниями в легкие, желудок и кишечник, гипертрофией надпочечников, что однозначно расценивается как вегетоморфологический симптомокомплекс острого стресса (В.С. Генес, М.Г. Шенберг, 1984; Н. Selye, 1950, 1956). Весьма неожиданным оказалось сохранение УРАИ у большинства животных с таким симптомокомплексом на достаточно высоком уровне одновременно с некоторым уменьшением порогов безусловного раздражителя. У отдельных крыс процент правильных ответов даже превышал фоновый уровень. Соответственно, в двумерной шкале стрессорных и невротоподобных нарушений произошла диссоциация выборки интактных самок и самцов. Одна подгруппа объединила крыс с выраженными вегетоморфологическими признаками острого стресса, другая включала животных с отсутствием таковых, но с заметными нарушениями условно-рефлекторной деятельности. Примерно 20% крыс занимали промежуточное положение: у них, наряду с умеренными вегетоморфологическими, обнаруживали и слабовыраженные невротоподобные нарушения.

Таким образом, выборка разделилась на три основные группы. Животные 1 группы погибали в процессе самого воздействия, а изменения их внутренних органов соответствовали классической триаде Селье; 2 группа, стрессируемые крысы - характеризовалась аналогичными морфологическими и типичными для острого стресса вегетативными нарушениями и отсроченной гибелью отдельных особей; 3 группа - стрессоустойчивые, но невротизируемые крысы, у которых постэкстремальные изменения ограничивались транзиторными нарушениями ВНД (с помощью 2-3 кратного подкрепления удавалось восстанавливать УРАИ до фонового уровня). При этом пороги безусловного раздражения у одних особей увеличивались, у других, напротив, снижались. Исход экстремального состояния у таких животных можно оценивать как наиболее благоприятный.

По исходу ЭС, т.е. по показателю «выживание - гибель», крыс 1-ой группы условно можно отнести к наиболее низкорезистентным, крыс 2-ой группы - к низкорезистентным, а крыс 3-ей группы - к высокорезистентным.

Большинство беременных крыс также можно отнести к высокорезистентным, ибо у всех выживших (86 %), обнаруживали лишь транзиторное снижение УРАИ. Результаты дополнительных исследований показали, что сама по себе выработка УРАИ не вызывала заметных отклонений ни в течении, ни в исходах беременности, а у интактных самок и самцов было отмечено лишь кратковременное изменение характера моторно-ориентационной асимметрии.

Разумеется, что бинарный критерий НРЗ «гибель-выживание» применим при гестации лишь по отношению к матери, но никак не к плодам. Так из 12

выживших и не получивших заметных вегетоморфологических изменений беременных самок, на фоне экстремального воздействия у 3 отмечали преждевременные роды, а у большинства - увеличение их продолжительности, значительное количество мертворожденных или быстро погибающих плодов, каннибализм. Все это имело место, несмотря на то, что с началом родов крыс извлекали из гидрокамеры и помещали в привычные условия.

Что же касается интактных самок и самцов: среди относящихся ко 2-ой группе, т.е. стрессуязвимых особей, основную долю составляют амбилатеральные и праводоминантные; в 3-ей группе превалируют леводоминантные, а среди погибших (1-ая группа) абсолютное первенство за амбилатеральными.

Для крыс 1 группы (погибших) характерна относительно слабая вырабатываемость УРАИ - не более 50% правильных ответов, для стрессируемых невротозустойчивых крыс 2 группы она была, напротив, высокой - до 80%, в 3 группе, у стрессоустойчивых, но невротозустойчивых крыс она составляла в среднем 70%.

Обнаруженные различия в обучаемости крыс 2 и 3 групп весьма сходны с данными Е.А. Громовой (1984). Нужно отметить и относительно более низкий уровень ситуационных рефлексов у самцов и интактных самок 1 группы и беременных по сравнению с крысами 2 и 3 групп. Наиболее низкая способность к выработке УРАИ отмечена у беременных крыс. К концу обучения она не превышала в среднем 18 процентов правильных ответов.

Разделение крыс, перенесших экстремальное воздействие, на 2 группы, в одну из которых объединены стрессуязвимые и, в тоже время, невротозустойчивые, а в другую - стрессоустойчивые, но невротозустойчивые особи, вносит определенную коррекцию в традиционные представления об этиопатогенетической связи стресса и невротозоподобных нарушений (М. Porrai et al, 1980). Эти два патологических явления скорее находятся в диалектическом противоречии (В.Б. Захаржевский, 1984). Полученные данные говорят то, что чем более невротозустойчива особь, тем более стрессоустойчивой она оказывается и наоборот. Этот феномен трудно объяснить наличием разных порогов устойчивости ЦНС к экстремальному воздействию, где существование высокого порога ограничивает эффект экстремального воздействия умеренными нарушениями ВНД. Как в таком случае трактовать отсутствие заметных нарушений ВНД у крыс с выраженными вегетоморфологическими признаками стресса и отсутствие стрессорных вегетоморфологических изменений у крыс с признаками "постэкстремального" невроза. Учитывая данные о том, что на фоне невроза происходит снижение висцеральной чувствительности (Г.С. Беляева, 1992) логичнее предположить, что невротозоподобные изменения ВНД манифестируют такую внутрицентральную перестройку, которая в принципе препятствует развитию стрессорных нарушений в органах и системах, а способностью такого рода аварийной перестройки ЦНС обладают особи с определенной совокупностью индивидуальных отличий, которая, согласно полученным данным, включает леводоминантный тип ФМА, "среднюю"

степень обучаемости, относительно низкий уровень ориентировочно-поисковой активности и защитных реакций (табл. 4). Такая совокупность качеств усиливает результирующий вектор НРЗ.

По данным В.С. Ротенберга (1985) крысы с выраженной поисковой активностью отвечают преимущественно оборонительными реакциями на стрессорные воздействия и характеризуются резистентностью к экстремальным факторам. Однако, согласно нашим наблюдениям, совпадающим с данными, полученными на крысах линии Август (Е.А. Юматов с соавт., 1987), у погибших (1 группа) и стрессируемых (2 группа) животных фоновая ориентировочно-поисковая активность и количество активных спрыгиваний с островков, которые можно расценивать как одну из форм оборонительных реакций, выше, чем у крыс 3 группы (невротизируемых). При этом число пассивных падений, отражающих моменты наступления ПС, у животных 1-2 групп меньше, нежели в 3- группе. Это подтверждает концепцию о том, что ресинтез катехоламинов, РНК и белка, восполняющий дефицит названных веществ в мозге, инициируется активной поисковой деятельностью, а при ослаблении таковой - компенсаторным увеличением количества и длительности фаз ПС (В.С. Ротенберг, 1985).

Соответствующим образом можно интерпретировать данные по беременным крысам. Сопутствующее беременности общее снижение поведенческой активности и, в частности – оборонительных реакций в гидрокамере, коррелирует со снижением условнорефлекторных показателей, как в фоне, так и экстремальном состоянии, а самое главное - с высокой выживаемостью крыс в экстремальных условиях.

По-видимому, биологическая направленность этих изменений состоит в том, чтобы при истощении компенсаторных возможностей системы "мать-плод" облегчить ее досрочное разрушение и обеспечить, таким образом, относительно благоприятный выход из экстремального состояния для матери, даже ценой трагедии плодов (E.G. Rohner, J.L. Werboff, 1979).

Что касается стрессируемых и в том числе погибших крыс (1-2 группа), то анализ их поведения в гидрокамере заставляет внести еще одну поправку в традиционную, и основанную только на конечном исходе экстремального состояния, оценку уровня их НРЗ. Здесь уместно вспомнить притчу о двух лягушках, попавших в банку со сметаной. Одна, смирившись со своей участью, перестает прыгать и захлебывается. Вторая же прыгает до тех пор, пока не сбивает сметану в масло и, создав надежную опору, выпрыгивает из крынки. Прекрасная, хотя и явно социализированная иллюстрация индивидуальных особенностей ЦНС, определяющих поведение в экстремальной ситуации и, в конечном счете, выживаемость особей. Но может ли в данном случае выживаемость и летальность служить единственными критериями уровня НР. Думается - нет. Как уже отмечалось, выраженность защитных реакций в гидрокамере прямо коррелирует с высокой летальностью. Совершая многочисленные прыжки, животные неизбежно увеличивают объем физической нагрузки, а их попытки выбраться из камеры, в отличие от крынки, заведомо

обречены на неудачу. Весьма сходное поведение в неразрешимой конфликтной ситуации обнаружено на кошках (Н.В. Петряевская, К.А. Нестерович, 1975). По Л.В. Крушинскому (1993) животным со слабым типом нервной системы в экстремальной ситуации свойственны пассивно-оборонительные реакции, а с сильным типом - исследовательские и поисковые формы защитного поведения. Как видно, низкая поведенческая активность на островках становится фактором, минимизирующим энергетические затраты и ограничивающим некоторые компоненты экстремального воздействия.

Резистентность к экстремальным воздействиям, тем более таким, которые включают несколько разнородных повреждающих факторов, зависит, как явствует из полученных результатов, от того или иного сочетания фоновых характеристик ЦНС, определяющих в экстремальной ситуации направленность и выраженность компенсаторных реакций, в т.ч. - их поведенческих эквивалентов. В этом плане организм как бы выбирает форму поведения, адекватную своим потенциальным возможностям. Однако, в неразрешимых конфликтных ситуациях, неизбежных для большинства экспериментальных моделей такого рода, сила нервных процессов и определяемый ею высокий уровень защитных поведенческих реакций не только не становится гарантом выживаемости, но, напротив, увеличивает вероятность летального исхода. Как видно, рассмотрение НРЗ через призму показателя "гибель-выживание" правомочно лишь с учетом разрешимости конфликтной ситуации, заложенной в условия конкретной экспериментальной модели.

Вероятность возникновения постэкстремальных стрессорных нарушений и связанная с ним летальность находятся в обратной зависимости от вероятности развития невротоподобных изменений ВНД.

Таким образом, невротозуязвимость, наравне и совместно с исходной леводоминантностью мозга, средней степенью "обучаемости", относительно слабой выраженностью ориентировочно-поисковой активности и защитных реакций, увеличением количества фаз ПС, можно рассматривать как составную часть центрального механизма антистрессовой защиты. Можно полагать, что функциональные изменения в мозге беременных крыс, ослабление их способности к выработке УРАИ, снижение фоновой ориентировочно-поисковой активности и защитных реакций в экстремальных условиях отражают комплекс центральных механизмов, обеспечивающих по принципу биологической целесообразности ограничение холостых энергозатрат в экстремальных ситуациях.

У крыс с фоновой синистральностью побегов, у которых после 3-х суточного пребывания в гидрокамере, как мы уже говорили, отмечали лишь слабовыраженные вегетоморфологические признаки стресса или вообще отсутствие таковых, регистрировали закономерное снижение абсолютных значений перекисного окисления (Н и СС) в гипоталамусе, стриопаллидуме и крови при сохранении контрольного уровня и фоновой асимметрии этих показателей в левой и правой коре. Несмотря на кратковременное ослабление

выраженности латерального профиля побежек после извлечения из гидрокамеры, его фоновая направленность, тем не менее, сохранялась, что достоверно коррелировало с сохранением фоновой декстральности латерального профиля показателей перекисного окисления в гипоталамусе, стриопаллидуме и коре (рис. 9).

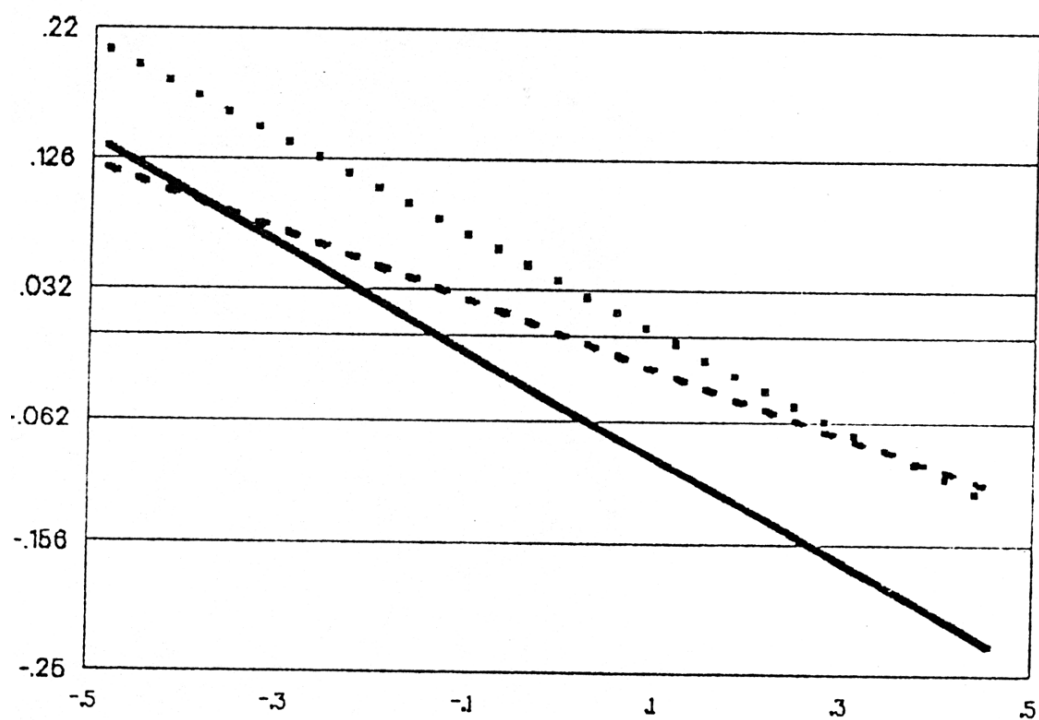
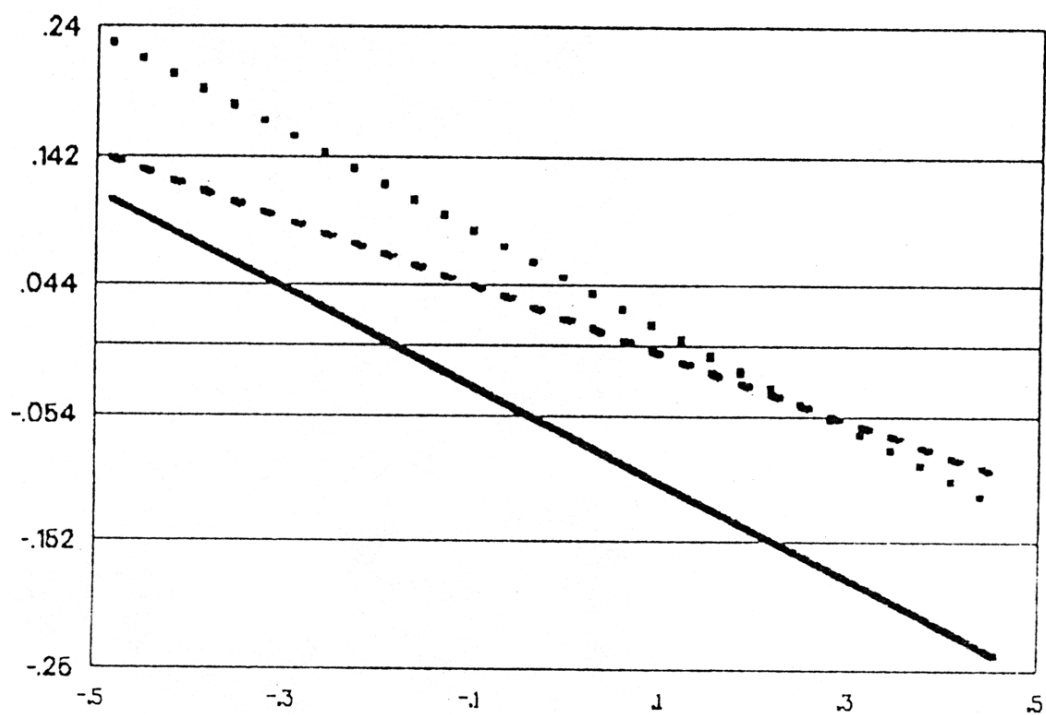


Рис. 9 Зависимость показателей перекисного окисления в структурах мозга от фонового ЛПП у крыс со слабо выраженными признаками стресса после экстремального воздействия. По оси X – значения ЛПП побегов, по оси Y – значения ЛПП мгновенного (верхний фрагмент) и суммарного (нижний фрагмент) свечения ПХЛ. Пунктирная линия – кора, штриховая – гипоталамус, сплошная – стриопалидум.

Иная картина наблюдалась у крыс с выраженными вегетоморфологическими признаками стресса. Большая часть из них имели правый или близкий к нему тип латерального профиля побегов ($KK = 0,605$; $P \leq 0,05$). У них, на фоне сохранения синистральности ЛПП показателей перекисной хемилюминесценции в гипоталамусе и стриопалидуме отмечалась декстрализация этих показателей в коре (рис. 10), т.е. корково-подкорковая диссоциация интенсивности перекисных процессов в обоих полушариях. Близкая к описанной трансформация перекисных процессов в полушариях мозга, правда, без сопоставления с исходным латеральным фенотипом, показана в работе И.П. Левшиной и Н.В. Гуляевой (1991).

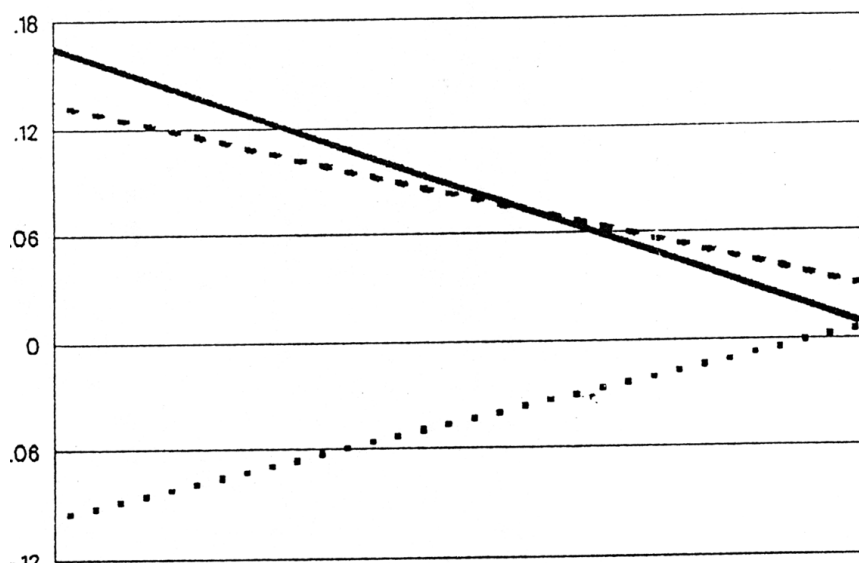
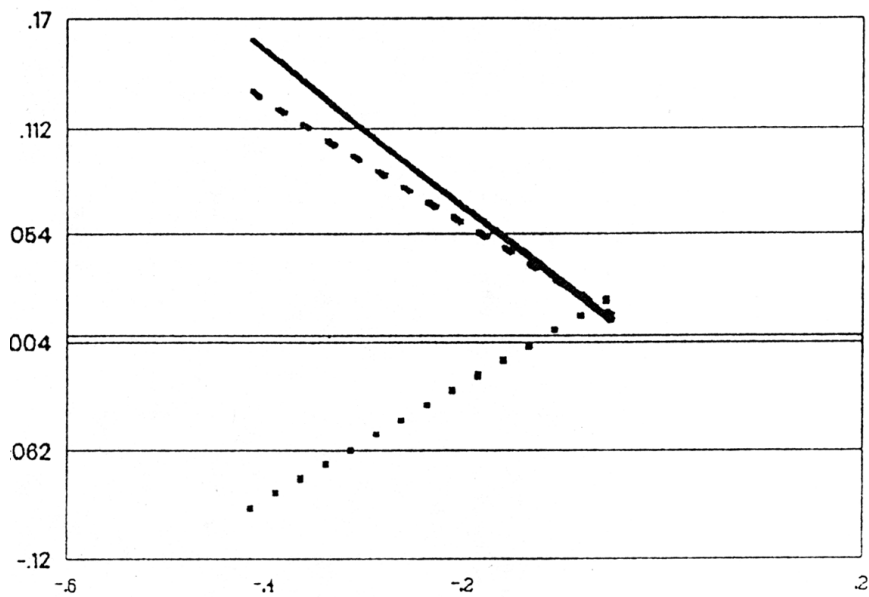


Рис.10 Зависимость латерального профиля показателей перекисного окисления в структурах мозга от фонового ЛПП крыс с выраженными признаками стресса после экстремального воздействия. Остальные обозначения как на рис. 9.

Эти данные сопоставимы с электрофизиологическими критериями выживаемости при острых экстремальных процессах – шоках и гипотермии, где выживанию предшествовало восстановление фоновой биоэлектрической асимметрии полушарий мозга, а летальный исход предварялся стойкой симметризацией спонтанной и вызванной активности.

Практически у всех леводоминантных по мозгу крыс после извлечения из гидрокамеры на фоне весьма слабых вегетоморфологических признаков стресса или отсутствия таковых отмечали относительное увеличение содержания СТ в коре, гипоталамусе и стриопаллидуме правого полушария (рис. 11), что практически не отличало их от интактных левобегущих крыс. В то же время латеральные профили НА, ДОФА и ДА приобретали противоположную направленность.

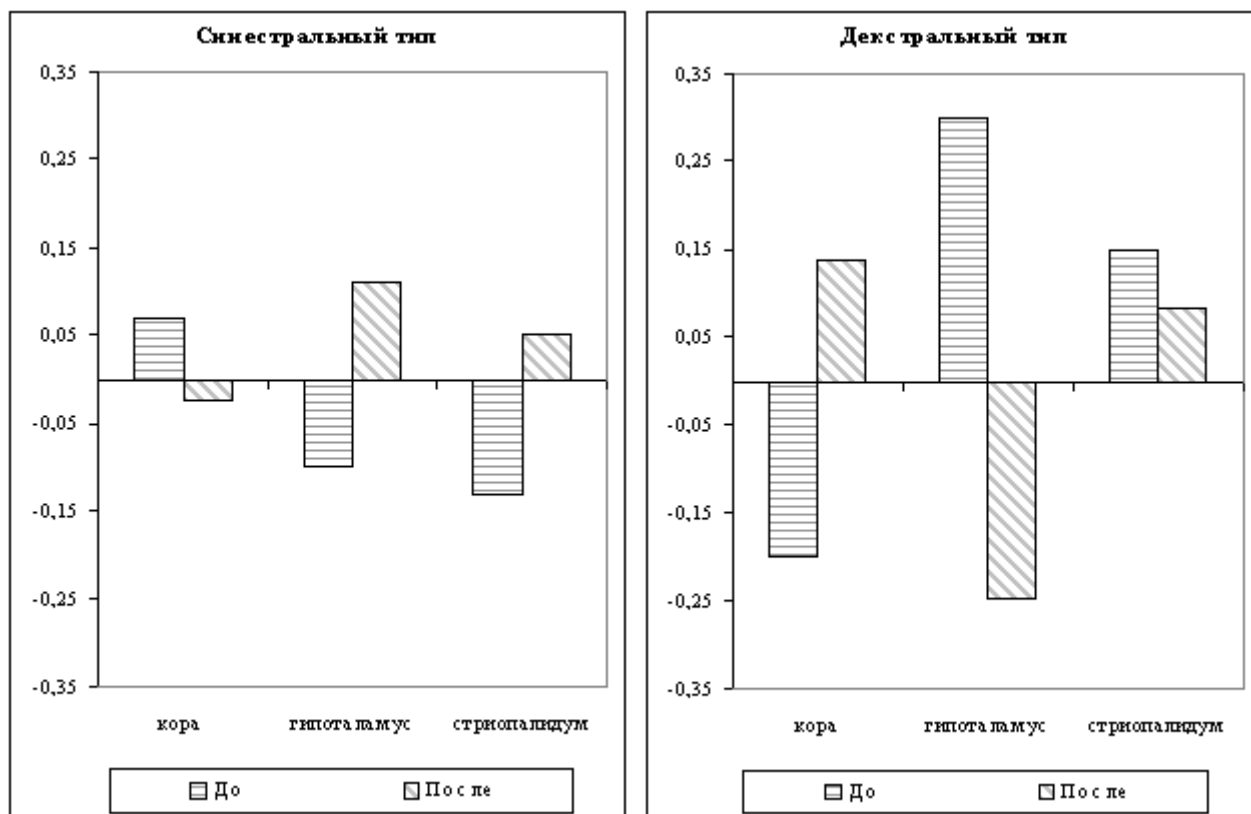


Рис. 11 Усредненные латеральные профили НА с синистральным и декстральным типами моторно-ориентационной асимметрии. В каждой паре столбцов левый отражает содержание НА в фоне, правый - после экстремального воздействия.

Корреляционный анализ, показал, что у крыс, перенесших экстремальное воздействие, имеется достоверная ($P \leq 0,05$) корреляционная связь между латеральным профилем побегов и латеральным профилем серотонина в коре, гипоталамусе и стриопаллидуме: у левобегущих - снижение СТ в структурах левого, а у правобегущих - в структурах правого полушария. Если у интактных животных прослеживалась слабая тенденция обратной зависимости между латеральным профилем серотонина и направленностью ЛП побегов в коре и гипоталамусе, то у перенесших экстремальное воздействие крыс речь идет не о тенденции, а о достоверной обратной корреляционной зависимости между ЛП серотонина и ЛП побегов, причем, по всем структурам, в т.ч. и стриопаллидуму.

Что касается норадреналина, то по сравнению с интактными крысами, картина зеркальная: синистральный тип ЛПП коррелирует с относительным его снижением в коре и повышением в гипоталамусе левого полушария: декстральный тип ЛПП коррелирует с относительным повышением содержания НА в коре и снижением в гипоталамусе левого полушария. Значения КК во всех случаях в пределах достоверности ($P \leq 0,05$). Проведенный корреляционный анализ выявил весьма любопытную особенность "экстремального" мозга. Если в фоне у животных как с левой, так и с правой направленностью латерального поведенческого профиля можно было заметить асимметрию лишь по отдельным компонентам катехоламинового ряда и, к тому же, не во всех отделах мозга, то экстремальное состояние у высокорезистентных крыс существенным образом контрастирует моноаминовую асимметрию полушарий.

Сопоставление нейрохимических данных с результатами электрофизиологических исследований выявило определенные параллели.

Как уже говорилось, у крыс, находящихся на островках в гидрокамере, проводили энцефалографический мониторинг с целью идентификации моментов перехода медленноволнового сна в ПС и регистрацию УВП. Характерная для ПС быстроволновая активация энцефаллограммы после падения с островка и пробуждения сменяется выраженным высокоамплитудным тэта-ритмом, т.е. ритмом напряжения. Что касается УВП, то по сравнению с их межполушарной асимметрией в фоне, характерной для животных с левым или правым типом моторно-ориентационной асимметрии, на 2-е сутки пребывания на островках отмечалась межполушарная симметризация по всем компонентам вызванного ответа на фоне значительного снижения их амплитуд (рис. 12).

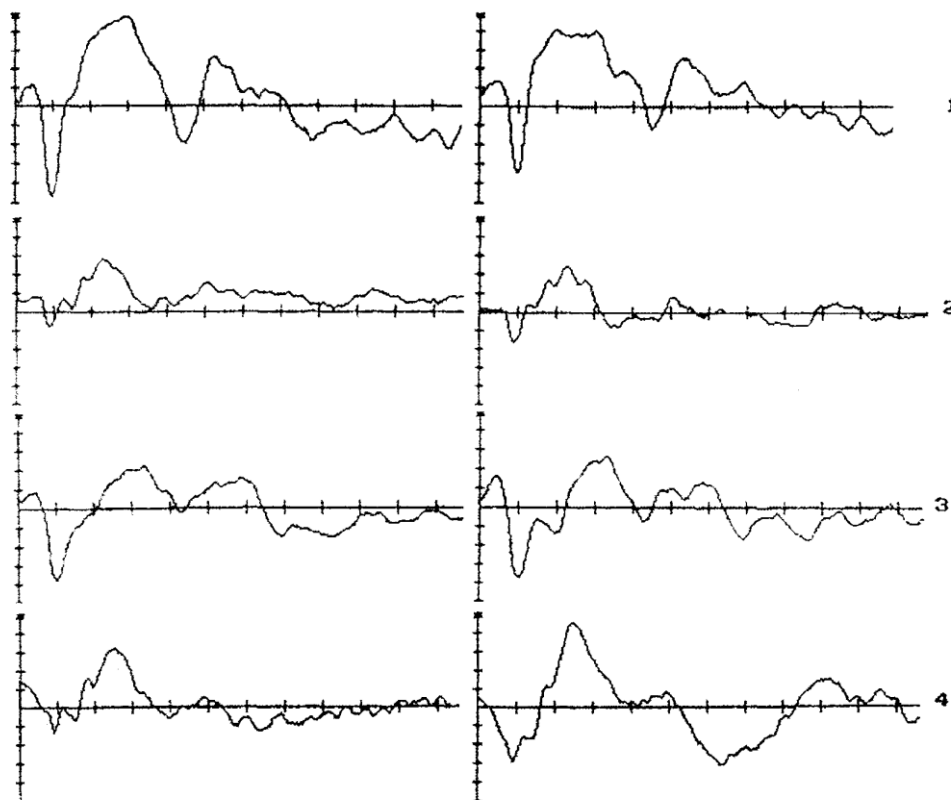


Рис. 12 Трансформация УВП у крысы с декстральным типом ЛПП в динамике экстремального состояния.

1 - фон; 2- 2сутки; 3 - 3 сутки; 4 - спустя час после экстремального воздействия. Слева - левое полушарие, справа - правое полушарие.(биполярное отведение).

Усреднение по 40 вспышкам. У - 10 мкв/дел.

После извлечения из гидрокамеры вновь регистрируется асимметрия УВП, однако, полностью инверсированная по сравнению с фоном. Постэкстремальная биоэлектрическая инверсия ФМА подкреплялась аналогичной направленности изменением латерального профиля норадреналина по всем исследованным отдеам мозга (Рис. 11).

Несколько иную картину УВП в динамике экстремального воздействия по Жуже наблюдали у беременных крыс.

На 15-16 день беременности, после регистрации УВП и латерального профиля побежек, крыс помещали в гидрокамеру на островки. Уже в конце первых – начале вторых суток эксперимента (т.е. – на 16-18 день беременности) у некоторых крыс начались преждевременные роды. Сразу после этого проводили регистрацию УВП. Во время родов каждого плода обнаруживалась резкая, вплоть до отсутствия ранних компонентов УВП, депрессия вызванной

активности, сменяющаяся в промежутках между родами высокоамплитудными позитивно-негативными колебаниями с длительностью периода в 200-250мс (соответствует тета-ритму ЭЭГ).

Подчеркнем, что такой характер электрогенеза наблюдался только на фоне преждевременных родов, почти всегда сопровождавшихся мертворождением и каннибализмом прежде всего у тех крыс, у которых в результате беременности происходила инверсия догестационной асимметрии мозга.

Такая инверсия, подтверждаемая электрофизиологическими и поведенческими показателями, возникает при таком количественном распределении плодов в рогах матки, которое пространственно не соответствует исходной направленности ФМА. Например, когда число их было значительно больше в левом роге у исходного леводоминантной по мозгу крысы.

Те крысы, у которых численное соотношение плодов в рогах матки соответствовало направленности ФМА, как правило, донашивали беременность до положенного 21-22 дневного срока, несмотря на 3-х суточное экстремальное воздействие. У них после извлечения из гидрокамеры (т.е. на 19-20 день гестации) обнаруживали амплитудную симметризацию основных компонентов УВП, сопоставимую с таковой при травматическом, формалиновом шоке и гипотермии с последующим восстановлением догестационной ФМА и сохранением КА асимметрии мозга.

Таким образом, на модели экстремального состояния по Жуве удалось выявить патогенетические особенности внутрицентральных отношений, которые при других экстремальных состояниях обнаружить не представлялось возможным. Это, прежде всего, касается показателей ПХЛ и КА мозга. По сравнению с интактными крысами, у которых в катехоламиновой асимметрии полушарий прослеживалась норадреналиновая диссоциация, т.е. противоположная направленность латерального профиля НА между корой и гипоталамусом с одной стороны, и стриопаллидумом - с другой (т.е. подкорковые структуры каждого полушария были в этом смысле с интегрированы), у перенесших экстремальное воздействие низкорезистентных крыс обнаруживалась вертикальная диссоциация по всему ряду катехоламинов и серотонину как между корой, гипоталамусом и стриопаллидумом, так и между гипоталамусом и стриопаллидумом (рис. 13). Аналогичная диссоциация между КА и серотонином прослеживается и в динамике висцерального стресса (В.С. Райцес, С.В. Кравец, 1984).

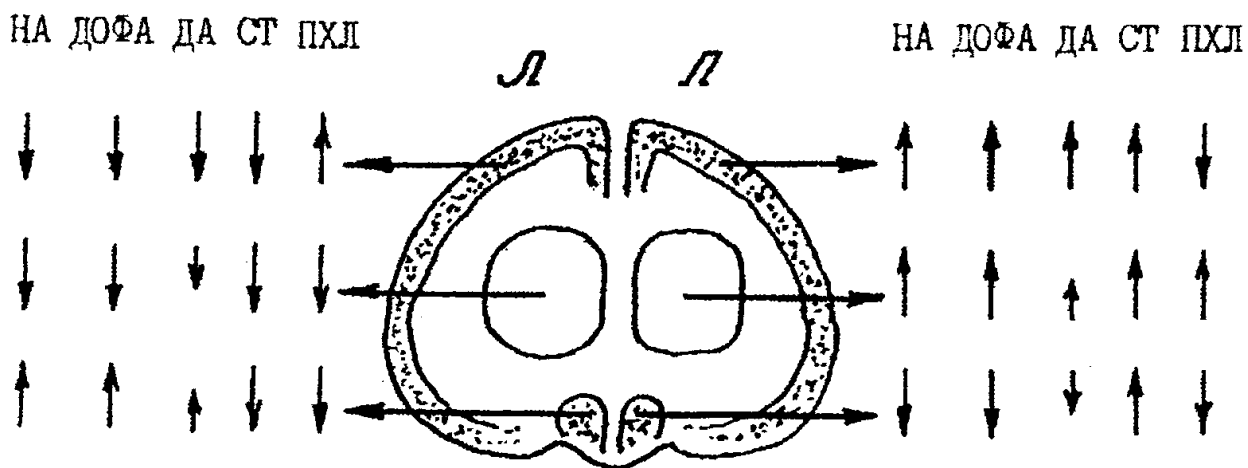


Рис. 13 Внутри и межполушарное соотношение содержания КА, СТ и показателей ПХЛ в коре, стриопаллидуме и гипоталамусе у стрессуязвимых крыс, перенесших экстремальное воздействие. Направленность стрелок показывает достоверное увеличение или уменьшение ($p \leq 0,05$) по сравнению с контрлатеральным полушарием.

Такая корково-подкорковая (вертикальная) и неоднородная для разных структур мозга межполушарная (горизонтальная) дезинтеграция катехоламиновых и оксидантных механизмов на фоне общего снижения содержания катехоламинов и увеличения интенсивности перекисных процессов, является важным звеном патогенеза и в значительной мере определяет высокую стрессуязвимость особей.

Литература

1. Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма. //Наследственность и развитие.- М., 1974. - С. 54- 55.
2. Баллонов Л.Я., Деглин В.Л., Кауфман Д.А., Николаенко Н.Н., Трауготт Н.Н. Функциональная специализация и особенности нервной организации доминантного и недоминантного полушарий. //Функциональная асимметрия и адаптация человека.- М., 1976.- С. 22.
3. Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных.- Л.: Наука, 1985.- 295с.
4. Бианки В.Л. Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных. //Журн. высш. нерв. деят., 1979, т.29, вып. 2.- С.295-304.
5. Брагин Е.О. Нейрохимические механизмы регуляции болевой чувствительности.- М.: изд-во МГУ, 1991.- 248 с.

6. *Вартанян Г.А., Клементьев Б.И.* Химическая симметрия и асимметрия мозга.- Л.: Наука, 1991.- 150 с.
7. *Глумов Г.М.* К механизму двигательной асимметрии. //Проблемы нейрокибернетики. Механизмы функциональной межполушарной асимметрии мозга.- Элиста: изд. Калм. ун-та, 1985.- С.79-89.
8. *Гриндель О.М.* Оптимальный уровень когерентности ЭЭГ и его значение в оценке функционального состояния мозга человека. //Журн. высш. нерв. деят., 1980, т.30, вып.1.- С. 62-70.
9. *Дильман В.М.* Четыре модели медицины.- Л.: Медицина, 1987.- 311 с.
10. *Захаров В.Ф.* Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях. //Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – М., 1979. – 19 с.
11. *Книпст И.Н.* Межполушарная асимметрия пространственно-временной организации потенциалов мозга кролика. //Журн. высш. нерв. деят., 1991, т.41, № 6.- С. 1204-1210.
12. *Коган А.Б.* Основы физиологии высшей нервной деятельности.- М.: Высшая школа, 1988.- 368 с .
13. *Косицкий Г.И., Смирнов В.М.* Нервная система и "стресс".- М.: Наука, 1970.- 205с.
14. *Крушинский Л.В.* Проблемы поведения животных: Изобр. труды. -М.: Наука, 1993.- 320 с.
15. *Кураев Г.А. Орлов В.И.* Клинико–нейрофизиологические аспекты межполушарной асимметрии мозга. – Ростов н/Д, 1989. – 57 с.
16. *Кураев Г.А.* Функциональная асимметрия коры мозга и обучение.- Ростов-на-Дону: изд-во РГУ, 1982.- 158 с.
17. *Луценко В.К., Карганов М.Ю.* Биохимическая асимметрия мозга. //Нейрохимия, 1985, т.4.- С. 197-213.
18. *Мосидзе В.М., Рижинашвили Р.С., Самадшвили З.В., Турашвили Р.И.* Функциональная асимметрия мозга.- Тбилиси: Мецниере, 1977.- 118с.
19. *Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евенков В.И.* Стрессреактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности млекопитающих. //Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса.- Новосибирск: Наука, 1990.- С. 171-180.
20. *Науменко Е.В.* Длительные нарушения моноаминовых систем головного мозга, вызванные действием вредных факторов внешней среды в раннем онтогенезе. //Нейрохимия, 1988, т. 7, № 2.- С. 288-302.
21. *Павлыгина Р.А., Хори Я., Маликова А.К.* Спектральнокорреляционный анализ электрической активности неокортекса кролика при создании доминантной позы в хронических условиях. //Журн. высш. нерв. деят., 1980, т. 30, вып. 1.- С. 113-122.
22. *Панов А.Н.* Проблема метаболической адаптации нейронов ряда структур головного мозга крыс к длительному лишению парадоксальной фазы сна. //Теоретические вопросы строения и

- деятельности мозга.- И-т мозга ВНЦПЗ АМН СССР. (Сб. научн. трудов).- М., 1983, вып. 12.- С. 162-165.
23. *Панов А.Н., Рубинская Н.Л.* Лишение парадоксальной фазы сна у крыс как стрессорный фактор. //Физиол. журн. СССР, 1975, т.61, № 12.- С.1793-1797.
24. *Попай М., Гехт К., Хильзе М., Марейро-Акино А., Пише Л., Вахтель Е., Эме П.* Значение асимметричного распределения норадреналина в мозге и надпочечниках для развития экспериментального невроза. //Исследование механизмов нервной деятельности.- М.: Наука, 1984.- С.280-283.
25. *Порошенко А.Б.* Нейрофизиологический анализ природы и свойств асимметрии женской репродукции. //Дисс..канд.биол.наук.- Ростов-на-Дону, 1985, 285 с.
26. *Рахимов Р.Н., Рахимова Н.Н., Хакман П.Ю., Ряндур А.В.* Асимметрия фонда свободных аминокислот в некоторых участках мозга крыс. //Бюл. exper. биол. и мед., 1989, № 6.- С.676-678.
27. *Ротенберг В.С., Ковальзон В.М., Цибульский В.Л.* Парадоксальный сон - защита от стресса. //Наука в СССР, 1986, № 2.- С. 45-51.
28. *Русинов В.С.* Электрофизиологические исследования корковой доминанты. //Функциональное значение электрических процессов головного мозга.- М.:Наука, 1977.- С.363-372.
29. *Русинова Е.В.* Влияние "животного гипноза" на двигательную доминанту, созданную действием постоянного тока на кору левого полушария. //Журн. высш. нерв. деят., 1997, т.47, № 1.- С. 109-115.
30. *Рябинская Е.А., Валуйская Т.С.* Асимметрия направленного движения, как тактика пищевого поведения у крыс. //Журн. высш. нерв. деят., 1983, т.33, вып. 4.- С. 654-666.
31. *Снарский С.И., Бианки В.Л.* Половой диморфизм роли левого и правого полушарий крыс в контроле болевой чувствительности. //Физиол. журн. им И.М. Сеченова, 1992, т.78, № 1.- С. 12-19.
32. *Спрингер С., Дейч Г.* Левый мозг, правый мозг. Пер.с англ.- М.: Мир, 1983.- 256с.
33. *Суворов Н.Ф.* Структурно-функциональная организация базальных ганглиев. //Актуальные вопросы стереонейрохирургии эпилепсии.- М., 1993.- С.92-101.
34. *Судаков К.В.* Функциональные системы организма.- М.: Медицина, 1987.- 432с.
35. *Фокин В.Ф., Федан В.А.* Моторная асимметрия у кошек в норме и при действии унилатерального электрошока. //Функциональная асимметрия и адаптация человека.- М., 1976.- С. 288-291.
36. *Фокин В.Ф., Федан В.А.* Функциональная асимметрия полушарий головного мозга кошки при формировании условного рефлекса. //Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, вып. 1.- С. 77-84.

37. *Цобкалло Г.И., Калинина М.К.* Изменение функционального состояния головного мозга при сдвигах в обмене биогенных аминов под действием ипрасида. //Цепные нейрогормональные реакции и симпатoadреналовая система.- Л.: Наука, 1968.- С. 166-171
38. *Черноситов А.В., Ле-Тху-Льен.* Электрофизиологические и медиаторные особенности реакции нейронов аркуатного ядра гипоталамуса на раздражение различных кожнорецепторных зон. //Физиол. журн. СССР, 1987, т.22, № 9.- С. 1170-1175.
39. *Черноситов А.В., Морозова Р.Ф.* Влияние ингибитора моноаминоксидазы на уровень судорожной готовности и функциональную асимметрию мозга. //Журн. высш. нерв. деят., т. 30, вып. 1, 1980.- С.157-164.
40. *Черноситов А.В., Чуприков А.П.* Способ моделирования латерального двигательного поведения.: А. С. 1014007, СССР. //Бюлл.откр.и изобрет, 1983, № 15.- С. 223.
41. *Чуприков А.П., Линева А.Н., Воронков А.П., Черноситов А.В.* Способ лечения психозов. /А.С. 1303168, СССР. //Бюлл. откр. и изобр., 1987, №14.
42. *Чуприков А.П., Линева А.Н., Воронков А.П., Черноситов А.В.* Способ лечения шизофрении. /А.С. 1309987, СССР. //Бюлл. откр. и изобр., 1987, № 18.
43. *Чуприков А.П., Линева А.Н., Марценковский И.А.* Латеральная терапия.- Киев: здоров"я, 1994.- 176с.
44. *Шалыпина В.Г., Маркова М.П., Гарина И.А., Ракицкая В.В.* Гипофизарно-адренкортикальная система у крыс со спонтанной и стероидной гипертензией. //Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса.- Новосибирск: Наука, 1990.- С. 125-135.
45. *Юматов Е.А., Белова Т.И., Ульяновский Л.С., Бадиков В.И.* Эмоции в системной организации поведенческих актов. Системные механизмы устойчивости к эмоциональному стрессу. //Функциональные системы организма. М.:Медицина, 1987.- С.245-292.
46. *Bradshaw J.L., Nettleton N.* The nature of Hemisphere Specialization in man.- Behav. Brain Sci., 1981, vol. 4,- P. 51-95.
47. *Denenberg V.H.* Lateralization of function in rats // Amer. J. Physiol. - 1983. - Vol. 245, №4. - P. 505- 511.
48. *Gainotti G., Sorbl S., Micelli M., Ainaducei L.* Neuroanatomical and neurochemical correlates of cerebral dominance: amini-review. //Res. commun.Psychol., Psychiat. and Behav., 1982, v.7, №1.- P.7-19.
49. *Glick S.D., P.A.Hinds and J.L.Baisd.* Two kinds of nigrostriatal asymmetry: relationship to dopaminergic drug sensitivity and 6-hydroxydopamine lesion effects in Long-Evans rats. //Brain research, v.450, 1988.- P.334-341.
50. *Glick S.D., Meibach R.C., Cox R.D., Maayani J.C.* Multiple and interrelated functional asymmetries in the rat brain. //Life Sci., 1979, v.25, №4.- P.395-400.

51. *Jamamoto, Bryan K., Lane Ross F., Freecl Curt R.* Normal rats trained to circle show asymmetric caudate dopamine release. //Life Sci., 1982, v.30.- P.2155-2162.
52. *Jouvet M.* Biogenic amines and the states of sleep. //Physiol. Rev. 1967, v.47, N2.- P. 117-177.
53. *Poppai M., Hecht K., Aizapetjanz M. et al.* Stress und Neurose: Charakterisierung von Stadien der chronischen Verlaufsform des Stressses im Entwicklungsprozess einer experimentellen Neurose. //Exp.Neurose, Berlin. Humboldt.Univ., 1980, Bd. 3.- P. 14.
54. *Schwartz R., Nagel J.A., Huston J.P.* Asymmetries of brain dopamine metabolism related to conditioned paw usage in the rat. //Brain Res. 1987, 417, №1.- P. 75-84.
55. *Selye H.* The stress of life. -N.Y. -Toronto-London, 1956.
56. *Starr M., Kilpatrick J.C.* Bilateral asymmetry in brain GABA function. //Neurosci.Lett, 1981, 25, №2.- P.167-172.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И АДАПТАЦИЯ

В.П. Леутин

Новосибирский государственный педагогический университет,

Государственное учреждение НИИ физиологии СО РАМН,
Новосибирск

Понятая правильно идея о приспособлении представляет собой неисчерпаемый источник для различных научных гипотез, служит постоянной темой, даёт могучий толчок к дальнейшему изучению вопроса о сущности жизненных явлений.

И.П. Павлов

Психофизиологические механизмы адаптации к новым климатогеографическим условиям

Представление об адаптации как о частном явлении приспособления к конкретным условиям существования во внешней среде всё чаще заменяется пониманием, что вся человеческая жизнедеятельность являет собой непрерывный процесс приспособления к меняющемуся окружению. В свою очередь, это ведёт к предположению о наличии общих механизмов, определяющих адаптацию к самым разнообразным факторам среды. Реальность существования таких универсальных механизмов вытекает из широчайших возможностей приспособляться к условиям, с которыми не встречались ранее ни данный организм, ни даже представители вида в целом.

Адаптация является фундаментальным свойством организма поддерживать постоянство основных жизненных констант в условиях меняющегося окружения и, следовательно, в динамическом отношении представляет собой совокупность изменений, обусловленных взаимодействием организма со средой, повышающих жизнедеятельность и увеличивающих его возможности. Акцентируя внимание на информационном аспекте, можно отметить, что адаптация основывается на процессах переработки информации в среде с возросшей неопределённостью, которые включают фиксацию специфической информации о новой среде и неспецифические перестройки, обуславливающие экстренную оптимизацию алгоритмов переработки резко возросшего потока сигналов.

Суть любой адаптирующей системы заключается в способности корректировать свои реакции согласно изменениям воздействующего стимула на основе уже имеющегося опыта, а также накопления и хранения вновь поступающей информации. Именно поэтому приспособление возможно лишь при условии сохранности и четкой работы механизмов памяти. В филогенетическом аспекте высшей степенью адаптации живых существ является их способность к обучению.

Составной частью мнемических процессов являются эмоции. Способность эмоциональных реакций в зависимости от тех или иных условий либо ускорять формирование нового адаптивного поведения, либо приводить к его полному разрушению является наиболее интересной с точки зрения роли эмоций в процессе адаптации человека.

И, наконец, тот факт, что только у человека, обладающего широчайшими способностями к приспособлению, асимметрия мозга достигла максимального развития, позволяет предположить наличие связи этих явлений и их взаимной обусловленности. Таким образом, триада - память, эмоции и функциональная асимметрия мозга – может оказаться ключом к познанию психофизиологических механизмов адаптации человека.

Целью психофизиологического анализа адаптации человека является познание психологических процессов переработки информации в экстренно изменённой среде и физиологических механизмов, лежащих в основе этих процессов. Разумеется, достичь этой цели невозможно применением одних только психологических тестов. Смена настроения, изменение состояния испытуемого, потеря интереса к исследованиям могут приводить к значительным колебаниям результатов. Именно поэтому наряду с психологическим обследованием необходима регистрация физиологических показателей, отражающих функциональное состояние испытуемых.

Изучение памяти на здоровых людях возможно на основе разных подходов: с помощью психологических тестов и методом условных рефлексов. Наши опыты проводились на группе практически здоровых испытуемых, которые трижды обследовались в Новосибирске, а затем после экстренного перелёта, как правило, на 2, 3, 4, 11 и 21 дни пребывания в новых климатогеографических условиях. Испытуемые в условиях температурного комфорта удобно располагались лёжа в звукозаглушенной камере с закрытыми глазами. При выполнении психологических тестов у них обнаруживалось, судя по картине электроэнцефалограммы (ЭЭГ), состояние спокойного бодрствования. В ходе опыта регистрировались ЭЭГ, электрокардиограмма (ЭКГ), кожно-гальванические реакции (КГР), произвольная двигательная активность по методу сейсмоактографии (САГ), фонограмма, что позволяло сопоставить изменения физиологических функций с программой психологических тестов и устными ответами испытуемых (рис. 1).

Эксперимент состоял из двух частей. В первой части испытуемому с помощью магнитофона предлагалась психологическая программа, которая включала шесть списков по 20 двусложных не связанных между собой по смыслу и созвучию слов. Темп чтения составлял одно слово в секунду, длительность паузы между словами равнялась 4 мин. Сразу же после окончания предъявления списка испытуемые в соответствии с инструкцией воспроизводили запомненные ими слова устно в произвольном порядке. На воспроизведение отводилась 1 мин. Каждая программа включала 105 нейтральных и 15 эмоциогенных слов, подобранных путём независимой экспертной оценки.

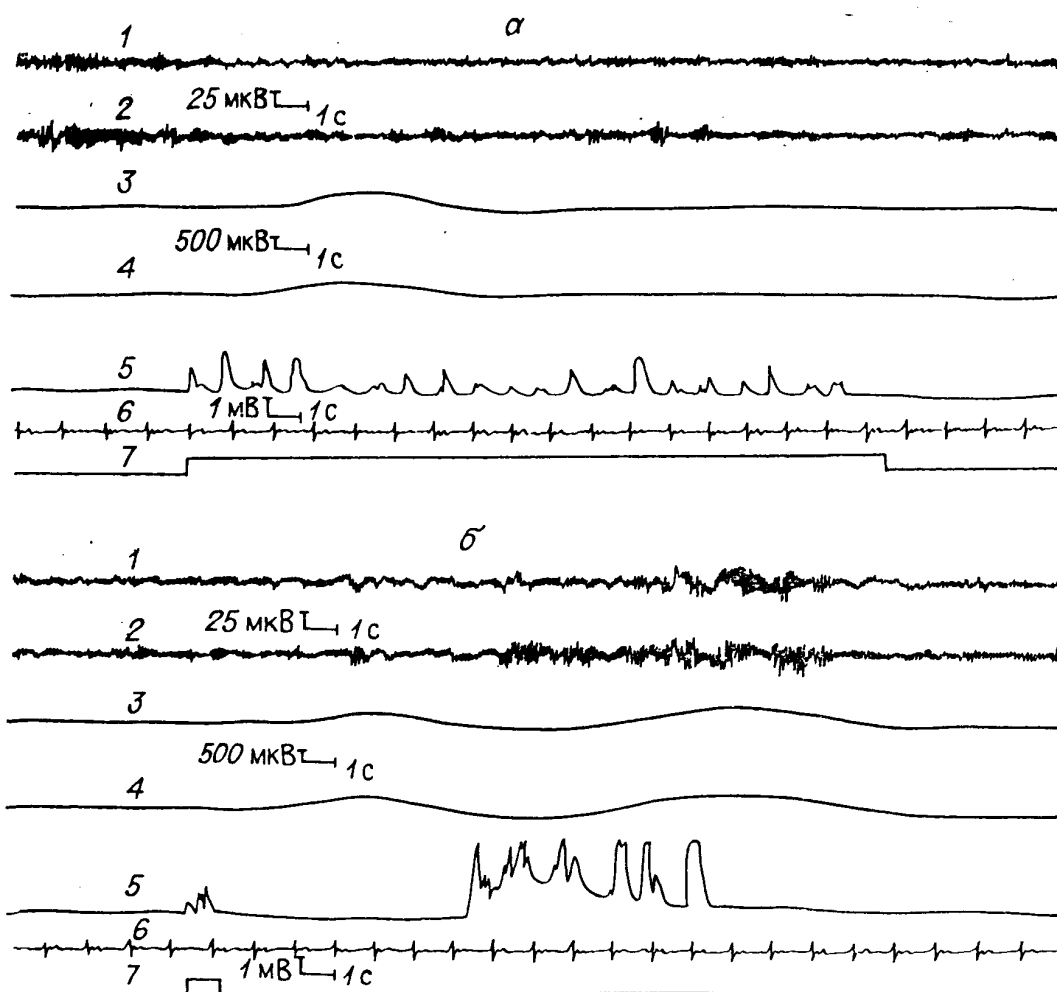


Рис. 1. Образец многоканальной записи физиологических функций испытуемого при прослушивании (а) и воспроизведении (б) списка слов. 1, 2 — ЭЭГ, отведения O_1 и O_2 , левое и правое полушария соответственно; 3, 4 — КТР левой и правой руки; 5 — фонограмма (сигналы появляются в моменты предъявления слов магнитофоном или при устных ответах испытуемого); 6 — ЭКГ; 7 — отметка программы опыта.

Во второй части исследования испытуемым предлагалась в произвольном темпе слегка постукивать указательным пальцем по сейсмодатчику. В процессе

20 мин. записи физиологических показателей, которая была необходима для анализа функционального состояния испытуемых, у подопытных развивается дремота, иногда переходящая в легкий сон. Однократно во время опыта предъявлялось индифферентное звуковое раздражение продолжительностью 3 с.

При составлении психологических тестов трудно учесть различие в сложности однотипных списков слов, поэтому в один экспериментальный день для группы испытуемых в целом использовался весь набор программ, однако для каждого испытуемого в следующем по порядковому номеру обследовании предлагалась новая программа. Таким образом, по группе испытуемых программа в каждый экспериментальный день была тождественна, но никогда не повторялась для одного испытуемого. Для выявления существенных, общих для всех испытуемых сдвигов физиологических показателей и статистически значимых изменений в эффективности выполнения ими психологических тестов вычислялись усредненные результаты по группе в каждый день обследования. При подсчете статистической достоверности отличий экспедиционных результатов от исходных данных использовались непараметрические критерии, поскольку, зачастую, различия между результатами отдельных испытуемых столь велики, что это затрудняет использование параметрических методов.

Для количественной оценки процессов памяти на стимулы, адресованные к первой сигнальной системе, использовались звуковые стимулы фиксированной длительности. Испытуемым предлагали 10 раз прослушать гудок, а затем воспроизвести его длительность, контролируя себя на слух. Процедура обучения была двух типов: в первом случае гудок не сопровождался электрокожным раздражением, а во втором сопровождался, т.е. испытуемым предлагалось запомнить длительность индифферентного звукового стимула и стимула, имеющего эмоциогенную значимость. При обучении интервалы между гудками варьировали от 5 до 15 сек. Электрокожное раздражение, вызывающее у испытуемых, по устному отчёту, чувство жжения, осуществлялось однократным импульсом длительностью 1 мс с амплитудой 30 В, подаваемым сразу же после гудка. Electroды находились на средних фалангах указательного и среднего пальцев руки. Длительность гудков менялась в каждом опыте от 1 до 2,5 с. Испытуемый в процедуре тестирования, следующей через 1 мин после обучения, стремился воспроизвести длительность гудка, размыкая ключ. Электромиорефлексомером регистрировалась величина отклонения от заданной длительности гудка в миллисекундах. За меру точности воспроизведения принималось отношение абсолютного отклонения к исходной длительности гудка. Таким образом, точность воспроизведения длительности гудка являлась количественной мерой эффективности формирования следа памяти на этот стимул. Вычисляли усредненные результаты по группе в каждый день исследования. Достоверность отличий статистических показателей определяли с помощью критерия Стьюдента и парного критерия знаков.

Несмотря на значительное количество теоретических указаний на значимость памяти в процессе адаптации, не ясна роль памяти в разные фазы

формирования нового, устойчивого адаптивного состояния. Результаты, полученные различными исследователями, зачастую не совпадают даже в тех случаях, когда обследования проведены в близких экспериментальных или полевых условиях. Обращает на себя внимание факт, что данные, полученные с помощью условно-рефлекторных методик, говорят в основном об улучшении памяти при адаптации, в то время как в психологических исследованиях на людях отмечается как ухудшение, так и улучшение мнемических процессов. Столь значительные расхождения в результатах вряд ли могут быть обусловлены только различиями климатогеографических условий, в которых проводились конкретные исследования. Скорее можно предположить, что изменения памяти – столь универсального механизма – в условиях, принадлежащих одному уровню экстремальности, будут сходны, а направленность изменений будет определяться значимостью для организма поступающей информации.

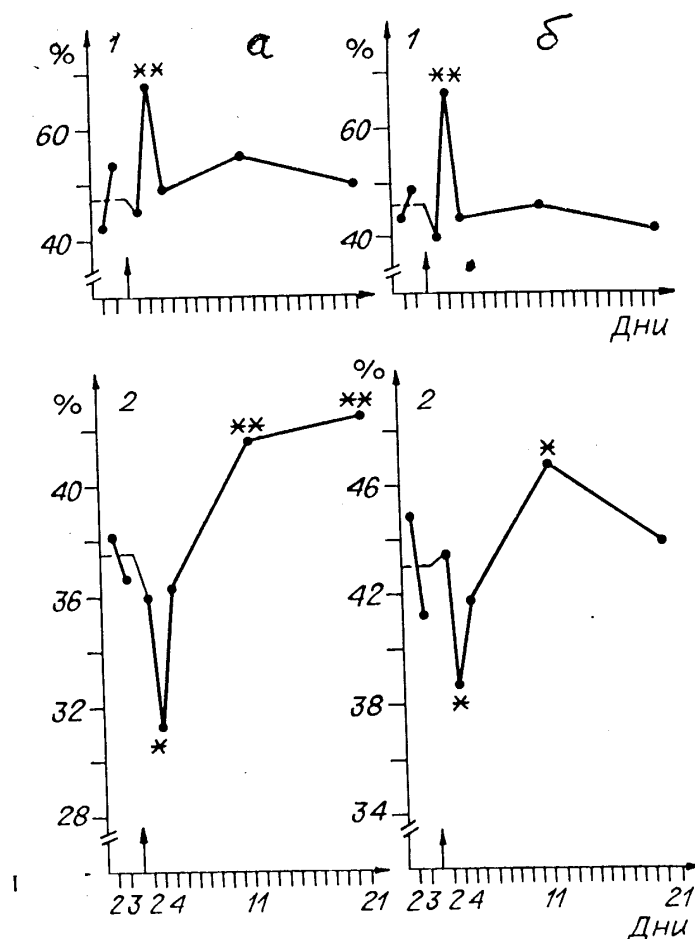


Рис. 2. Динамика воспроизведения нейтральных и эмоциогенных слов в процессе адаптации к различным климатогеографическим условиям.

а — адаптация к океаническому климату южных Курил после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из 8 чел.); б — адаптация к континентальному климату высокогорья Алтая, 2600 м над ур. м. (средние значения по группе, состоящей из 8 испытуемых). По оси ординат: 1 — процент воспроизведения эмоциогенных слов от числа эмоциогенных слов в программе; 2 — процент воспроизведения нейтральных слов от числа нейтральных слов в программе. Соотношение масштабов графиков соответствует удельному вкладу эмоциогенных и нейтральных слов в суммарный график эффективности воспроизведения слов. Одна звездочка — $P < 0,05$; две — $P < 0,01$. На оси абсцисс отмечены 2-я и 3-я регистрации в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 21-й дни адаптации (после стрелки).

Особенности запоминания информации различной эмоциогенной значимости в процессе адаптации выявлены с помощью тестов, состоящих из эмоциогенных и нейтральных слов. Обследования в Новосибирске показали, что эмоциогенные слова запоминаются лучше, чем все остальные слова в списке (рис. 2). При экстренном перемещении в новые климатогеографические условия эффективность воспроизведения эмоциогенных и нейтральных слов изменяется различным образом в зависимости от срока адаптации. Число правильно воспроизведенных нейтральных слов снижалось, а эффективность воспроизведения эмоциогенных слов, напротив, резко возрастала в 3-й день адаптации по отношению к уровню, зарегистрированному в Новосибирске. К 11-му и 21-му дням адаптации уровень воспроизведения нейтральных слов

существенно возрастал, а воспроизведение эмоциогенных слов в это время нормализовалось (рис. 2).

Аналогичные исследования с использованием стимулов, адресованных к первой сигнальной системе, показали, что в ранние сроки адаптации (2,3,4-дни) точность воспроизведения гудков, сопровождаемых неизбежным электрокожным раздражением, возрастала, а эффективность воспроизведения индифферентных звуковых стимулов снижалась. В более поздние сроки (11-й и 19-й дни), напротив, резко возрастала точность воспроизведения нейтральных стимулов, а эффективность воспроизведения гудков, сопровождаемых ударом тока, приближалась к исходным значениям (рис.3).

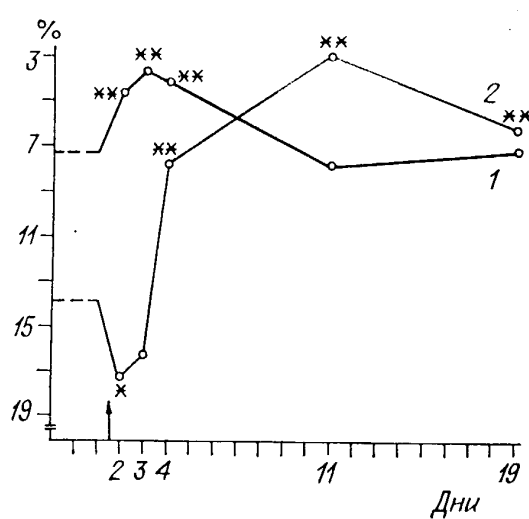


Рис. 3. Изменение запоминания человеком биологически значимой и нейтральной информации в процессе адаптации к муссонному океаническому климату Камчатки после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из 11 чел.).

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 в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 19-й дни адаптации на Камчатке (после стрелки).

Ранее упоминалось, что в литературе имеются косвенные указания на наличие противофазных изменений в запоминании нейтральной и эмоциогенной информации при экстренной смене условий существования. Так, данные об изменениях памяти в процессе адаптации, полученные с помощью психологических методик, в основном свидетельствуют об ухудшении памяти в первые дни (А.З. Колчинская, 1952; Kelman, Grow, 1968; Preston et al, 1976). Существенно отметить, что авторы специально указывали на тщательное рафинирование вербальных тестов путем исключения эмоциогенных слов, а также применением слогов и цифр. С другой стороны, с помощью условно-рефлекторных методик выявлено улучшение памяти в те же сроки адаптации к различным климатогеографическим условиям (М.А. Алиев, А.К. Касимова, 1970; Ф.З. Меерсон и др, 1971; Т.И. Кипиани и др., 1974). Очевидно, что информация, запоминаемая животными в этих опытах эмоциогенна, так как рефлексы вырабатывались на основе аверсивного подкрепления.

Выявленные изменения эффективности запоминания эмоциогенных и индифферентных стимулов оказались присущими различного рода адаптациям и свойственны как первой, так и второй сигнальной системе. Отличия заключаются лишь в величине относительных изменений в процессе адаптации. Улучшение запоминания эмоциогенных слов на 3-й день адаптации происходит на 40-45%, а первосигнальных стимулов – в два раза. В более поздние сроки адаптации нейтральные слова воспроизводятся лучше на 4-10%, а индифферентные акустические сигналы – в пять раз.

Большая выраженность изменений в воспроизведении следов первосигнальных стимулов выглядит вполне естественной, ведь адаптация к новым климатогеографическим условиям прежде всего требует эффективной переработки информации о параметрах среды. Более неожиданными кажутся закономерные изменения эффективности воспроизведения слов. Это может свидетельствовать о том, что адаптационные перестройки затрагивают наиболее общие механизмы регуляции центральной нервной системы (ЦНС), контролирующие восприятие и запоминание стимулов любых модальностей, в том числе относящихся ко второй сигнальной системе.

Регистрация физиологических функций в исследованиях на Южных Курилах после трансмеридионального перелёта Новосибирск – Хабаровск - Южно-Сахалинск-Южно-Курильск, совершенного за 17 часов (рис. 4,5), и в горных условиях Алтая (высота 2600м над ур.моря) (рис.6, 7), выявила удивительную общность изменений, происходящих в столь различных условиях.

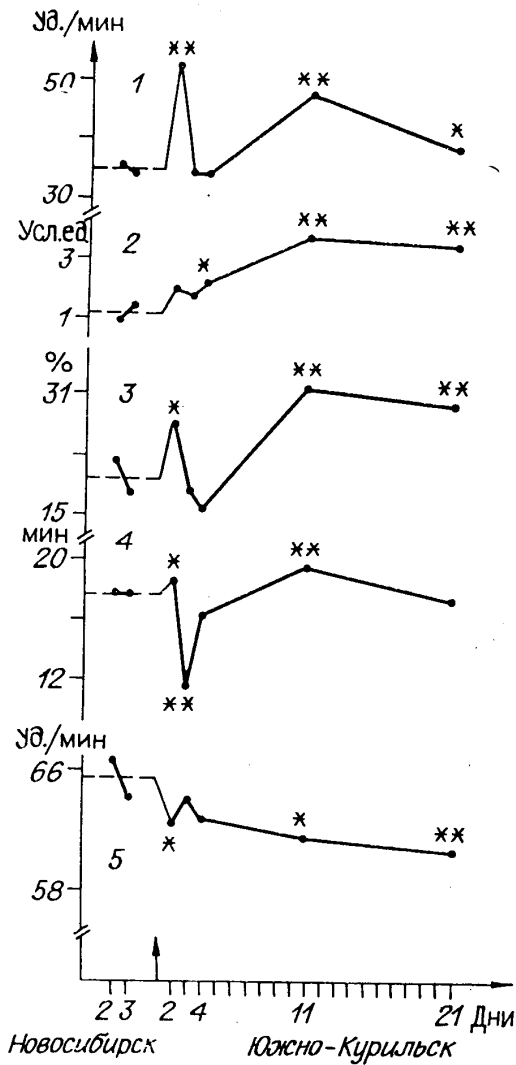


Рис. 4. Изменение фоновых показателей физиологических функций (среднее значение по группе, состоящей из 8 чел., за 20 мин регистрации) и выраженность реакции активации в ЭЭГ при воспроизведении слов в процессе адаптации к океаническому климату Южных Курил.

1 — произвольная двигательная активность (уд./мин); 2 — спонтанные КГР, амплитудный показатель (усл. ед.); 3 — выраженность реакции активации в ЭЭГ (%) при воспроизведении слов (вычисляли по формуле $\frac{A - B}{B} \cdot 100 \%$, где B — число пересечений «нуля» ЭЭГ за 1 мин прослушивания и воспроизведения слов, A — число пересечений «нуля» ЭЭГ за 1 мин перед чтением списка); 4 — время бодрствования за 20 мин фоновой записи; 5 — фоновая частота сердечных сокращений (уд./мин). Остальные обозначения см. рис. 3.

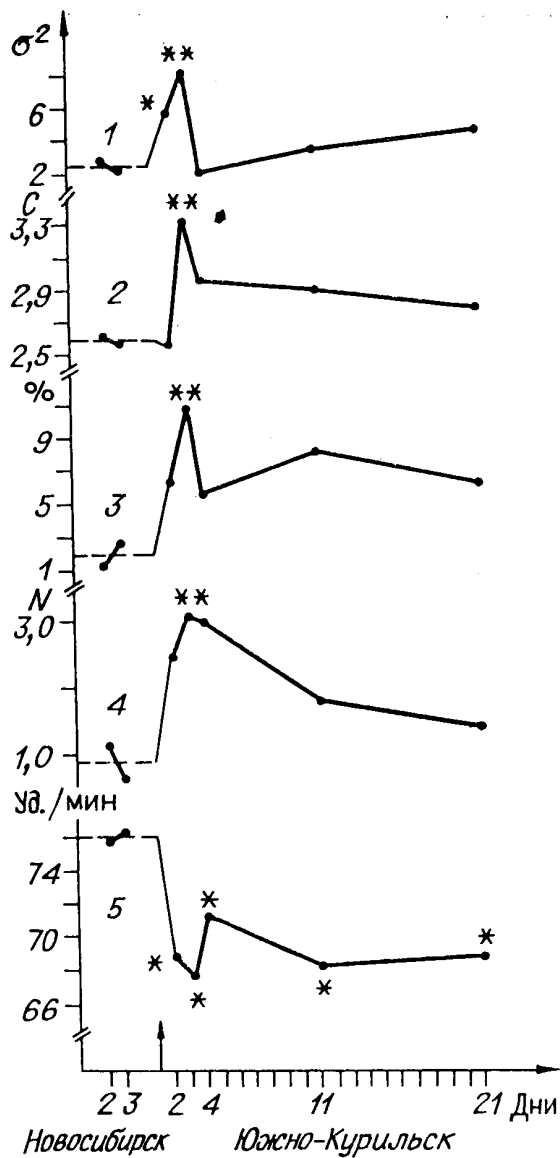


Рис. 5. Изменение ориентировочных реакций и психофизиологических показателей при выполнении вербальных тестов в процессе адаптации к океаническому климату Южных Курил.

1 — взвешенная дисперсия числа воспроизведенных слов (σ^2); 2 — латентное время воспроизведения слов (c); 3 — выраженность ориентировочных реакций на индифферентное звуковое раздражение (%); 4 — число ошибочных воспроизведений слов (N); 5 — изменение ЧСС при воспроизведении слов (уд./мин). Остальные обозначения см. рис. 3.

Наиболее бросается в глаза сходство времени появления экстремумов и направленности сдвигов физиологических функций. Сопоставление результатов психологических тестов и данных полиграфической регистрации позволяет

представить адаптацию как процесс последовательного развертывания фаз, характеризующихся определённым соотношением психофизиологических показателей.

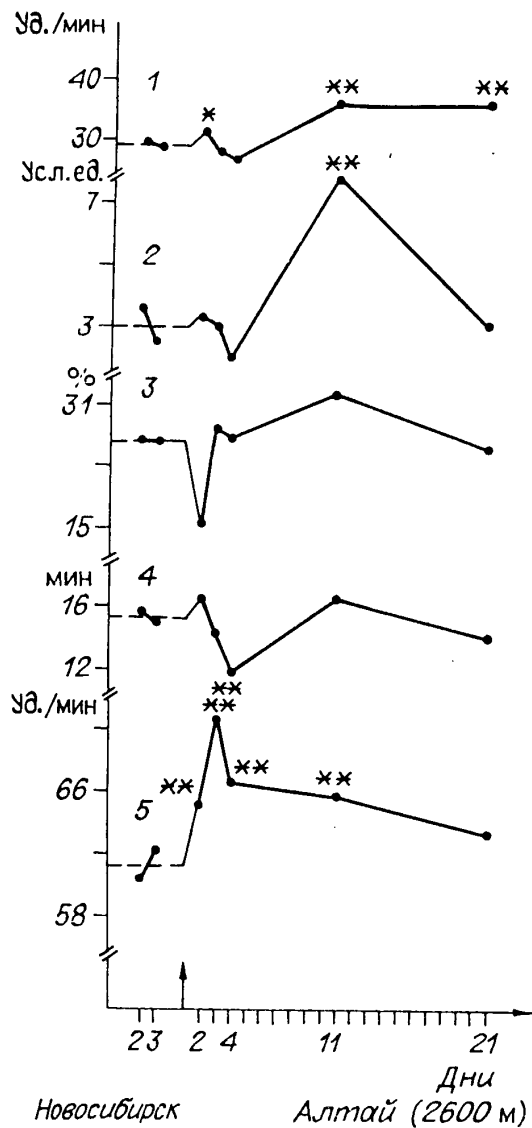


Рис. 6. Изменение фоновых показателей физиологических функций (средние значения по группе, состоящей из 8 чел., за 20 мин регистрации) в процессе адаптации к условиям Алтая (2600 м).

1 — произвольная двигательная активность (уд./мин); 2 — спонтанные КГР, амплитудный показатель (Усл. ед.); 3 — альфа-индекс ЭЭГ (%); 4 — время бодрствования (мин); 5 — фоновая частота сердечных сокращений (уд./мин). Одной звездочкой отмечено $P < 0,05$, двумя — $P < 0,01$ по сравнению с данными обследований в исходных условиях. На оси абсцисс отмечены 2-я и 3-я регистрации в Новосибирске (до стрелки) и 2, 3, 4, 11 и 21-й дни адаптации (после стрелки).

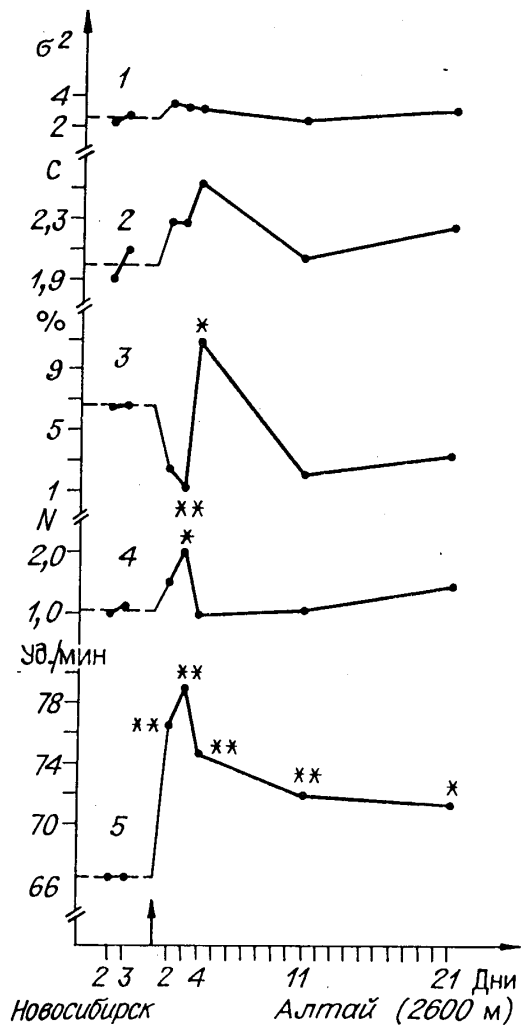


Рис. 7. Изменение ориентировочных реакций и психофизиологических показателей при выполнении вербальных тестов в процессе адаптации к условиям Алтая (2600 м).

1 — взвешенная дисперсия числа воспроизводимых слов (σ^2); 2 — латентное время воспроизведения слов (с); 3 — выраженность ориентировочной реакции на индифферентное звуковое раздражение (%) (подсчитывали по формуле $\frac{A - \bar{x}}{\bar{x}} \cdot 100\%$, где A — значение ЧСС

в течение 10 с после предъявления раздражителя, \bar{x} — среднее значение ЧСС за 1 мин до предъявления); 4 — число ошибочных воспроизведений слов (N); 5 — изменения ЧСС при воспроизведении слов (уд./мин). Остальные обозначения см, рис, 3.

Экстренная смена условий окружающей среды первоначально вызывает, по нашим данным, возрастание времени бодрствования, двигательной активности, реакции активации в ЭЭГ. Такая направленность изменений, по

мнению ряда авторов (D. Lindsley, 1960; V. Bloch, 1965), свидетельствует об активационных сдвигах в ЦНС. Дальнейшее пребывание в необычных условиях приводит к появлению сдвигов физиологических показателей, во многом противоположных первоначальным: снижается время бодрствования и спонтанная двигательная активность, редуцируется реакция активации в ЭЭГ при выполнении психологических тестов. Нарастание дремотного состояния у испытуемых обуславливает экзальтацию ориентировочных реакций и увеличение латентного периода ответов.

В более поздние сроки адаптации выявляется активация мозга, характеризующаяся одновременным возрастанием реакции активации в ЭЭГ, увеличением времени бодрствования, нарастанием произвольной двигательной активности и спонтанных КГР. Существенно, что эти изменения характерны для различного рода адаптаций.

Итак, запоминание эмоциогенной и индифферентной информации меняется в процессе адаптации совершенно определенным образом. Естественно возникает вопрос, возможно ли изменение функциональной асимметрии процессов памяти при экстренной смене климатогеографических условий? Оценка взаимоотношений полушарий мозга в процессе адаптации проводилась при соблюдении основного условия – разделения информации, поступающей в каждое полушарие. Известно, что полушария мозга осуществляют преимущественно контралатеральный моторный и сенсорный контроль. Преимущественное разделение по полушариям мозга предъявляемой информации возможно с помощью моноаурального прослушивания (т.е. одним ухом) вербальных или акустических стимулов, так как большая часть слуховых нервных волокон идёт в контралатеральное полушарие. При использовании первосигнальных стимулов, воспроизведение заданной информации может осуществляться той или иной рукой, что в сочетании с латерализованным обучением позволяет контролировать формирование латерализованного следа памяти, а также обнаружить перенос навыка с одной руки на другую и, следовательно, получить данные о переносе информации из одного полушария мозга в другое.

Запоминание эмоциогенной и нейтральной вербальной информации при её попеременном моноауральном предъявлении оценивали в Новосибирске и после трансмеридионального перелёта в условиях муссонного климата Приморья (база Витязь ДВНЦ). В исходных условиях эффективность воспроизведения эмоциогенных слов была существенно выше, чем нейтральных (рис. 8,9), независимо от того, каким ухом прослушивались слова. Как для нейтральных, так и для эмоциогенных слов прослеживался «эффект правого уха», т.е. слова, предъявленные в правое ухо, воспроизводились лучше. Для нейтральных слов это соотношение сохранялось при экстренном перемещении в новые условия, а для эмоциогенных была обнаружена инверсия, начиная с третьего дня пребывания в изменившейся среде (рис. 8, 9).

В исходных условиях усредненные значения альфа-индекса в правом полушарии выше, чем в левом, В новых условиях, начиная с 3-го дня адаптации, обнаружена инверсия исходных межполушарных отношений, из-за большего снижения альфа-индекса правого полушария.

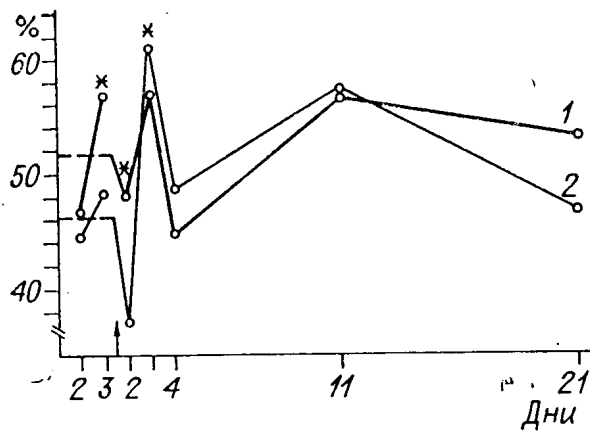


Рис. 8. Характер запоминания эмоциогенных слов при попеременном моноауральном предъявлении в процессе адаптации к муссонному климату Приморья после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из 8 чел.).

1 — воспроизведение слов, прослушанных правым ухом; 2 — левым; штриховая линия — исходные средние значения воспроизведения слов (Новосибирск). Одна звездочка — $P < 0,05$; По оси абсцисс: цифры до стрелки — 2-я и 3-я регистрации в Новосибирске, после стрелки — 2, 3, 4, 11 и 21-й дни адаптации. По оси ординат — воспроизведение слов (%).

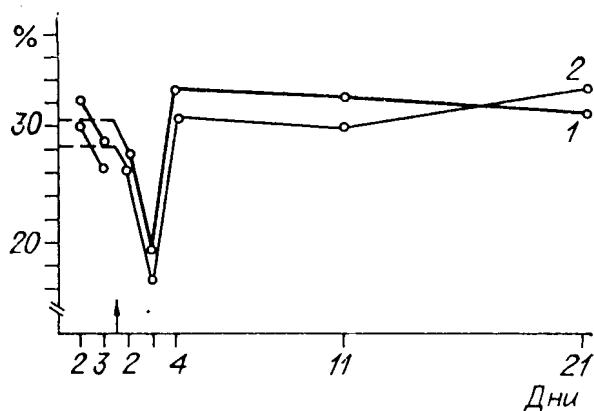


Рис. 9. Изменение запоминания нейтральных слов при попеременном моноауральном предъявлении в процессе адаптации.

Усл. обозн. см. рис. 8

На третий день пребывания в новых условиях наблюдается возрастание асимметрии латеральных КГР за счет увеличения амплитудного показателя КГР левой руки. Изменения времени бодрствования, произвольной двигательной активности, спонтанных КГР и выраженности ориентировочных реакций, отражающие перестройку функционального состояния мозга, были аналогичны закономерностям, обнаруженным в предыдущих экспедициях.

Отличительной особенностью проведенных исследований являлось попеременное моноауральное предъявление слов в левое или правое ухо и наличие отставленного (через 1 мин) их воспроизведения. Слова как стимульный материал имеют двойственную природу – вербально-акустическую и образно-эмоциогенную. Очевидно, что нейтральные и эмоциогенные слова различаются соотношением этих характеристик. Можно полагать, что “эффект правого уха”, выявленный в исходных условиях, обусловлен вербально-акустическими характеристиками предъявляемой информации. Известно, что левое полушарие лучше воспринимает и перерабатывает звуки, быстро меняющиеся во времени (P. Tallah, J. Schwartz, 1980; B. Wexler, T. Halwes, 1983).

Наиболее интересным представляется факт инверсии “эффекта правого уха” для эмоциогенной вербальной информации в процессе адаптации при его сохранении для информации нейтральной. Это может говорить о том, что в данном случае существенна особенность фиксации следа памяти по признаку эмоциогенности. Резкое изменение климатогеографических условий приводит к перестройке межполушарных отношений с преимущественной активацией правого полушария, о чем свидетельствует изменение альфа-индекса полушарий мозга.

Инверсия “эффекта правого уха”, касающаяся запоминания только эмоционально окрашенной вербальной информации, позволяет полагать, что эта преимущественная активация правого полушария имеет эмоциогенный характер.

Сравнительный анализ изменений формирования следа эмоциогенной и нейтральной информации, адресованной первой сигнальной системе, проводился в экспедиционных исследованиях на оз. Байкал, пос. Листвянка и в Приморье, база «Витязь» ДВНЦ. Среднее значение точности воспроизведения следа индифферентных и эмоциогенных стимулов правой рукой, прослушивание при обучении правым ухом, выше, чем левой, по данным обследований в Новосибирске. Для индифферентных стимулов это соотношение сохраняется во все дни адаптации. Для акустических стимулов, сопровождаемых в процедуре обучения ударом тока, начиная с 4-го дня адаптации обнаруживается инверсия, т.е. точность воспроизведения левой рукой становится выше, чем правой (рис. 10, 11).

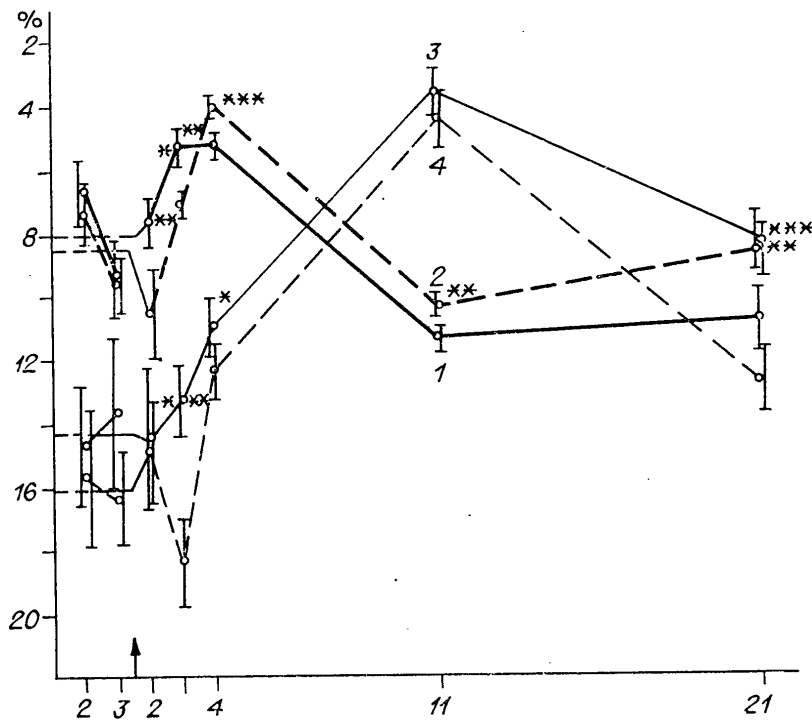


Рис. 10. Изменение запоминания человеком длительности индифферентных и биологически значимых звуковых стимулов в процессе адаптации к климатогеографическим условиям региона оз. Байкал (средние значения по группе, состоящей из 8 чел.).

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 ударом тока: 3 — восприятие звука правым ухом, 4 — левым, штрихпунктирная линия — исходные значения точности воспроизведения звуков в фоне. Вертикальные черточки — 5% доверительные интервалы экспериментальных точек. Одна звездочка — $P < 0,05$, две — $P < 0,01$, три — $P < 0,001$. 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 озере Байкал (после стрелки).

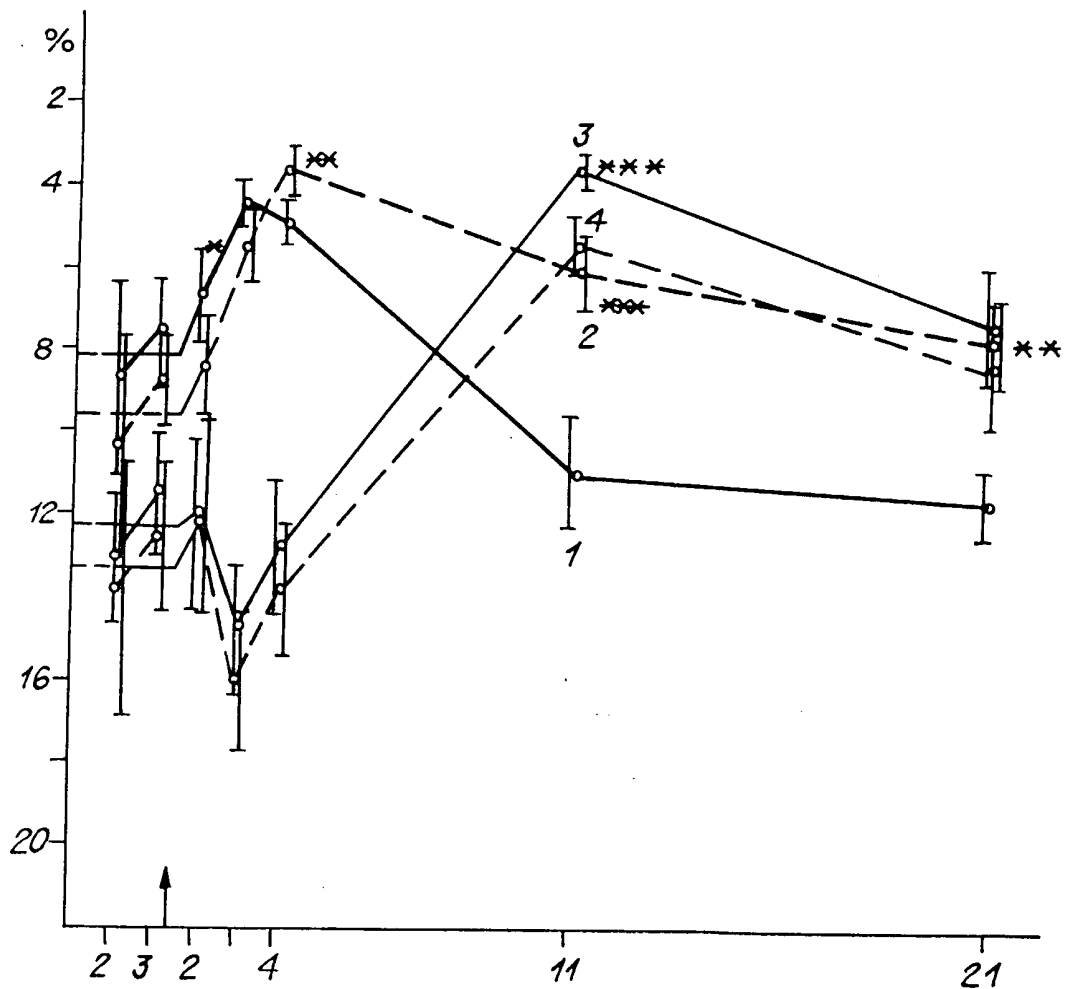


Рис. 11. Изменение запоминания человеком длительности индифферентных и биологически значимых звуковых стимулов в процессе адаптации к муссонному климату Приморья после трансмеридионального перелета (средние значения по группе, состоящей из 8 чел.).

Усл. обозн. см. рис. 10.

Следовательно, выявление «эффекта правого уха» возможно и для невербальной информации, сочетающей временные и эмоциогенные характеристики, при этом требование синхронного предъявления в правое и левое ухо стимулов с использованием предложенного подхода несущественно. Генерализованная активация эмоциональной памяти в ранние сроки адаптации позднее сменяется более дифференциальным эффектом – доминированием правого полушария, ранее субдоминантного, в точности запоминания акустических эмоциогенных стимулов. При этом точность запоминания длительности звуковых индифферентных стимулов и правым, и левым полушариями мозга нарастает.

Обнаруженные изменения памяти говорят о том, что значимость для организма информации определяет очередность её переработки в процессе адаптации. Однако проведённый психофизиологический анализ при разделении информации на два класса – эмоциогенный и нейтральный – не даёт окончательного ответа на вопрос: в чём приспособительное значение этих изменений памяти?

Активация селекции эмоциогенной информации в ранние сроки адаптации представляется достаточно целесообразной, но возрастание эффективности запоминания нейтральной информации в более поздние сроки выглядит совершенно нелепо. В самом деле, если эта информация действительно нейтральна, то почему мозг воспринимает и фиксирует её в несколько раз эффективнее эмоциогенных сигналов, если же она не является нейтральной, то в чём её значимость? Не ясны также закономерности запоминания необычной для организма информации в новых климатогеографических условиях.

Запоминание новых вербальных стимулов и нейтральных слов в зависимости от их расположения по отношению к эмоциогенным словам оценивали в Новосибирске и после экстренного перелёта в условия среднегорья Алтая (Рахмановские Ключи). Отличия от исследований в предыдущих экспедициях заключалось в том, что в каждом списке слов в случайном порядке размещалось одно редко встречающееся в русском языке слово, например, «вогул», «векша», «каперс», «дежа», «ремиз» и т.д. Как показал персональный опрос, проведённый после экспедиционных исследований, подавляющее большинство таких слов было неизвестно испытуемым. Меньшая часть слов казалась им знакомыми, но испытуемые, как правило, не могли объяснить их смысл. Таким образом, можно считать, что эти слова для обследуемых являлись необычной, новой вербальной информацией. Кроме того, анализировалось запоминание слов, предшествующих в списке эмоциогенным. Для анализа латеральных эффектов переработки необычной информации применяли метод моноаурального предъявления вербальных стимулов. Эффективность запоминания слов оценивали в Новосибирске и после трансмеридионального перелёта в условиях муссонного климата Приморья (бухта Шамори).

В исходных условиях уровень воспроизведения тех и других слов несущественно отличался от эффективности воспроизведения нейтральных слов в целом. Однако в новых климатогеографических условиях выявились статистически значимые изменения их воспроизведения, зависящие от срока адаптации. На 3-й день резко возросла эффективность припоминания новых для испытуемого слов, а затем она приблизилась к норме (рис.12). По данным Приморской экспедиции тоже выявлено возрастание эффективности припоминания новых для испытуемых слов на 3-й день адаптации, причём наиболее резко это улучшение выявляется для слов предъявленных в правое ухо (рис. 13). Слова же, предшествующие эмоциогенным, воспроизводились на 3-й день хуже, а к 10-му и 18-му дням пребывания в горных условиях их воспроизведение улучшилось (рис. 12). Воспроизведение остальных нейтральных слов в списках практически не менялось. Оказалось, что обнаруженные ранее изменения воспроизведения нейтральных слов в горных условиях и в условиях муссонного климата после трансмеридионального перелёта объясняются улучшением воспроизведения именно тех слов в списках, которые предшествовали эмоциогенным. Таким образом, в новой, изменившейся среде обнаружено резкое улучшение запоминания новой и эмоциогенной информации, воспроизведение нейтральной информации в это

время ухудшается, т.е. происходит активация селекции высокозначимой информации в ранние сроки адаптации.

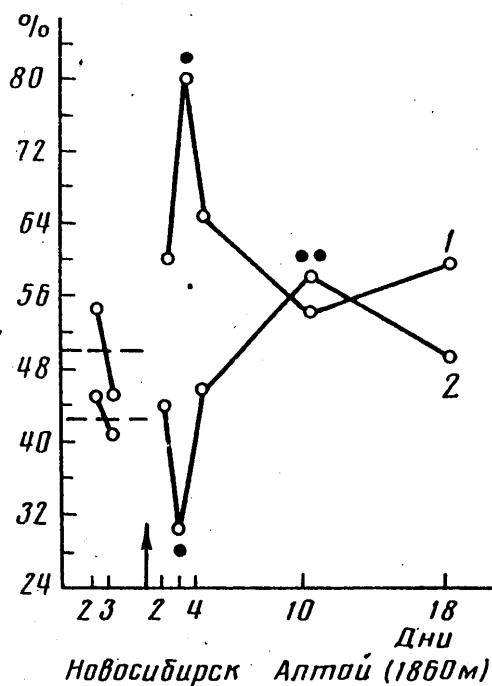


Рис. 12

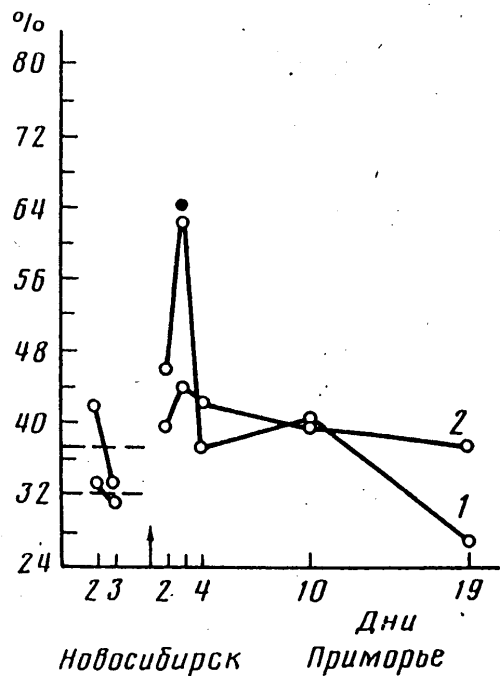


Рис. 13

Рис. 12 Динамика воспроизведения необычной и сигнальной информации в процессе адаптации к среднегорью Южного Алтая

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)

Черные точки: статистически существенные отличия по сравнению с данными обследования в исходных условиях; одна точка – с уровнем значимости $p < 0,05$, две – $p < 0,01$

Рис. 13 Динамика воспроизведения необычных слов при попеременном моноауральном предъявлении в процессе адаптации к муссонному климату Приморья после трансмеридионального перелета

1 – воспроизведение слов, прослушанных правым ухом, 2 – воспроизведение слов, прослушанных левым ухом. Остальные обозначения см. рис. 1

Улучшение запоминания новой информации в ранние сроки адаптации происходит преимущественно с участием структур левого полушария, а эмоциогенной – правого. В более поздние сроки адаптации человека выявлено улучшение запоминания воздействий, предшествующих эмоциогенным стимулам, т.е. запоминания сигнальной информации. В процессе адаптации в переработке новой, эмоциогенной и сигнальной информации преимущественно участвуют вначале левое, затем правое полушария мозга, после чего восстанавливается доминирование левого полушария.

Адаптация, в широком смысле этого слова, является процессом научения, вернее, переучивания адекватно реагировать в изменившейся среде для сохранения гомеостаза. Однако от классических форм научения адаптация

отличается императивностью, крайне сжатыми сроками переучивания, которые детерминируются градиентом изменений окружающей среды и функциональными возможностями организма. Именно поэтому при экстренной смене среды формируется адаптационная доминанта, которая направляет активный поиск организмом в новых условиях биологически целесообразных реакций. Ее формирование изменяет такие фундаментальные свойства мозга как память, эмоции, функциональную асимметрию полушарий, обеспечивая оптимизацию переработки резко возросшего потока сигналов. Психофизиологические обследования проводились в условиях постоянного проживания испытуемых, а затем в различные сроки пребывания в районах Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока. Климатогеографические условия каждой экспедиции носили черты уникальности, основные составляющие климата существенно различались, тем не менее были выявлены общие для всех экспедиций изменения функционального состояния мозга, памяти и функциональной асимметрии полушарий (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988).

После перемещения в новые климатогеографические условия среднегорья Алтая, морского климата Курильских островов в психофизиологических тестах зарегистрировано резкое возрастание реакции активации в электроэнцефалограмме (ЭЭГ), времени бодрствования, произвольной двигательной активности, дисперсии числа воспроизводимых слов при низких значениях амплитудного показателя спонтанных кожно-гальванических реакций (КГР), сопровождающих выполнение теста. Активацию мозга, отраженную в сдвигах этих показателей можно охарактеризовать как высокую или чрезмерную, поскольку имеются данные, что максимальная выраженность амплитуды КГР наблюдается при средних уровнях активации мозга, в то время как при очень высоких и чрезвычайно низких значениях активации величина КГР незначительна (A. Silverman, S. Cohen, B. Shmavohian, 1959). Физиологической основой таких изменений, по-видимому, является активация коры больших полушарий за счет возросшего потока импульсации из восходящей активирующей системы при нарастании объема сенсорной информации. Изменение внешней стимуляции и возбуждения рецепторов из внутренней среды организма вызывает появление в центральной нервной системе очага повышенной возбудимости. Формирование такого очага в естественных климатогеографических условиях происходит не сразу, а лишь на 3-й день пребывания в новой среде, которую можно охарактеризовать как субэкстремальную. Очевидно, что лишь к этому времени накапливаются гормональные и метаболические сдвиги в организме, достаточные для возникновения доминирующей мотивации. При этом у лиц, обследованных в экспедиционных условиях (Алтай, Курилы, Памир, Приморье) выявлено снижение спонтанной двигательной активности, времени бодрствования, редуцирование реакции активации в ЭЭГ, возрастание латентного периода реакций, снижение основной частоты альфа-ритма, появление в ЭЭГ медленных волн, то есть обнаружены поведенческие и электрофизиологические признаки торможения. Р.Ю. Ильюченком (Р.Ю. Ильюченко, 1979) описана система регуляции памяти, которая имеет решающее значение при выработке временной связи при однократном

сочетании внешнего стимула с жизненно важным воздействием. Система включает миндалевидный комплекс, пери- и паравентрикулярные ядра гипоталамуса, зону инцерта, центральное серое вещество среднего мозга. Обосновано представление, что именно эта система в ранние сроки адаптации обеспечивает быструю фиксацию информации, биологическая значимость которой определяется сразу же при первом предъявлении ситуации. К звеньям, моделирующим работу системы при восприятии новой информации, относится лобная кора и дорсальный гиппокамп (В.А. Макаров, 1970). Активация этой системы путем стимуляции миндалевидного комплекса ускоряет обучение, приводя к образованию стойкого следа (Р.Ю. Ильюченко, 1979).

В этой связи существенно отметить, что на 3-й день адаптации в психофизиологических тестах выявляется резкая активация эмоциональной памяти, причем следу эмоциогенных вербальных стимулов присуща такая черта как стойкость. После возникновения очага повышенной возбудимости и появления признаков торможения в центральной нервной системе, которое, согласно представлениям А.А. Ухтомского, следует расценивать как сопряженное, очаг повышенной возбудимости может сохраняться в зависимости от экстремальности условий среды от нескольких часов до нескольких суток. Столь длительное снижение корковой активности, вероятно, обусловливается вовлечением синхронизирующих систем мозга различного уровня. Известно, что между корой больших полушарий и ретикулярной формацией мозга, существуют реципрокные взаимоотношения. Чрезвычайная активация коры 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 ретикуло-фугальной импульсации на таламические структуры и соответственно вызывает снижение уровня активации коры (J. Fuller, 1976). Следует также иметь в виду, что активация ряда образований лимбической системы оказывает на структуры мозга других уровней влияние, противодействующее активации. Раздражение медиального и базального амигдалоидных отделов, периформной 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 (J. Hernandez-Peon, 1962).

Известно, что активная роль в организации процесса суммации в доминантном очаге принадлежит сопряженному торможению (Р.А. Павлыгина, 1977). Умеренное снижение тонуса коры в субэкстремальных условиях приводит к снятию ее тормозных влияний на функции лимбической системы. В экспедиционных исследованиях на человеке это проявляется в возрастании ориентировочных рефлексов, расширении диапазона сигналов, воспринимаемых эмоционально, улучшении формирования следа памяти на

новые и эмоциогенные стимулы. Это говорит прежде всего о том, что сопряженное торможение не носит разлитого характера, а распространяется по центральной нервной системе, как считает Р.А. Павлыгина (1977), в виде "щупалец". Переработка информации сопровождается лишь кратковременными процессами активации без устойчивого сдвига функционального состояния мозга. На 3-й, 4-й дни адаптации выявлено возрастание ориентировочных рефлексов, при этом реакция активации в ЭЭГ выражается в виде вспышки ритмов при прослушивании и воспроизведении списка слов. Известны данные о существовании обратной V-образной зависимости между уровнем активации и эффективностью процессов памяти (М. Eysenck, 1976). Снижение влияний восходящей неспецифической активирующей системы обуславливает ухудшение запоминания индифферентной информации. Это и обеспечивает активацию селекции высокозначимых 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. В особенности это касается ядер так называемого ретикулярного комплекса, роль которых заключается в избирательной активации одних участков коры с одновременным торможением других (D. Robinson, 1983).

Таким образом, в ранние сроки адаптации обнаруживается избирательная активация системы связанных между собой центров, которая определяет характер ответных реакций организма на внешние и внутренние раздражения. Отличаясь выраженной инерцией активация центров этой системы порождает симультантное сопряженное торможение, синхронно изменяя функциональное состояние коры и ретикулярной формации ствола мозга. Участие в работе этой системы таких образований как миндалевидный комплекс и гиппокамп обуславливает суммацию конвергирующих влияний (В.А. Макаров, 1970; О.С. Виноградова, 1975). Выработка временной связи при участии структур этой системы происходит на основе доминирующей мотивации, определяемой экстренными изменениями внешней и внутренней среды и жизненно необходимыми биологическими потребностями поддержания гомеостаза. Рефлексы, выработанные на основе доминирующей мотивации, отнесены в особую группу эндогенных условных рефлексов (Р.А. Павлыгина, В.Д. Труш, Н.Г. Михайлова, 1977). Отличительное свойство такого рода рефлексов - быстрая выработка временной связи на основе прекращения, "разрешения" доминанты в результате суммации.

В опытах на животных показано, что на первых этапах выработки условный рефлекс образуется раньше, оказывается более прочным и часто определяется быстрее в правом полушарии, а после его стабилизации он становится более прочным, а иногда и определяется быстрее в левом полушарии (В.Л. Бианки, 1985). По мнению В.Л. Бианки перенос рефлексов осуществляется во время самого процесса обучения. Экспедиционные исследования на человеке показали, что исходные полушарные соотношения показателей эмоциональной памяти инвертируются, т.е. в новых условиях

эмоциогенная информация лучше запоминается правым полушарием, но в то же время, и это обстоятельство нам представляется чрезвычайно важным, улучшение воспроизведения новой информации преимущественно происходит в левом полушарии. Обусловливание этих двух видов информации очевидно требует активации межполушарного взаимодействия в процессе адаптации. Такое облегчение межполушарного переноса информации из левого в правое, и из правого в левое, выявлено в первые дни успешной адаптации методом контроля "пассивного прицеливания с последующим указанием местоположения точек прицеливания" (Р.Ю. Ильюченко, А.Л. Финкельберг, И.Р. Ильюченко и др., 1989).

В дальнейшем процессе адаптации нарастание возбуждения структур, регулирующих активность лимбической системы, усиливается настолько, что восходящие влияния захватывают ретикулярную формацию. Учитывая реципрокные связи между корой, гиппокампом, миндалиной и гипоталамусом, 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 ретикулярную формацию среднего мозга (О.Г. Баклаваджан, В.С. Ерганова, 1982). Причем, более тесные функциональные взаимосвязи со специфическими и активирующими системами мозга средних структур выявлены в левом полушарии (В.М. Каменская, Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1976). Активация коры, проявляющаяся в электрических реакциях мозга и улучшении воспроизведения сигнальной информации, приводит к усилению ипсилатеральных тормозных эффектов на лимбические структуры. Большая выраженность этих влияний в доминантном полушарии, т.е. более эффективная функция самоподавления подкорковых процессов (G. Boyd, I. Maltzmann, 1983), обуславливает инверсию исходных латеральных соотношений эмоциональной памяти. Иными словами, инверсия исходной функциональной асимметрии мозга является парциальной, затрагивающей лишь процессы переработки эмоциогенных сигналов, и возникающей как следствие асимметричности нисходящих влияний на ипсилатерально расположенные структуры.

В процессе становления временной связи происходит закономерное возрастание уровня активации мозга. 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 (Б.М. Котляр, 1977). На 11-й и 21-й дни адаптации в субэкстремальных условиях регистрируется умеренная активация мозга, характеризующаяся одновременным возрастанием реакции активации в ЭЭГ при выполнении тестов, 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.

Адаптивное поведение основано на способности организма к изменению стратегии вероятностного прогнозирования в новой среде. Оценивая совокупность экспериментальных данных, полученных на моделях выработки условных двигательных и пищевых рефлексов, условнорефлекторного переключения и обусловливания с вероятностным подкреплением у интактных, гиппокамп-, амигдало-, гипоталамоэктомированных животных и при спектрально-корреляционном анализе электрической активности образований мозга в процессе мотивированного поведения (М.Н. Ливанов, 1972; Р.А. Павлыгина, 1987).

П.В. Симонов сформулировал концепцию об определяющей роли неокортекса, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса в генезе эмоциональных состояний и организации целенаправленного поведения (П.В. Симонов, 1979). Согласно этой концепции, в частности, такие качества сигнала как новизна, эмоциогенность и сигнальность предопределяют преимущественное включение той или иной структуры мозга в его обработку. Нам удалось выявить не только определенную очередность переработки новой, эмоциогенной и сигнальной информации в процессе адаптации, но и латеральную предпочтительность переработки разных видов сигналов. Исходя из этого, становление и разрешение адаптационной доминанты можно представить следующим образом.

Внешние и внутренние стимулы при попадании в новую среду активируют мотивационные структуры гипоталамуса, который в свою очередь, активирует гиппокамп, воспринимающий широкий круг новых стимулов и обуславливающий возможность суммации. Выделение доминирующей мотивации связано с другой структурой - миндалевидным комплексом. Причем, как показали экспедиционные исследования, в ранние сроки адаптации новые стимулы различной модальности перерабатываются преимущественно в левом полушарии, а эмоциональная оценка при сопоставлении с энграммами, извлеченными из памяти, на основе доминирующей мотивации, осуществляется структурами правого полушария. Возможность первоочередного удовлетворения доминирующей 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, активированных мотивационными структурами гипоталамуса. Замыкание временных связей на основе разрешения доминанты вызывает закономерные изменения доминантного 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, поскольку 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 и определяется фазность процессов экстренной адаптации, а выраженность и длительность фаз задается величиной градиента потока информации при экстренной смене условий существования и эффективностью обработки высокозначимых сигналов механизмами памяти.

Трудности изучения сложных психофизиологических актов в естественной среде обуславливают преобладание в современной науке аналитического подхода над системным. Вероятно поэтому концепция доминанты А.А. Ухтомского зачастую понимается крайне узко, доминанту воспринимают как эксцесс, экстраординарное явление, возникающее, как правило, в специфических, искусственно созданных экспериментальных условиях, и не имеющего большого значения в обычной жизни. Психофизиологический анализ памяти и функциональной асимметрии мозга при попадании организма в новую среду показывает, что доминанта действительно является "рабочим принципом нервных центров", необходимость в реализации которого возникает всякий раз при адаптации.

Адаптационная толерантность левшей и амбидектров в экстремальных климато-географических условиях

В популяционных обследованиях установлено, что среди коренных жителей Севера накапливаются синистральные личности, т.е. лица, у которых ведущим является правое полушарие мозга либо оба полушария равноценны. Так I. Dawson (1977), изучив привычки охотников и рыболовов Аляски, отметил среди них высокий процент левшества в отличие от жителей примитивных сельскохозяйственных общин Гонконга и Сьерра-Леоне. Среди коренных жителей Таймыра – нганасан В. Хаснулин с соавт. (1983) выявил большее число левшей и амбидектров, чем среди жителей умеренных широт. Ими же было обнаружено преобладание неправоруких среди долган, ненцев и энцев в поселке Хатанга. Подобные результаты получил В. Аршавский (1988), обследуя коренных жителей Чукотки. По мнению указанных авторов, неправорукость в высоких широтах связана с адаптивными перестройками в организме человека, а естественный отбор закреплял преобладание этих особенностей в популяции коренных жителей, живущих под постоянным воздействием экстремальных факторов среды.

Еще более жесткие требования к эффективности адаптационных процессов предъявляет вахтовый труд в Заполярье, который сопряжен с необходимостью частой смены климатических зон, нарушением суточного режима, сдвигом поясного времени. У части рабочих это приводит к нарастанию частоты артериальных гипертензий, что, по мнению ряда авторов, может быть следствием нарушения адаптационного процесса (В.П. Казначеев, 1980; Матюхин и др., 1986). В этой связи представлялось целесообразным оценить взаимосвязь между частотой нарушения уровня артериального давления у экспедиционно-вахтовых рабочих и индивидуальными особенностями сенсомоторной асимметрии.

По литературным данным, долговременная адаптация на Севере формирует "полярный метаболический тип", который характеризуется, прежде всего, повышенным уровнем кортизола при сниженном уровне инсулина (Л.Е. Панин, 1978). Интересно проследить, насколько сочетаются гормональные соотношения, характерные для "полярного метаболического типа", с профилем функциональной сенсомоторной асимметрии, наиболее адекватной условиям проживания в Заполярье.

В комплексной экспедиции (поселок Ратта Красноселькупского района, Тюменской области) было обследовано 113 человек, представителей коренного населения - северные селькупы (61 мужчина, 52 женщины), составившие большую часть оседлых жителей поселка.

Кроме того, обследовались две группы рабочих. Первую составили лица, постоянно проживающие в Новосибирске, 258 человек (257 мужчин, 1 женщина) водители автобазы, работающие в одну смену. Вторую - (275 мужчин, 31 женщина), рабочие экспедиционно-вахтовых бригад, 306 человек, постоянное место жительства которых находилось в Саратовской области, место работы - Среднее Приобье. Режим труда и отдыха составлял 12 через 12 ч, продолжительность работы на вахте - 14 дней. Обследование проводилось на базе Лянторской экспедиции сразу после перелета Саратов - Сургут. Тщательно соблюдались правила рандомизации: обследования были тотальными в каждой экспериментальной и контрольной группах, принимались специальные меры, чтобы все испытуемые прошли обследование. Сравнимые экспериментальные и контрольные группы состояли из лиц, занимающихся физическим трудом на открытом воздухе.

С помощью экспериментальных проб у них оценивали функциональную сенсомоторную асимметрию путем выявления ведущего глаза, уха, руки и ноги. Для выявления ведущего глаза использовались три пробы: фокусирование бинокля, окуляры которого исходно наведены на разное расстояние (оценивается какой глаз настраивается на резкость при общей регулировке); рассматривание предмета через отверстие в листе бумаги (зажмуривание ведущего глаза ведет к исчезновению предмета из поля зрения); диоптическая экспозиция (с помощью стереоскопа в каждый глаз одновременно предъявляют различные изображения, изображение ведущего глаза доминирует при

восприятию единого образа). Для выявления ведущего уха отмечали, с какой стороны первоначально обследуемый прослушивает тиканье наручных часов, чтобы сравнить громкость справа и слева, в каком ухе тиканье кажется более громким и каким ухом правильнее воспринимаются слова, произнесенные шепотом при другом закрытом ухе. Для выявления доминантной руки применяли 7 проб: динамометрию (отмечали какой рукой обследуемый брал динамометр, а также силу сжатия каждой кисти), переплетение пальцев рук (большой палец ведущей руки оказывается сверху), скрещивание рук на груди - "позу Наполеона" (ведущая рука ложится на грудь, а кисть ее располагается на противоположном предплечье), тест вытянутых перед собой рук (выполняется с закрытыми глазами, ведущая рука оказывается выше), рисование вслепую круга и квадрата (рисунок ведущей руки лучше), аплодирование (ведущая рука активнее и располагается сверху). Оценку ведущей ноги проводили по 6 пробам: обследуемым предлагали закинуть ногу на ногу, подпрыгнуть на одной ноге, встать на стул на колени, сойти со стула, из положения "ноги вместе" сначала сделать шаг назад, затем шаг вперед. В каждом случае нога, первой совершавшая движение, рассматривалась как ведущая (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988). Использование этих проб наглядно демонстрировало доминирование левой или правой стороны тела в каждом конкретном задании. Функциональная асимметрия человека обуславливается действием, по крайней мере, нескольких факторов, по-разному проявляющихся в латеральных показателях. Поэтому объективный контроль интегральной функциональной сенсомоторной асимметрии должен быть многопараметрическим, использующим набор тестов и проб. Комплексное использование набора достаточно простых проб, позволило нам в полевых условиях получать объективные устойчивые характеристики функциональной сенсомоторной асимметрии личности.

Интегральную асимметрию зрения, слуха, рук и ног определяли по преобладанию правых или левых значений в каждом случае. Если сумма левых показателей равнялась сумме правых показателей и были случаи равенства по одному из показателей, то отмечалась симметрия. Обследованные лица были разделены на группы, отличающиеся степенью выраженности признаков праволатеральности. Первая группа включала людей с преобладанием леволатеральных показателей: эти лица характеризовались либо полной левосторонней асимметрией, либо тремя левосторонними показателями из четырех зарегистрированных. Вторая группа (амбидекстры) характеризовалась полной симметрией зрения, слуха, рук и ног, сюда же были включены лица с тремя симметричными и левосторонними показателями. Третья группа объединяла лиц со смешанными показателями функциональной асимметрии, где различные комбинации двух или трех правосторонних характеристик сочетались с левосторонними или симметричными показателями. И, наконец, в четвертую были включены лица абсолютно праволатеральные. По экспериментальным данным строились радиальные гистограммы частотности различных латеральных фенотипов. Достоверность отличий доли лиц с определенным типом сенсомоторной асимметрии по отношению к данным, полученным в Новосибирске, определялась при сравнении двух альтернативных

распределений (анализируемого и контрольного) методом Пирсона - критерий χ^2 .

От первой к последующим группам нарастали показатели праволатеральности: лица первых двух групп имели не более одного, третьей группы - не более трех, четвертой группы - все правосторонние показатели.

У всех обследуемых с помощью тонометра измеряли уровень артериального давления (диастолического и систолического) на левой руке в положении сидя с повтором до трех раз.

У 32 человек из числа обследованных селькупов (средний возраст 41,7 года) утром натощак из локтевой вены забирали кровь, в сыворотке которой радиоиммунными методами с применением отечественных РИА наборов определяли концентрацию кортизола и инсулина. Результаты группировали по типам функциональной сенсомоторной асимметрии. Для оценки статистической достоверности различий полученных групп использовался критерий Манна-Уитни.

Как показал анализ результатов, среди вахтовых рабочих и коренных жителей Севера обнаружено возрастание доли неправоруких за счет снижения лиц со смешанными и праволатеральными показателями по сравнению с данными контрольного обследования жителей г.Новосибирска (Рис. 14).

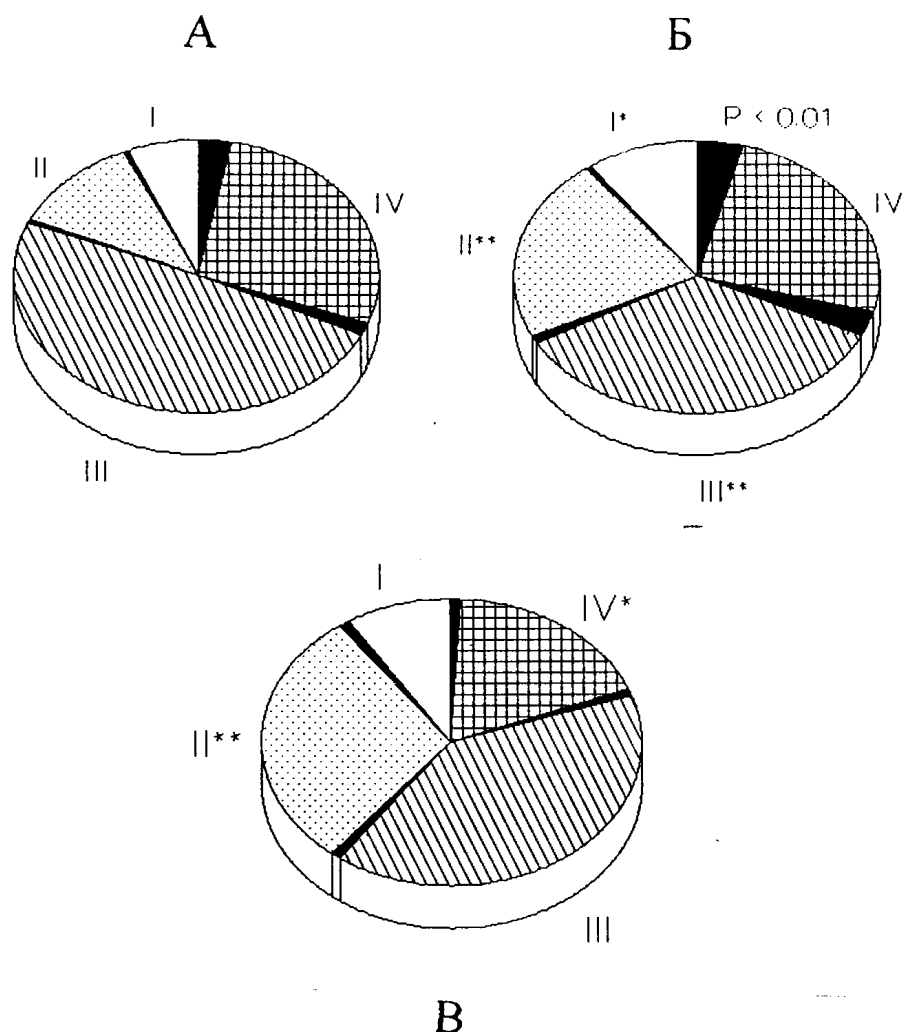


Рис. 14 Распределение лиц с различными типами функциональной асимметрии мозга и частота встречаемости артериальной гипертензии.

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 заливки пропорциональна частоте артериальной гипертензии.

Максимальная частота артериальных гипертензий (160/95 мм рт.ст. или выше) регистрировалась среди вахтовых рабочих с преобладанием праволатеральных показателей. Минимальной частотой артериальных гипертензий отличались первые две группы вахтовых рабочих, лица с преобладанием леволатеральных показателей функциональной сенсомоторной асимметрии и амбидекстры (Рис. 14,б). Обследование водителей автотранспорта в г.Новосибирске не выявило столь резких отличий в частоте встречаемости артериальной гипертензии в группах с различным количеством левосторонних показателей, как у вахтовых рабочих (рис. 14,а). Среди обследованных селькупов обнаружено незначительное число лиц с уровнем кровяного давления равным или выше 160/95 мм рт.ст.

Известно, что в популяции северных селькупов крайне редко встречаются лица с заболеваниями сердечно-сосудистой системы, что, по-видимому,

обусловлено более низким содержанием общего холестерина сыворотки крови и холестерина липопротеидов низкой плотности (Отева и др., 1992). Именно поэтому для оценки эффективности процессов адаптации использовался метод контроля уровня гормонов в плазме крови.

Уровень кортизола у лиц с преобладанием праволатеральных показателей оказался повышенным по сравнению с данными региональной нормы жителей г.Новосибирска. Самый низкий уровень кортизола в плазме крови зарегистрирован у левшей, наиболее высокий - у лиц с преобладанием праволатеральных показателей сенсомоторной асимметрии. Данные групп амбидекстров и смешанных занимают промежуточное значение (Рис. 15).

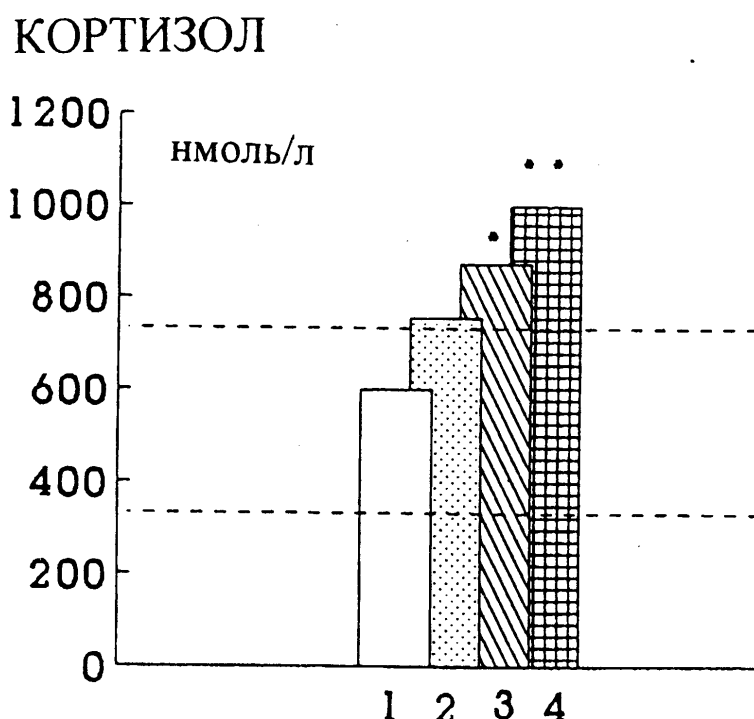


Рис. 15 Уровень кортизола в плазме крови у северных селькупов с различным типом функциональной асимметрии мозга.

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 и на рис. 6.

Уровень инсулина в плазме крови селькупов оказался сниженным по сравнению с данными региональной нормы жителей г.Новосибирска во всех группах. Несколько выше по сравнению с показателями других групп, оказался уровень инсулина в группе лиц с преобладанием праволатеральных показателей (Рис. 16).

ИНСУЛИН

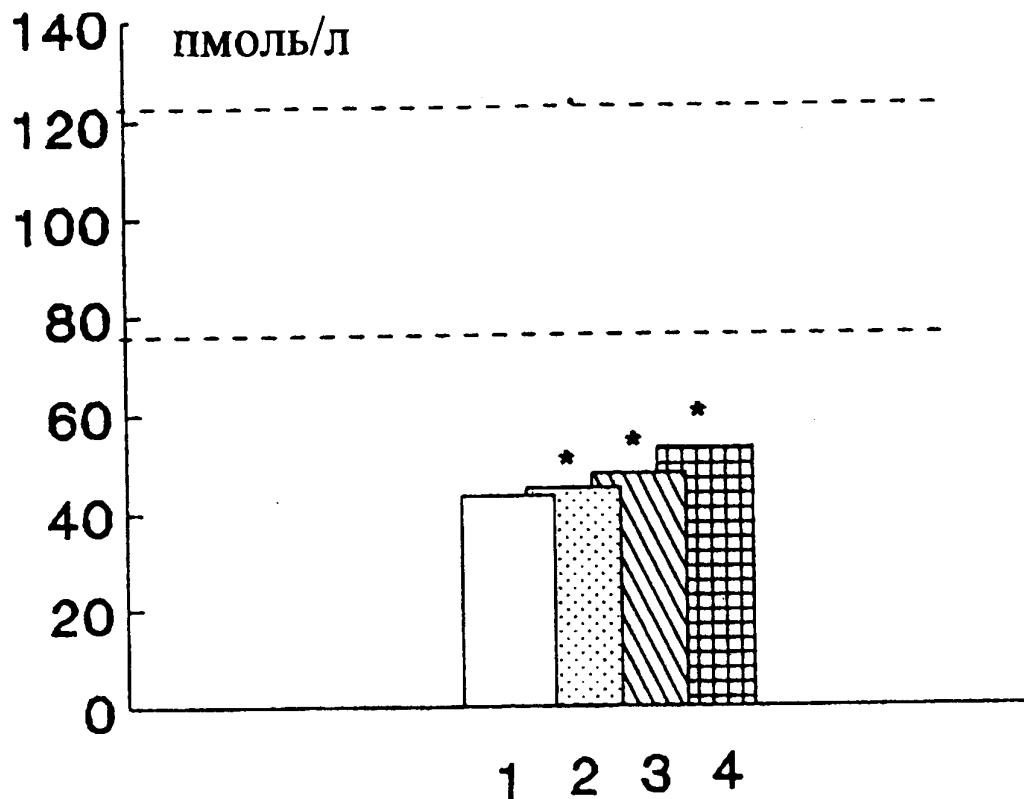


Рис 16 Уровень инсулина в плазме крови у северных селькупов с различным типом функциональной асимметрии.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 14.

* $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$ (критерий Манна-Уитни) - уровень значимости по отношению к группе с преобладанием левосторонних показателей сенсомоторной асимметрии.

Прежде, чем прокомментировать полученные результаты, обратимся к известным литературным данным. Результаты многочисленных исследований и клинические данные указывают на большую, чем у правшей, билатеральность представительства функций и симметричность их связей со срединными структурами мозга у левшей и амбидекстров (Н.Н. Брагина и др., 1976). Полушария же мозга у правшей, напротив, резко различаются по функциональным связям с подкорковыми структурами: правое - тесно связано с диэнцефальным отделом, и, таким образом, оказывается более вовлеченным в процессы вегетативной, гуморальной и эндокринной регуляции, левое - со специфическими и активирующими системами мозга (В.М. Каменская и др., 1976). Ранее нами было выявлено, что в процессе адаптации поочередно участвуют оба полушария мозга, но при хронически незавершенной адаптации исходно доминантное полушарие мозга становится субдоминантным за счет эмоциогенной активации правого полушария (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988). При этом, эмоциогенная активация правого полушария длительна, тогда как первоначальная активация левого полушария кратковременна. Поскольку, как было показано в предыдущей главе, для экспедиционно-вахтовых рабочих

характерно состояние незавершенной адаптации, можно полагать, что застойная активация правого полушария, протекающая на фоне незавершенного адаптационного процесса, влияет непосредственно на диэнцефальный отдел мозга и обуславливает нарушение вегетативной, гуморальной и эндокринной регуляции. Это проявляется в артериальной гипертензии у вахтовых рабочих-правшей.

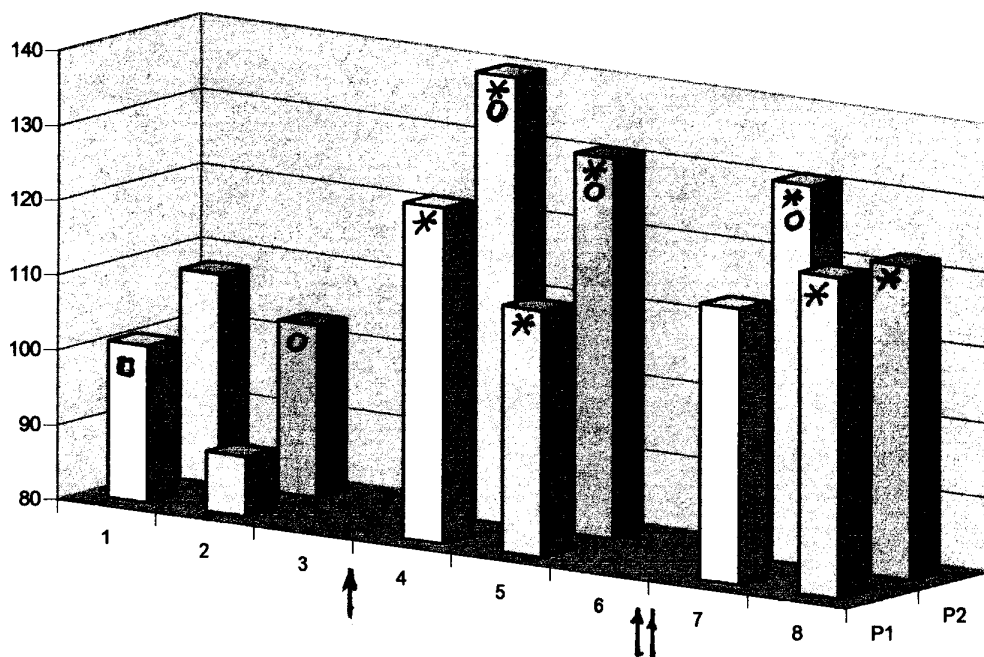
Несколько по иному, но с близких позиций, видятся различия показателей гормональной сферы у коренных жителей Севера - селькупов в зависимости от функциональной асимметрии. Известно, что часть популяции северных селькупов отличается высоким уровнем кортизола, а межэндокринные соотношения у них характеризуются положительной взаимосвязью с уровнем инсулина (Н.Б. Пиковская и др., 1992). По мнению исследователей, это свидетельствует о напряжении гипофизарно-надпочечниковой системы и несостоятельности процесса адаптации у этих лиц. Согласно нашим данным, высоким уровнем кортизола и относительно более высоким уровнем инсулина отличаются лица с преобладанием праволатеральных показателей. Что же касается левшей и амбидекстров, то по сравнению с региональной нормой жителей г.Новосибирска у них выявляется лишь снижение уровня инсулина при полном отсутствии гиперкортицизма.

Изменение доли леворуких в регионах с необычными условиями выживания – это наиболее наглядный факт, указывающий на решающую роль типа асимметрии мозга для полноценной адаптации в экстремальных климатогеографических условиях. Обследования сенсомоторных асимметрий коренных жителей в последние годы выявили значительное возрастание числа лиц с преобладанием леволатеральных показателей у аборигенного населения не только приполярных регионов, но и у лиц, постоянно проживающих в условиях ультра-континентального климата Тувы (В.П. Леутин, М.Д. Ройфман, А.М. Пичуров и др., 1997; В.П. Леутин, М.Г. Чухрова, С.Г. Кривошеков, 1999), обитателей высокогорных районов Алтая (Е.А. Ыжикова, 2000). Единым фактором свойственным всем этим регионам в климатическом отношении весьма различным является гипоксия - высокогорная или "холодовая". Именно поэтому для понимания причины повышенной толерантности левшей к экстремальным климатическим условиям целесообразно оценить особенности их реагирования на гипоксическое воздействие.

Обследовались испытуемые 18-22 лет, постоянно проживающие в Новосибирске. Из значительного контингента обследованных специально были отобраны 2 группы по 9 человек: одна из них состояла из лиц с абсолютным правосторонним сенсомоторным доминированием, другая – с левосторонним, причём все испытуемые второй группы писали левой рукой. Неинвазивным методом транскраниальной доплерографии (ТКД), путем инсонации М 1-2 сегментов средней мозговой артерии (СМА) из височного ультразвукового окна на аппаратно-программном комплексе Ангодин (НПО Биос, Россия), проводилась билатеральная оценка линейной скорости кровотока (ЛСК). Непосредственно измеряемым параметром кровотока являлась максимальная

систолическая скорость. Замеры проводились в положении лежа до и после вдыхания через маску при нормальном барометрическом давлении газовой смеси, состоящей из 10 % кислорода и 90 % азота. Пальцевым пульсоксиметром "PALCO 305" (США) непрерывно контролировалась концентрация O_2 в артериальной крови. На фоне гипоксии при достижении оксигенации 85% и 80% в артериальной крови измерялась ЛСК. Полученные данные обрабатывались при помощи программы «Статистика» версия 5,2.

см/сек



У правшей в исходном состоянии ЛСК в средней мозговой артерии левого полушария (ЛПШ) выше, чем в СМА правого полушария (ППШ) (рис. 17,1). У левшей же в исходном состоянии достоверных межполушарных различий не выявлено. Однако, по сравнению с группой правшей у левшей выше максимальная систолическая скорость в средней мозговой артерии ППШ. (рис. 17,2). При вдыхании газовой смеси со сниженным до 10% содержанием кислорода ЛСК у обследованных молодых людей возрастает в каждом полушарии как у левшей, так и у правшей, но у левшей эти сдвиги в каждом полушарии больше (рис. 17.4,5) При дальнейшем вдыхании газовой смеси и падении оксигенации артериальной крови до 80%, линейная скорость кровотока в левом полушарии у правшей начинает снижаться, что особенно заметно по отношению к данным, полученным на левшах (рис. 17,7).

Ранее методом реоэнцефалографии было установлено повышение объема мозгового кровотока при дыхании гипоксической смесью, содержащей 8,9%

кислорода в азоте (С.И. Сороко, Р.М. Димаров, 1994). По мнению М.В. Александрова с соавт. (М.В. Александров, О.А. Иванов, Н.И. Косенков и др., 2001), которые провели исследование динамики спонтанной ЭЭГ молодых испытуемых при 30 мин. непрерывном дыхании гипоксической смесью с 10% содержанием кислорода, механизмы, направленные на компенсацию гипоксического воздействия, реализуются в большей степени в недоминантном правом полушарии.

Комплексное исследование состояния мозгового кровообращения методами позитронно-эмиссионной томографии и ультразвукового дуплексного сканирования позволило установить, что измерение ЛСК на уровне начальных сегментов виллизева круга отражает динамику объёмного мозгового кровотока (Л.Г. Агаджанова, А.В. Андреев, Е.А. Белолопотко и др., 1998). Большая ЛСК в правом полушарии у левшей, чем у правшей, по-видимому, свидетельствует о большем мозговом кровотоке и большей эффективности системы обеспечения метаболических процессов в правом полушарии мозга у левшей.

Поскольку правое полушарие контролирует гуморальную, эндокринную и вегетативную регуляцию, то можно полагать, что возможности правого полушария в целом определяют эффективность мозговой гемодинамики. Возможно, именно поэтому увеличение ЛСК в ответ на гипоксическую пробу больше у левшей. Ранее, более выраженная, чем у правшей, реакция мозгового кровотока у леворуких юношей 16-17 лет на локальную статическую нагрузку была выявлена методом фокусированной импедансной плетизмографии (В.М. Безобразова, С.Б. Догадкина, 1988). Более эффективная мозговая гемодинамика у левшей проявляется в том, что при углублении гипоксии и падении оксигенации артериальной крови до 80% у них не происходит снижение кровоснабжения левого полушария мозга.

Анализ ЭЭГ правшей и левшей в разных экспериментальных ситуациях выявил принципиальные различия в направленности изменений биоэлектрической активности полушарий мозга: правшам был присущ реципрокный характер изменения активности альфа- и тета-диапазонов, а левшам – синфазный (Л.А. Жаворонкова, 2001). И в наших исследованиях ЛСК мозга выявляется подобная закономерность: синфазное нарастание ЛСК в полушариях мозга у левшей и реципрокное при усугублении гипоксии у правшей.

Таким образом нейрофизиологическая организация, обуславливающая устойчивость мозгового кровообращения в полушариях мозга у левшей при гипоксии лежит в основе их толерантности к адаптационным нарушениям в экстремальных климатогеографических условиях.

Возрастание специализации полушарий обеспечивает лучшие показатели функционирования лиц с преимущественной праволатеральностью в традиционных условиях проживания. Обратная сторона специализации - повышенная уязвимость: в необычных, экстремальных условиях среды преимущество получают лица с наименьшей специализацией полушарий мозга, что ведет к нарастанию в популяции индивидуумов с показателями левосторонней функциональной асимметрии и амбидекстров. Накопление лиц с выраженной синистральностью среди жителей Заполярья, регионов с экстремальным климатом и высокогорья позволяет полагать, что индивидуумы с повышенной толерантностью к жестким условиям существования в настоящее время отбираются путем стихийного процесса. И наоборот, правши, т.е. лица с пониженной толерантностью к адаптационным нарушениям, составляют часть популяции, проживающей в экстремальных климатогеографических условиях, адаптация которой не может быть признана завершенной. Наглядный пример – вахтовый труд в экстремальных климатогеографических условиях с его подогнанными к требованиям производства режимами труда и отдыха. Необходимость новой адаптации возникает всякий раз, когда еще не завершилась предыдущая адаптация.

Незавершенная адаптация как явление, на наш взгляд, не ограничивается рамками вахтового труда. На Крайнем Севере или 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. И, наконец, в тех случаях, когда экологическая ситуация неблагоприятна: техногенные загрязнения, профвредности, хронически высокий уровень нервно-эмоционального напряжения, что обуславливает истощение функциональных резервов, - в состоянии незавершенной адаптации оказывается большая часть населения в регионах с вполне умеренными, субэкстремальными условиями. Иными словами, незавершенная адаптация - это состояние свойственное значительной части населения нашей страны.

К числу наиболее очевидных психофизиологических признаков незавершенной адаптации относятся: активация селекции слабо эмоциональной информации в процессах памяти, тревожность, инверсия полушарного доминирования, повышенный до верхней границы нормы уровень кортикостероидов, нарушение межсистемных и внутрисистемных взаимодействий, повышение реактивности центров регуляции дыхания и кровообращения, снижение эффективности мышечной деятельности, повышенная утомляемость. Незавершенная адаптация, по нашему мнению, является рилизинг-фактором невротических заболеваний, психосоматической патологии, аддиктивного поведения.

Нарушение межполушарной передачи информации при неврозе

Типичным результатом срыва процесса адаптации является развитие невротических нарушений, происходящих преимущественно по типу невротических реакций (Граве, Шнейдман, 1972; Горфинкель, Келейников, 1974; Фролов и др., 1980). Нередко невротизм наблюдается на антарктических и арктических полярных станциях (Зубарев, 1971; Цейтлин и др., 1971; Деряпа, 1973; Ю.А. Кузнецов, 1974; Куст, 1974; Гурьев, 1975; С.И. Сороко, 1976; Rivolier, 1974). В этих случаях обнаруживаются нарушение сна, появление депрессивных и ипохондрических состояний (Бизюк, Рябинин, 1979). 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 психо-эмоционального напряжения», отмечен у 70 % сотрудников труднодоступных станций, а невротические расстройства — 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 (А.Л. Матусов и др., 1979).

Невротические реакции или симптомокомплекс, характеризуемый как невроз, обнаруживаются более чем у 50% состава экипажей морских судов дальнего плавания (Стенько, 1978), у людей после 88-дневного пребывания в полутьме пещеры (Reinberg, 1967). Наблюдаются они и у строителей БАМа в условиях Северного Прибайкалья (Пшеникова, 1978).

Невротические состояния представляют собой наименее специфические проявления психической патологии. Встречаясь в рамках различных расстройств психической деятельности, они входят в структуру болезненной картины многих соматических и неврологических заболеваний (Ю.А. Александровский, 1976). Ряд исследователей отмечают, что ведущим в этиологии невротизма является резкое нарушение адаптационных механизмов мозга (А.М. Вейн и др., 1977). Подчеркивая информационную природу невроза, М.М. Хананашвили (1978) полагает, что в основе адаптационных нарушений лежит неблагоприятное сочетание трех факторов: высокого уровня мотивации, избытка информации и ограниченного времени для ее переработки.

По мнению И.Д. Давыдовского, полнота здоровья есть полнота приспособления. Однако он не использует термин «дезадаптация», а вводит понятие «адаптация к болезни», считая, что «адаптация к внешней среде нередко достигается ценой значительных морфологических и функциональных сдвигов, уходящих в область нозологии» (И.Д. Давыдовский, 1962, с.28). В таком понимании невроз — это патологическая адаптация индивидуума к внешним, окружающим его условиям.

R. Murray и J. Zenter (1975) определяют здоровье как физический, интеллектуальный и эмоциональный направленный адаптивный ответ на внутренние и внешние стимулы для поддержания состояния жизни и комфорта.

Состояния болезни и здоровья являются синонимами неудачного или успешного опыта индивидуума в попытке ответить адаптивно на требования среды (Dubos, 1965).

Связь нарушения процессов адаптации и возникновения неврозов представляется достаточно наглядно. Тем не менее в определениях неврозов человека на первый план выдвигаются два момента — указания на наличие конфликта или психической травмы и патологической реакции личности на этот конфликт. Важной чертой конфликта в случае невроза является его подсознательная динамика. Действие психического патогенного фактора, по-видимому, заключается не в самом психическом толчке, а в его внутреннем проецировании, внутренней переработке. Патология может объясняться либо личностной аномалией, либо тем, что личность вынуждена переносить чрезмерные нагрузки (Х. Лопес Ибор, 1981).

Астенический невроз, неврастения, встречается чаще других видов неврозов (Ю.А. Кузнецов, 1974). Математическая обработка перечня признаков, соответствующих каждому из трех неврозов — истерии, неврастении, психастении, обнаружила, что неврастения характеризуется в основном набором обще невротических симптомов. К ним относятся эмоциональная лабильность, аффективная истощаемость, депримированность, ипохондричность, наличие вегетативных нарушений, субъективных жалоб (особенно болей в сердце), слабость, одышка. Внутренних специфических симптомов при этом заболевании нет. Отмечается, что для неврастении анамнестически характерны более пролонгированные психотравмирующие ситуации (В.С. Ефремов и др., 1980).

Таким образом, неврозы могут быть обусловлены как нарушением адаптационных процессов, так и конфликтной, психотравмирующей ситуацией, являющейся важнейшим пусковым фактором заболевания с позиции клинической неврологии. Следует признать, что практически нет людей, не испытавших в жизни трагических переживаний или не менявших привычной среды обитания. Тем не менее невротические реакции и заболевания проявляются далеко не у всех. Дело в том, что объективная тяжесть невротизирующей ситуации в, казалось бы, одинаковых условиях глубоко индивидуальна для каждого человека и зависит от воспитания, жизненного опыта, взглядов, установок, идеалов. Патогенность той или иной информации определяется значимостью ее для данного индивидуума (А.М. Свядош, 1971).

Облигатным признаком неврозов являются эмоциональные нарушения и вегетативно-соматические расстройства. Вегетативные дисфункции отмечаются в 100 % случаев (А.М. Вейн и др., 1977). Связь латеральных эффектов поражений, наркоза, активации того или иного полушария с проявлениями эмоциональной сферы человека позволяет предполагать существенность функциональной асимметрии мозга в патогенезе неврозов. Сравнительный психофизиологический анализ изменений селекции высокозначимой информации у больных неврастением и у здоровых людей в процессе экстренной адаптации, с учетом особенностей восприятия и фиксации сигналов правым и левым

полушариями мозга, позволяет понять механизмы переработки информации при нарушении адаптации.

Неослабевающий интерес исследователей к анализу механизмов неврозов определяется, с одной стороны, широкой распространенностью этого заболевания, с другой — трудностью купирования его симптоматики. По данным Ю.А. Кузнецова (1974), из 6353 здоровых человек у 70,7 % отмечены невротические реакции. Частота встречаемости развернутых форм неврозов в европейских странах 10—10,5 % (Fernandez, 1970; Scaufres, 1979). Лишь у 68 % заболевших через 10 лет после постановки диагноза в катамнезе регистрируется выздоровление (Круглова, 1972). В тех случаях, когда психотравмирующая ситуация отличается длительностью, относительной неразрешимостью и затрагивает основные интересы личности, невроз обнаруживает затяжное течение. При этом соматопсихическое состояние больных существенно изменяется (В.Ф. Матвеев, А.А. Ковалев, 1978).

В последние годы выявлено улучшение межполушарного переноса информации в процессе адаптации у человека. До настоящего времени остаётся неясным вопрос, какие изменения переноса информации между полушариями мозга возникают при нарушениях адаптации, в том числе, протекающих по типу неврозов. Известно, что восприятие и запоминание информации в зависимости от такой её характеристики, как эмоциогенность, различается, как в процессе адаптации, так и при неврозах. Именно поэтому представляется целесообразным проследить изменение межполушарного переноса информации у больных неврастением с различной длительностью течения заболевания при разделении её на два класса — эмоциогенной и нейтральной.

В наших исследованиях испытуемые моноаурально воспринимали и запоминали временные и эмоциогенные характеристики акустической информации - длительность гудков, сопровождаемых и не сопровождаемых ударом тока, при этом воспроизведение было как правой, так и левой рукой. Обследование осуществлялось в условиях заводского профилактория. Были обследованы две группы людей. Первую составили больные с диагнозом «неврастения». В соответствии с длительностью течения заболевания больные были разделены на три группы: до 2-х лет, от 3 до 5 лет, 6 лет и более. Контрольную группу составили практически здоровые лица, отдохавшие в профилактории, и лица с диагнозом «межпозвоночной остеохондроз». У всех обследованных оценивались латеральные показатели, характеризующие исходную сенсомоторную асимметрию зрения, слуха, рук и ног. Из дальнейшего анализа исключали лиц с абсолютным или преимущественным леволатеральным доминированием.

Особенность подхода заключалась в том, что воспроизведение заданной информации могло осуществляться той или иной рукой, что в сочетании с латерализованным обучением позволяло обнаружить перенос навыка с одной руки на другую и, следовательно, получить данные о переносе информации из одного полушария мозга в другое.

При обследовании испытуемых контрольной группы выявлено, что воспроизведение длительности звуковых стимулов, сопровождаемых ударом тока, точнее правой рукой, чем левой. При этом точность воспроизведения индифферентных гудков меньше. Это соответствует данным обследования здоровых лиц, проведённого аналогичным методом ранее. Длительность гудка, сопровождаемого неизбежным электрокожным подкреплением, точнее воспроизводится в том случае, когда по отношению к процедуре обучения это выполняете противоположной рукой при слуховом контроле тоже противоположным ухом.

У больных неврозом в отличие от данных контрольной группы по мере нарастания сроков течения заболевания выявляется снижение точности воспроизведения длительности гудков, сопровождаемых ударом тока, в том случае, когда обучение осуществлялось с левой стороны, а воспроизведение с противоположной (рис 18).

Снижение точности воспроизведения длительности звуковых сигналов, сопровождаемых неизбежным ударом тока, при восприятии их в процедуре обучения левым ухом и воспроизведении правой рукой (слуховой самоконтроль правым ухом), свидетельствует об ухудшении переноса эмоциогенной информации у больных неврозостением из правого полушария в левое. Эта закономерность выявляется у больных с длительностью течения заболевания более 2-х лет и по мере удлинения сроков заболевания нарастает.

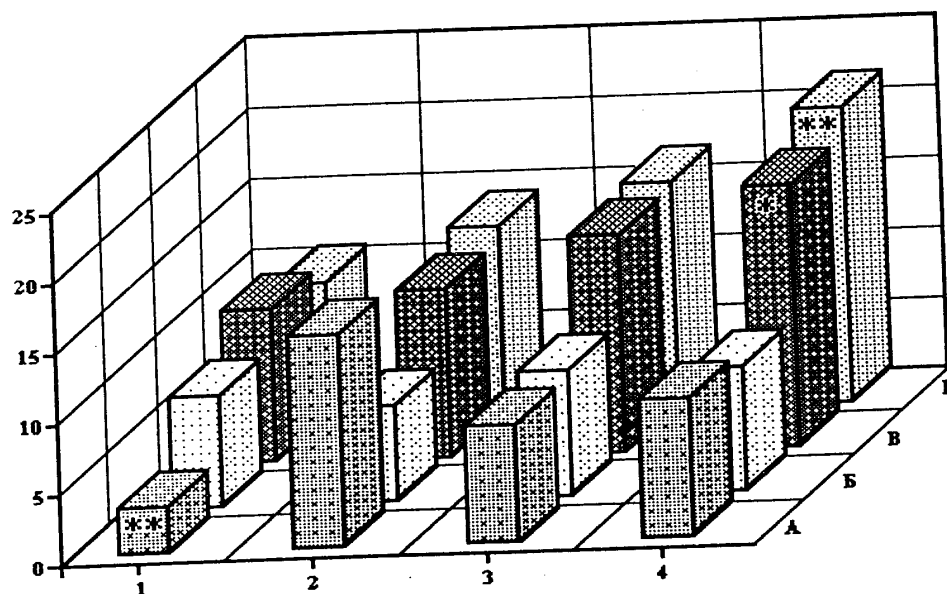


Рис 18 Ошибка воспроизведения длительности эмоциогенных звуковых стимулов (сопровождаемых неизбежным ударом тока) у больных неврозом и лиц контрольной группы, % к исходной длительности гудка.

А – контрольная группа (11 чел.); группы больных с длительностью заболевания: Б – до 2 лет (8 чел.); В – 3-5 лет (10 чел.); Г – 6 и более лет (9 чел.). По оси абсцисс – тип обучения и режим тестирования: 1 – восприятие звука правым ухом, воспроизведение правой рукой; 2 – восприятие звука левым ухом, воспроизведение левым ухом, воспроизведение правым ухом; 3 – восприятие правым ухом, воспроизведение левым ухом, воспроизведение правой рукой; 4 – восприятие левым ухом, воспроизведение правой рукой.

Имеется большое количество косвенных данных, свидетельствующих о нарушении взаимоотношений полушарий головного мозга при неврозе. Так, невротические симптомы наиболее часто сопутствуют правой височной лобэктомии (D. Taylor, 1972). По данным психологического обследования, испытуемые, для которых характерен истерический когнитивный стиль, при ответе на вопросы проявляют тенденцию к большему числу левосторонних движений глаз (Smokier, Shervin, 1979). Конверсивные реакции имеют тенденцию к латерализации, причем они более часты на левой стороне тела (D. Galin et al., 1977). У больных логоневрозом при моноауральном опознании односложных слов выявлена доминантность правого полушария (Е.Л. Бережковская, 1982).

У больных неврастениями с помощью спектрального анализа по методу быстрого преобразования Фурье ЭЭГ правой и левой лобных областей отмечаются слабые различия при активации правого и левого полушарий во время проведения функциональных нагрузок по сравнению с соответствующими данными у здоровых испытуемых (Goldstein et al., 1980). У больных с пограничными состояниями (невроз навязчивых состояний, неврастения, истерический невроз, декомпенсация психопатии) выявлено преобладание теменно-височных корреляционных связей в правом полушарии или теменно-лобных констелляций взаимоотношений в левом — в зависимости от выраженности гипер- или гипостенических типологических особенностей

личности (Ю.А. Александровский и др., 1984). Регистрация альфа-активности в симметричных зонах правого и левого полушарий выявила у заикающихся испытуемых при предъявлении и припоминании слов снижение альфа-активности в правом полушарии, у здоровых лиц — в левом полушарии. Авторы делают вывод, что больные с заиканием используют при обработке слов преимущественно правое полушарие (W. Moore et al., 1982).

При ЭЭГ-исследованиях больных неврозом отмечают полиморфизм, неустойчивость и диффузность изменений электрической активности мозга. Однако функциональные пробы и словесные воздействия позволяют выделить изменения коэффициентов корреляции, временных сдвигов, периодичности корреляционной функции, усиление степени пространственной синхронизации биопотенциалов, типичные для каждой формы невроза. Так, при неврозе навязчивых состояний эти особенности ЭЭГ-изменений локализуются преимущественно в лобных областях коры при истерии — в височных и теменных, при неврастении — в центральных и лобных областях (В.В. Бобкова, 1966). В этой связи можно предположить, что функциональная асимметрия мозга для каждой формы невроза может иметь свои особенности. Однако конкретных исследований функциональной асимметрии мозга у больных неврозами проведено немного.

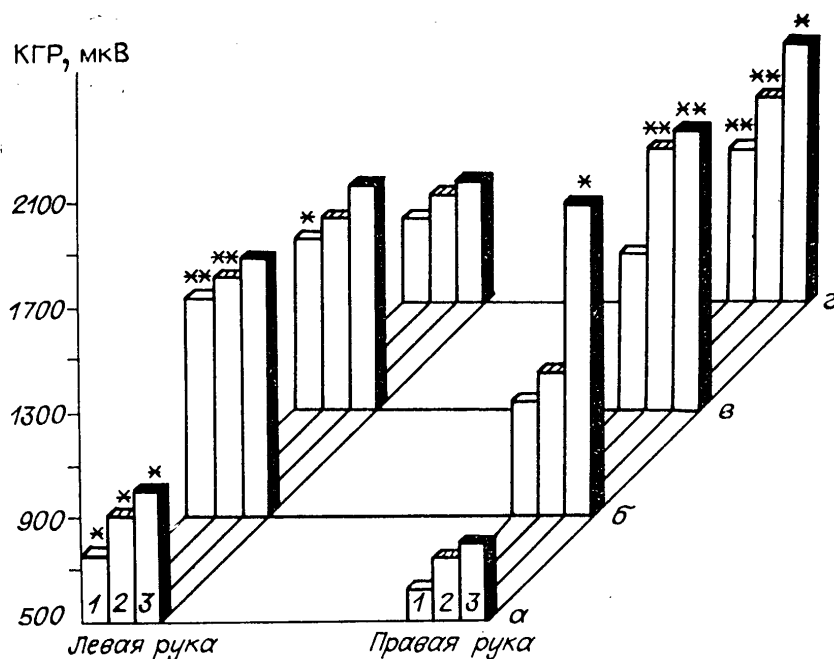


Рис. 19. Усредненная амплитуда КГР (мкВ) при восприятии и повторении слов-стимулов у больных неврастениями с различной длительностью заболевания и у здоровых лиц (контроль). а — контроль (15 чел.), б — длительность заболевания до 2 лет (14 чел.), в — 3—5 лет (19 чел.), г — 6 и более лет (11 чел.). 1 — КГР на нейтральные слова; 2 — на слабо эмоциональные слова; 3 — на сильно эмоциональные слова. Уровни значимости различий по отношению к противоположному полушарию: одна звездочка — $P < 0,05$, две — $P < 0,01$.

Моноауральное тестирование с использованием вербальных стимулов градуально нарастающей эмоциональности позволяет проследить динамику функциональной асимметрии мнемической функции и коррелированных с ней латеральных эффектов вегетативных проявлений эмоционального реагирования у больных неврастениями (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1987).

Обследования проводились в условиях заводского профилактория после рабочего дня. Формирование групп обследованных описано ранее.

В связи с попеременным моноауральным предъявлением пары вербальных стимулов на правой и левой руке возникают КГР, амплитуда которых зависит от эмоциогенности слов-стимулов. Сильно эмоциогенные слова, в отличие от нейтральных, вызывали у здоровых испытуемых КГР максимальной амплитуды. Слабо эмоциогенные вербальные стимулы сопровождалась КГР, амплитуда которых занимала промежуточное значение. Для стимулов каждого класса усредненная амплитуда КГР была выше на левой руке (рис. 19, а).

Сильно эмоциогенные слова отличались наилучшим воспроизведением, хуже всего припоминались нейтральные; воспроизведение слабо эмоциогенных слов характеризовалось промежуточной величиной. Подобные градуальные соотношения были обнаружены при предъявлении вербальной информации возрастающей эмоциогенности как в правое, так и в левое ухо. У испытуемых контрольной группы как для нейтральной, так и для эмоциогенной вербальной информации выявлен «эффект правого уха», т.е. нейтральные, слабо эмоциогенные и сильно эмоциогенные слова, предъявленные в правое ухо, в среднем воспроизводились лучше (рис. 20, а). Прослушав поочередно предъявленные эмоциогенное и нейтральное слова, здоровые лица чаще повторяли эмоциогенное слово.

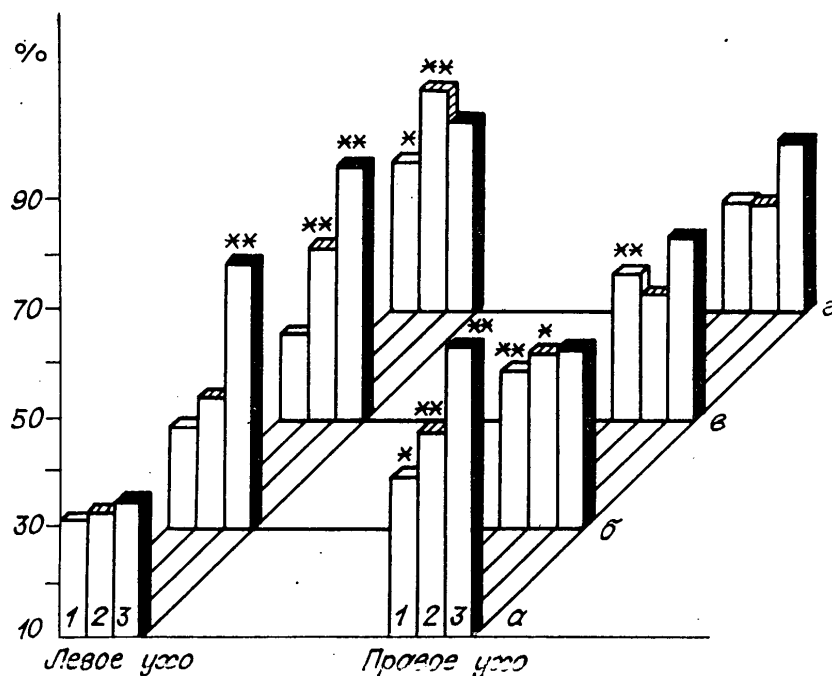


Рис. 20. Воспроизведение слов (%) различной эмоциогенной значимости больными неврастениями с разной продолжительностью заболевания и здоровыми лицами.

Усл. обозн. см. рис. 19,

У больных с длительностью заболевания до 2 лет, в отличие от испытуемых контрольной группы, выявлен «эффект левого уха» для сильно

эмоциогенных слов (рис. 20, б). Однако для слабо эмоциогенных и нейтральных слов обнаружен «эффект правого уха», причем слабо эмоциогенные слова воспринимались и оценивались как сильно эмоциогенные вербальные стимулы, о чем свидетельствовали резко возросшая амплитуда КГР и уровень их воспроизведения, практически не отличавшийся от такового для сильно эмоциогенных слов, предъявленных в правое ухо. Для слабо эмоциогенной и нейтральной вербальной информации большая амплитуда КГР наблюдалась на левой руке, а для сильно эмоциогенных слов — на правой (см. рис. 19, б).

У больных с длительностью заболевания 3—5 лет выявлены «эффект левого уха» для сильно и слабо эмоциогенных вербальных стимулов и сохранение «эффекта правого уха» для нейтральных слов (см. рис. 20, в). У этой группы обследуемых усреднение вегетативных реакций позволило обнаружить большую амплитуду КГР на правой руке для сильно и слабо эмоциогенных слов, тогда как для нейтральных слов, как и в норме, амплитуда КГР была больше слева.

Больные с длительностью заболевания 6 лет и более все слова, прослушанные левым ухом, воспроизводили лучше предъявленных в правое ухо вне зависимости от эмоциогенной значимости слов (см. рис. 20, г). При этом большая амплитуда КГР регистрировалась на правой руке при восприятии и повторении не только эмоциогенных, но и нейтральных слов (см. рис. 19, г). Больные неврастенией, поставленные в ситуацию выбора слов из пары эмоциогенное — нейтральное, предпочитали повторять нейтральное слово.

При дихотическом тестировании здоровых лиц с помощью вербальных стимулов обнаружен «эффект правого уха» (D. Kimura, 1961). Позднее он был выявлен и при моноауральном прослушивании вербальных стимулов (H. Kallman, 1977; Bohannon, Baker-Ward, 1981). При попеременном моноауральном предъявлении эмоциогенных и нейтральных слов в одном тесте для тех и для других обнаруживается «эффект правого уха». При этом эмоциогенные слова запоминались лучше нейтральных (Л.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1984а). Здоровые люди при стимуляции акустическими и вербальными стимулами имеют достоверно сниженную амплитуду КГР на правой руке (P. Comper, J. Lacroix, 1981; G. Boyd, I. Maltzmann, 1983). У больных эпилепсией также обнаружена асимметрия КГР, но в отличие от здоровых лиц она зависит от стороны поражения: амплитуда КГР уменьшается на стороне, противоположной локализации эпилептического очага (В.И. Окладников, 1982).

Электростимуляция подкорковых центров лимбического мозга с диагностической и лечебной целью выявляет резкие изменения вегетативной регуляции, в том числе потоотделения, которые преимущественно выражены на контралатеральной стороне и в меньшей степени на унилатеральной. Перекресты потовых нервных волокон, расположенные на уровне пирамид, подтверждены анатомически (А.Н. Бондарчук, 1972). Наиболее четкое представительство висцеральных нервов, брыжеечных, чревных, тазовых отмечено в контралатеральном полушарии (М.С. Синяя и др., 1982).

Доминирование высших психических функций у здоровых лиц в левом полушарии, по-видимому, обуславливает более выраженное кортикофугальное влияние на центры, регулирующие КГР. Возможность тормозящих влияний коры в отношении протекания вегетативных рефлексов доказана клинико-физиологическими данными (Майорчик, 1972). В субдоминантном полушарии, отличающемся меньшей выраженностью вербальной мнемической функции, кортикофугальные влияния, вероятно, в меньшей степени воздействуют на центры, регулирующие КГР, что и проявляется в возрастании амплитуды КГР на левой руке. Экспериментальные данные об угнетении КГР руки, контралатеральной более активному полушарию, получены с использованием вербальных и пространственных заданий, т. е. адресованных преимущественно к левому или правому полушарию (J. Lacroix, P. Comper, 1979).

В начальной стадии заболевания «эффект левого уха» выявляется только для сильно эмоциогенной информации. Переработка слабо эмоциогенной вербальной информации левым полушарием мозга в это время трансформируется: слабо эмоциогенные слова оцениваются и запоминаются как сильно эмоциогенные стимулы. С нарастанием длительности заболевания в «эффект левого уха» вовлекается слабо эмоциогенная, а затем и нейтральная информация.

Перестройка функциональных отношений полушарий головного мозга при нарастании длительности невроза отражается и в усугубляющейся инверсии обычных соотношений амплитуд КГР справа и слева, соответствующих словам с различной эмоциогенной значимостью. Причем большая выраженность мнемической функции в одном из полушарий сопряжена с угнетением КГР в контралатеральной руке.

При трактовке результатов наблюдений функциональной асимметрии мозга следует учитывать двухстороннее взаимодействие полушарий мозга, для которого характерны реципрокные взаимоотношения, наиболее выраженные при патологических процессах (Flor-Henry et al., 1981; И.И. Шогама и др. 1982). Для больных неврастенией характерно повышение тонуса левой руки, что свидетельствует об усилении активирующей импульсации мышечного тонуса со стороны центральных отделов нервной системы в правом полушарии. Вместе с тем больший размах линеограмм правой руки у таких больных может быть связан с ослаблением внутреннего торможения в левом полушарии во время выполнения двигательных актов (В.С. Ефремов и др., 1982). Сопоставление состояний болевой, глубокой и сложных видов чувствительности у больных неврастенией и здоровых лиц контрольной группы показало, что для больных неврастенией характерны справа худшие показатели не только дискриминационной чувствительности, но и чувства локализации, и двумерно-пространственного чувства. Нарушение поверхностной (болевой) чувствительности, отмечающееся у большинства больных неврастенией, чаще определяется и обширнее именно справа. Эти данные, по мнению авторов, свидетельствуют об относительной недостаточности и большей ранимости механизмов общей чувствительности левого полушария мозга (в сравнении с правым полушарием) у больных неврастенией (И.И. Шогама, 1982).

Обнаруженная в наших исследованиях у больных неврастенией инверсия функциональной асимметрии мозга в отношении высшей психической функции, какой является вербальная память, и коррелирующей с ней инверсией вегетативных проявлений эмоционального реагирования, отражает эту повышенную ранимость механизмов левого полушария и связанные с ней реципрокные изменения в правом полушарии.

Важнейшей чертой психического конфликта у больных неврозами является его подсознательность (З. Фрейд, 1989). Для анализа переработки неосознаваемой информации предложен методический прием - чрезвычайно кратковременная тахистоскопическая экспозиция вербального стимула, явно недостаточная для его осознания. Полноценность восприятия можно проконтролировать устным отчетом испытуемого. Показателями полушарной активности при этом служат изменения амплитудных и временных параметров волны Р₃₀₀. На основе такого подхода было показано, что на фоне "безотчетной" эмоции, вызванной неосознаваемым словом, выявляются изменения функциональных исходных межполушарных отношений, обусловленные диффузной активацией коры преимущественно правого полушария (Э.А. Костандов, 1983).

Не вызывает сомнения, что в реальной жизни неосознаваемость вербальных стимулов задается как-то иначе. Слово, как стимульный материал, имеет двойственную природу - фонемно-акустическую и образно-эмоциогенную. Разделение сознательного и бессознательного восприятия эмоциональной значимости слова-стимула возможно путем сопоставления результатов независимой экспертной и субъективной оценок испытуемого. У здоровых лиц такие оценки достаточно полно совпадают, в то время как у больных неврозом выявляется рассогласование: из предложенных им для оценки эмоциональной значимости слов они выбирают, в основном, слова, имеющие положительную эмоциональную окраску, практически полностью игнорируя негативно окрашенные стимулы (Е.И. Николаева, А.М. Сафонова, А.М. Купчик, 1990). Однако, судя по резкому возрастанию латентности ассоциативных ответов на слова-стимулы, следует полагать, что они воспринимаются как эмоциогенные, но эта эмоциогенность не вербализуется.

Активация связей гностических областей коры и представительства моторной речи в левом полушарии мозга является необходимым условием вербализации и осознания (Э.А. Костандов, 1988). В свою очередь для того, чтобы быть осознанным, сигнал в проекционной коре должен получить информацию из центров эмоций (А.М. Иваницкий, 1987). Больные неврозом не могут вербализовать эмоциогенную значимость слова, а это может быть следствием того, что информация об эмоциогенности не достигает, в конечном счете, представительства моторной речи в левом полушарии. Таким образом, ухудшение переноса эмоциогенной информации из правого полушария в левое может обусловить появление в речи слов, эмоциогенные характеристики которых не осознаются.

В исследованиях на обезьянах с экспериментальным "расщеплением мозга" путем перерезки межполушарных комиссур и отдельным обучением каждого полушария было показано, что след памяти образуется как в том, так и в другом полушарии. У интактных животных при латерализованном обучении след памяти образуется в обоих полушариях за счет переноса результатов обучения через комиссуры мозга (С. Hamilton, 1977). Обучение животных с перерезкой мозолистого тела замедляется, межполушарное взаимодействие облегчает образование условного рефлекса (Г.А. Кураев, 1986). Согласно данным В.Л. Бианки (1967) перенос условных рефлексов осуществляется во время самого процесса обучения. Возможно ли одностороннее формирование энграммы у лиц с интактным мозгом?

Полученные данные, как нам представляется, свидетельствуют, что невозможность разрешения адаптационной доминанты приводит к нарушению межполушарной интеграции процессов эмоциональной памяти. Инверсия функциональной исходной асимметрии запоминания эмоциогенной информации с преимущественным формированием односторонней энграммы обуславливает изменение эмоционально-мотивационной сферы личности, неосознаваемость эмоциональной символики вербальных стимулов, нарушение селекции высокозначимых сигналов.

В последние десятилетия в экономически развитых странах отмечен рост числа невротических заболеваний. Этим обстоятельством определяется общественная потребность в разработке тестов, своевременно выявляющих группу риска в отношении заболеваний невротами, а также использование таких тестов для профессионального отбора лиц, выполняющих работу с высоким уровнем нервно-эмоционального напряжения (диспетчеров, операторов, пилотов, водителей автотранспорта, испытателей, учащихся вузов и т. д.).

Для выявления невротических реакций обычно используют различного рода опросники — как адаптированные стандартизированные личностные зарубежные методики, например 16-факторный личностный вопросник (R. Cattell et al., 1970), факторный вопросник Айзенка (А.Ю. Панасюк, 1977), Миннесотский многомерный личностный перечень (Ф.Б. Березин и др., 1976), так и отечественные методики, такие как УНП, методика субъективного личностного шкалирования и опросник для определения депрессивных состояний (М.М. Кабанов и др., 1983).

Основным недостатком предложенных методов и опросников в целом является то, что они обращаются к самооценке испытуемых, и следовательно, в каждом случае возникает вопрос о степени субъективности полученных данных. В литературе многократно обсуждался тот факт, что опросники «полезны в определенных пределах в руках опытного психолога» (Freeman, 1963), поднимался вопрос неграмотного применения и особенно интерпретации данных, требующей высокой квалификации специалиста. Для массовых обследований используют также трудоемкую процедуру медосмотра психоневрологом и психиатром.

Поскольку при неврозах прежде всего страдает эмоционально-мотивационная сфера, в первую очередь затрагиваются механизмы эмоционального отражения действительности. Для больных неврозом характерен феномен «инверсии действий и чувств», заключающийся в наличии действий, полностью или частично противоположных тем, которые требуются обстоятельствами. Завершенные противоположные действия обнаруживаются редко, однако крайне часто имеет место инверсия желаний пациента (Р. Janet, 1928). Анализируя систему «невротической гордости» на психологическом уровне, К. Хорни (К. Ногпеу, 1950) отмечает, что у больных неврозом на подсознательном уровне происходит инверсия ценностей. Она образно сравнивает эти процессы с представлением троллей из «Пер Гюнта» Ибсена, которым черное кажется белым, уродливое — прекрасным, грязное — чистым.

Инверсию эмоционального отражения удастся выявить с помощью ассоциативного эксперимента, предлагая в программе обследования вербальные стимулы различной эмоциогенной значимости и фиксируя противопоставление эмоциональной окраски ассоциации в ответ на эти стимулы.

Тест, выявляющий инверсию эмоционального отражения, включает в себя 36 нейтральных и 28 эмоциогенных слов, подобранных методом независимой экспертной оценки (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988). Слова предъявляются устно с интервалом — одно слово в 10—15 с. За это время обследуемые в соответствии с инструкцией на специальном бланке должны записать первое пришедшее в голову слово. В качестве иллюстрации перед обследованием предлагались ассоциации на нейтральное слово «дом». Например: здание, улица, стена, окно и т. д. Дополнительных характеристик создаваемых ассоциаций обследуемым не сообщалось.

После тестирования подсчитывалось общее количество инверсий знака эмоциональной окраски ассоциации в ответ на предъявление эмоциогенных слов-стимулов. Обследованные разделялись на три группы: первая включала лиц, создавших 6 и более ассоциаций с инверсией эмоциональной окраски в ответ на предъявление эмоциогенных слов-стимулов; во вторую входили лица, создавшие от 2 до 5 инвертированных ассоциаций; третья—включала лиц, создавших не более одной инвертированной ассоциации в ответ на предъявление 28 эмоциогенных слов.

С помощью описанного теста было обследовано 798 студентов I курса Новосибирского государственного университета. По данным историй болезни прослежена заболеваемость студентов, обращавшихся за период учебы к врачам следующих специальностей: терапевт, ЛОР-врач, психо-невролог, кардиолог, гинеколог. Обнаруженные заболевания с соответствующими диагнозами фиксировались в амбулаторной карте. Проводилось сопоставление количества диагнозов обследованных студентов в каждой группе, выделенной на основании данных теста инверсии эмоционального отражения.

Согласно данным этого теста, обследованные студенты распределялись следующим образом: 1-я группа — 5,1 %, 2-я — 22,1, 3-я — 72,8 % (рис. 21). В 1-й группе максимальное количество диагнозов относится к заболеваниям невротического круга — это неврастения, астено-невротический синдром, логоневроз, функциональные расстройства нервной системы, вегето-сосудистая дистония. 2-я группа имеет статистически достоверные отличия в отношении частоты встречаемости заболеваний невротического круга от показателей 3-й группы.

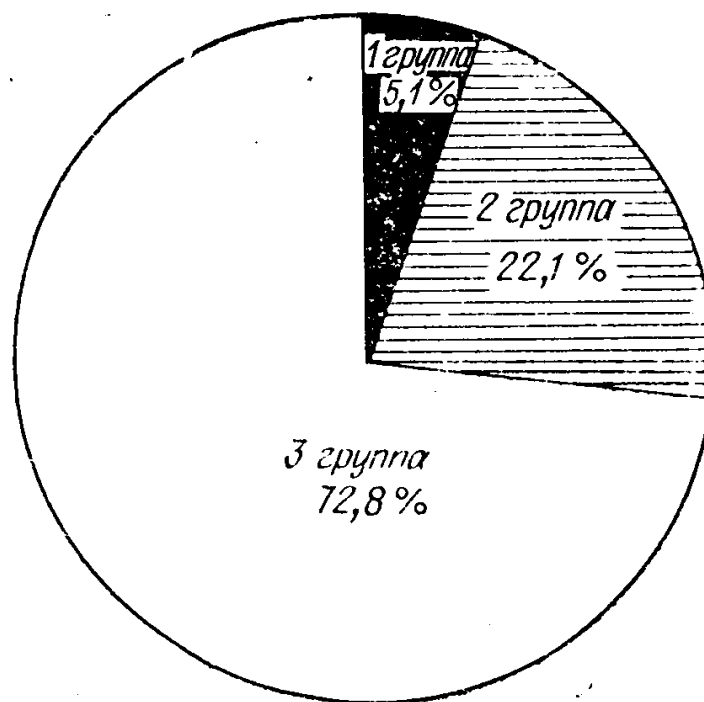


Рис. 21 Диаграмма распределения студентов по группам (в %), выделенным с помощью теста инверсии эмоционального отражения.

1 — группа риска в отношении заболеваний неврозами; 2 — лица, предрасположенные к невротическому реагированию; 3 — практически здоровые лица в отношении заболеваний невротического круга.

При анонимном анкетировании 607 студентов университета в Градец-Карлове получены сходные цифры: невротическая симптоматика обнаружена у 16,7 % обследованных (M. Zapletal et al., 1978).

Таким образом, тест инверсии эмоционального отражения эффективно выделяет группу риска в отношении заболеваний неврозами (1-я группа) и лиц, предрасположенных к невротическому реагированию (2-я группа).

Лица, составившие группу риска, характеризуются не только высокой частотой заболеваний невротического круга, но и повышенной встречаемостью астенизирующих хронических заболеваний. Из соматических заболеваний для первой и второй групп наиболее характерны воспалительные заболевания ЛОР-органов, среди которых наиболее часто встречается хронический тонзиллит. Это соответствует многочисленным данным о наличии тенденции увеличения вегетативно-висцеральных нарушений при неврозах (Мясищев и др., 1972; Попов, 1972; Пастухов, 1979; М.Г. Айрапетянц, А.М. Вейн, 1982; Смулевич и др., 1984, Кириченко, Кремнева, 1985; Bustamante, 1977).

Традиционная стратегия в отношении лечения заболеваний невротического круга заключается в оказании медицинской помощи лицам, обратившимся в поликлиники и амбулатории, в осложненных случаях — постановке их на диспансерный учет. Ограниченные контингенты населения в соответствии с определенными задачами (профотбор, поступление в учебные заведения) подвергаются процедуре профосмотра. Широта распространения неврозов и трудности лечения затяжных форм заболевания ставят задачу организации массовых обследований с целью раннего выявления группы риска.

Тест инверсии эмоционального отражения при групповом проведении позволяет одному медработнику обследовать в день до 100 человек, при этом каждый испытуемый тратит на обследование не более 15 мин. Тест является удобным инструментом для организации массовых обследований с целью выявления группы риска в отношении заболеваний неврозами. Тест обладает высокой дифференцирующей способностью: его показания не меняются у здоровых людей при утомлении и в процессе адаптации к новым климато-географическим условиям.

Каков же возможный механизм инверсии эмоционального отражения? Известно, что левое полушарие анализирует лингвистическое содержание текста, в то время как правое - выделяет подразумеваемое, зачастую противоположное, значение слова, зависящее от контекста (N. Соок, 1986). На извлечение энграмм из долговременной памяти у больных неврозами, безусловно, должна оказывать влияние застойная активация правого полушария. Для осуществления такого целостного поведенческого акта, как создание ассоциации вербального символа, обладающего лингвистическими и эмоциогенными компонентами, необходимо сбалансированное участие обеих полушарий. Если же такая сбалансированность нарушается, например, при затруднении передачи эмоциогенной информации из правого полушария в

левое, то формирование ассоциации будет "застрывать" на стадии ее обработки правым полушарием мозга, и на окраску ассоциации будет преимущественно влиять контекстуальный слова-стимула. Инверсия эмоционального отражения, по-видимому, является наиболее ранним признаком нарушения межполушарной интеграции эмоциогенной информации. В настоящее время имеется значительное количество работ, посвященных состоянию перехода от здоровья к болезни (Семичев, 1987; Ушаков, 1978). Особая группа переходных состояний квалифицируется различными авторами в соответствии с вкладываемым смыслом как "состояние дезадаптации", "преморбидные", "донозологические", "предболезненные", "субклинические" состояния. Одним из острых вопросов в этой связи является обнаружение факта начала формирования заболевания. Инверсия эмоционального отражения является одним из наиболее ранних свидетельств нарушения психосоциальной адаптации. Влияя на восприятие и осознание вербальной эмоциогенной информации, она может приводить к дальнейшей актуализации психологических проблем.

Литература

1. Агаджанова Л.Г., Андреев А.В., Белолопотко Е.А. и др. Ультразвуковая доплеровская диагностика сосудистых заболеваний// под. Ред. Никитина Е.М. и Труханова А.И., Москва: изд-во Видар, 1998, 432 с.
2. Айрапетянц М.Г., Вейн А.М. Неврозы в эксперименте и клинике. М.:Наука, 1982, 272 с.
3. Александров М.В., Иванов О.А., Косенков Н.И., Луцык М.А. Влияние гипоксической гипоксии на спонтанную электрическую активность головного мозга человека//Физиология человека, 2001, Т. 27, № 6, С.58-62.
4. Александровский Ю.А. Состояния психической дезадаптации и их компенсация (пограничные нервно-психические расстройства). М.:Наука, 1976, 272 с.
5. Александровский Ю.А., Хруленко-Варницкий И.О., Уварова Л.Г. Зависимости действия транквилизаторов от некоторых особенностей структуры личности у больных с пограничными состояниями//Журн. невропатологии и психиатрии им. Корсакова. 1984, Т. 34, № 9, С.1367-1376.
6. Алиев М.А., Касьмова А.К. К вопросу о нервных механизмах при адаптации к условиям высокогорья (4200 м)//Адаптация водных животных. Адаптация к условиям гор и гипоксии. Новосибирск: Наука, 1970, С.25-26.
7. Аршавский В.В. Межполушарная асимметрия в системе поисковой активности (к проблеме адаптации человека в приполярных регионах Северо-Востока СССР). Владивосток: ДВО АН СССР, 1988.
8. Баклаваджан О. Г., Ерганова В. С. // Успехи физиол. наук. - 1982. - № 2. - С. 3-30.

9. *Безобразова В.М., Догаджина С.Б.* Особенности центрального и периферического кровообращения юношей 16-17 лет с разными типами мануальной асимметрии// Физиология школьников юношеского возраста. М.: изд-во АПН СССР, С.145-153.
10. *Бережковская Е.Л.* О вербальных функциях правого полушария// Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси: Мецниереба, 1982, С.177.
11. *Березин Ф.Б., Мирошников М.П., Рожанец Р.В.* Методика многопрофильного исследования личности (в клинической медицине и психогигиене). М.: Медицина, 1976, 17 с.
12. *Бианки В. Л.* Асимметрия мозга животных. — Л., 1985.
13. *Бианки В. Л.* Эволюция парной функции мозговых полушарий. Л. ЛГУ. 1967
14. *Бианки В.Л., Филиппова Е.Б.* Эволюция функциональной асимметрии мозга// Физиология поведения (нейробиологические закономерности). Л.: Наука, 1987, 304 с.
15. *Бизюк А.Б., Рябинин И.Ф.* Психологическая адаптация на полярных станциях//Биологические проблемы Севера. Кировск: Кировское книжное изд-во, 1979, С.212-213.
16. *Бобкова В.В.* Электрофизиологическая характеристика невротических состояний//Тр. 4-го Всесоюз. Съезда невропатол. и психиатр. М.:Медицина, 1966, Т. 2, С. 280.
17. *Бондарчук А.Н.* Центральная регуляция вегетативных функций// Клиническая нейрофизиология. Л.: Наука, 1972, С. 286-325.
18. *Брагина Н. Н., Каменская В. М., Доброхотова Т. А. и др.* // Труды Моск. НИИ психиатрии. — 1976. — Т. 78. — С. 117-119.
19. *Вейн А.М., Родитат И.В., Колосов О.А. и др.* Неврозы вегетативные нарушения//Журнал ВНД им. И.П.Павлова, 1977, Т.27, № 2, С. 385-387.
20. *Виноградова О. С.* Гиппокамп и память. — М., 1975.
21. *Давыдовский И.В.* Приспособительные процессы в патологии//Вестник АМН СССР, 1962, № 4, С. 27-37.
22. *Ефремов В.С., Случаевский Ф.П., Попов А.Г. и др.* Функциональные моторные асимметрии при некоторых заболеваниях// Журн. невропатологии и психиатрии им.Корсакова., 1982, Т. 32, № 12, С. 88-93.
23. *Ефремов В.С., Соловьев Л.А., Щербатов Б.А.* Дифференциальная диагностика истерии, неврастении, невроза навязчивых состояний в норме и патологии//Диагностика психических состояний в норме и патологии. Л.:Медицина, 1980, С. 111-120.
24. *Жаворонкова Л.А.* ЭЭГ-корреляты особенностей межполушарной асимметрии мозга правой и левой// Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. М., 2001, С.86-87.
25. *Иваницкий А. М.* Психическая деятельность и организация мозговых процессов // Вестник АМН СССР. 8: 14-20. 1987.
26. *Ильюченко Р. Ю.* Память и адаптация. Наука. Новосибирск. 1979. 192с.
27. *Ильюченко Р. Ю.* Фармакология поведения и памяти. Новосибирск. Наука. 1972. 223с.

28. *Ильюченко Р. Ю., Финкельберг А. Л., Ильюченко И. Р. и др.* Взаимодействие полушарий мозга у человека: установка, обработка информации, память / — Новосибирск, 1989. 167с.
29. *Кабанов М.М., Личко А.Е., Смирнов В.М.* Методы психологической диагностики в клинике. Л.: Медицина, 1983. С. 78-80.
30. *Казначеев В.П.* Современные аспекты адаптации. Новосибирск: Наука, 1980, 188 с.
31. *Каменская В.М., Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А.* К вопросу о функциональных связях правого и левого полушария мозга с различными отделами срединных структур у правшей // Функциональная асимметрия и адаптация человека. М., 1976. С. 48-50.
32. *Кипиани Т.И., Сысоева А.Ф., Кулиева З.А., Мегрелишвили С.И.* Приспособительная деятельность ЦНС при адаптации к климату среднегорья//24-е Всесоюзное совещ. по проблемам ВНД. М.:Наука, 1974, С.154.
33. *Колчинская А.З.* О влиянии недостатка кислорода на высшую нервную деятельность человека//Кислородная терапия и кислородная недостаточность. Киев: Госмедиздат УССР.-1952. С.21-28.
34. *Костандов Э. А.* Осознаваемые и неосознаваемые формы высшей нервной деятельности человека // Механизмы деятельности мозга человека. Л. Наука. 1988. 491-526.
35. *Костандов Э. А.* Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. М. Наука. 1983. 170с.
36. *Котляр Б. М.* Механизмы формирования временной связи. - М., 1977. 208с.
37. *Кузнецов Ю.А.* Некоторые особенности формирования и профилактики неврозов//Журн. невропатологии и психиатрии им. Корсакова, 1974, Т. 74, № 11, С. 1680-1684.
38. *Кураев Г. А.* Межполушарное взаимодействие и поведение // Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности. Л. Наука. 1986. 269-308.
39. *Леутин В. П.* Нарушение межполушарного переноса эмоциональной информации при неврозе// Бюлл. СО РАМН., 1992, № 1, С. 25-29.
40. *Леутин В. П.* Особенности переработки информации в процессе адаптации. Физиология человека. 1992. Т. 18, № 4, С.18-22.
41. *Леутин В.П.* Адаптационная доминанта и функциональная асимметрия мозга//Вестник Российской АМН, М.: Медицина, 1998, С. 10-14.
42. *Леутин В. П., Дубровина Н. И.* Воспроизведение длительности звуков в разные сроки адаптации человека к новым климатогеографическим условиям // Журн., высш. нерв, деятельности им. И. П. Павлова.— 1982.— Т. 32, № 2.— С. 327—329.
43. *Леутин В. П., Дубровина Н. И.* Инверсия «эффекта правого уха» при запоминании сигнальной информации в процессе адаптации // Журн. высш. нерв, деятельности им. И. П. Павлова.— 1983.— № 1.— С. 153-156.
44. *Леутин В. П., Николаева Е. И.* Селекция мозгом эмоциональной и нейтральной информации при экстренной адаптации // Адаптивные функции головного мозга.— Баку: Элм, 1980.— С. 113.

45. *Леутин В. П., Николаева Е. И.* Запоминание эмоциогенной и нейтральной вербальной информации при моноауральном предъявлении в процессе адаптации // Физиология человека.— 1984,— Т. 10, № 4.— С. 569—572.
46. *Леутин В. П., Николаева Е. И.* Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск: Наука, СО, 1988, 192 с.
47. *Леутин В.П., Николаева Е.И.* Восприятие и запоминание вербальной эмоциогенной информации у больных неврастенией затяжного течения//Физиология человека, 1986, Т. 12, № 2, С. 187-192.
48. *Леутин В.П., Николаева Е.И.* Функциональная асимметрия восприятия и запоминания вербальной эмоциогенной информации у больных неврастенией//Физиология человека, 1987, Т. 13, № 2, С. 184, 189.
49. *Леутин В.П., Осипова Л.П., Кривощев С.Г.* Связь гормональных показателей стресса с сенсомоторными асимметриями северных селькупов. Физиология человека, 1996, Т.22, № 1, С.131-133.
50. *Леутин В.П., Ройфман М.Д., Пичкуров А.М., Кривощев С.Г.* Половой диморфизм и структура распределения латерального фенотипа у школьников Тувы//Физиология человека, 1997, Т. 23, № 2, С. 132-137.
51. *Леутин В.П., Чухрова М.Г., Кривощев С.Г.* Связь употребления алкоголя с особенностями функциональной асимметрии мозга тувинцев//Физиология человека, 1999, Т.25, №2, С.67-70.
52. *Ливанов М. Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. — М., 1972. \.
53. *Лоскутова Л. В., Лукъяненко Ф. Я., Ильюченко Р. Ю.* //Журн. высш. нервн. деят. — 1989. — Т. 39, № 4. — С. 714-720.
54. *Лопес Ибор Х.* К определению понятия невротизма// Журн. невропатологии и психиатрии им. С.С.Корсакова, 1981, Т. 81, № 3, С. 450-454.
55. *Макаров В. А.* Роль миндалевидного комплекса в механизмах конвергенции возбуждений различной сенсорной информации на нейронах коры больших полушарий// Докл. АН СССР. — 1970. — Т. 194, № 6. С. 1454-1457.
56. *Матвеев В.Ф., Ковалев А.А.* Клиника и особенности течения затяжных психогенных астенических расстройств//Журн. невропатологии и психиатрии им.Корсакова., 1978, Т. 78, № 11, С.1686-1690.
57. *Матусов А.Л., Могилянцев М.К., Рябинин И.Ф.* Функциональные расстройства ЦНС в условиях труднодоступных полярных станций//Биологические проблемы Севера. Кировск, 1979, С.217-219.
58. *Меерсон Ф. З.* Общий механизм адаптации и профилактики. М. Медицина. 1973. 360 с.
59. *Меерсон Ф.З., Исабаева В.А., Иваншина А.З. и др.* Условные рефлексy при массивном и растянутом обучении животных двух различных генетических линий в процессе адаптации к высотной гипоксии//Журн. высш. нерв. деятельности им.И.П.Павлова. 1971, Т. 21, № 5, С.470-477.
60. *Мехедова А. Я.* О роли лобных областей мозга в формировании условных реакций адекватных величине и вероятности их подкрепления // Журн. высш. нервн. деят. — 1971. — Т. 21. — С. 459—464.

61. Николаева Е. И., Сафонова А. М., Купчик В. А. Оценка эмоциональной значимости слов и ее психофизиологические корреляты в норме и при неврозе // Язык и структура знания. М. Инст. языкознания АН СССР. 1990. С. 156-176.
62. Окладников В.И. Асимметрия кожно-гальванического рефлекса у больных эпилепсией//Взаимоотношения полушарий мозга, Тбилиси, 1992, С. 190.
63. Павлыгина Р. А. Роль доминанты в замыкании условного рефлекса// Доминанта и условный рефлекс. — М, 1987. - С. 48-86.
64. Павлыгина Р. А., Труш В. Д., Михайлова Н. Г., Симонов П. В. Функциональная значимость электрических процессов головного мозга. — М., 1977. — 58 с.
65. Панасюк А.Ю. Адаптированный вариант личностного вопросника для детей. Л.: Медицина, 1977, 61 с.
66. Панин Л.Е. Энергетические аспекты адаптации. М.: Медицина, 1978. 278 с.
67. Пигарева М. Л. Лимбические механизмы переключения: (гиппокамп и миндалина). — М., 1978. 150 с.
68. Пиковская Н.Б., Штеренталь И.Ш., Осипова Л.П. и др. Особенности межгармональных отношений у северных секлькупов// Популяционно-генетическое изучение северных народностей. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН, 1992. С. 115-125.
69. Свядоц А.М. Неврозы и их лечение. М.: Медицина, 1971, 456 с.
70. Симонов П. В. Память, эмоции и доминанта//I Нейрофизиологические основы памяти: (Гагрские беседы). — Тбилиси, 1979. Т.7, С. 358-374.
71. Синяя М.С., Сиваков В.Л., Рыжова И.В. Представительство висцеральных систем в ипсе- и контралатеральном полушариях кошки//Взаимоотношения полушарий мозга, Тбилиси: Мецниереба, 1982, С. 66-67.
72. Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л. Наука. 1976. 211 с.
73. Сороко С.И., Димаров Р.М. Индивидуальные особенности изменений биоэлектрической активности и гемодинамики мозга человека при воздействии экспериментальной и высокогорной гипоксии// Физиология человека, 1994, Т. 20, № 6, С.16-27.
74. Фрейд З. Введение в психоанализ. М Наука. 1989. 455 с.
75. Хананашвили М.М. Информационные неврозы. Л.: Медицина, 1978, 144 с.
76. Хаснулин В.И., Шестаков С.И., Степанов Ю.М., Скосырева Г.А. Функциональная асимметрия организма и приспособленность человека к жизни и работе в Заполярье// Региональные особенности здоровья жителей Заполярья. Новосибирск: изд-во СО АМН, 1983, С. 62-67.
77. Шогам И.И., Речицких И.З., Великих Л.И. О некоторых сенсорных проявления функциональнй асимметрии// Взаимоотношения полушарий мозга, Тбилиси: Мецниереба, 1982, С. 209.
78. Ыжикова Е.А. Психофизиологическая и морфофункциональная характеристика подростков 14-15 лет алтайской и русской национальности//Диссертация ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000, 135 с.

79. *Bloch V.* La control central de l'actovite electrodermale//J. Physiologie.-1965, V.57, suppl., N 3, P. 1-135.
80. *Boyd G. M., Maltzmann I.* Bilateral asymmetry skin conductance responses during auditory and visual tasks // Psychophysiology. 20: 126-203. 1983. [19] Hamilton Ch. R. Investigation of perceptual and mnemonic lateralisation in mon Keys //Lateralisation in the nervous system. N. Y. San Francisco. London Acad. Press. 45-62. 1977.
81. *Boyd C. M., Maltzmann J.* // Psychophysiology. — 1983. — Vol. 20. - P. 126-203.
82. *Cattell R.B., Eber H.W., Tatsuoka M.M* Handbook for the sixteen personality factor Questionnaire (16 PF). Illinois, 1970. 61 p.
83. *Comper P., Lacroix J.M.* Futher evidence of laateralization in the electrodermal system as a function of relative hemispheric activation (abstract)//Psychophysiology. 1981, V. 18, P. 149.
84. *Cook N.D.* Collosal inhibition: the key to the brain code// Bahav. Sci. 1984, V. 29, N 1, P.98-110.
85. *Dawson J.L.* Alaskan Eskimo hand, eye, auditory dominance and cognitive style// Psychologia, 1977, V. 20, P. 121-135.
86. *Eysenck M.* // Psycho). Bull. — 1976. — Vol. 83. - P. 389—404.
87. *Fuller J. H.* Brain Res. - 1976. - Vol. 112. - P. 283-298.
88. *Galín D., Diamond R., Broff D.* Lateralization of the conversion symptoms: more frequent on the left// Amer. J. Psychiatr. 1977, V. 134, P. 578-580.
89. *Hernander-Peon J.* // Electroenceph. clin. Neurophysiol. — 1962. - Vol. 14. - P. 423-424.
90. *Horney K.* Neurosis and human growth. Norton. N.Y., 1950, 230 p.
91. Janet P. Fear of action as an essential in the sentiment of melancholia// Feelings and emotions. Worcester, 1928. P. 297-309.
92. *Kallman H.J.* Ear asymmetries with monaurally-presented sounds// Neuropsychologia. 1977, V. 15, P. 833-835.
93. *Kimura D.* Cerebral dominance and perception of verbal stimuli// Can/ J/ Psychol. 1961, V. 15, P. 166-171.
94. *Lacroix J.M., Comper P.* Lateralization in the electrodermal system as a function of cognitive hemispheric manipulation// Psychophysiology. 1979. V. 16. P.116-129.
95. *Lindsley D.B.* Attention, consiousness, sleep and wakefulness// Handbook of physiology. Section 1. Neurophysiology.- Baltimore: Wavery Press., 1960, V. 3, P.1553-1593.
96. *Moore W.H., Graven D.C., Faber M.M.* Hemispherec alpha asymmetries of woeds with positive, negative and neutral arousal values preceeding tasks of recall and recognitiuon: electrophysiological and behavioral results from stuttering males abd nonstuttering males and females//Brain and Lang, 1982, V. 17, N 2.
97. *Murray R., Zenter J.* Nursing concepts for health promotion// Englewood Cliffs.- N.Y.: Prentice - Hall, 1975,- P. 7-23.
98. *Robinson D. L.* // Int. J. Neurosci. - 1983. - Vol. 22. - P. 81—89.

99. *Silverman A. J., Cohen S. J., Shmavohian B. M.* // J. psycho- som. Res. — 1959. — Vol. 3. — P. 185—210.
100. *Tallah P., Schwartz J.* Temporal processing speech perception and hemispheric asymmetry//Trends Neurosci. 1980, V. 3, N 12, P.309.
101. *Taylor D.C.* Mental state and temporal lobe epilepsy: a correlative account of 100 patients treated surgically// Epilepsia, 1972, V. 13, P. 727-765.
102. *Wexler B., Halwes T.* Dichotic listening tests in studining brain-behavior relationships//Neuropsychologia. 1985, V. 23, N. 4, P. 545-559.
103. *Zapletal M., Hanus H., Panousek V.* Kotazce neurotizace studentu vesokych skol//Cs. Psychiatr. 1978, V. 74, N 2, P.77-81.

АСИММЕТРИЯ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ЛИМФОИДНЫХ ОРГАНОВ: РОЛЬ В ИММУНОГЕНЕЗЕ И ГЕМОПОЭЗЕ

[В.В.Абрамов](#), И.А. Гонтова, Т.Я. Абрамов

ГУ НИИ клинической иммунологии СО РАМН, Новосибирск

Имеется множество данных о структурных, функциональных и молекулярно-биологических различиях полушарий головного мозга ([В.В. Абрамов с соавт., 1995](#); [В.Л. Бианки, 1989](#); [Н.Н. Брагина, Г.А. Доброхотова, 1988](#); [Г.А. Вартамян, Б.И. Клементьев, 1991](#); [Л.Л. Клименко с соавт., 1999](#); [В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988](#); [И.В. Павлова, 2000](#); [V.C. Nachinski et al., 1992](#); [V. Kennedy et al., 1986](#); [P. Palestini et al., 1997](#); [W. Wittling et al., 1998](#)), а также о различной роли полушарий в регуляции иммунных процессов ([В.В. Абрамов, Т.Я. Абрамова, 1996](#); [В.В. Абрамов с соавт., 2001](#); [Т.Я. Абрамова, 1995](#); [С.Ф. Семенов, А.П. Чуприков, 1975](#); [S. Dane et al., 2001](#); [C. Delrue et al., 1994](#); [D.H. Kang et al., 1991](#); [P.J. Neveu et al., 1998](#); [E. Tarkowski et al., 1998](#)). В то же время, ранее было установлено, что не только головной мозг, но и парные лимфоидные органы (костный мозг, тимус и лимфатические узлы), а также эндокринные органы (надпочечники) являются функционально асимметричными ([В.В. Абрамов с соавт., 1990](#); [В.В. Абрамов с соавт., 1992](#); [В.В. Абрамов с соавт., 1992](#); [В.В. Абрамов с соавт., 1994](#); [В.В. Абрамов с соавт., 1996](#); [В.В. Абрамов с соавт., 2001](#); [И. А. Гонтова с соавт., 1997](#); [И. А. Гонтова с соавт., 2000](#); [И. А. Гонтова с соавт., 2001](#); [V.V. Abramov et al., 2001](#); [I. Gerendai et al., 1997](#); [I. Herendai et al., 1997](#); [R.M. Sullivan et al., 1999](#)). Так, асимметрия костного мозга проявляется в том, что: 1) клетки из левой и правой бедренных костей мышей-доноров (СВА*С57BL/6))F1 обладают неодинаковой способностью формировать КОЕс-12 у сингенных облученных реципиентов; 2) на мембране указанных клеточных элементов по-разному

экспрессируются Н-2 антигены и иммуноглобулины ([В.В. Абрамов с соавт., 1990,1992](#)). Асимметрия тимуса и лимфоузлов обнаруживается на уровне закономерных различий спонтанной и Кон А-индуцированной пролиферации клеток из контралатеральных долей ([В.В. Абрамов с соавт., 1996](#)).

Все вышеуказанное, а также данные о тесном взаимодействии, интеграции нейро-эндокринной и иммунной систем ([В.В. Абрамов, 1991, 1996, 1988, 2001](#)) позволили нам выдвинуть предположение об их взаимозависимости на уровне функциональной асимметрии ([В.В. Абрамов 1990, 1996](#)) и экспериментально доказать это ([В.В. Абрамов с соавт., 1990, 1992, 1994, 1996, 2001](#); [И. А. Гонтова с соавт., 1997, 2000, 2001](#)). Суммируем все данные, полученные в указанных экспериментальных исследованиях, целью которых было установить значение асимметрии полушарий головного мозга и лимфоидных органов (костного мозга, тимуса и лимфатических узлов) в иммуногенезе и гемопоэзе у животных, а также роль полушарий в регуляции функций иммунокомпетентных клеток у человека.

Методы исследований

Исследования животных.

В работе использовались мыши - самцы (СВА*С57В1/6)F1 весом 22- 24 г. (питомник г.Томска). Животные содержались в условиях вивария в пластиковых клетках (по 10 штук) и получали сбалансированное питание и питье ad libitum.

Тестирование моторной асимметрии.

Животные делились на право- и левополушарных по двигательной активности. Моторная асимметрия тестировалась по предпочтительному использованию лапы при доставании пищи ([J. Bures, et al., 1983](#)). При этом тестирование проводилось трижды с интервалом в три дня и для дальнейшего исследования использовались мыши, у которых параметры моторной асимметрии сохранялись на всех этапах тестирования (правши и левши). Так как предпочтительное использование лапы свидетельствует о доминировании по моторной

активности контралатерального полушария головного мозга, мы в описании экспериментов будем пользоваться терминами лево- и правополушарные животные.

Определение роли полушарий головного мозга и долей тимуса в формировании гуморального иммунного ответа у мышей (СВА*С57В1/6)F1.

Для исследования роли моторной асимметрии в формировании гуморального иммунного ответа доноров и реципиентов делили на группы право- и левополушарных животных. При этом мышей - реципиентов (СВА*С57В1/6)F1 тимэктомировали под эфирным наркозом в возрасте двух месяцев. Затем, через 5 недель после операции, этим животным вводили в/в клетки (1×10^7 /мышь) из левой либо правой долей тимуса от сингенных мышей – доноров. По истечении десяти суток реципиентов иммунизировали эритроцитами барана (5% ЭБ по 0,5 мл., в/в) и на 4-е сутки определяли у них количество антителообразующих клеток в селезенке методом Cunningham ([И. А. Гонтова с соавт., 1997, 2000, 2001](#)).; [И. А. Гонтова с соавт., 2000](#); [И. А. Гонтова с соавт., 2001](#)).

Схема эксперимента отображена на рисунке 1А.

Определение роли полушарий головного мозга и контралатеральных лимфоузлов в формировании клеточных иммунных реакций гиперчувствительности замедленного типа у мышей (СВА*С57В1/6)F1.

Для определения роли моторной асимметрии в формировании гиперчувствительности замедленного типа (ГЗТ) экспериментальных животных делили на право- и левополушарных. Тест ГЗТ выполнялся согласно общепринятой методике ([В.В. Абрамов с соавт., 1992](#); [В.В. Абрамов с соавт., 1992](#);). При этом для определения различий в реакции ГЗТ «справа» и «слева» разрешающую дозу эритроцитов барана (ЭБ) вводили соответственно в правую либо левую лапы мышей (СВА*С57ВL/6)F1 (опыт). В противоположную лапу указанных животных вводили эквивалентный объем физиологического раствора (контроль).

Определение роли полушарий головного мозга и контралатерального костного мозга в гемопоэзе у мышей (СВА х С57/ВL/6)F1.

Для исследования влияния моторной асимметрии на экзогенное колониобразование доноров и реципиентов делили на группы право- и левополушарных животных. При этом животным - реципиентам вводили костно-мозговые клетки от доноров, полученные из левой, либо правой бедренной кости. Экзогенное колониобразование оценивалось по числу 8-суточных колоний в селезенке (КОЕс-8) летально облученных реципиентов-мышей (СВА*С57ВL/6)F1, которым через 2-4 часа после облучения вводили в\в клетки костного мозга (1×10^6) интактных сингенных доноров. Животных - реципиентов облучали на аппарате РУМ-25 при мощности дозы 0.5 Гр\мин, напряжении 130 кВ, силе тока 10 мА. Летальная доза составляла 7.5 Гр в соответствии с индивидуальной радиочувствительностью используемых животных.

Схема эксперимента отображена на рисунке 1Б.

2. Исследования здоровых людей.

Определение сенсо-моторной асимметрии

Сенсо-моторная асимметрия по четырем парным признакам определялась с помощью опросного метода и функциональных проб ([Н.Н. Брагина с соавт., 1988](#); [Г.А. Вартамян с соавт., 1991](#); [В.П. Леутин с соавт., 1988](#)). При этом в моторной сфере выявлялось функциональное предпочтение руки и ноги. Асимметрия в сенсорной сфере выявлялась в преимуществе одного глаза в бинокулярном акте зрения (так называемая прицельная способность глаз), а также в преимуществе уха при слухо-пространственном различении в бинауральном восприятии акустических сигналов. Асимметрия зрения, слуха, рук и ног определялась по преобладанию значений правых или левых проб. При этом в каждом случае использовалось не менее 10 проб. Если сумма «левых» показателей равнялась сумме «правых», то отмечалась симметрия. Обследованные лица разделялись на 2 группы. В группу правшей были отнесены люди абсолютно праволатеральные по 4 парным признакам. Группа амбидекстров включала лиц с 1 и более латерализованными слева сенсорными и моторными признаками. Если же сумма «левых» показателей равнялась сумме «правых», то делался вывод о симметрии и эти лица были отнесены соответственно в группу амбидекстров.

Определение «общих способностей»

Использовался краткий ориентировочный тест (КОТ) Вандерлика ([В.В. Абрамов с соавт., 2001](#)).

Определение параметров кратковременной памяти

Использовался метод запоминания 10 слов ([А.Р. Лурия, 1973](#)).

Определение типа темперамента

___ Определение силы, подвижности и инертности возбуждательных и тормозных процессов проводили с помощью экспертной психологической программы, разработанной группой авторов (руководитель – профессор Б.Я. Первомайский, «Катарсис», Луганск, Украина) и представляющей собой модифицированный вариант метода Стреляу ([В.В. Абрамов с соавт., 2001](#); [J. Strelau, P. Terelak, 1974](#)).

Определение вегетативных параметров

_____ Вегетативные параметры оценивались с помощью кардиоинтервалографии. При этом методика анализа и физиологическая интерпретация проводились в соответствии с «Соглашением», достигнутым Европейским обществом кардиологов и Северо_ - Американским обществом по электростимуляции и электрофизиологии (1996). Использовались также интегративные показатели состояния регуляции ритма сердца Р.М. Баевского ([Р.М. Баевский с соавт., 1984](#)).

Определение иммунологических показателей.

Определение фенотипических и функциональных показателей иммунокомпетентных клеток проводилось с помощью аналитической системы FACS Calibur фирмы Becton Dickinson (США) с моноклональными антителами фирм «МедБиоСпектр» и «Сорбент» (Москва). Указанные моноклональные антитела были помечены флюорохромами с отличающимися спектрами эмиссии, что позволяло определить количество активированных клеток среди определенной клеточной популяции. При этом клетки, меченные ФИТЦ, светились зеленым цветом, а меченные фикоэритрином (PE) – оранжевым. На проточном цитофлюориметре определялся также гранулоцитарный и моноцитарный фагоцитоз частиц латекса, меченных ФИТЦ и количество HLA-DR+ моноцитов с указанием уровня экспрессии данного антигена. На этом же приборе определялась внутриклеточная экспрессия ФНО α , β (моноклональные антитела к ФНО α , β любезно предоставлены к.м.н. Киселевым С.В., адаптация метода проведена д.м.н. Кожевниковым В.С). Принцип метода заключался в последовательной обработке суспензии клеток мягким фиксатором с дальнейшей пермеабиллизацией и инкубированием с моноклональными антителами к ФНО α , β . ([В.В. Абрамов с соавт., 2000](#); [В.В. Абрамов с соавт., 2001](#), [Т.Я. Абрамова с соавт., 2000](#)).

Определение показателей митогениндуцированной (Кон-А и PWM) пролиферации мононуклеарных клеток проводилось по общепринятой методике, описанной в работе ([И.А. Гонтова с соавт., 1997](#)).

Тестирование уровня иммуноглобулинов и циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) проводилось согласно описанию ([В.В. Абрамов с соавт., 2000](#); [Т.Я. Абрамова, 1995](#); [Т.Я. Абрамова с соавт., 2000](#)).

Статистический анализ

Статистическая обработка данных проводилась с использованием параметрического (Стьюдента) и непараметрического сравнения рядов (Вилкоксона- Манна-Уитни) при $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Исследования животных

Роль полушарий головного мозга и долей тимуса в формировании гуморального иммунного ответа у мышей (СВА*С57BL/6)F1

Результаты экспериментов по изучению роли полушарий головного мозга и долей тимуса в формировании гуморального иммунного ответа у мышей (СВА*С57BL/6)F1 показали, что клетки, полученные из какой-либо одной доли тимуса у животных-доноров, различающихся по моторной асимметрии, по-разному влияют на развитие указанного ответа у реципиентов. При этом интенсивность иммунного ответа зависела, по меньшей мере, от трех факторов: 1) какое полушарие являлось доминантным по моторной асимметрии у доноров; 2) из какой доли тимуса доноров использовались клетки; 3) какое полушарие было доминантным по моторной асимметрии у реципиентов.

На первом этапе в представленной работе был проведен анализ результатов, полученных в экспериментах с правополушарными донорами (рис.2). Рис.2.1 демонстрирует различия в иммунном ответе у животных-реципиентов, не отличающихся по моторной асимметрии, но получавших

инъекции клеток тимуса из разных долей. Установлено, что реципиенты с левополушарным доминированием по моторной асимметрии, получившие инъекцию тимоцитов из левой доли тимуса указанных доноров демонстрируют достоверно более высокий иммунный ответ на ЭБ, чем такие же левополушарные мыши, получившие клетки из правой доли. (рис.2.1а). У реципиентов с правополушарным доминированием по моторной асимметрии, получивших клетки из левой доли тимуса, иммунный ответ на ЭБ также достоверно превышает аналогичные показатели животных, получивших тимоциты из правой доли (рис.2.1б). Иными словами, если клетки тимуса получены от правополушарных по моторной асимметрии доноров, тимоциты из левой доли оказывают стимулирующее влияние на иммунный ответ реципиентов по сравнению с тимоцитами правой доли. Достоверная стимуляция продемонстрирована для лево- и для правополушарных животных – реципиентов.

Полученные результаты позволяют предполагать, что левая доля тимуса правополушарных мышей-доноров содержит популяцию клеток, стимулирующих гуморальный иммунный ответ достоверно сильнее, чем клетки правой доли.

Рис.2.2 демонстрирует различия в иммунном ответе у реципиентов, отличающихся по моторной асимметрии, но получивших клетки из какой-либо одной доли тимуса от правополушарных доноров. Показано, что если мыши получали инъекции тимоцитов из левой доли тимуса, то животные с левополушарным доминированием по моторной асимметрии развивают достоверно более высокий иммунный ответ на ЭБ, чем такие же реципиенты с правополушарным доминированием (рис.2.2а). В то же время, мыши, различающиеся по моторной асимметрии, но получившие инъекции клеток из правой доли тимуса, не отличаются по интенсивности иммунного ответа на ЭБ (рис.2.2б). Следовательно, можно предполагать, что тимоциты из левой доли тимуса правополушарных доноров более «чувствительны» к

асимметричной организации нервной системы реципиентов, чем клетки из правой доли. У левополушарных реципиентов тимоциты из левой доли оказывают достоверно более сильный стимулирующий эффект на гуморальный иммунный ответ, чем у правополушарных мышей. В то же время, клетки из правой доли тимуса от этих же доноров не «чувствительны» к тому, в организм какого реципиента их вводят – право- или левополушарного. Можно, по-видимому, говорить о том, что клетки правой доли тимуса правополушарных доноров являются функционально более стабильными и их иммунорегулирующие свойства меньше зависят от влияния полушарий головного мозга реципиента.

На рис.3.1 показаны различия в иммунном ответе на ЭБ у право- и левополушарных животных, получивших инъекции клеток от правополушарных доноров из ипси- либо контралатеральных долей тимуса (по отношению к доминирующему полушарию реципиентов). Оказалось, что если реципиенты получали тимоциты из ипсилатеральной доли, иммунный ответ у левополушарных мышей был достоверно выше, чем у правополушарных (рис.3.1а). Если же животные получали инъекции клеток из контралатеральных по отношению к доминирующему полушарию реципиентов долей тимуса, различий в иммунном ответе между лево- и правополушарными мышами не было (рис.3.1б). Иными словами, тимоциты от правополушарных доноров наиболее заметно изменяют иммунный ответ у реципиентов в том случае, когда реципиенты имеют доминирующее полушарие, ипсилатеральное по отношению к доле, из которой получены тимоциты. Следует еще раз подчеркнуть, что наиболее эффективная стимуляция гуморального иммунного ответа возникала в том случае, когда тимоциты из левой доли доноров попадали в организм левополушарных реципиентов. В то же время вариант, при котором тимоциты из правой доли попадали в организм правополушарных мышей, приводил к наиболее низкому из всех рассмотренных уровню гуморального иммунного ответа.

Анализ же варианта, когда реципиентам вводили тимоциты из доли, контралатеральной к их доминирующему полушарию, показал, что организм правополушарных животных настолько подавлял стимулирующую активность тимоцитов из левой доли, что различия между группами нивелировались.

Анализ всех вышеприведенных результатов позволяет высказать предположение, что для направленной регуляции иммунного ответа необходимо взаимодействие конкретной доли тимуса с определенным полушарием головного мозга. Так, тимоциты левой доли правополушарных доноров обладают достоверно большим стимулирующим эффектом на иммунный ответ, чем тимоциты правой доли. В то же время, реципиенты с доминирующим левым полушарием развивают более высокий иммунный ответ, чем животные с правополушарной доминантностью. Наиболее выраженные различия в иммунном ответе возникают при введении реципиентам тимоцитов из доли, ипсилатеральной по отношению к их доминирующему полушарию. При контралатеральном варианте сочетания вводимых тимоцитов и доминирующего полушария реципиентов различия в иммунном ответе у них нивелируются.

Однако полученные данные верны только в отношении доноров с правополушарной доминантностью. В том случае, когда в экспериментах использовали доноров с доминантностью левого полушария, результаты свидетельствовали о принципиально другом типе взаимодействия полушарий и долей тимуса в процессе формирования гуморального иммунного ответа. В этих экспериментах мы не получили достоверных различий между группами в том случае, когда реципиенты не отличались по доминантности полушария, но получали клетки из разных долей тимуса (рис.2.3). Не было их и в экспериментах, когда реципиенты отличались по доминантности полушария, но получали тимоциты из какой-либо одной доли (рис.2.4). Следовательно, тимус животных-доноров с доминирующим левым

полушарием не проявляет такой выраженной функциональной латерализации, как тимус правополушарных доноров. Доминантность реципиентов также не играла решающей роли в формировании иммунного ответа. В то же время, достоверные различия в гуморальном иммунном ответе демонстрировали группы животных, получавших тимоциты из контралатеральной по отношению к доминирующему полушарию реципиентов доли тимуса (рис.3.2б), тогда как ипсилатеральное сочетание не приводило к различиям параметров указанного ответа (рис.3.2а). Иными словами, тимоциты из определенной доли левополушарных доноров наиболее эффективно «взаимодействуют» при развитии гуморального иммунного ответа с контралатеральным полушарием реципиента. Следует отметить, что и при таком варианте тимоциты из левой доли обладали иммуностимулирующим эффектом, который, однако, проявлялся только в организме правополушарных реципиентов. Значит, независимо от того, какое полушарие головного мозга доминирует у донора, клетки левой доли тимуса являются стимуляторами иммунного ответа. В то же время, интенсивность стимулирующего эффекта зависит от доминирующего полушария как донора, так и реципиента.

Представленные данные позволили выдвинуть предположение о том, что разные доли тимуса, вероятнее всего, различаются по количеству предшественников Т-хелперов 2 (T_{h2}). Достоверный иммуностимулирующий эффект, проявляющийся при введении реципиентам тимоцитов из левой доли, указывает на то, что в этой доле, видимо, присутствует относительно больше предшественников T_{h2} , чем в правой доле. Возможно, такое положение объясняется относительно большей иннервацией левой доли тимуса из симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. В этом случае введение реципиентам тимоцитов из левой доли может сопровождаться более интенсивной их дифференцировкой в зрелые T_{h2} (по сравнению с клетками из оппозитной

доли тимуса) и приводить к более сильной стимуляции гуморального иммунного ответа. Возможно, именно этим объясняется стимулирующий эффект клеток левой доли на указанный ответ у реципиентов, показанный на рис.2. Роль полушарий реципиентов, как кофакторов иммуностимулирующего влияния вводимых тимоцитов, мы объясняем следующими причинами. Так, имеются данные о преимущественном регулировании парасимпатического отдела вегетативной нервной системы из левого полушария, а симпатического отдела – из правого ([V.C. Hachinski et al., 1992](#); [B. Kennedy et al., 1986](#); [W. Wittling et al., 1998](#)). В связи с этим, регулирующее влияние полушарий головного мозга реципиентов на клетки иммунной системы, в частности, на вводимые тимоциты, объясняется преимущественным влиянием на эти клетки катехоламинов или ацетилхолина, в зависимости от того, какое полушарие реципиента является доминирующим.

Представленные данные свидетельствуют о том, что клетки из разных долей тимуса обладают различной активностью в отношении регуляции гуморального иммунного ответа. Эта активность зависит от доминантности полушарий головного мозга доноров, от которых были получены клетки, а также от того, в организм каких реципиентов они попали – лево-, либо правополушарных.

Роль полушарий головного мозга и контралатеральных лимфоузлов в формировании ГЗТ у мышей (СВА*С57BL/6)F1

Результаты экспериментов по изучению роли полушарий головного мозга и контралатеральных лимфатических узлов в формировании клеточных иммунных реакций у мышей (СВА*С57BL/6)F1 показали следующее. Было установлено, что у лево- и праводоминантных по моторной асимметрии

животных в левой лапе развивается достоверно более сильная реакция ГЗТ, чем в правой лапе (рис. 4А). В то же время, сравнение реакции, развивающейся после введения разрешающей дозы антигена в какой-либо одной лапе у животных, различающихся по преимущественному использованию конечности, показало, что в левой лапе у «левшей» и «правшей» формируется одинаковая по величине ГЗТ. Нет достоверных различий между указанными группами и при введении разрешающей дозы ЭБ в правую лапу. Это свидетельствует о том, что, независимо от направленности моторной асимметрии, существует латерализация лимфоидной системы, лежащая в основе более выраженной клеточной реакции слева. Так как в процессе формирования реакции ГЗТ в задних лапках экспериментальных животных активируются преимущественно иммунокомпетентные клетки регионарных лимфоузлов, полученные нами результаты свидетельствуют в пользу наличия асимметрии в функционировании этих парных периферических лимфоидных органов.

Вместе с тем, очевидно, что если доминантность полушарий головного мозга не оказывает никакого влияния на развитие клеточного иммунитета, то должны быть получены сходные результаты не только при сравнении величины реакции ГЗТ в разных лапах у «левшей» либо «правшей», но и в других вариантах. Выяснилось, однако, что указанный показатель в левой лапе у мышей-«правшей» достоверно выше, чем в правой лапе у «левшей» (рис.4Б). В то же время, достоверных различий в выраженности реакции ГЗТ в левой лапе у «левшей» и правой лапе у «правшей» не обнаружено. Полученные результаты позволяют говорить о том, что моторная асимметрия полушарий головного мозга, несомненно, все же оказывает влияние на формирование клеточного иммунитета, но указанное влияние, видимо, относительно менее выражено по сравнению с аналогичным эффектом обнаруженной нами асимметрии лимфоидной системы.

Необходимо отметить, что в литературе имеются данные о том, что у здоровых доноров, а также у больных ишемическим инсультом (S. Sane et al., 2001; [E. Tarkowski et al., 1998](#)) ГЗТ развивается по-разному на правой и левой руке. Как правило, слева размер ГЗТ больше, чем справа. При этом авторы либо никак не объясняют полученные данные, либо объясняют их тем, что участок, контролирующий клеточный иммунный ответ, находится в лобной доле правого полушария. Однако, доказательств того, что указанный иммунорегуляторный участок в правом полушарии головного мозга влияет на латерализацию клеточного иммунного ответа, на наш взгляд, в указанных работах представлено не было. В то же время, полученные нами результаты свидетельствуют о существовании асимметричного влияния на развитие клеточного иммунного ответа со стороны полушарий головного мозга, а также в пользу существования функциональной асимметрии парных периферических лимфоидных органов (лимфатических узлов).

Роль полушарий головного мозга и костно-мозговых клеток из контралатеральных бедренных костей в гемопоэзе у мышей (CBA*C57BL/6)F1

В экспериментах по выявлению влияния асимметрии костного мозга на гемопоэз у мышей (CBA*C57BL/6)F1 оказалось (рис. 5а), что достоверные различия количества КОЕс-8 у реципиентов костно-мозговых клеток определялись только в тех экспериментах, когда указанные клетки из левой или правой бедренной кости правополушарных доноров вводились правополушарным реципиентам. Если же эти клетки от левополушарных доноров вводили правополушарным реципиентам или от правополушарных и левополушарных доноров левополушарным реципиентам, достоверных различий количества КОЕс-8 между сравниваемыми группами не обнаружено.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что костный мозг из правой и левой бедренных костей мышей (CBA*C57BL/6)F1 обладает различным гемопоэтическим потенциалом. Кроме того, проявление асимметрии гемопоэтических функций костного мозга, как оказалось, зависит от моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток.

Исследование влияния моторной асимметрии (CBA*C57BL/6)F1 - доноров клеток костного мозга на количество колоний в селезенках летально облученных сингенных реципиентов показало (рис. 5б), что: 1) введение клеточных элементов из правой бедренной кости от левополушарных доноров сопровождается достоверно более интенсивным гемопоэзом у реципиентов (право-, так и левополушарных) по сравнению с введением клеток от правополушарных доноров; 2) когда эти реципиенты получали клетки костного мозга из левой бедренной кости указанных доноров, достоверных различий между сравниваемыми группами не наблюдалось.

Следовательно, костный мозг из правой бедренной кости левополушарных доноров обладает достоверно большим гемопоэтическим потенциалом, чем

такой же костный мозг правополушарных мышей. Гемопоэтические же свойства костного мозга из левой бедренной кости, видимо, не зависят от моторной асимметрии доноров.

Далее мы изучали роль моторной асимметрии реципиентов костно-мозговых клеток в формировании у них КОЕс-8. Установлено, что только в тех экспериментах, когда облученным животным вводили клетки костного мозга из левой бедренной кости от правополушарных доноров, наблюдались достоверные различия количества КОЕс-8 (рис. 5в). При этом количество колоний в селезенках правополушарных реципиентов было достоверно больше, чем в селезенках левополушарных. В то же время, количество КОЕс-8 при всех других вариантах введения лево- и правополушарным реципиентам (СВА*С57BL/6)F1 костно-мозговых клеток доноров (из правой бедренной кости правополушарных доноров, из левой и правой бедренной кости левополушарных доноров) достоверно не различалось.

Следовательно, гемопоэтические потенции костно-мозговых клеток из левой бедренной кости (СВА*С57BL/6)F1 – доноров успешнее проявляются у сингенных правополушарных реципиентов по сравнению с левополушарными. В то же время, гемопоэтические функции костного мозга из правой бедренной кости не изменяются в зависимости от моторной асимметрии реципиентов.

Таким образом, анализ результатов проведенных экспериментов показал, что параметры гемопоэза (тестируемые по количеству КОЕс-8 у мышей (СВА*С57BL/6)F1) зависят от моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток, а также от того, из какой бедренной кости – правой или левой, взят для переноса костный мозг. Так: а) введение реципиентам клеток костного мозга из левой бедренной кости сопровождается формированием достоверно большего количества КОЕс-8 по сравнению с группой животных, получивших костно-мозговые клетки из

правой бедренной кости; б) инъекции костномозговых клеток от левополушарных доноров приводят к более интенсивному гемопоэзу у реципиентов по сравнению с группой, которой были инъецированы клеточные элементы от правополушарных животных; в) у правополушарных реципиентов формируется достоверно больше селезеночных колоний чем у левополушарных.

Следует отметить, что достоверные различия количества КОЕс-8 между сравниваемыми выше группами определялись и тогда, когда анализировалось одновременное «изменение» двух изучаемых параметра из трех. Так, гемопоэз у реципиентов, на наш взгляд, зависит от асимметрии костного мозга и моторной асимметрии доноров. К примеру, введение левополушарным (СВА*С57BL/6)F1 реципиентам костномозговых клеток из правой бедренной кости от сингенных левополушарных доноров сопровождалось образованием у них достоверно большего количества колоний, чем после введения таким же реципиентам клеток из левой бедренной кости от правополушарных доноров (рис.6.1). Достоверные различия между группами определялись и тогда, когда сравнивали количество КОЕс-8 у правополушарных реципиентов, получавших клетки из правой бедренной кости от правополушарных доноров, либо клетки из левой бедренной кости от левополушарных доноров (рис.6.2).

Достоверные различия между группами были и в том случае, когда одновременно «изменялась» асимметрия костного мозга и моторная асимметрия реципиентов. Так, если от правополушарных доноров клетки левого костного мозга вводили правополушарным же реципиентам, количество селезеночных колоний было достоверно больше, чем когда клетки правого костного мозга переносили от таких же правополушарных доноров, но левополушарным реципиентам (рис.6.3). Иными словами, параметры гемопоэза зависят от особенностей асимметрии костного мозга доноров и моторной асимметрии реципиентов.

Совместное «изменение» моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток также приводило к достоверным различиям между группами. Такие различия наблюдались в том случае, если (СВА*С57ВL/6)F1 реципиентам вводили клетки костного мозга, например, из правой бедренной кости сингенных доноров, но при этом моторная асимметрия «изменялась» как у доноров, так и у реципиентов – правополушарные реципиенты получали указанные клетки от правополушарных доноров, а левополушарные реципиенты – от левополушарных доноров (рис.6.4). Значимыми были различия между группами и тогда, когда сравнивали количество колоний у левополушарных реципиентов, получавших клетки правого костного мозга от правополушарных доноров, с количеством КОЕс-8 у правополушарных реципиентов, получавших такие же клетки от левополушарных доноров (рис.6.5).

Если использовались клетки костного мозга лишь из левой бедренной кости (СВА*С57ВL/6)F1 доноров, то достоверные различия параметров гемопоэза между группами сингенных реципиентов были только в тех экспериментах, в которых «левши» получали эти клетки от «правшей» и наоборот (рис.6.6).

Следовательно, приведенные данные свидетельствуют о совместном влиянии моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток на формирование селезеночных колоний у последних.

Таким образом, результаты экспериментов, во-первых, подтвердили наши прежние данные о существовании функциональной асимметрии костного мозга (В.В. Абрамов с соавт., 1990) и, во-вторых, показали, что способность клеток костного мозга к гемопоэзу зависит от моторной асимметрии доноров и реципиентов клеток, а также от указанной функциональной асимметрии костного мозга.

Исследования здоровых людей

Ранее нами было установлено ([В.В. Абрамов с соавт., 2001](#)), что здоровые люди (мужчины и женщины), относящиеся к группам правшей и амбидекстров, различаются по ряду иммунологических параметров. Так, мужчины-правши характеризуются относительно низким содержанием в периферической крови моноцитов, экспрессирующих HLA-DR молекулы на своей поверхности, а также циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) по сравнению с оппозитной группой. Кроме того, пролиферативная активность мононуклеарных клеток (МНК) у правшей значительно меньше, чем у амбидекстров. В то же время, женщины-правши отличаются относительно более высоким уровнем в периферической крови моноцитов, содержащих в цитоплазме TNF α , β , а также большим содержанием CD3+ клеток по сравнению с амбидекстрами. Количество же моноцитов, экспрессирующих HLA-DR антигены, и CD4+DR+ клеток в крови у женщин первой группы достоверно меньше относительно второй группы. Иными словами, указанные результаты позволяют обоснованно говорить о том, что полушария головного мозга у здоровых людей могут оказывать неодинаковое регулирующее влияние на фенотипические и функциональные свойства иммунокомпетентных клеток периферической крови.

Вместе с тем, нами получены данные ([В.В. Абрамов с соавт., 2000](#); [В.В. Абрамов с соавт., 2001](#); [Т.Я. Абрамова с соавт., 2000](#)) о существовании иммунологических особенностей у здоровых людей (мужчин и женщин), различающихся по «общим способностям», параметрам кратковременной памяти, показателям темперамента, а также вегетативным показателям.

Иными словами, имеются основания говорить о зависимости между функциональной асимметрией полушарий головного мозга, «общими способностями», типами темперамента, неврологической памятью и функциональным состоянием отделов ВНС с одной стороны, а также количественными и качественными показателями иммунокомпетентных клеток с другой. Налицо многокомпонентная, многоуровневая система, в которой, как в любой другой, должны существовать базовые и производные элементы.

В связи с этим, возникла объективная необходимость вычленения из множества указанных выше параметров главных, от которых будут в определяющей степени зависеть, например, эффекторные функции иммунной системы (в качестве примера можно было бы выбрать и эффекторные функции нервной системы). Думается, что при этом необходимо руководствоваться классическими представлениями о том, что в любом биологическом объекте базовыми, первичными являются структурные элементы, а вторичными, производными – функциональные. Если это так (а это именно так), то, на наш взгляд, главными в указанной многоуровневой системе, которую мы предлагаем обозначать как ИМЭН (иммуно-эндокрино-нервную) систему ([В.В. Абрамов, Т.Я. Абрамова, 1996](#); [В.В. Абрамов с соавт., 2001](#)) являются ее, во-первых, билатеральная и, во-вторых, асимметричная структурная организация. Другими словами, то, что головной мозг состоит из парных структурно неидентичных образований (полушарий) определяет их функциональную асимметрию, а также вклад мышления, памяти, показателей темперамента и активности ВНС в регуляцию клеточных и гуморальных иммунных реакций. Указанные неврологические параметры, на наш взгляд, постольку участвуют в иммунорегуляции, поскольку сами являются структурно-функциональными производными, встроенными в билатерально-асимметричную организацию

ИМЭН системы. Такое предположение было сформулировано нами на основе анализа собственных и литературных данных.

Так, имеются данные о том, что билатерально-асимметричная организация головного мозга определяет особенности мышления человека ([В.Л. Бианки, 1989](#); [Н.Н. Брагина, Г.А. Доброхотова, 1988](#); [Г.А. Вартанян, Б.И. Клементьев, 1991](#)) его способность к формированию кратковременной и долговременной памяти ([В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988](#)) особенности темперамента, а также активность отделов вегетативной нервной системы ([В.В. Абрамов с соавт., 2000](#); [В.В. Абрамов, 1988](#); [Р.М. Баевский с соавт., 1984](#); [V.C. Natchinsk et al., 1992](#); [В. Kennedy et al., 1986](#); [R.M. Sullivan, A. Gratton, 1999](#); [W. Wittling, 1998](#)). В то же время, по нашим данным у здоровых мужчин количественные показатели «общих способностей», тестируемых при помощи КОТ, варьируют, а именно: 1) они могут превалировать у правшей; 2) эти показатели могут быть больше у амбидекстров; 3) указанные параметры могут быть одинаковыми в анализируемых группах. Принципиально сходные результаты получены при анализе особенностей кратковременной памяти, а также вегетативной активности у мужчин с разной асимметрией полушарий головного мозга. При обследовании здоровых женщин нами установлены особенности вегетативной активности в группах правшей и амбидекстров, в то время как выраженных различий показателей «общих способностей» и кратковременной памяти в указанных группах не выявлено. В связи с вышеуказанным, мы попытались обосновать существование групп правшей и амбидекстров (мужчин и женщин), характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности и, как следствие, различающихся по иммунологическим показателям. При этом основу анализа составляли параметры функциональной асимметрии полушарий и активности ВНС, так как именно ее отделы опосредуют иммунорегулирующие потенции нервной системы.

Основываясь на комплексе указанных данных, мы пришли к следующему заключению.

По-нашему мнению, в зависимости от особенностей «привязки» тестируемых неврологических показателей к определенному полушарию существуют следующие иммунологические различия в группах мужчин и женщин (таблицы N 1 и 2, варианты 1, 2, 3).

Так, мужчины-правши (таблица 1А, вариант 1) (группа 1), характеризующиеся достоверно большими «общими способностями», памятью, индексом напряжения (ИН) и, в то же время, относящиеся преимущественно к сангвиническому или флегматическому типам темперамента, отличаются от оппозитной группы амбидекстров (группа 2) следующими иммунологическими параметрами. В периферической крови мужчин, относящихся к группе 1, выявляется 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 во 2 группе – 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 пациентов 1 группы по сравнению с группой 2 связано с преимущественно ингибирующим влиянием нейромедиаторов вегетативной нервной системы и гормонов надпочечников на пролиферативную активность Т-лимфоцитов.

При статистическом сравнении иммунологических параметров мужчин, относящихся к группам 3 и 4 (таблица 1Б, вариант 2), также установлены достоверные различия. Так, в периферической крови мужчин третьей группы определяется достоверно меньше CD4⁺ лимфоцитов относительно

оппозитной группы. Кроме того, в культуре МНК периферической крови пациентов сравниваемых групп определено, во-первых, стимулирующее влияние дексаметазона на спонтанную пролиферативную активность клеток и, во-вторых, этот эффект был достоверно сильнее в первой из сравниваемых групп.

Анализ данных, отображенных в таблице 1В (вариант 3), 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.

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 «правшей», у которых ИН достоверно выше относительно оппозитной группы «амбидекстров» (таблица 2А, вариант 1) (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.

В то же время, у тех из обследованных женщин «правшей», у которых ИН достоверно ниже относительно оппозитной группы «амбидекстров» (таблица 2Б, вариант 2) (группы 3 и 4) в периферической крови выявляется достоверно

большой абсолютный лимфоцитоз, сочетающийся, однако, с достоверным снижением относительного содержания CD8+ лимфоцитов.

Следовательно, психологическое, нейрофизиологическое и иммунологическое обследование здоровых мужчин и женщин показало: 1) существуют разные варианты «привязки» психологических и нейрофизиологических параметров к функциональной асимметрии полушарий головного мозга; 2) характер иммунологических различий у пациентов 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.

Комплекс представленных выше данных позволяет структурировать взаимоотношения нервной и иммунной систем на уровне всех изучаемых параметров следующим образом. «Общие способности», базирующиеся в основном на особенностях мышления, а также память могут постольку влиять на иммунную систему, поскольку: а) преимущественно базируются на нейро-химических процессах в определенном полушарии головного мозга; б) преимущественно способны изменить функциональное состояние конкретного отдела вегетативной нервной системы. Количественные показатели функционирования при этом могут определяться преимущественной принадлежностью к определенному типу темперамента. Структурирование на уровне иммунной системы может состоять в преимущественной вовлеченности в общий процесс определенных долей парных лимфоидных органов и, как результат, в преимущественном регулировании пролиферации, дифференцировки и миграции определенных популяций иммунокомпетентных клеток. Гипотетическая схема структурирования в рамках ИМЭН системы, основанная на приведенных выше данных и соображениях, приведена в работе ([В.В. Абрамов с соавт.](#),

[2001](#)). При этом сделана попытка структурирования, базирующаяся, в частности, на результатах, полученных при обследовании людей, а также экспериментальных животных. Сразу же согласимся с возможным возражением, касающимся корректности объединения результатов, полученных на людях и животных. В качестве оправдания можно сказать, что исследования на животных для того и проводятся, чтобы их результаты можно было бы в определенной степени экстраполировать на людей.

Таким образом, функциональная асимметрия полушарий головного мозга и лимфоидных органов, т.е. ИМЭН системы в целом, выполняет базисную функцию в иммунорегуляции.

Таблица 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 темперамента	Сангвиники Флегматики	Тип темперамента	Холерики Меланхолики
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+	2,26 ± 0,18**
ИРИ	1,94 ± 0,12	CD8+	1,3 ± 0,11**
ИВ (Кон-А+А)	0,82 ± 0,1	ИРИ	1,24 ± 0,1#
ИВ (Кон-А+АХ)	0,77 ± 0,1	ИВ (Кон-А+А)	1,16 ± 0,1*
ИВ (Кон-А+ДМ)	0,42 ± 0,09	ИВ (Кон-А+АХ)	0,57 ± 0,02*
		ИВ(Кон-А+ДМ)	

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.

Таблица 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 темперамента	-	Тип темперамента	-
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.

Таблица 1В.

Иммунологические показатели в группах мужчин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 3).

ПРАВШИ		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 темперамента	-	Тип темперамента	-
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 + AX)	0,83 ± 0,06	ИВ (PWM + AX)	1,21 ± 0,04
Относительная		Относительная	

ММ ЦИК		ММ ЦИК	
	2,2 ± 0,3		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) РWM – 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.

Таблица 2А

Иммунологические показатели в группах женщин «правшей» и «амбидекстров», характеризующихся особенностями высшей нервной деятельности и вегетативной активности (вариант 1).

ПРАВШИ		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 темперамента	-	Тип темперамента	-
АВТИВНОСТЬ 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 ± 3719**
ИБ (Кон-А+ДМ)	1,27 ± 0,1	ИБ (Кон-А+ДМ)	0,98 ± 0,09# ¹
ПАН	2,25 ± 0,13	ПАН	3,3 ± 0,4*
ЦИК	19,5 ± 1,4	ЦИК	15,2 ± 1,0*

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.

Таблица 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 темперамента	-	Тип темперамента	-
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*

Примечания: 1) ИН – индекс напряжения; 2) ИПВ – индекс парасимпатического напряжения; 3) ИМ – индекс миграции моноцитов; 4) * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,001$.

Лев.

Прав.

Лев.

Прав.

Л

Пр

Д
О
Н
О
Р
Ы

Р

Е

Ц

И

П

И

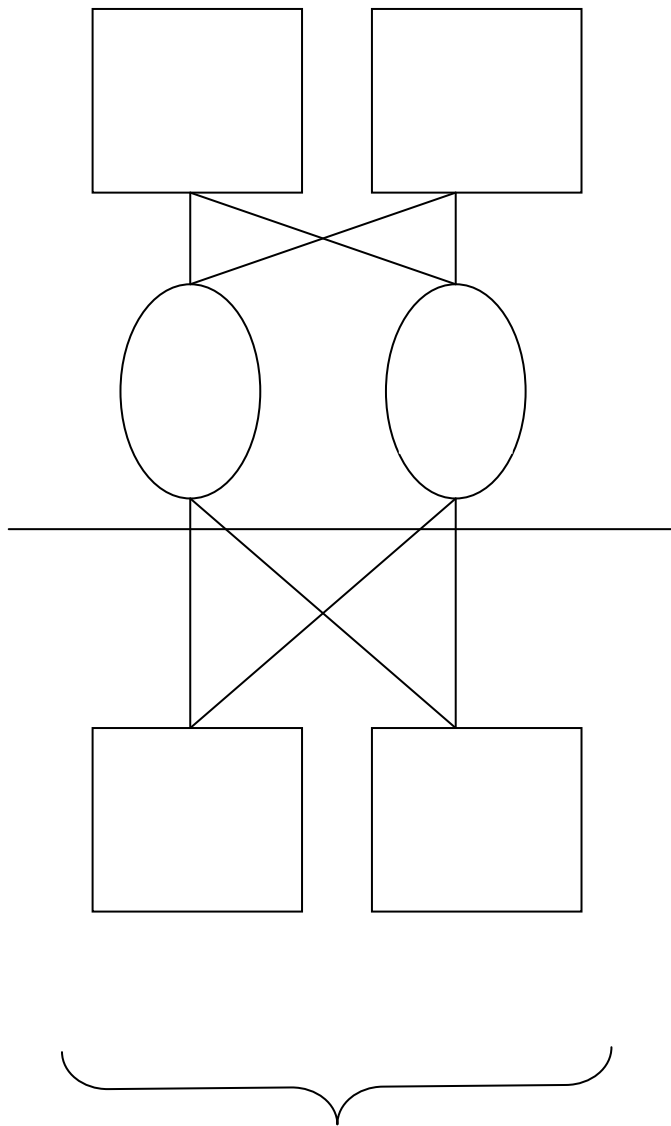
Е
Н
Т
Ы

ПОЛУШАРИЯ

ПОЛУШАРИЯ

ТИМУС

ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУННЫЙ ОТВЕТ



- Рис.1А. Схема эксперимента по изучению влияния функциональной асимметрии головного мозга и тимуса на интенсивность гуморального иммунного ответа у мышей (СВА*С57В1/6)F1.

Лев.

Прав.

Лев.

Прав.

Л

Пр

Д
О
Н
О
Р
Ы

Р

Е
Ц
И

П
И
Е
Н
Т
Ы

ПОЛУШАРИЯ

ПОЛУШАРИЯ

КОСТНЫЙ МОЗГ

Г Е М О П О Э З

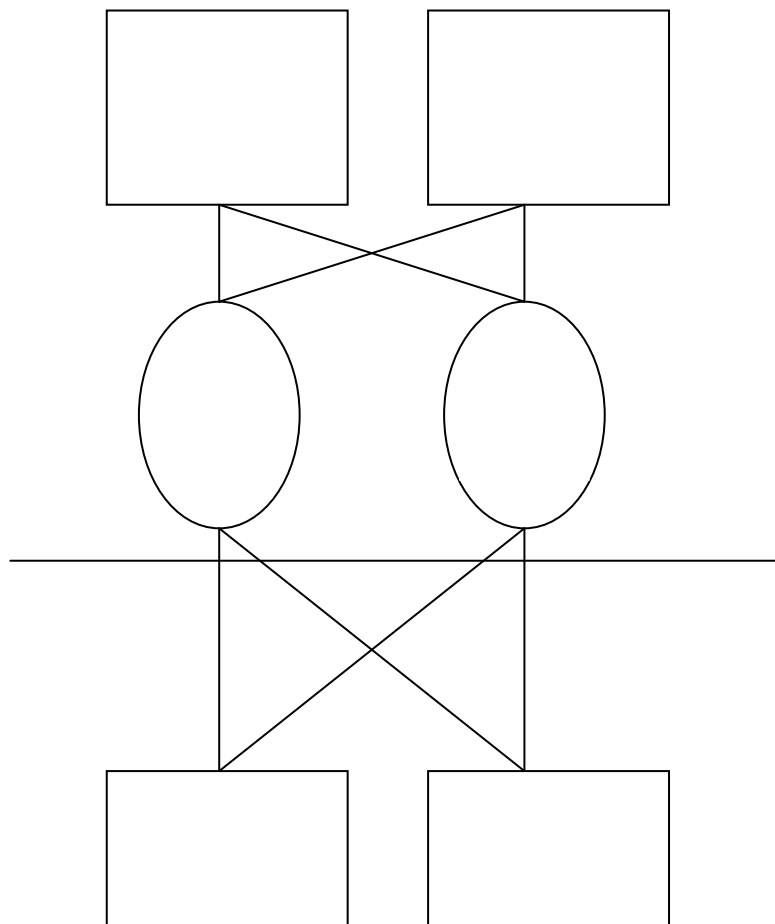


Рис. 1Б. Схема эксперимента по изучению влияния функциональной асимметрии головного и костного мозга на гемопоз у мышей (СВАхС57BL/6)F1.

2.2

2.1

2.4

2.3

Рис.2 Иммунный ответ на ЭБ у тимэктомированных реципиентов, восстановленных клетками тимуса от доноров, различающихся по моторной асимметрии.

2.1 – иммунный ответ у реципиентов, не отличающихся по моторной асимметрии, но получавших инъекции клеток из разных долей тимуса правополушарных доноров.

а – иммунный ответ у левополушарных реципиентов

б – иммунный ответ у правополушарных реципиентов

белые столбцы – иммунный ответ у мышей, восстановленных клетками из левой доли тимуса

столбцы со штриховкой – иммунный ответ у мышей, восстановленных клетками из правой доли тимуса

2.2 –иммунный ответ у реципиентов, отличающихся по моторной асимметрии, но получавших инъекции клеток из одной доли тимуса правополушарных доноров.

а – иммунный ответ у реципиентов, восстановленных клетками из левой доли тимуса

б - иммунный ответ у реципиентов, восстановленных клетками из правой доли тимуса

белые столбцы – иммунный ответ у левополушарных реципиентов

столбцы со штриховкой – иммунный ответ у правополушарных реципиентов

2.3. - иммунный ответ у реципиентов, не отличающихся по моторной асимметрии, но получавших инъекции клеток из разных долей тимуса левополушарных доноров

а – иммунный ответ у левополушарных реципиентов

б – иммунный ответ у правополушарных реципиентов

белые столбцы – иммунный ответ у мышей, восстановленных клетками из левой доли тимуса

столбцы со штриховкой – иммунный ответ у мышей, восстановленных клетками из правой доли тимуса

2.4. – иммунный ответ у реципиентов, отличающихся по моторной асимметрии, но получавших инъекции клеток из одной доли тимуса левополушарных доноров

а – иммунный ответ у реципиентов, восстановленных клетками из левой доли тимуса

б – иммунный ответ у реципиентов, восстановленных клетками из правой доли тимуса

белые столбцы – иммунный ответ у левополушарных реципиентов

столбцы со штриховкой – иммунный ответ у правополушарных реципиентов

*- $p < 0.05$


- • Рис.3 Иммунный ответ на ЭБ у тимэктомированных мышей, восстановленных клетками из ипсилатеральной, или из контралатеральной по отношению к доминирующему полушарию реципиента доли тимуса.
- • 3.1 – иммунный ответ у реципиентов, получавших инъекции тимоцитов от правополушарных доноров
- • 3.2 – иммунный ответ у реципиентов, получавших инъекции тимоцитов от левополушарных доноров

- • а – иммунный ответ у реципиентов, восстановленных тимоцитами из ипсилатеральной по отношению к их доминирующему полушарию доли тимуса
- • б – иммунный ответ у реципиентов, восстановленных тимоцитами из контралатеральной по отношению к их доминирующему полушарию доли тимуса
- • белые столбцы – иммунный ответ у мышей, восстановленных тимоцитами из левой доли
- • столбцы со штриховкой – иммунный ответ у мышей, восстановленных тимоцитами из правой доли
- • * - $p < 0.05$

Рис.4А. Различия в выраженности реакции ГЗТ в правой и левой лапах у мышей.


а – реакция ГЗТ у правополушарных по моторной асимметрии животных

 - в левой лапе

 - в правой лапе

б – реакция ГЗТ у левополушарных по моторной асимметрии животных


 - в левой лапе

 - в правой лапе

*- $p < 0.05$

Рис.4Б. Влияние на выраженность реакции ГЗТ доминантного по моторной асимметрии полушария головного мозга у мышей

а

 реакция ГЗТ у левополушарных животных в левой лапе

 - реакция ГЗТ у правополушарных животных в правой лапе

б

 реакция ГЗТ у правополушарных животных в левой лапе

■ - реакция ГЗТ у левополушарных животных в правой лапе

*- $p < 0.05$

а

1 2 3 4

б

1 2 3 4

в

1 2 3 4



Рис.5. $F_{\text{асимметрии}}$ функциональной асимметрии полушарий головного мозга (а), а также функциональной асимметрии полушарий головного мозга доноров (б) и

реципиентов (в) костномозговых клеток в формировании КОЕс-8 у мышей (СВА*С57В1/6)F1.

а: 1 – реципиенты правополушарные, доноры правополушарные

2 – реципиенты правополушарные, доноры левополушарные

3 – реципиенты левополушарные, доноры правополушарные

4 – реципиенты левополушарные, доноры левополушарные

 – костный мозг левый


– костный мозг правый


б: 1 – реципиенты правополушарные, костный мозг левый

2 – реципиенты правополушарные, костный мозг правый

3 – реципиенты левополушарные, костный мозг левый

4 – реципиенты левополушарные, костный мозг правый

 – доноры правополушарные


– доноры левополушарные

в: 1 – доноры правополушарные, костный мозг левый

2 – доноры правополушарные, костный мозг правый

3 – доноры левополушарные, костный мозг левый

4 – доноры левополушарные, костный мозг правый

 – реципиенты правополушарные



– реципиенты левополушарные


n=20 – количество животных в группе* - p<0.05

1 2 3 4 5 6

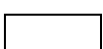
Рис.6. Роль сочетанного влияния асимметрии костного мозга и моторной асимметрии доноров и реципиентов костномозговых клеток на формирование КОЕс-8 у мышей (СВАхС57В1/6)F1.

6.1. – реципиенты левополушарные

 - правый костный мозг, доноры левополушарные


- левый костный мозг, доноры правополушарные

6.2. – реципиенты правополушарные

 - правый костный мозг, доноры правополушарные



- левый костный мозг, доноры левополушарные

6.3. – доноры правополушарные

- левый костный мозг, реципиенты правополушарные



- правый костный мозг, реципиенты левополушарные

6.4. – правый костный мозг

- доноры правополушарные, реципиенты правополушарные



- доноры левополушарные, реципиенты левополушарные

6.5. – правый костный мозг

- доноры левополушарные, реципиенты правополушарные



- доноры правополушарные, реципиенты левополушарные

6.6. – левый костный мозг

- доноры левополушарные, реципиенты правополушарные



- доноры правополушарные, реципиенты левополушарные

n=20 – количество животных в группе

* - $p < 0.05$

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамов В.В. Взаимодействие иммунной и нервной систем. – Новосибирск: Наука, 1988. – 165 с.

2. Абрамов В.В., Козлов В.А., Кармацких О.Л. Асимметрия формирования экзогенных CFUs-12 у мышей // Взаимодействие нервной и иммунной систем. Ленинград - Ростов-на-Дону, 1990. – с. 172.
3. Абрамов В.В. Интеграция иммунной и нервной систем. – Новосибирск: Наука, 1991. – 166 с.
4. Абрамов В.В., Коненков В.И., Гонтова И.А., Кашаба И.В., и др. Различия экспрессии Ia-антигенов и иммуноглобулинов на поверхности клеток из оппозитных лимфоидных органов у мышей // Иммунология. – 1992. – N 1. – С.31-32.
5. Абрамов В.В., Коненков В.И., Гонтова И.А. и др. Асимметрия фенотипических и функциональных свойств клеток лимфоидных органов // Докл. РАН. - 1992.- Т. 332. - № 4. - С. 802 - 805.
6. Абрамов В.В., Гонтова И.А., Кармацких О.Л. и др. Функциональная асимметрия клеток из контралатеральных долей тимуса мышей (СВАхС57В1/6)F1 // Бюл.СО РАМН. – 1994. – N 4. - С. 31-36.
7. Абрамов В.В., Повещенко А.Ф., Гребенщиков А.Ю., Козлов В.А. Асимметрия экспрессии гена ИЛ-1 в полушариях головного мозга в процессе формирования иммунного ответа // Бюлл. СО РАМН. - 1995. - № 1. - С. 60-63.
8. Абрамов В.В., Абрамова Т.Я. Асимметрия нервной, эндокринной и иммунной систем. - Новосибирск: Наука, 1996. – 98 с.

9. Абрамов В.В., Абрамова Т.Я., Кожевников В.С., Ширинский В.С., Козлов В.А. Взаимозависимость параметров иммунитета и высшей нервной деятельности у человека // Докл. Росс. Акад. наук. – 2000. – Т. 371. – N 3. – С. 410-412.
10. Абрамов В.В., Абрамова Т.Я., Егоров Д.Н., Вардосанидзе К.В. Высшая нервная деятельность и иммунитет. – Новосибирск: типография СО РАМН, 2001. – 123 с.
11. Абрамова Т.Я. Клинико-иммунологические особенности ревматоидного артрита у больных правшей и амбидекстров: Дис...канд. мед.наук. - Новосибирск: Институт клинической иммунологии СО РАМН. - 1995. – 132 с.
12. Абрамова Т.Я., Абрамов В.В., Кожевников В.С., Ширинский В.С., Козлов В.А. Заивисмость иммунологических параметров от неврологической памяти у здоровых людей // Иммунология. – 2000. – N 2. – С. 50-52.
13. Баевский Р.М., Кириллов О.И., Клецкин С.З. Математический анализ изменения сердечного ритма при стрессе. – М.: Наука, 1984. – 221 с.
14. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. - Л.: Наука, 1989. – 264 с.
15. Брагина Н.Н., Доброхотова Г.А. Функциональная асимметрия человека. – М.: Медицина, 1988. – 237 с.
16. Вартанян Г.А., Клементьев Б.И. Химическая симметрия и асимметрия мозга. -М.: Медицина. - 1991. – 190 с.
17. Гонтова И.А., Кармацких О.Л., Абрамов В.В. Особенности Кон-А индуцированной пролиферации клеток из контралатеральных долей

- тимуса у мышей (CBAxС57BL/6)F1 // Докл. Акад. Наук. – 1997. – N 356. – С. 135-138.
18. Гонтова И.А., Абрамов В.В., Козлов В.А. Латерализация долей тимуса и иммунный ответ у мышей (CBA*С57BL/6))F1 // Иммунология. - 2000. - № 2. -С. 30-32.
19. Гонтова И.А., Абрамов В.В., Козлов В.А. Роль функциональной асимметрии головного мозга и тимуса в формировании гуморального иммунного ответа у мышей // Бюлл. exper. биол. и мед. - 2001. - № 1. - С.
20. Клименко Л.Л., Деев А.И., Протасова О.В., Кондратов Л.А., Фокин В.Ф. Системная организация функциональной межполушарной асимметрии. Зеркальная асимметрия // Биофизика. – 1999. – Т. 44. – N 5. – С. 916-920.
21. Леутин В.П., Николаева Е.И. Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. – 190 с.
22. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. – М.: изд-во МГУ, 1973. – 455 с.
23. Павлова И.В. Согласованность нейрональной импульсной активности в неокортексе кроликов во время самостимуляции латерального гипоталамуса // Журн. высш.нerv.деят. им И.П.Павлова. - 2000. – Т. 50. - № 3. - С. 464 - 472.
24. Семенов С.Ф., Чуприков А.П. Асимметрия полушарий головного мозга и иммунобиологическая реактивность // Журн. невропатол. и психиатрии. – 1975. – Т. 75. – С. 798-806.

25. Abramov V.V., Gontova I.A., Kozlov V.A. Functional asymmetry of the thymus and the immune response in mice // *NeuroImmunoModulation*. – 2001. – V. 9. – N 4. – P. 218-224.
26. Bures J., Buresova O., Huston J.P. Techniques and basic experiments for the study of brain and behavior, ed 2, revised. Amsterdam, Elsevier Science, 1983.
27. Gerendai I., Halasz B. Neuroendocrine asymmetry // *Front. Neuroendocrinol.* – 1997. – V. 18. – P. 354-381.
28. Dane S, Erdem T, Gumustekin K. Cell-mediated immune hypersensitivity is stronger in the left side of the body than the right in healthy young subjects // *Percept. Mot. Skills.* - 2001. - V. 93. – N 2. - P. 329 – 332.
29. Delrue C, Deleplanque B, Rouge-Pont F, Vitiello S, Neveu P.J. Brain monoaminergic, neuroendocrine, and immune responses to an immune challenge in relation to brain and behavioral lateralization.// *Brain Behav. Immun.* - 1994. –V. 8. – N 2. - P.137 - 152.
30. Herendai I., Halasz B. Neuroendocrine asymmetry // *Front. Neuroendocrinol.*-1997.- V. 18. – N 3. - P. 354 - 381.
31. Hachinski V.C., Oppenheimer S.M., Wilson J.X., Guirandon C., Cechetto D.F. Asymmetry of sympathetic consequences of experimental stroke // *Arch. Neurol.* – 1992. – № 49. – P. 647-702.
32. Kennedy B., Ziegler M.G., Shannahott-Khalsa D.S. Alternating lateralization of plasma catecholamines and nasal patency in human // *Life Science.* – 1986. – № 38. - P. 1203-1214.

33. Kang D.H., Davidson R.J., Coe C.L. et.al. Frontal brain asymmetry and immune function.// *Behav. Neurosci.* - 1991. - V.1055. - № 6. - P.860 - 869.
34. Neveu H.J. Lateralization and stress responses in mice: interindividual differences in the association of brain, neuroendocrine, and immune responses.// *Behav Genet.* – V. – 26. – N 4. - P. 373 - 377.
35. Neveu P.J., Bluthé R.M., Liege S., Michaud B., Dantzer R. Interleukin-1-induced sickness behavior depends on behavioral lateralization in mice // *Physiol Behav.* -1998. - V. 63. - № 4. - P. 587 - 590.
36. Palestini P., Toppi N., Ferraretto M., Masserini M. Ganglioside lateralization in the brain of female rats // *J. Neurosci. Res.* - 1997. - V. 50. - № 4. - P. 643 - 648.
37. Sullivan R.M., Gratton A. Lateralized effects of medial prefrontal cortex lesions on neuroendocrine and autonomic stress responses in rats // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 2834-2840.
38. Strelau J., Terelak P. The alpha-index in relation to temperament traits // *Studia Psychologica.* – 1974. – V. 16. – N 1. – P. 40.
39. Tarkowski E., Jensen C., Ekkholm S., Ekelund P., Blostrand C., Tarkowski A. Localization of the brain lesion affects the lateralization of T-lymphocyte dependent cutaneous inflammation. Evidence for an immunoregulatory role of the right frontal cortex-putamen region // *Scand. J. Immunol.* - 1998. - V. 47. - № 1. - P. 30 - 36.
40. Wittling W., Block A., Gensel S., Schweiger E. Hemisphere asymmetry in parasympathetic control of the heart // *Neuropsychologia.* – 1998 – № 36. – P. 461-468.

41. Yoshikai Y, Miake S, Matsumoto T, et al. Effect of stimulation and blockade of mononuclear phagocyte system on the delayed footpad reaction to SRBC in mice // Immunol. – 1979. – N 38. - P. 577 - 683.

ЗНАЧЕНИЕ НЕЙРОХИРУРГИИ В ИЗУЧЕНИИ СООТНОШЕНИЙ «МОЗГ-ПСИХИКА»

Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, О.С. Зайцев, С.В. Ураков,

К.К. Карменян

Институт нейрохирургии им. акад.Н.Н. Бурденко РАМН

Нейрохирургия - одна из самых динамичных, быстро развивающихся медицинских нейронаук - сыграла исключительную роль в изучении фундаментального свойства мозга - неравной роли (асимметрии) его полушарий в обеспечении психической деятельности человека.

Началом явилось установление факта нарушения речи при поражении левого полушария мозга (Р. Броуа, 1865; М. Дах, 1836; С. Wernicke, 1874, 1887). Исключением из правила оказалось возникновение афазии, сочетающейся с левосторонней гемиплегией, при поражении правой гемисферы (J. Jackson, 1868).

Сохранность способностей к музыке при афазии, описанная В.М. Бехтеревым в 1907 г., натолкнула на мысль о «словесном» и «музыкальном» центрах мозга (В.М. Бехтерев, 1907; В.Е. Ларионов, 1893, 1899, 1948). На стыке двух веков стали говорить о «двойственности» (duality) мозга (Н. Jackson, 1874, 1932). В 1874 г. J. Jackson писал: «Повреждения правого и левого полушарий мозга ведут к двоякому клиническому эффекту... анатомически одинаковые парные органы мозга в функциональном отношении, во всяком случае, если иметь в виду речь, неодинаковы... нарушения интеллекта более грубы при левосторонних гемиплегиях, для эпилепсии с правополушарным очагом характерна аура с переживанием страха». В.М. Бехтерев заметил: «Если по отношению к чувствительности и движению дело идет о количественной неравномерности в распределении функций того и другого полушария, то по отношению к тем областям, которые имеют отношение к высшим психическим отправлениям, возможны будто бы даже качественные различия... в задней половине правого полушария есть большой ассоциационный центр узнавания... правое полушарие имеет более важную роль для психики, нежели левое, так как афазии будто бы все понимают, только не говорят» (В.М. Бехтерев, 1907).

Но «вся кортикальная неврология долго оставалась неврологией ведущего левого полушария, неврология правого полушария сводилась к работам об анозогнозии, амузии, расстройствах схемы тела» (А.И. Шогам, 1964), хотя описывались отдельные факты клинических различий психопатологии поражения правого и левого полушарий. В 1936 г. отмечены

«сноподобные состояния: предметы кажутся далекими, нереальными и в то же время близкими и как будто уже виденными» у больного с поражением правой височной области (М.Б. Кроль, 1936). В 1948 г. М.С. Лебединский перечисляет характерные для правополушарной патологии явления: астереогноз, нарушения восприятия собственного тела, изменения личности, сновидные и деперсонализационные явления, оптические агнозии, исчезновение произвольного двигательного компонента психических процессов, эйфория, дезориентировка (М.Б. Лебединский, 1948), подчеркивалась анозогнозия (С.В. Бабенкова, 1971; Б.И. Белый, 1987; Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина с соавт., 1996; J. Green, W. Hamilton, 1976).

Пониманию несходной роли полушарий и срединных структур мозга в формировании психики человека способствовали данные изучения больных, подвергшихся операциям: 1) префронтальной лейкотомии (перерезке путей, связывающих лобные отделы полушария с подкорковыми образованиями), осуществленной в 1935 г. Е. Moniz больным шизофренией, аффективными психозами (Е. Moniz, 1935); 2) рассечению мозолистого тела - расщеплению мозга в лечении больных эпилепсией.

Биография первой операции исключительна. Лишь год разделяет присуждение Антониу Эгасу Моницу Нобелевской премии «за открытие терапевтического действия префронтальной лейкотомии при некоторых психических заболеваниях» (1949) и приказ № 1003 министра здравоохранения Е. Смирнова от 9.12.50 (Невропатол. и психиатр., 1951), запрещающий применение префронтальной лейкотомии в нашей стране, где ее история началась в 1907 г. Она производилась Пуссепом в открытом В.М. Бехтеревым нейрохирургическом отделении, но последующий анализ заставил признать эту операцию малоцелесообразной в лечении душевнобольных. Отказ от префронтальной лейкотомии можно связать с тремя причинами (Т.А. Доброхотова, 1995).

1. Отсутствие строго обоснованной теории операции. Разноречивы формулировки цели: выключение групп клеток, имеющих отношение к «навязчивым мыслям, делирию» (Е. Moniz, 1935, 1937; F. Post, 1968); ретроградная дегенерация дорсомедиального ядра зрительного бугра, значимого в установлении связи между идеаторной и аффективной сферами психики (W. Freeman, J. Watts, 1945; D. Galin, 1974); «инактивация протопатического компонента» переживаний (Ю.Б. Розинский, 1948); биохимические последствия пересечения лобно-таламических путей (M. Govindiissvamy et al, 1944). Предположение об устранении гиперактивации коры со стороны подкорковых образований Л.А. Орбели сопровождал важным вопросом: «Как же можно лечить душевнобольного, у которого поражена высшая нервная деятельность, префронтальной лейкотомией, т.е. отделением органа наивысшей деятельности - лобных долей?»

2. Отсутствие строго разработанных клинических показаний к операции. Учитывались длительность болезни, безуспешность прежних терапевтических воздействий. Оперировались больные шизофренией, аффективными психозами, невротами навязчивых состояний, упорными болевыми синдромами и т.д. (P. Bridges, 1984; S. Guibert, C. Renault, 1987; F. Post et al, 1968; E. Tan et al, 1971).

3. Появление послеоперационного «лобного дефекта» (А.Г. Амбрумова, 1960; А.А. Хачатурян, 1951), спутанности, ослабления памяти, эпилептических припадков (E. Tan et al, 1971). Но суждение о «лобном дефекте» предполагалось уязвимым авторами (Б.В. Зейгарник, П.Я. Гальперин, 1948), считавшими, что лейкотомия устраняет дезорганизацию психической деятельности, снимая аффективную захваченность, способствует появлению возможности обратиться к внешнему миру.

Нельзя не признать значения дифференцированного описания психического состояния больных до, в момент и после операции отечественными авторами (Р.Г. Голодец, 1948; С.И. Гольденберг, 1948; Л.Р. Лурия, Ю.Б. Розинский; Ю.Б. Розинский, 1948) для понимания роли лобных долей, их связей с подкорковыми структурами в формировании психической деятельности, эмоционально-личностной сферы человека. Во время перерезки волокон речь больных становилась замедленной, спонтанная речевая активность прекращалась; надо было повторять вопросы, чтобы получить от больных ответы на них; у некоторых больных наступал сон, у других - возбуждение; на противоположной стороне отмечались вазовегетативные изменения. В первые дни после операции больные оставались вялыми, оглушенными, аспонтанными, адинамичными. Аспонтанность была особо выражена после операции на левом полушарии (Р.Г. Голодец, 1948). В последующем прежняя психотическая симптоматика «разрыхлялась», аффективность больных становилась более «естественной», упорядочивалось поведение с большей обращенностью к реальности. Исчезали галлюцинации, бредовые и ипохондрические переживания, страхи, агрессивное поведение, но более стойкими оставались нарушения мышления и речи. До операции нарушений неврологического статуса не было (В.С. Сурат, 1949); в первые дни после нее имел место менингеальный синдром, на фоне его регресса проявлялись слабость нижней ветви лицевого нерва, повышение сухожильных рефлексов на стороне, противоположной стороне операции, изменения мышечного тонуса, «лобная акинетическая апраксия»: больной не был способен одновременно открыть рот и высунуть язык, те и другие движения совершались в незначительном объеме, с паузой между ними. W. Freeman и J. Watts (W. Freeman, J. Watts, 1945) отметили «лобную атаксию, маскообразность лица, невыразительность речи», E. Moniz - акинезию, стереотипии, детское поведение, повышенный аппетит, проходившие через 2-3 недели после операции. На ЭЭГ были две фазы: 1) «реактивные изменения» - усиление дооперационной патологии, 2)

постепенное их затухание с сохранением медленных волн (А.Л. Федорова, В.Е. Майорчик, 1949).

В целом данные изучения больных после этой операции в сравнении с нарушениями психической деятельности при опухолях правой и левой лобных долей способствовали пониманию их значения в формировании высших проявлений психики. Основоположник нейропсихологии А.Р. Лурия выделил лобные доли в третий из трех излагаемых ниже «структурно-функциональных» блоков. При его поражении нарушается «произвольная регуляция различных форм сознательной психической деятельности... целесообразность поведения в целом»: медленное (после многих повторений) выполнение серийных движений; частая «потеря программы»; двигательные стереотипы; отсутствие компенсирующего эффекта речевых обращений к больному. Невозможна произвольная регуляция движений; так, при рисовании, письме больные вместо одной проводят множество линий (Е.Д. Хомская, 1987).

В психиатрических и нейропсихологических исследованиях больных с очаговыми поражениями лобных отделов полушарий (Е.П. Кок, В.С. Кочергина с соавт., 1971; С.С. Корсаков, 1901; А.С. Шмарьян, 1949; А.И. Шогам, 1964; D. Galin, 1974; K. Kleist, 1954) описаны характерные нарушения целостной психики. В 60-80-х годах проанализированы различия эмоциональных и личностных изменений (Б.И. Белый, 1987; Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1978, 1988, 1977; Т.А. Доброхотова, 1974; Е.П. Кок, 1967). При поражении левой лобной доли это - аспонтанность вплоть до «паралича» инициативы, эмоционального переживания самого себя, мира; больные нецеленаправлены, заторможены, скованы, медлительны, их жестикуляция бедна, снижены активность речи, уровень обобщения: они могут рассказать содержание деталей картинки, но не способны объединить их в единый сюжет; истощаемы, склонны к застыванию, персеверациям; нарушена динамика мыслительных процессов. При поражении правой лобной доли - эйфория, анозогнозия, фамильярность, фрагментарность восприятия с тенденцией к толкованию всей картинки в целом на основании случайно воспринятых отдельных эпизодов, конфабуляторные дополнения к воспринятому, не критичность к собственным ошибкам, иногда ложные узнавания; неустойчивость внимания, рассеянность, соскальзывания на посторонние темы; трудности переключения внимания, истощаемость, склонность к стереотипиям. При базально-лобном поражении - расторможенность, псевдопаралитический синдром.

Разделение мозга на два полушария в лечении больных эпилепсией было признано целесообразным после статьи J.Erickson-a (J. Erickson, 1940), предположившего, что распространение эпилептических разрядов от одного полушария к другому в мозге обезьяны происходит в значительной степени или целиком через мозолистое тело. Первые операции (неполная

комиссуротомия) осуществлены американскими нейрохирургами (А. Akelaitis, 1945; W. Wagenen, R. Herron, 1944). Отсутствие ожидаемого исчезновения приступов заставило отказаться от этого вмешательства. Вернулись к нему в США в конце 60-х годов (I. Vogen, G. Vogen, 1969; I. Vogen, 1969). Осуществлялась уже полная комиссуротомия. В динамических исследованиях психического состояния больных после операции участвовал профессор психологии Калифорнийского технологического института R. Sperry. По его описанию, при «поверхностном осмотре» больные не отличались от здоровых. Но при подаче сигналов только в одно полушарие мозга у больных «буквально одна рука не знает, что делает другая: предмет, опознанный на ощупь одной рукой, человек не узнает, если ощупывает его другой. Так же больные воспринимали запахи, слуховые и зрительные сигналы». Результаты исследований R. Sperry резюмировал так: «после рассечения мозолистого тела процессы в каждом полушарии протекают независимо, словно действуют два человека - каждый со своим жизненным опытом. В каждом полушарии представлены свои функции: в левом - речь, письмо, счет, в правом - восприятие пространственных отношений и не идентифицируемое словами опознание». Сознание, по Sperry, нельзя связать ни с промежуточным мозгом, ни с мозжечком, ни с нижележащими структурами мозга; большие полушария головного мозга и межполушарные связи - вот что образует нервный субстрат сознания. В этом описании больные выглядят имеющими «две сферы сознания», «удвоение сознания»: переживаемое правым полушарием находится целиком вне сферы опыта левого. «Каждое полушарие обладает своей собственной памятью и опытом познания, которые недоступны для воспроизведения другим полушарием. Во многих отношениях каждое из разъединенных полушарий имеет, по-видимому, отдельное «самосознание»» (R. Sperry, M. Gazzaniga, 1967; R. Sperry, 1982).

Изучение больных с расщепленным мозгом привлекло внимание к роли срединных структур, особенно мозолистого тела, в становлении функциональной асимметрии полушарий, «нормально» проявляющейся только при полной их соединенности друг с другом. Описывается 41-летний больной, перенесший в возрасте 26 лет двухступенчатую коллозотомию. Он был неспособен называть предметы, находящиеся в левом поле зрения; через 14 лет мог называть 25%, а через 15 лет - 60% предъявляемых в этом поле зрения предметов (M. Gazzaniga, J. Eliassen et al, 1996).

Новизна полученных фактов не осталась без внимания Комитета по Нобелевским премиям, о чем свидетельствует решение Каролинского медико-хирургического центра от 9.10.81: «Присудить Нобелевскую премию по физиологии и медицине в равных долях Роджеру Сперри (одна половина) за открытие функциональной специализации полушарий мозга и Дэвиду Хьюбелу и Торстену Визелу (другая половина) за открытия, касающиеся обработки информации в зрительной системе».

В 60-90-х годах были составлены две картины психических нарушений, соответствующих поражению правого и левого полушарий мозга (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1977, 1978, 1984, 1988; Т.А. Доброхотова, 1974). Их строгие различия подтвердились результатами изучения больных депрессией, шизофренией, подвергающихся унилатеральной электросудорожной терапии; постсудорожное восстановление психического состояния оказалось неодинаковым после право- и левосторонних припадков (Я.А. Альтман, Л.Я. Балонов с соавт., 1976, 1981; Я.А. Альтман, С.Ф. Вайтулевич, 1982; Я.А. Альтман, 1983; Л.Я. Балонов, Л.В. Баркан с соавт., 1979; Н.Н. Николаенко, 1993, 1996, 1996).

Но различия психических нарушений при поражении правого и левого полушарий и разных отрезков срединных структур мозга описывались еще в первые десятилетия существования Института нейрохирургии им. Н.Н. Бурденко. В 1929 г. в ходе удаления опухоли III желудочка (под местной анестезией) Н.Н. Бурденко и Б.Г. Егоров вместе с А.С. Шмарьяном наблюдали психическое возбуждение (маниакальное состояние) при манипуляциях в области серого бугра и угнетение психики (острое развитие корсаковского синдрома, сон и оглушение) - в задних отделах III желудочка, области силвиева водопровода (Н.Н. Бурденко, 1936, 1937; Н.М. Вяземский, 1964; Б.Г. Егоров, 1954). Эти данные опередили концепцию о восходящей активирующей ретикулярной системе, влияющей на бодрствование и внимание (Н. Magoun, 1954, 1965). В ходе удаления опухоли правой нижнетеменно-задне-височной области отмечены явления дереализации: больному «все окружающее казалось неестественным и странным, все предметы операционной комнаты внезапно отдалились, уменьшились в размерах, кругом все равномерно покачивалось» (А.С. Шмарьян, 1949).

Обобщив нарушения речи у больных с черепно-мозговой травмой и другими нейрохирургическими заболеваниями, А.Р. Лурия создал классификацию афазий, широко используемую нейрохирургами, неврологами, психиатрами; подтвердил нарушение речи и музыкальных способностей при поражении разных - левого и правого - полушарий (40); подчеркнул иную, чем у правой, структуру и более быстрый регресс афазий у левой; выделил «скрытые» признаки левшества, проявляющиеся в переплетении пальцев, скрещивании рук на груди и левоглазости, внося их в истории болезни нейрохирургических больных как важные индивидуальные их особенности, иногда сопряженные с доминантностью правого полушария по речи и, как оказалось в последние десятилетия, с вероятностью особых (у правой невозможных) психических феноменов (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1994).

Школой А.Р.Лурия на основе данных изучения нейрохирургической патологии систематизированы характеристики памяти по следующим критериям: 1) длительности: мгновенная, кратковременная, длительная; 2)

модальности: модально-специфическая (зрительная, слуховая, тактильная, двигательная, обонятельная) и модально-неспецифическая, аффективная или эмоциональная; 3) уровню управления: произвольная, непроизвольная; 4) семантической организации: неосмысленная, семантически организованная. «Хранение следов», запечатленных непроизвольно и произвольно, описано как «определенное их преобразование, которое совершается по особым законам, например законам семантизации или кодирования материала» (А.Р. Лурия, 1975; Е.Д. Хомская, 1987).

Описаны несходные нарушения памяти при поражениях трех структурно-функциональных блоков:

1) энергетического блока - срединных неспецифических структур: диэнцефальная область, лимбическая система, медиальные и базальные отделы лобных долей; так, при разрыве аневризм передней соединительной артерии происходят модально-неспецифические нарушения памяти - «патологические явления, неоднородные по своему характеру», где общим является плохое запечатление информации любой модальности; большее нарушение кратковременной памяти, повышенная тормозимость следов, подверженность интерференции (А.Р. Лурия, А.Н. Коновалов с соавт., 1970);

2) блока приема, переработки, хранения экстероцептивной информации (зрительная, слуховая, кожно-кинестетическая анализаторные системы);

3) блока программирования, регуляции и контроля за протеканием психической деятельности (моторный, премоторный, префронтальный отделы лобных долей).

При поражении двух последних блоков описаны модально-специфические нарушения памяти - зрительной, слухоречевой, музыкальной, тактильной и двигательной. При непосредственном запоминании и воспроизведении «в мнестическую деятельность прежде всего включается правое полушарие, а при отсроченном запоминании и воспроизведении - левое (у правшей)». При левосторонних поражениях непосредственное воспроизведение материала более сохранно, чем при правосторонних (Е.Д. Хомская, 1987). А.Р.Лурия описал особые формы памяти у выступавшего перед публикой «мнемониста» Ш. - бывшего репортера одной из газет, отказавшегося от карьеры музыканта из-за снижения слуха (А.Р. Лурия, 1968). Он мог запомнить до 70 и более слов, воспроизводя их даже в обратном порядке, вспомнить и точно воспроизвести через 15 лет. Увидев 20 цифр, запоминал их за 35-40 с, таблицу из 50 цифр - за 2,5-3 мин (говорил, что продолжал видеть запечатленное). Были «синестезии»: в ответ на слова экспериментатора «да» или «нет» видел на таблице расплывающееся пятно,

звук рождал переживания света, цвета или вкуса и прикосновения. У Ш. не было «той четкой грани, которая у каждого из нас отделяет зрение от слуха, слух - от осязания или вкуса»: когда он слышит слово «зеленый», появляется зеленый горшок с цветами. Образы Ш. были исключительно яркими и прочными. Была у него «наглядно-образная память». Он воспроизводил длинный ряд бессмысленного чередования одних и тех же слогов: МАВАНАСАВА, НАСАНАМАВА, САНАСАВАНА и т.д. О способе их запоминания говорил; «Какая простота! От ванны отходит фигура купчихи - САМА, на нее накинут белый саван - САВАНА - я уже стою около ванны и вижу ее спину, она направляется к зданию, где исторический музей...». У Ш. был мир самых ранних воспоминаний, у обычных людей не воспроизводимых. Подобные явления в НИИ нейрохирургии в последующем описаны у больных-левшей (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1994).

А.С.Шмарьян, не обсуждавший асимметрии функций полушарий как самостоятельной проблемы, описал, в частности: а) сумеречное состояние сознания - амбулаторный автоматизм у больного студента с олигодендроглиомой левой лобной области; б) новые формы дереализации и деперсонализации, в частности синдром «гибели мира» при поражении правых височных и теменных отделов, где отмечены еще эйфория, обонятельные и вкусовые галлюцинации (Н.М. Вяземский, 1964; А.С. Шмарьян, 1949).

В 70-90-х годах проводилось специальное исследование больных, картина психических нарушений у которых не совпадала с ожидаемой в соответствии со стороной и внутрислоушарным расположением очага поражения (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1994). В их историях болезни были указания на леворукость. Но она была и у больных, у которых психопатологическая симптоматика соответствовала стороне поражения мозга. Очевидной стала необходимость сравнительного изучения психопатологии поражений мозга правшей и левшей. Были расширены понятия «правшество», «левшество» как включающие не только праволеворукость, но и соответствующие асимметрии ног, парных органов чувств и, наконец, сказывающиеся в структуре психической деятельности здоровых и нейрохирургических больных. У преобладающего их большинства - правшей и части левшей с нейрохирургической патологией - повторялись синдромы психических нарушений, излагаемые в руководствах и справочниках. Исключение составляли некоторые левши. Их психопатологические феномены не укладывались в эти описания. Им и было уделено особое внимание.

Были разработаны методы определения и количественного выражения асимметрий. Введен термин «индивидуальный профиль функциональных асимметрий», или просто - «профиль асимметрии», обозначающий присущее

данному человеку сочетание моторных и сенсорных асимметрий. Психопатология сопоставлялась уже не только со стороной поражения мозга, но и с профилем асимметрии. Картина психических нарушений не соответствовала стороне поражения мозга у полных левшей, имеющих левые моторные и сенсорные асимметрии, и у частичных левшей - с расхождением моторных и сенсорных асимметрий (например, у леворукого с правой асимметрией слуха или зрения). Доминантность полушария по речи определялась методом дихотического прослушивания слов, предъявляемых одновременно на два уха (Е.П. Кок, В.С. Кочергина, 1971), выражалась количественно коэффициентом правого уха (КПУ). Его знак - положительный или отрицательный - свидетельствует о доминантности по речи левого или правого полушария, а величина - о степени доминирования (высокой, средней, низкой). Например, низкий отрицательный коэффициент (КПУ=-5%) говорит о слабом доминировании правого полушария и о возможной расплывчатости центра речи, что подлежит учету перед хирургическими действиями на соответствующих образованиях этой гемисферы.

Эти частные исследования в нейрохирургической клинике выявили новые факты: учащение левшества среди больных в сравнении со здоровыми; возможность у некоторых левшей исключительных явлений (например, видения и слышания того, что может случиться в будущем), как бы запрещенных у большинства больных функциональной организацией их мозга и прежде всего, можно думать, асимметрией роли полушарий в обеспечении целостной психики; более быстрый (чем у правшей) регресс психических нарушений у левшей; проявление парадоксальной - противоположной требуемой (обозначенной в справочниках по нейрофармакологии) их реакции на лекарственные препараты: в ответ на введение психостимулятора может наступить седативное действие.

Острым стал вопрос: почему левши при одинаковых (с правшами) форме и строении мозга обнаруживают отличия психических нарушений? Вопрос более широк, чем может показаться на первый взгляд. Он относится к происхождению, природе функциональной асимметрии мозга, соотношению «мозг-психика». Поэтому уместны, по-видимому, следующие шаги.

Нужен отказ от приведенного выше языка описания функциональной асимметрии мозга. Он метафоричен: психические явления, свойственные человеку, переносятся на полушария мозга, и именно они, а не носитель мозга выглядят «переживающими», «осознающими», «думающими». Врач видит, слышит, как смеется - плачет, радуется - грустит больной, а не то или иное полушарие его мозга. Адекватнее, наверное, такое описание, где бы подчеркивалось несходство психических нарушений при поражении разных полушарий.

Целесообразно изменение ракурса анализа соотношений «мозг-психика» с отдельной характеристикой каждого звена. Мозг - парный материальный орган. Его полушария, «анатомически одинаковые» (Н. Jackson, 1874), фактически противоположны друг другу по пространственной форме - правизне и левизне. Одно полушарие - зеркальное отражение другого. В мозге всех людей - правшей и левшей, гениальных и умственно отсталых - есть как бы предзеркальное и зазеркальное полушария. Они есть и в мертвом мозге. В проявлении (реализации) правизны и левизны полушарий в живом мозге должен быть не менее фундаментальный фактор, действующий только в живом мозге. Им может быть время (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1978, 1981; 1984).

Психика невозможна без мозга, но принципиально отличается от него неосязаемостью. На нематериальном уровне она повторяет собой тип и выраженность асимметрии полушарий мозга только данного человека. У большинства людей левое полушарие доминантно по речи и основанным на ней вербальным мышлению и памяти, двигательным функциям (психомоторной сфере целостной психики), а правое - по восприятию, переживанию мира и самого себя в этом мире (психосенсорной сфере целостной психики). Левша отличен от правши в той степени, в какой отлична асимметрия его мозга (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1993, 1994).

Обоснованно предположение о взаимозависимых соотношениях мозга и психики, возможности двоякой их характеристики. Живой мозг не только обеспечивает целостную психику, но и зависит от нее: мозаика функциональной активности разных полушарий определяется содержанием психической деятельности, выполняемой сейчас его «хозяином». Психика есть не только высшее выражение парной работы полушарий мозга, но и самый естественный его стимулятор; изменяя содержание психической деятельности человека, можно добиться активизации «нужных» отделов разных полушарий его мозга. Это положение легло в основу разработанной в Институте нейрохирургии РАМН психостимулотерапии - системы реабилитации нейрохирургических больных, особенно подвергшихся тяжелой черепно-мозговой травме и перенесших длительную кому (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина с соавт., 1996; Т.А. Доброхотова, А.А. Потапов с соавт., 1996).

Введено понятие «асимметрия психики», означающее несходство - противоположность двух главных составляющих целостную психику сфер - психомоторной и психосенсорной, зависимых от левой и правой гемисфер мозга. Асимметрия психики каждого человека соответствует, по-видимому, асимметрии полушарий только его мозга (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1993).

Асимметрии мозга и психики опосредованы пространственно-временными факторами. Эти асимметрии означают, по-видимому, противоположность пространственно-временной организации парной работы гемисфер мозга и двух главных сфер целостной психики. Возникает предположение об особой роли пространства и времени в реализации асимметрий мозга и психики человека. Для ограниченных врачебным образом мышления исследователей непреодолимо трудно обсуждение сформулированного вопроса, требующего внимания физиков, математиков, философов: какие пространство и время, вернее, пространства и времена включены в реализацию этих асимметрий? Предположение о возможной включенности многих пространств и времен, в частности мировых (общих для мира и всех людей) и индивидуальных (существующих потому, что есть данный человек с живым функционирующим мозгом и определенной структурой психики), основано на далеких от предметов привычных обсуждений представителями точных наук данных сравнительного анализа клинических-психопатологических синдромов, наблюдаемых в нейрохирургической клинике. Они заставляют задуматься над вероятностью эволюции пространства и времени - появления на уровне человека разумного новых (индивидуальных) пространства и времени. Они, по-видимому, зависимы от правой гемисферы и определяют собой структуру психики каждого человека. Это предположение возникает в ходе анализа конкретных синдромов.

Проанализируем левостороннюю пространственную агнозию (ЛПА) и корсаковский синдром (КС), возникающие, как правило, при очаговом поражении правого полушария мозга (С.В. Бабенкова, 1971; Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1975, 1977, 1993, 1996; Т.А. Доброхотова, А.А. Потапов с соавт., 1996), часто сочетаясь с левосторонними «геми»: гемигипестезией, гемианопсией, гемипарезом (А.Р. Лурия, А.В. Скородумова, 1950; А.А. Меграбян, 1962; J. Green, W. Hamilton, 1976; J. Meadows, S. Munro et al, 1977; H. Merskey, G. Watson, 1979; R. Schiffer, 1983; A. Schmider, K. Gutbrod et al, 1996; A. Schnider, R. Gulhrod et al, 1996).

ЛПА привлекает особое внимание к пространству. Как бы «выпадает» левая половина пространства: грубо нарушено восприятие, поведение, действия больных осуществляются лишь в правом - экстраперсональном и телесном - пространстве (Я.А. Альтман, Л.Я. Балонов с соавт., 1976, 1981; Я.А. Альтман, С.Ф. Вайтулевич, 1982; Я.А. Альтман, 1983; Л.Я. Балонов, Л.В. Баркан с соавт., 1979; Н.Н. Николаенко, 1993, 1996). Так, из двух одновременно наносимых тактильных стимулов больной замечает только тот, что приходится на правую половину тела, и игнорирует тот, что есть слева от него. Зрением, слухом воспринимает стимулы смещенными слева направо (аллестезия). Неточно определяет время, длительность событий. Нарушено повседневное бытовое поведение больного: съедает пищу с правой половины тарелки и просит дать поесть, не замечая оставшейся еды на левой

половине тарелки: читает только правую половину текста, не замечает бессмыслицы прочитанного; одежду надевает на правую половину, обувает только правую ногу и ходит со свисающим левым рукавом и левой босой ногой. Не замечает полной своей беспомощности: эйфоричен, расслаблен. Обнаруживает анозогнозию - отсутствие каких-либо представлений, ощущений болезни. Поведение больного - «полевое»: откликается на реплики окружающих, оказавшихся справа от него, смеется, говорит о чем угодно, но не о собственной беспомощности.

КС заставляет уделить особое внимание времени. Состоит из амнезий - фиксационной (незапоминание текущих событий), ретроградной (выпадение воспоминаний о событиях, предшествовавших началу заболевания и воспринимавшихся больным, когда он был в ясном сознании); дезориентировки во времени, пространстве, окружающей и личной ситуации; конфабуляций - провоцированных расспросами или спонтанных (A. Scmidler, K. Gutbrod et al, 1996; A. Schnider, R. Gulhrod et al, 1996), где упоминаются события, бывшие в прошлой жизни больного; они произвольно переносятся больным на время (вчера вечером, сегодня утром), о котором спрашивает врач; эмоционально-личностных нарушениях (эйфория и анозогнозия); расстройств восприятия пространства и времени. Теряется даже смысл слов «здесь», «там», «теперь», «тогда». Эти расстройства рассматриваются в литературе. Так, по М.О. Гуревичу (М.О. Гуревич, 1948), больной не говорит «несуразности», упоминает о вполне возможных событиях, но неправильно локализует их во времени. «Грубые нарушения переживания времени» А.А. Меграбян (А.А. Меграбян, 1962) считал связанными с нарушениями памяти, хотя последние могут быть не причиной, а следствием нарушенного «переживания времени». К этим предположениям близки соображения М.Я. Серейского (М.Я. Серейский, 1940): «учет времени имеет особо важное значение при личных переживаниях... алгебраические формулы без всяких временных отношений легче восстановить в памяти... если переживание не сопровождается временными знаками, то ничто не препятствует соединению различных далеко отстоящих друг от друга событий с соответствующим местом, где переживание имело место, отсюда - дезориентировка в пространстве». М.Я. Серейский заключил: КС «не связан непосредственно с расстройствами памяти, а с неточной, неуверенной локализацией времени, с нарушением функции порядка, последовательности событий... то, что при разговоре с этого рода больными выявляется как расстройство способности к запоминанию, представляет нечто другое, чем амнезия в отношении событий. Больной забывает не содержание пережитого, а время, порядок этих переживаний. Прежде всего и больше всего нарушено чувство времени, осознание фактора времени, временной знак пережитого, хронология». Говорилось о «нарушении временной сетки субъективного опыта» - следы откладываются без временной отметки, вследствие чего затрудняется их считывание (E. Gamper, 1929; K. Kleist, 1934; L. Horst, 1932).

ЛПА и КС предстают как синдромы, иллюстрирующие пространственно-временную дезорганизацию психики. Она проявляется во всех симптомах, например в фиксационной амнезии. Не запоминается больным то, что воспринимается в чувственных образах. Они будто не формируются: врача, увиденного 5 минут тому назад, больной встречает как впервые сегодня увиденного; через секунды после обеда просит дать поесть, так как в сознании больного нет должных, т.е. им только что пережитых, ощущений вкуса, запаха пищи, ее прикосновения к слизистой рта; образы как бы не снабжаются пространственными и временными метками: 1) обозначающими при последующих их оживлениях пространство и время, в которых происходили отраженные в них события, и 2) способствующими сохранению всех образов в той лишь последовательности, и какой происходили отраженные в них события. Эти метки опосредованы скорее индивидуальными пространством и временем; без достаточной их актуальности, возможной при нормальном функционировании правого полушария мозга, недоступно становление «нормальных», т.е. снабженных пространственно-временными метками, образов восприятия (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1975, 1977, 1993).

Возможен анализ асимметрии психики как противоположности пространственно-временной организации не только сейчас реализующихся психосенсорной и психомоторной ее сфер, но и запоминания уже осуществленных. Сопоставим элементы этих сфер - образ восприятия (элемент психосенсорной сферы) и словесно выражаемую мысль или движение (элементы психомоторной сферы).

Чувственный образ восприятия и движение осуществляются соответственно: 1) в разных - индивидуальных и мировых - пространствах и временах; 2) симультанно-одновременно (с отражающимся в образе событием) и сукцессивно-последовательно (этап за этапом, любое движение начинается в настоящем времени, может завершиться лишь в будущем времени); 3) в противоположных направлениях времени: от настоящего к прошлому и от настоящего к будущему. Образ строго связан с пространством и временем, в которых происходило отраженное в нем событие и которые стали из настоящих прошлыми, и эта «связь» опосредована скорее пространственно-временными метками, обозначающими пространство и время запечатленного события; движение не связано, свободно от привязанности к каким-либо отрезкам пространства и времени; образ должен сохраниться в сознании человека точно таким, каким получился, а движение при каждом следующем осуществлении должно быть совершеннее, чем предыдущее; образ представляется субъективным, не наблюдаемым внешне, а движение - объективным, наблюдаемым - видимым внешним наблюдателем событием. В целом образ и движение предстают противоположными друг другу по пространственно-временной организации. Эта противоположность и есть асимметрия психики. Она означает одновременное (параллельное)

осуществление обеих сфер целостной психики, что повышает ее эффективность. Асимметрия психики здорового человека скорее подвижна и изменчива: может быть большей, меньшей. Психика тем продуктивнее, чем более она асимметрична. Асимметрия психики (вслед за асимметрией мозга) нарастает в первые годы жизни человека, достигает максимума к зрелому, нивелируется и позднем возрасте.

Несходны (в соответствии с различной реализацией) запоминание и хранение результатов (т.е. память) уже совершенных психосенсорной и психомоторной деятельностью. Образы восприятия составляют содержание прошлого времени только данного субъекта: на каждый его отрезок приходится образ только события, бывшего реальным, когда этот отрезок прошлого был индивидуальным настоящим временем, опосредовавшим восприятие события, происходившего в мировом пространстве и времени; образы восприятия «расположены» в сознании в последовательности, в которой происходили отраженные и них события; такая пространственно-временная организация определяет субъективность всего опыта чувственного восприятия человека. Движения, словесно выраженные в прошлом мысли не привязаны к конкретным отрезкам индивидуальных прошлых пространства и времени человека; это взаимосвязано с объективной наблюдаемостью высказываемой мысли и движения и возможностью их совершенствования при каждом следующем повторении.

Теоретическое и прикладное значение изложенного в том, что асимметрия мозга может быть представлена как проявление его функциональной зрелости. Она нарастает в раннем онтогенезе (обеспечивая нормальное психическое развитие ребенка или нарастание асимметрии его психики), достигает максимума к зрелому возрасту (определяя максимальную асимметрию и, следовательно, предельную для данного человека эффективность его психической деятельности), нивелируется в позднем возрасте (за чем лежит и снижение психической асимметрии, т.е. психическое старение). Полное восстановление психической деятельности с максимальной противоположностью двух главных составляющих ее сфер возможно, следовательно, лишь при возвращении пораженному мозгу преморбидных степени и особенностей функциональной асимметрии мозга. Иначе говоря, мозговой механизм психического восстановления больного - это возобновление прежней функциональной специализации полушарий его мозга и достижение прежней степени асимметрии психики.

Литература:

1. Альтман Я.А., Балонов Л.Я., Деглин В.Л. Об игнорировании левой половины пространства в условиях преходящей инактивации правого полушария. // Функциональная асимметрия и адаптация человека. - М. - 1976.- с.137—138.

2. Альтман Я.А., Балонов Л.Я., Деглин В.Л., Меншуткин В.А. О роли доминантного и недоминантного полушарий в организации пространственного слуха. // Физиология человека 1981. - N 1. - С.12—29.
3. Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф. О роли правого полушария головного мозга человека в локализации источника звука. // Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси 1982. - с.6—7.
4. Альтман Я.А. О роли высших отделов слуховой системы в локализации движущегося источника звука. // Журнал высшей нервной деятельности. —1983. —т.33. —№1. — с.88-94.
5. Амбрумова А.Г. Влияние префронтальной лейкотомии на течение шизофренического процесса (по данным отдаленного катамнеза). // Журн невропат и психиатр., 1960; 9; 1193—1197.
6. Бабенкова С.В. Клинические синдромы поражения правого полушария мозга при острых инсультах. М: Медицина, 1971.
7. Балонов Л.Я., Баркан Л.В., Деглин В.Л. и др. Унилатеральный электросудорожный припадок. Л: Наука 1979. — 168 с.
8. Белый Б.И. Психические нарушения при опухолях лобных долей мозга. М: Медицина 1987.
9. Бехтерев В.М. Основы учения о функциях мозга. - Типография П.П. Сойкина С-Пб 1907.
10. Брагина Н. Н., Доброхотова Т.А. Функциональная асимметрия мозга и индивидуальное пространство и время человека. // Вопросы философии. —1978. —№3. — с.137-149.
11. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональные асимметрии человека. М; Медицина 1981, 1988; 237.
12. Бурденко Н.Н. Опухоли III и IV желудочков. // Труды II Всесоюзн. съезда психиатров и невропатологов. М 1936; 2; 357-365.
13. Бурденко Н.Н. Роль нейрохирурга в современной клинике. // Арх биол наук 1937; 48; 1—2.
14. Вяземский Н.М. Значение местного поражения головного мозга в клинике и патогенезе психических расстройств. М; Медицина, 1964.
15. Голодец Р.Г. Клиника острого периода после префронтальной лейкотомии. // Невропатология и психиатрия-1948-N.2-с.26-32

16. Гольденберг С.И. Префронтальная лейкотомия в терапии шизофрении. // Невропатология и психиатрия –1948 -N.2 -с.19-24
17. Гуревич М.О. Нервные и психические расстройства при закрытых травмах мозга. М; АМН СССР 1948. -238 с
18. Доброхотова Т.А. Эмоциональная патология при очаговом поражении головного мозга. М; Медицина, 1974. -159 с.
19. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.. Пространственно-временные факторы в организации нервно-психической деятельности. // Вопросы философии. –1975. – №5. – с.133-145.
20. Доброхотова Т.А.. Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. М: Медицина 1977 -358 с.
21. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Асимметричный мозг – асимметричное сознание. // Журнал высшей нервной деятельности. –1993. –Т.43.–№2. –с.256-261.
22. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. . Асимметрия мозга и асимметрия сознания человека. // Вопросы философии. –1993. –№4 – с.125-134.
23. Доброхотова Т.А.. Брагина Н.Н. Левши. М; Книга 1994. -209 с.
24. Доброхотова Т.А. Какого же место психохирургии в современной медицине? Независимый психиатр жури 1995: N4: 18—25.
25. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н., Зайцев О.С., Гогитидзе Н.В., Ураков С.В. Односторонняя пространственная агнозия -М. –Книга. –1996 –106 с.
26. Доброхотова Т.А., Потапов А.А., Зайцев О.С., Лихтерман Л.Б. Обратимые посткоматозные бессознательные состояния. // Социальная и клиническая психиатрия 1996; 2; 26—36.
27. Егоров Б.Г. Хирургическое лечение первичных опухолей третьего и боковых желудочков мозга. // Вопр. нейрохирургии – 1954 -N.1 -с.8.
28. Зейгарник Б.В., Гальперин П.Я. Психологические изменения при лейкотомии у шизофреников. // Невропа. и псих.-1948-N.4-с.67-70
29. Кок Е.П. Зрительные агнозии. М; Медицина - 1967.

30. Кок Е.П., Кочергина В.С., Якушева Л.В. Кок Е.П., Кочергина В.С., Якушева Л.В. Определение доминантности полушария при помощи дихотического прослушивания речи. // Журнал высшей нервной деятельности. –1971. –Т.21. –№5. – с.1012-1017.
31. Корсаков С.С. Курс психиатрии. М 1901.
32. Кроль М.Б. Невропатологические синдромы. М: Биомедгиз 1936.
33. Ларионов В. Е. Анатомические и другие основания учения об ассоциативных центрах головного мозга. // Вопросы нервно-психической медицины. 1893; т. I.
34. Ларионов В.Е. О корковых центрах слуха. Дисс. СПб - 1898.
35. Ларионов В.Е. О транскортикальной чувственной и двигательной афазии. // Обозрение психиатрии. 1899;N8.
36. Лебединский М.Б. Об особенностях нарушений психики при поражениях правого полушария мозга. // Проблемы современной психиатрии. М. 1948; -с.85
37. Лурия Л.Р., Розинский Ю.Б. Динамика кататонических состояний при префронтальной лейкотомии. // Невропатологии и психиатрии. 1948; N5: 63— 67.
38. Лурия А.Р., Скородумова А.В. О феномене "фиксированной гемианопсии". // Вопросы физиологии и патологии зрения. М. 1950; 194-208.
39. Лурия А.Р. Маленькая книжка о большой памяти. М; МГУ. 1968.
40. Лурия А.Р., Цветкова Л.С., Футер Д.С. Афазия у композитора. Проблемы динамической локализации функций мозга. М. 1968; 328—333.
41. Лурия А.Р., Коновалов А. Н., Подгорная А.Я. Расстройства памяти в клинике аневризм передней соединительной артерии. М. 1970.
42. Лурия А.Р. Нейропсихология памяти. М. 1975. 1976; I. 2.
43. Меграбян А.А. Деперсонализация. Ереван; Армгосиздат 1962. - 355с
44. Николаенко Н.Н. Зрительно-пространственные функции правого и левого полушарий мозга: Докт. дис. в форме научного доклада. С-Пб. 1993.

45. Николаенко Н.Н. Слово и образ: левое и правое полушарие мозга. // Независимый психиатрический журнал –1996 –II -с.14-18.
46. Николаенко Н.Н. Образ человека и мозг. // Независимый психиатр жури 1996; III; 22 - 26.
47. Орбели Л.А. Вторая сигнальная система. // Невропатол. и психиатр. 1949; N 5; 8—18.
48. Приказ министра здравоохранения СССР от 9.12.1950 № 1003. Невропатол. и психиатр. 1951: N I: 17—18.
49. Розинский Ю.Б. Динамика галлюцинаторно-параноидного синдрома при префронтальной лейкотомии. // Невропатол. и психиатр. 1948; N 2: 32—37.
50. Серейский М.Я. Корсаковский психоз в свете современной клиники // 50 лет психиатрической клиники им. С.С. Корсакова. М. 1940; 43-51.
51. Сурат В.С. О неврологических изменениях при префронтальной лейкотомии. // Невропатол и психиатр 1949: N4: 17—21.
52. Федорова А.Л., Майорчик В.Е. Изменения электрической активности коры мозга до и после операции лоботомии у больных с хронической формой шизофрении. // Невропатол и психиатр 1949; N.1 -с.55-59
53. Хачатурян А.А. К критике теории лейкотомии. // Невропатол и психиатр 1951; NI; 25—35.
54. Хомская Е.Д. Нейропсихология. М; МГУ 1987.
55. Шмарьян А. С. Мозговая патология и психиатрия. М 1949. -350 с.
56. Шогам А.И. О значении психопатологического анализа и экспериментально-психологических исследований для распознавания локализации очаговых заболеваний головного мозга. // Вопросы локализации и патофизиологии в неврологии и психиатрии. Киев. 1964; 30—36.
57. Akelaitis A.J.J. Studies on the corpus callosum. IV. Diagnostic dispraxia in epileptics following partial and complete section of the corpus callosum. // Am. J. Psychiat. 1945. V. 101. N.5. P. 594-599.
58. Bogen I.E., Bogen G.V. The other side of the brain. I. Disgrapyia and discopia following cerebral comissurotomy. // Bull Los Angeles Neurol Soc 1969; 34; 73.

59. Bogen I.E. The other side of the brain. II. An appositional mind. // Bull Los Angeles Neurol Soc 1969 Jul;34(3):135-62.
60. Bogen I.E, Bogen G.M. The other side of the brain. 3. The corpus callosum and creativity. Bull Los Angeles Neurol Soc 1969 Oct;34(4):191-220.
61. Bragina N.N., Dobrokliolova T.A. Funktionelle Asymmetrien des Menschen. Leipzig VED –Thieme –1984 -330 s.
62. Bridges PK. Psychiatry for all. J R Soc Med 1984 Nov; 77(11): 911-4.
63. Broca P. Sur la faculte du langage articule. // Bull. Soc. Anthropol. Paris, 1865. V. 6. P. 493-494
64. Dax M. Lesions de la moelle gauche de l'encephale coincident avec l'oubli des signes de la pensee // Gaz. Hepdom. Montpellier. 1836, S. 2-11 P. 259-260.
65. Erickson J.C. Spread of epileptic discharge. // Arch Neurol. and Psychiatry 1940; 43; 429-452.
66. Freeman W., Watts J. The problem of schizophrenie // Am J Psychiat 1945; 101: N6.
67. Galin D. Implications for psychiatry of left and right cerebral specialization. A neurophysiological context for unconscious processes. // Arch Gen Psychiatry 1974, Oct;31(4): 572-83.
68. Gamper E. Schlaf-Delirium tremens-Korsakowsches Syndrom. // Zbl ges Neurol Psychiat 1929; Bd 551; 236.
69. Gazzaniga MS, Eliassen JC, Nisenson L, Wessinger CM, Fendrich R, Baynes K. Collaboration between the hemispheres of a callosotomy patient. Emerging right hemisphere speech and the left hemisphere interpreter. Brain 1996 Aug;119 (Pt 4):1255-62.
70. Govindiissvamy M.K., Balakriclma R. Lancet 1944; 6993: 466—468.
71. Green J.B., Hamilton W.J. Anosognosia for Hemiplegia: Somatosensory Evoked Potential studies. // Neurology - 1976, 26, №12, p.1141-1144.
72. Guibert S, Renault C. Le devenir des sujets lobotomises. (The future of lobotomized patients) // Psychiatre des Hopitaux, Hopital du Bon-Sauveur, Caen. Ann Med Psychol (Paris) 1987 Oct; 145(10): 869-73.

73. Jackson J.H. Defect of intellectual expression (aphasia) with left hemiplegia. // *Lancet* 1868; 1; 451-461.
74. Jackson H. On the nature duality of the brain// *Medical Press and Circular* v.1, 1874 - pp129-145.
75. Jackson J.H. Evolution and dissolution of the nervous system. // *Croonian lectures. Selected writings.* London—Hedder and Stoughton 1932; 2; 45-75; 120-145.
76. Kleist K. *Gehirnpathologie.* Leipzig; Barth 1934. -1934-1408 p.
77. Magoun H.W. The ascending reticular system and wakefulness. // *Brain mechanisms and consciousness.* Ed. J.F. Delafresnaye. Oxford 1954.
78. Magoun H.W. Бодрствующий мозг (пер. с англ.). М 1965.
79. Meadows J.C., Munro S.S. Palinopsia. *J Neurol Neurosurg Psychiat* 1977; 40, 1, 5-8.
80. Merskey H., Watson G.D. The lateralisation of pain. *Pain* 1979; 7; 3; 271-280.
81. Moniz E. Tentatives operatoires dans le traitement de certaines psychoses. *Masson et C-ie.* Edit. Paris 1935.
82. Motiz E. Prefrontal leucotomy in the treatment of mental disorders. // *Am J Psych SuppI* 1937; 93: 1372.
83. Post F., Rees W.L., Schurr P.H. An evaluation of bimedial leucotomy. // *Br J Psychiatry* 1968 Oct;114(515):1223-46.
84. Schiffer R.B. Psychiatric aspects of clinical neurology. // *Am J Psychiat* 1983; 140, 2: 205-207.
85. Scmider A., Van Daniken Chr., Gutbrod K. The mechanisms of spontaneous and provoked confabulations. *Brain* 1996; 119; pt.4, 1365-1375.
86. Schnider A., Gulhrod R., Hess Chr., Schrolh G Memory without context: amnesia with confabulations after infarction of the right capsular genu. *J Neurol Neurosurg Psychiat* 1996; 61; 2, 186-193.
87. Sperry R., Gazzaniga M. Language following surgical disconnection of the comissures. // *Brain mechanisms underlying speech and language* 1967; 7; 108-121.

88. Sperry R. Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres. Nobel Lecture, 8 December 1981. *Biosci Rep* 1982; 2; 5; 265-275.
89. Tan E., Marks J.M., Marset P. Bimedial leucotomy in obsessive-compulsive neurosis: a controlled serial enquiry. *Br J Psychiat* 1971; 118; 543, 155-164.
90. Van der Horst L. *Monatschr Psychiat Neurol* 1932; 83; 65-84.
91. Van Wagenen W. Herron R. Surgical division of commissural pathways in the corpus callosum. // *Arch Neurol and Psychiat* 1944; 44
92. Wernicke C. *Der Aphasische Symplomenkomplex*. Breslau 1874.
93. Wernicke C. *Grundriss der Psychiatric, Psychophysiologische Einleilung*. Wiesbaden 1887.

УЧАСТИЕ СТРУКТУР ЛИМБИКО-ДИЭНЦЕФАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА В ФОРМИРОВАНИИ МЕЖПОЛУШАРНОЙ АСИММЕТРИИ ЭЭГ ЧЕЛОВЕКА

Г.Н. Болдырева

*Институт высшей нервной деятельности и
нейрофизиологии
РАН, Москва*

Важным аспектом изучения нейрофизиологических механизмов обеспечения межполушарной асимметрии является уточнение характера участия глубинных церебральных структур в формировании этого фундаментального свойства ЦНС. Одним из подходов к изучению этой проблемы является анализ нейродинамических перестроек, возникающих в условиях церебральной патологии, в частности при поражении структур, выполняющих регуляторную функцию в осуществлении интегративной деятельности мозга. К таким структурам в первую очередь относятся диэнцефальные и лимбические отделы, которым, согласно многочисленным литературным данным, отводится ведущая роль в регуляции уровня бодрствования, организации функции памяти, эмоциональной сферы, интеграции сложных поведенческих и других системных реакций (Гращенков, 1964; Латаш, 1980; Бехтерева, Смирнов, 1971; Брагина, 1974; Виноградова, 1975; Ониани, 1980; Симонов, 1987 и др.).

В настоящей работе представлены данные, полученные на основании обобщения результатов исследования 260 больных с очаговым поражением диэнцефальной области (опухоль гипофиза, Ш желудочка, краниофарингиомы) и 77 больных с опухолью, оказывающей воздействие на медиобазальные отделы височной доли (гиппокамп и соседние с ним образования). Все больные проходили лечение в научно-исследовательском Институте нейрохирургии им. академика Н.Н.Бурденко РАМН. Анализируемые формы поражения рассматривались нами в качестве разных вариантов модели хронического воздействия очага на таламо-гипоталамические и гиппокампальные структуры большого мозга человека. Целесообразность изучения особенностей поражения диэнцефальных и лимбических отделов вместе обусловлена нейрофизиологическими данными о функциональном единстве этих структур мозга, составляющих лимбическую систему. При этих

формах поражения в патологический процесс в разной степени и комбинациях вовлекаются структуры, взаимодействие между которыми, согласно концепции П.В.Симонова (1981), определяет в конечном итоге организацию целостных поведенческих реакций организма.

Необходимо отметить, что поражение структур лимбико-диэнцефального комплекса, в отличие от других форм очаговой церебральной патологии, вызывает значительно меньший % локальных изменений в коре и сопровождается преимущественно нарушением общей картины пространственно-временной организации биоэлектрических потенциалов мозга (Болдырева, 2000). В связи с этим поиск информативных признаков дезорганизации ЭЭГ в этих случаях представляется чрезвычайно важной задачей не только в теоретическом плане, но имеет и большую практическую значимость.

В наших исследованиях основное внимание было уделено изучению межцентральных отношений с использованием спектрально-когерентного анализа ЭЭГ с последующим картированием. Мы полагали, что использование когерентного анализа является наиболее адекватным при уточнении вклада регуляторных церебральных структур, определяющих особенности функционирования мозга как целостной системы, в формирование межполушарной асимметрии ЭЭГ. Наряду с этим проводилась трехмерная локализация эквивалентных дипольных источников отдельных паттернов ЭЭГ (Коптелов, Гнездицкий, 1989) с использованием программы Brainloc (МБН, Россия).

Результаты анализа ЭЭГ исследованных больных рассматривались в сопоставлении с данными проведенного нами в тех же методических условиях исследования пространственно-временной организации электрических процессов мозга 50 здоровых людей в разных условиях функционирования. Эти данные нашли отражение в нашей монографии (Русинов, Гриндель, Болдырева, Вакар 1987), а также в ряде работ нашей лаборатории (Жаворонкова, Болдырева, Доброхотова, 1988; Жаворонова, 1990; Boldyreva, Zhavoronkova, 1991).

При клинико-электроэнцефалографических сопоставлениях использовались данные комплексного исследования, включающего верификацию топографии патологического очага на основании результатов компьютерной и ядерно-магнитно-резонансной томографии (КТ, ЯМР).

Анализ электрической активности мозга больных с поражением диэнцефальных отделов обнаружил, что наиболее характерной чертой реорганизации ЭЭГ является нарушение картины пространственного распределения в коре больших полушарий альфа-ритма. Сравнительная

оценка особенностей реорганизации ЭЭГ с разными анатомо-топографическими формами поражения диэнцефальной области, а именно с преимущественным вовлечением в патологический процесс таламических или гипоталамических образований позволила выявить ряд специфических признаков изменения пространственной организации альфа-ритма в коре.

Было установлено, что поражение гипоталамуса сопровождается усилением, главным образом, дистантной синхронизации в коре. Это выражается в генерализации альфа-ритма, проявляющегося без типичного для ЭЭГ здоровых людей амплитудного градиента в затылочно-лобном направлении. Эти изменения обусловлены усилением синхронизирующих влияний на кору со стороны включенных в патологический процесс диэнцефальных структур. Они, как правило, сочетаются с ослаблением реактивных сдвигов ЭЭГ в ответ на афферентные воздействия. Последнее является следствием ослабления активирующего влияния на кору со стороны ретикулярной формации мозгового ствола и отражает реципрокный характер изменения активности структур, оказывающих синхронизирующий и десинхронизирующий эффект в формировании корковой активности.

При вовлечении в патологический процесс таламических структур более характерным является преимущественное усиление синхронизации в передних отделах полушарий. Это выражается в перемещении зоны максимального проявления альфа-ритма из затылочных в центрально-лобные отделы, а также в усилении представленности тета-активности в передних областях полушарий. Эта форма реорганизации ЭЭГ может быть сопряжена не только с усилением синхронизирующих влияний таламических структур на передние отделы мозга, но и с нарастанием активации стволовых образований, приводящей к снижению регулярности альфа-ритма в задних отделах полушарий. Последнее обстоятельство отражает сопряженный характер включения в формирование нейродинамических перестроек разных регуляторных структур, диэнцефального и стволового уровней. Можно полагать, что усиление десинхронизирующих влияний со стороны стволовых образований при вовлечении патологический процесс таламических структур направлено на устранение ситуации глобального нарастания синхронизации биопотенциалов коры с нивелированием регионарных и межполушарных различий биопотенциалов мозга.

Тенденция к повышению синхронизации биопотенциалов центральных отделов коры при поражении таламических структур проявляется также в более частой, чем в норме, встречаемости роландического ритма (15 и 5% соответственно). Этот ритм, по частоте соответствующий альфа-диапазону, локализуется в области роландовой борозды и характеризуется депрессией в ответ на проприоцептивную стимуляцию. Причем, в отличие от здоровых людей, где он выражен билатерально, без признаков межполушарной

асимметрии, у больных он может избирательно регистрироваться или более четко проявляться на стороне поражения.

Анализ межполушарных отношений альфа-активности (рис.1), проведенный на основании показателей средних уровней когерентности в этом диапазоне частот ЭЭГ при разных формах поражения диэнцефальных структур, выявил снижение (по сравнению с нормой) сочетанности симметричных затылочных, центральных и лобных областях. Наиболее резкое падение когерентности отмечается в передних отделах, особенно при поражении гипоталамуса. Наряду с этим наблюдаются резкие различия между анализируемыми группами больных для симметричных височных областей. При преимущественном поражении гипоталамуса в этих областях, также как и в других, отмечается уменьшение сочетанности, в то время как при таламическом поражении наблюдается обратная картина - повышение когерентности альфа-колебаний. Отмечается стирание, по сравнению с нормой, регионарных особенностей в сочетанности исследуемых симметричных зон коры: их уровни когерентности имеют близкие значения. Обращает на себя внимание, что во всех, кроме затылочных, областях наблюдается реципрокный характер изменений когерентности симметричных зон коры в двух анализируемых группах, отражающий, по-видимому, компенсаторное стремление таламо-гипоталамических структур в поддержании степени межполушарной сочетанности электрических процессов мозга на определенном уровне.

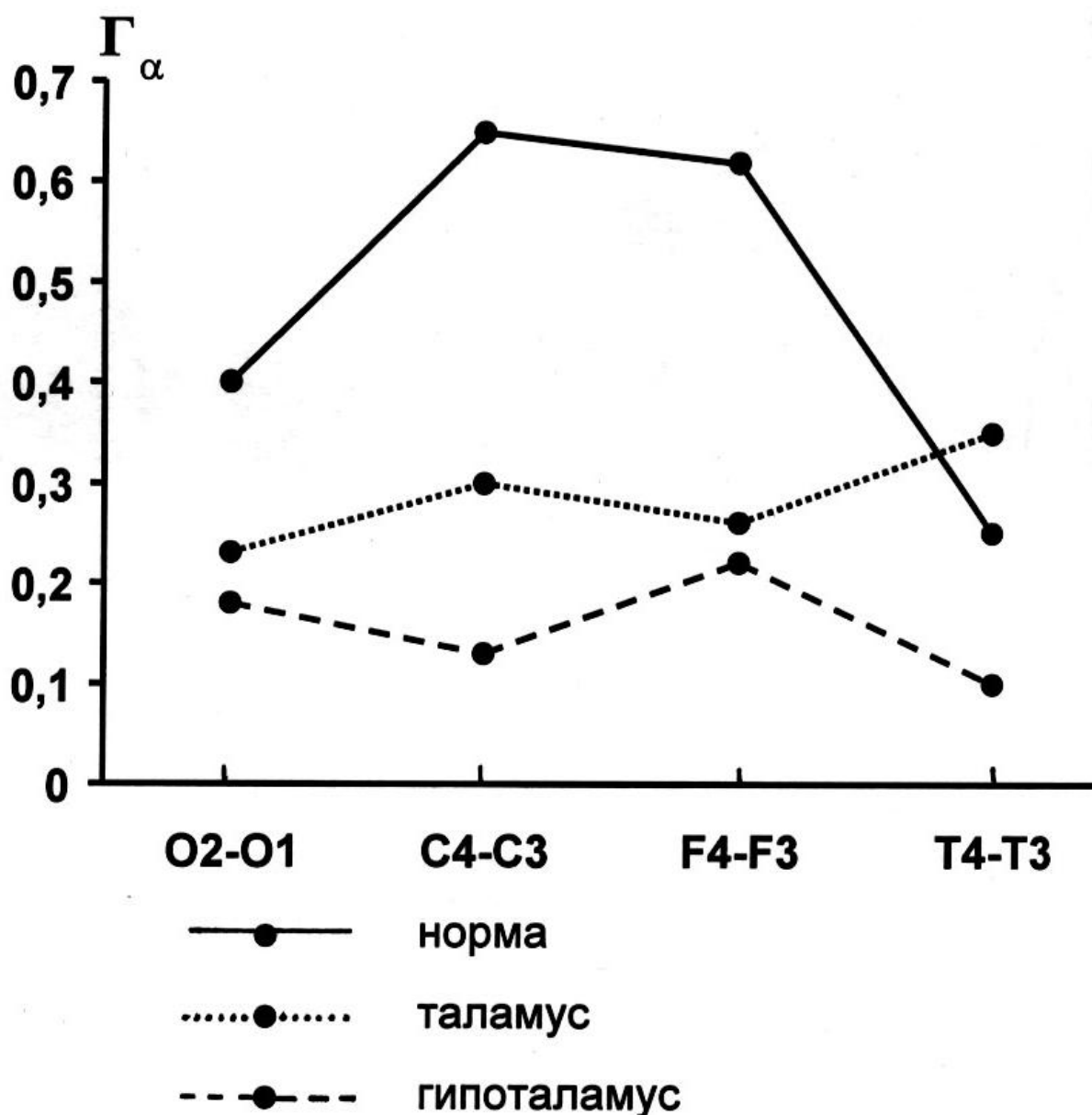


Рис.1. Особенности изменений межполушарных отношений при поражении диэнцефальных структур (по показателям средних уровней когерентности альфа-диапазона ЭЭГ)

По оси абсцисс – пары анализируемых симметричных областей (затылочных, центральных, лобных, височных), четные цифры – правое полушарие, нечетные – левое; по оси ординат – средние уровни когерентности для альфа-диапазона. Сплошная линия – норма, пунктирная – поражение гипоталамуса, точечная – вовлечение в патологический процесс таламических структур.

Особенности изменений внутриполушарной когерентности определялись направлением и степенью выраженности параселлярного роста

опухоли. При этом обращал на себя внимание реципрокный характер изменений внутри- и межполушарной когерентности. Наиболее закономерно этот реципрокный характер изменений межцентральных отношений проявлялся для лобно-центральных зон коры и особенно резко выступал при поражении таламических образований.

Сопоставление изменений когерентных характеристик ЭЭГ больных с право- и левосторонним расположением опухоли в пределах диэнцефальной области выявило некоторые различия в реорганизации биопотенциалов мозга. Оказалось, что при разной латерализации опухоли максимально сочетанными в ЭЭГ симметричных зон коры являются разные частоты тета-диапазона: при правосторонней – тета1 (4-6Гц), при левосторонней – тета2 (6-8Гц). При срединной локализации опухоли (без признаков ее супраселлярного роста) большая выраженность изменений внутриволновых когерентностей отмечалась в пределах правой гемисферы. Этот факт продемонстрирован на рис.2, где приводятся средние уровни когерентности ЭЭГ лобно-височных отделов правого и левого полушарий мозга в норме и у больной К-вой, 21 год, с краниофарингиомой срединной локализации. При резком падении сочетанности анализируемых областей в случае патологии, наибольшее снижение когерентности отмечается в правой гемисфере.

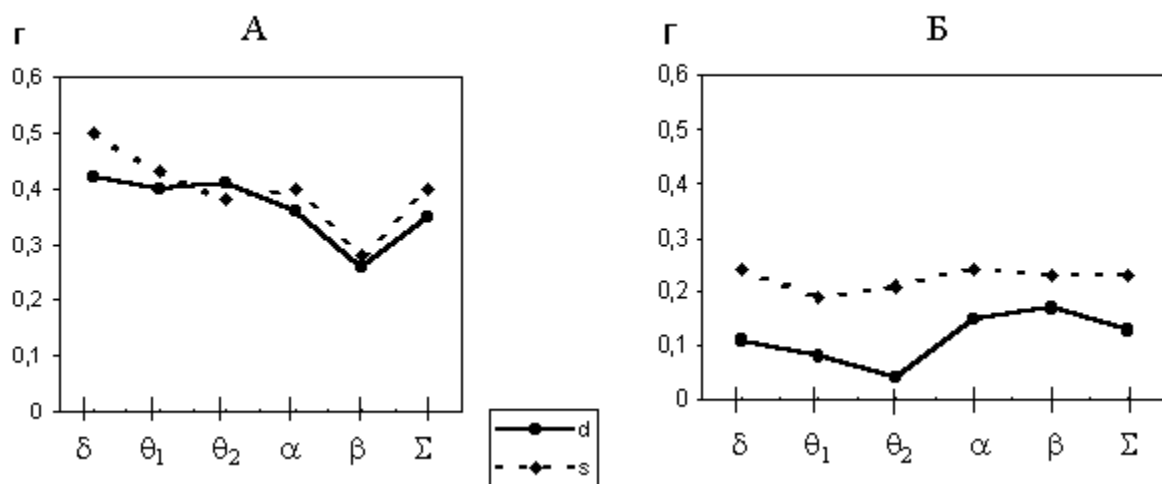


Рис. 2. Изменения внутриволновых когерентностей (лобно-височные отделы правой и левой гемисфер мозга) при срединной локализации опухоли диэнцефальной области. А – средние нормативные данные по 20 испытуемым, правшам (Жаворонкова, 1990); Б – б-ая К-ва (диагноз: краниофарингиома). Сплошная линия – правое полушарие, пунктирная – левое.

По оси ординат – средние уровни когерентности для отдельных диапазонов ритмов и всей частотной полосы в целом – , обозначенных на оси абсцисс.

Эти данные, наряду с результатами целого ряда работ нашей лаборатории (Г.Н.Болдырева с соавт.1993, 1998; Л.А.Жаворонкова, И.С.Доброхотова,1993), являются электроэнцефалографическим подтверждением положения, выдвинутого на основании анализа клинических данных Т.А.Доброхотовой и Н.Н.Брагиной (1977), о большей функциональной связи диэнцефальных образований со структурами правого полушария. В пользу этого положения свидетельствуют также и результаты исследования ЭЭГ больных с последствиями тяжелой черепно-мозговой травмы, показавшие, что формирование в процессе восстановления высших психических функций стадии активации диэнцефальных структур сопровождается правополушарной асимметрией (Л.А.Жаворонкова, 1990).

Переходя к характеристике ЭЭГ при поражении лимбических структур, центральным звеном которых является гиппокамп, необходимо отметить, что основные сведения о функциях гиппокампа были получены в эксперименте на животных (Виноградова, 1965; Дзидзишвили, 1968; Ониани, 1980; Подачин, Сидоров, 1988 и др.). Среди электрофизиологических исследований образований гиппокамповой формации наибольший интерес представляет выявленная в эксперименте во время реакции активации диссоциация электрической активности в гиппокампе и в новой коре, свидетельствующая о сложных реципрокных отношениях между гиппокамповой формацией и стволовой активирующей системой (Анохин, Судаков, 1971). Наиболее отчетливо эта диссоциация проявляется во время притока сенсорных раздражений, когда десинхронизация в новой коре сочетается с высоковольтной синхронизированной активностью в гиппокампе.

Исследования функций гиппокампальных структур мозга человека сравнительно малочисленны (Бехтерева, 1966; Русинов, Гриндель, Брагина, 1968 и др.). Основная часть данных об ЭЭГ-коррелятах поражения гиппокампа у человека была получена в рамках клинко-электрофизиологических исследований при височной эпилепсии (Карлов,1990; Зенков,1996 и др.). Повышенная готовность медиобазальных височных структур к генерации эпилептических разрядов определяется их высокой чувствительностью к различного рода механических, электрических и фармакологических воздействий. В основе облегчения генерации эпилептических разрядов, согласно данным Грина и Максвелла (Green, Maxwell,1961), лежат особенности строения гиппокампа – компактность клеток и практическое отсутствие межклеточного пространства

В ранее проведенном нами исследовании (Болдырева, Брагина,

Доброхотова, 1972) больных с очаговым поражением гиппокампа-

миндалевидного комплекса при клинико-электроэнцефалографическом сопоставлении удалось установить корреляцию между уровнем активации ЭЭГ и изменением состояния бодрствования, а также выявить модулирующий (тормозный или активирующий) характер влияния гиппокампа на поведенческие реакции и биоэлектрическую активность коры. При анализе этого материала обращал на себя внимание большой процент случаев с отсутствием в ЭЭГ очаговых изменений в зоне проекции опухоли. Преимущественно это были случаи с внечерепными опухолями - менингиомами базально-височной локализации. В связи с этим целесообразным представлялось проведение более детального анализа биопотенциалов мозга с привлечением современных методов обработки ЭЭГ (спектрально-когерентного анализа, топографического картирования, трехмерной локализации дипольных источников на основе решения обратной задачи). В качестве модели воздействия патологического процесса на лимбические структуры в настоящей работе были рассмотрены особенности реорганизации ЭЭГ у больных с менингиомой крыльев основной кости – опухолью, не прорастающей непосредственно мозговое вещество, но оказывающей разную степень воздействия на медиобазальные отделы височной доли. В клинической практике медиобазальные отделы височной доли рассматривают совместно с образованиями гиппокампальной формации с соседними веретенообразной и нижней височной извилинами, полюсом височной доли, прилежащими отделами островка.

Клинико-электроэнцефалографические исследования, проведенные у больных с вовлечением в патологический процесс лимбических структур (гиппокампа извилина и соседние с ней образования), показали, что в характере изменений целостных реакций мозга и пространственно-временной организации ЭЭГ отчетливо выступают черты, присущие поражению диэнцефальных структур.

Исследования межцентральных отношений биопотенциалов коры у больных с вовлечением в патологический процесс лимбических отделов выявило большое разнообразие в характере и степени выраженности изменения структуры взаимодействия церебральных процессов. Обращало на себя внимания то обстоятельство, что также как и при поражении диэнцефальных структур, нарушения межцентральных отношений при вовлечении в патологический процесс лимбических структур носит диффузный характер, касающийся выраженной перестройки как внутри-, так и межполушарного взаимодействия (Болдырева, с соавт., 1977). Можно полагать, что эта особенность, также как и отмеченное сходство нарушения целостных реакций мозга у больных с поражением диэнцефальных и лимбических структур, определяется обширными связями лимбических структур с неспецифическими системами мозга, с таламо-гипоталамическими и стволовыми образованиями (Papez, 1958).

Анализ межполушарного взаимодействия выявил преобладание числа случаев со снижением когерентности в лобных, затылочных и особенно центральных областях. Для височных зон коры наиболее характерным было увеличение когерентности. Клинико-электроэнцефалографические сопоставления показали, что больных с повышением когерентности ЭЭГ височных отделов объединял одинаковый характер эмоционально-личностных расстройств - эйфория, благодушие. Увеличение сочетанности височных отделов наиболее отчетливо проявлялось при правополушарной локализации опухоли, а также у лиц с левополушарным поражением, с признаками левшества.

Характер перестроек внутрислоушарных соотношений еще в большей степени, чем межполушарных, определялся латерализацией поражения. Эти различия касались изменений когерентности как в пределах пораженного, так и интактного полушария. На рис.3 в схематической форме представлены особенности реорганизации внутрислоушарных отношений (по данным вычисления средних уровней когерентности ЭЭГ) при включении в патологический процесс правого или левого полушарий. При рассмотрении реакций пораженной гемисферы (серый фон) видно, что при левосторонней ло-

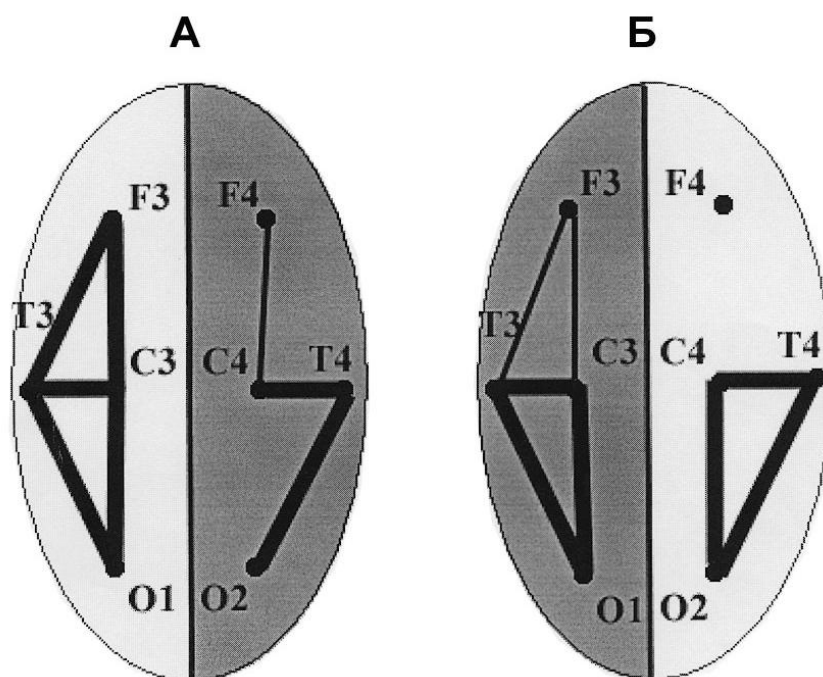


Рис. 3. Особенности реорганизации внутриполушарных отношений (по показателям средних уровней когерентности ЭЭГ) при разной латерализации поражения лимбических структур.

А – правосторонняя, Б – левосторонняя локализация опухоли; пораженное полушарие – серый фон, «здоровое» полушарие – светлый фон; толстые линии – превышение случаев с увеличением когерентности, тонкие линии – с уменьшением когерентности, отсутствие линий – значимых отклонений от нормы нет; латинскими буквами обозначены анализируемые отделы полушарий (затылочные, центральные, лобные, височные).

Локализации опухоли (Б) изменения когерентности выражены более диффузно, чем при правосторонней и имеют четко очерченный реципрокный характер, проявляющийся в ее снижении в передних и повышении в задних отделах. Наиболее резкие различия обнаруживаются в характере перестройки межцентральных отношений в интактном полушарии (светлый фон). Эти различия проявляются в более генерализованном эффекте увеличения когерентности в левом полушарии, наблюдаемом при правостороннем поражении. Элементы включения в патологический процесс левого полушария при правосторонней локализации опухоли были выявлены и при анализе оценки ими эмоциональных состояний, в тесте с исследованием восприятия эмоционального выражения лица. В этом тесте больному предъявляли 12 фотографий людей, лица которых выражали отрицательные (страх, гнев, печаль), положительные (радость) эмоции или были нейтральными. Варьировалась степень выраженности эмоционального состояния и больному давалась инструкция разложить фотографии от самой сильной отрицательной к

самой сильной положительной эмоции. Было установлено, что при том, что в целом чаще нарушалась оценка отрицательных эмоций, для больных с поражением правого полушария характерным были также ошибки при ранжировании положительных эмоциональных состояний, тогда как оценка отрицательных эмоций могла оставаться сохранной. Эти данные указывали на то, что характер эмоциональных расстройств у больных с локализацией опухоли в правом полушарии мог протекать по левостороннему типу.

Сопоставление особенностей перестройки межцентральных отношений с результатами нейропсихологического обследования показало, что проявление нейропсихологической симптоматики могло сопровождаться как уменьшением, так и увеличением когерентности, отражая, по-видимому, разные механизмы формирования патологических состояний. Эта особенность не является специфичной для поражения лимбических структур; аналогичные результаты были получены Е.В. Шаровой (1995) при сопоставлении ЭЭГ и нейропсихологических характеристик у больных с поражением стволовых отделов мозга.

Рассмотрение разных вариантов вовлечения в патологический процесс лимбических структур позволило обнаружить специфическую форму нарушения пространственной организации альфа-активности в коре, наблюдаемую в основном на ранних стадиях роста опухоли. В отличие от корковых поражений, когда в ЭЭГ закономерно выступает редукция альфа-ритма в больном полушарии, вовлечение в патологический процесс гиппокампальных структур может сопровождаться обратной картиной. В зоне проекции опухоли – в височной области – отмечается локальное усиление или избирательное проявление альфа-активности.

Важно подчеркнуть, что усиление альфа-активности в зоне проекции опухоли могло сочетаться с редукцией альфа-ритма в задних отделах пораженного полушария., подчеркивая его независимость от последнего. Вычисление спектров мощности с последующим картированием позволило выявить гетерогенность альфа-активности в ЭЭГ исследованной группы больных. На рис.4А представлены карты мгновенной мощности альфа-активности (максимальных по мощности пиков альфа-диапазона) ЭЭГ больной Н-ой, 62 года, с опухолью медиобазальных отделов левой височной

доли. Основные жалобы касались ухудшения зрения на левый глаз и выпадение полей зрения справа. На топограммах по задним отделам выявляется типичная для очаговых поражений мозга межполушарная асимметрия в виде редукции альфа-ритма на стороне расположения опухоли; фокус альфа-активности (9Гц) локализован в затылочной области интактной гемисферы.

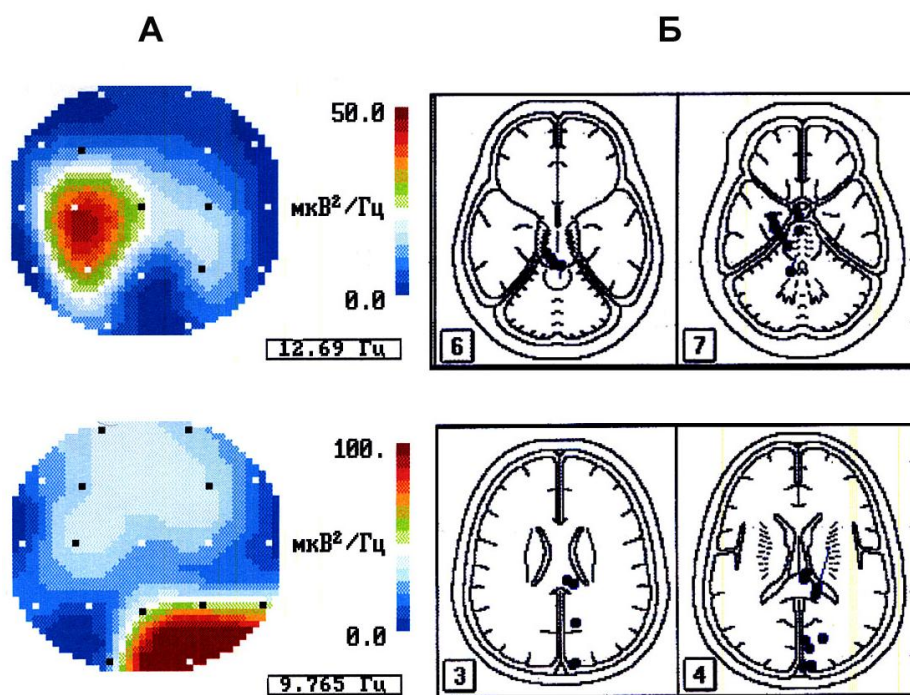


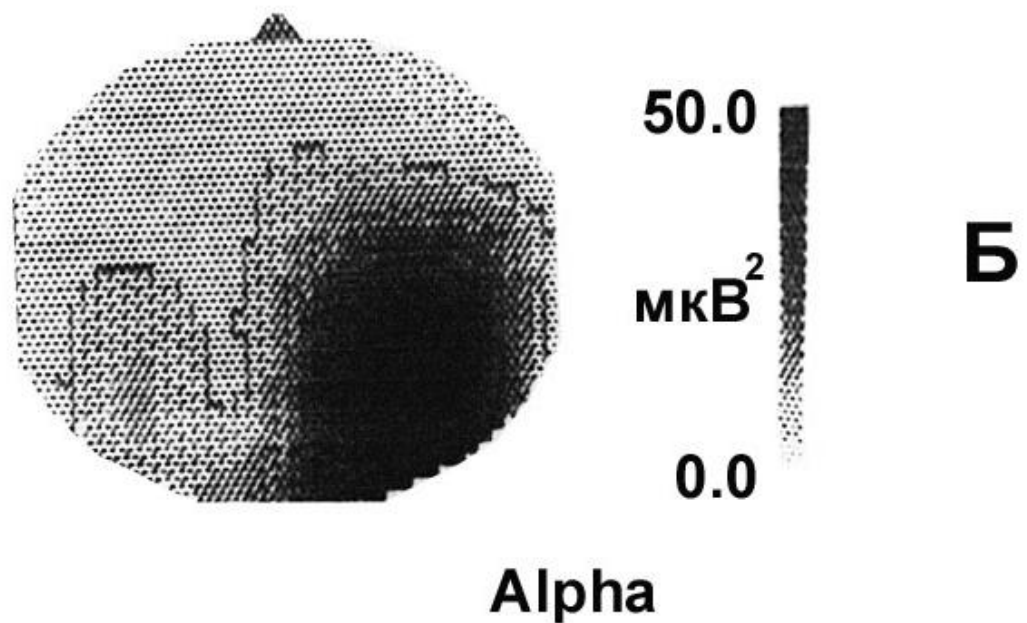
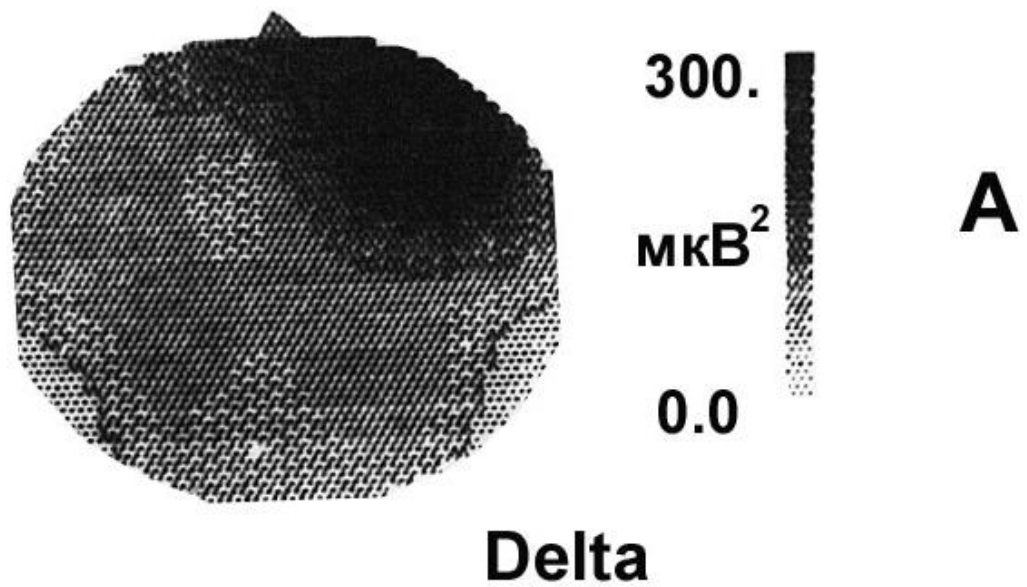
Рис.4. Картирование мощности и эквивалентные источники разных типов альфа-активности ЭЭГ при поражении лимбических структур (б-ая Н-ая, диагноз: опухоль медиобазальных отделов левой височной доли).

А – карты спектров мощности «височной» (вверху) и «затылочной» (внизу) альфа-активности (построены для максимальных по мощности пиков); справа приведена калибровка. Б – дипольная локализация источников «височной» (вверху) и «затылочной» (внизу) альфа-активности. Источники обозначены точками, располагающимися на 3-4, 6-7 срезах мозга, изображенных в соответствии с анатомическим атласом Гамбарелли (Gambarelli at all.,1977).

Наряду с этим выявляется второй фокус альфа-активности (12Гц) в височной области пораженного полушария, обуславливающий инверсию межполушарной асимметрии. На рис. 4Б приводятся результаты дипольной локализации источников двух форм альфа-активности ЭЭГ этой больной.

Использование метода трехмерной локализации эквивалентных дипольных источников выявило разные зоны генерации этих разновидностей альфа-активности: задние сагиттальные отделы интактного полушария для затылочного альфа-ритма и медиобазальные отделы височной доли пораженного полушария для альфа-активности, регистрирующейся в зоне проекции опухоли.

Нарастание степени воздействия опухоли на медиобазальные отделы височной доли сопровождалось распространением гиперсинхронизированной альфа-активности на другие отделы пораженного полушария. Этот эффект носил устойчивый характер и, как правило, сочетался с выраженными очаговыми изменениями в зоне проекции опухоли. В этих случаях межполушарная асимметрия ЭЭГ выражалась в резком преобладании как медленных волн, так и альфа-активности на стороне расположения опухоли. В качестве примера рассмотрим результаты анализа ЭЭГ больной Б., 53 лет, у которой по данным КТ и операции была выявлена большая опухоль, оказывающая воздействие на задне-базальные отделы лобной доли, передние и медиобазальные отделы височной доли справа. В клиническом статусе отмечался выраженный личностный дефект в виде преобладания депрессивного фона настроения, отсутствия критической оценки ситуации, многообразные пароксизмальные состояния (джексоновские, висцеро-вегетативные, общие судорожные приступы), пирамидный гемисиндром, подкорковый синдром. ЭЭГ этой больной характеризовалась резко выраженной межполушарной асимметрией в виде угнетения всех видов активности слева и гиперсинхронизации альфа-активности в пораженном правом полушарии, в передних отделах которого регистрировался грубый очаг патологической активности в виде высокоамплитудных медленных волн. На приведенных на рис.5 топограммах мощности, рассчитанных для выделенных дельта(А)- и альфа(Б) -диапазонов, видно, что их фокусы расположены в одном, пораженном полушарии.



.Рис.5. Картирование мощности дельта- и альфа-активности ЭЭГ при поражении лимбических структур (б-ая Б-на, диагноз: опухоль медиобазальных отделов височной и лобной долей правого полушария).
 А – карта спектра мощности дельта-диапазона, Б – альфа-диапазона.

Вертикальная полоса – калибровка.

Описанная форма проявления альфа-активности при поражении лимбических структур относится к малоизученным паттернам ЭЭГ и ее интерпретация в рамках общепринятой электроэнцефалографической семиотики значительно затруднена. В отечественных работах вопросы, связанные с височной альфа-активностью, практически не обсуждались. В зарубежной литературе мы нашли некоторые ее аналоги. В частности, эпизоды ритмической альфа/тета височной активности описаны в ЭЭГ пожилых людей (Asokan 1987), у больных с симптомами вертебробазилярной недостаточности (Hughes 1977), при нейроциркуляторной астении и других заболеваниях, связанных с дисфункцией вегетативной нервной системы (Lipman 1969). Показано, что эта активность может регистрироваться в условиях нарушения целостности височной кости (Niedermeyer 1993). Рассматривая этот паттерн как совершенно обособленный феномен, не схожий с альфа- и роландическим ритмом, Нидермайер (Niedermeyer 1990) называет его «третьим ритмом ЭЭГ» («the third rhythm of EEG»).

В наших исследованиях было установлено, что наиболее отчетливо эффект усиления альфа-активности в пораженном полушарии при вовлечении в патологический процесс лимбических структур проявлялся при афферентной стимуляции, в условиях активации. В качестве примера на рис.6 представлены спектры когерентности ЭЭГ больной Ф-ой., 35 лет, у которой на операции была обнаружена менингиома медиобазальных отделов правой височной доли. Отчетливо видно, что на спектрограммах лобной и височной отделов, зоны проекции опухоли, в состоянии покоя (А) выделяется пик повышенной когерентности в альфа-диапазоне на частоте 11Гц; в ответ на звуковую стимуляцию (Б) отмечается резкое увеличение этого пика, отражающее нарастание сочетанности на этой частоте.

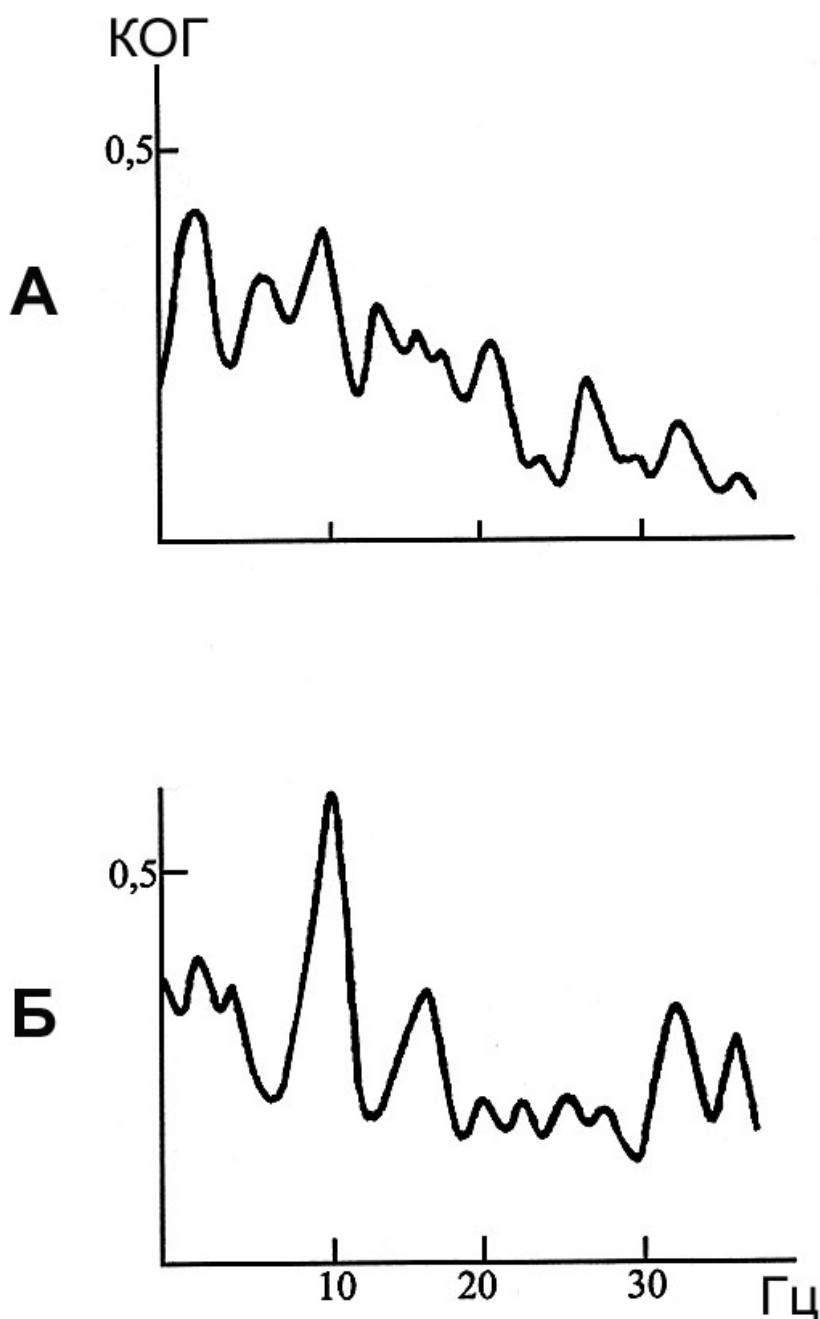


Рис.6. Особенности изменений спектров когерентности ЭЭГ височно-лобных отделов пораженного полушария мозга больной Ф-ой с опухолью медиобазальных отделов правой височной доли в разных функциональных состояниях

А – относительный покой, Б – звуковая стимуляция. По оси абсцисс – частота, Гц; по оси ординат – значения функции когерентности

Усиление или возникновение этой атипичной формы альфа-активности в ответ на внешнюю стимуляцию может являться результатом блокады афферентного потока в кору из ретикулярной формации среднего мозга – первой активирующей системы и реципрокно возникающей активации

гиппокампа – второй активирующей, лимбической системы. Согласно гипотезе Роуттенберга (1968), подобные реципрокные отношения двух активирующих систем мозга создаются на основании своеобразной саморегулирующей системы, главным звеном которой является гипоталамус.

Учитывая топографические, когерентные и особенно функциональные характеристики выявленной односторонней формы альфа-активности, можно полагать, что этот паттерн ЭЭГ отражает функциональную перестройку нейронной активности на уровне вовлеченных в патологический процесс лимбических структур. В этом процессе основная роль скорее всего принадлежит гиппокампу, т.к. именно его активация, в отличие от активации ретикулярной формации ствола, приводит не к ослаблению, а к усилению синхронизации биопотенциалов коры. Условно эту форму активности, отражающую формирование нетипичной для мозга здорового человека системы взаимодействия гиппокампа с корой, можно обозначить как «гиппокампальный альфа-ритм» человека (Болдырева с соавт., 1995; Boldyreva, 1997).

Описанные особенности изменения пространственной организации альфа-активности при поражении лимбических структур позволяют уточнить принятое в литературе (Анохин, Судаков 1971) представление о диссоциации электрической активности в коре и гиппокампе. Очевидно, это положение справедливо лишь для выраженности альфа-ритма задних отделов полушарий, генерация которого обусловлена таламо-кортикальной системой взаимодействия. Создание очага стационарного возбуждения в гиппокампальных структурах, в результате воздействия на них опухоли, сопровождается формированием автономной системы генерации альфа-активности, следствием чего является избирательное проявление или усиление его в височной области на стороне поражения, приводя к формированию межполушарной асимметрии по этому паттерну ЭЭГ.

«Гиппокампальный альфа-ритм», как правило, имеет эпизодический и часто пароксизмальный характер, что позволяет рассматривать его как отражение раздражения эпилептогенных зон гиппокампа. Подтверждения этому мы нашли в работе Ebersoly с соавт. (1996), в которой при сравнении данных одновременной записи интракраниальной и поверхностной ЭЭГ во время припадка височной эпилепсии обнаружена корреляция ритмических колебаний (5-9Гц) в височной области с локализацией эпилептогенной зоны в медиальных отделах височной доли, в частности в гиппокампе при вовлечении в ряд структур неокортекса височной доли.

Результаты дипольной локализации источников пароксизмальных форм активности эпилептического характера свидетельствуют о том, что зона их генерации расположена в основном в медиобазальных отделах височной доли пораженного полушария. На рисунке 7 приведены

результаты исследования ЭЭГ больной В-ой., 53 лет, у которой по данным МРТ, уточненным на операции, опухоль оказывала грубое воздействие на медиобазальные отделы левой височной доли и компремировала тело левого бокового желудочка. В клинической картине заболевания отмечались эффективные расстройства. Приступы отключения сознания с нарушением речи, нарушения памяти, тоскливо-депрессивный фон настроения. В ЭЭГ отмечались диффузно выраженных эпилептические изменения, устойчиво преобладающие в левой височной области. Вычисление дипольных источников эпи-активности указывает на довольно широкую зону их генерации, расположенную в основном в медиобазальных отделах левой височной доли.

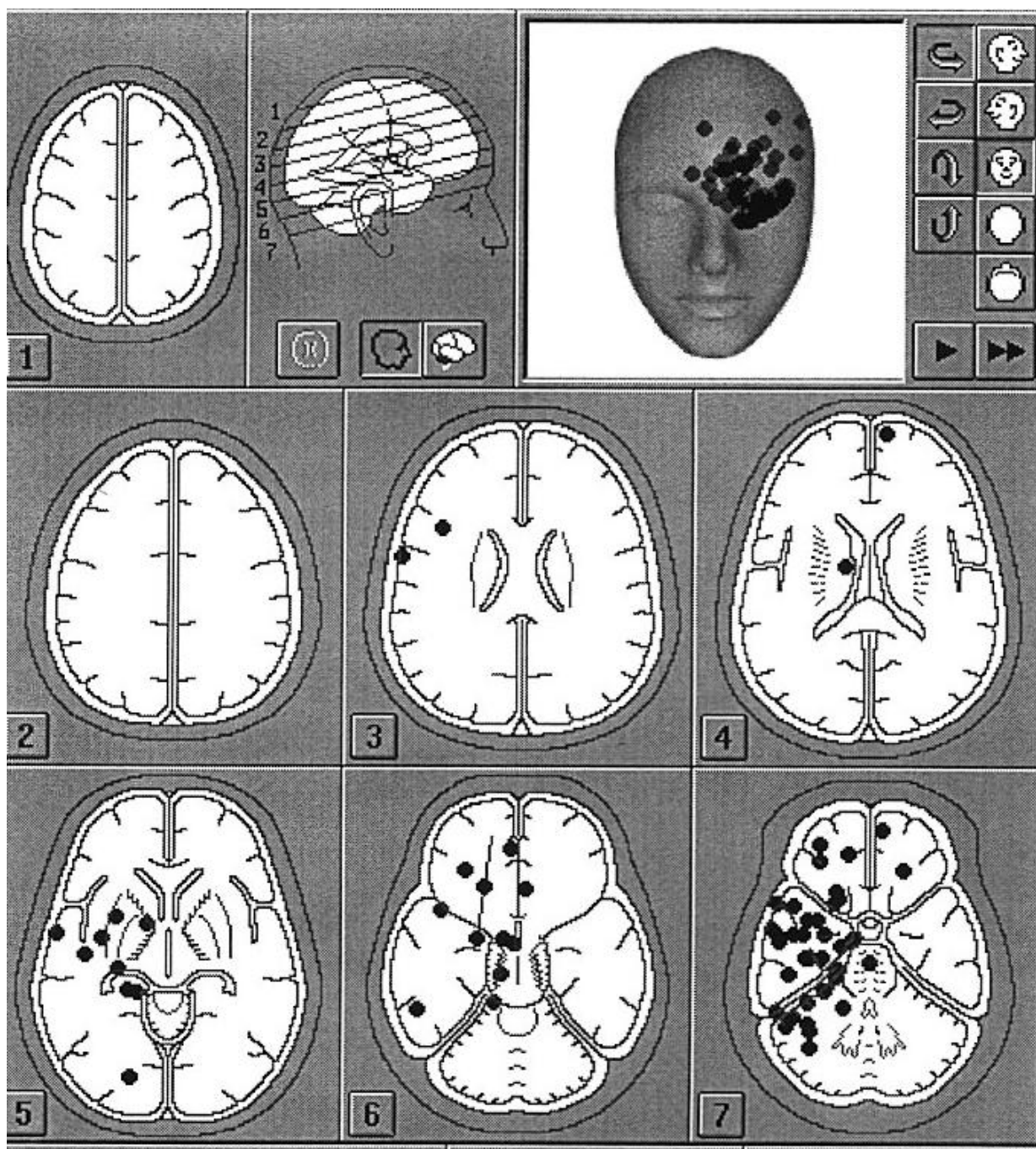


Рис. 7. Пример локализации источников пароксизмальной активности ЭЭГ больной В-ой с опухолью медиобазальных отделов левой височной доли в пораженном (левом) полушарии.

Приведены 7 стандартных срезов мозга в соответствии с атласом Гамбарелли (Gambarelli at all/1977).

Выше было отмечено, что в отличие от медленных волн, которые закономерно проявлялись на стороне расположения опухоли, пароксизмальные формы активности ЭЭГ, включающие и epileptические изменения, носят, в основном, диффузный характер, могли преобладать или

избирательно проявляться не только в пораженном, но и в “здоровом” полушарии.

Для уточнения полушарной специфичности реагирования мозга на очаг стационарного возбуждения в лимбических структурах, созданный воздействием на них опухоли, были отдельно рассмотрены особенности реорганизации ЭЭГ при право- (20) и левосторонней (21) локализации поражения. Оказалось, что при левостороннем расположении опухоли в 78% случаев эпилептиформные знаки локализовались в пораженном полушарии, в 3% отмечались без устойчивых межполушарных различий и в 19% регистрировались в противоположном расположении опухоли полушарии. При правостороннем поражении картина распределения случаев с разной локализацией пароксизмальной активности резко отличалась. Лишь в 37% случаев она локализовалась на стороне поражения, в 7% - отмечалась без устойчивой межполушарной асимметрии и в 56% - регистрировалась в противоположном по отношению к расположению опухоли полушарии. Приведенные данные свидетельствуют о том, что при правосторонней локализации опухоли преобладание эпилептических знаков в контралатеральном полушарии встречается в 3 раза чаще, чем при левосторонней.

Результаты вычисления дипольных источников для пароксизмальных паттернов ЭЭГ позволили установить, что при регистрации этой активности в контралатеральном (по отношению к локализации опухоли) полушарии, она может генерироваться структурами пораженного полушария. Причиной ее проявления в ЭЭГ с противоположной стороны в этих случаях могут являться особенности ориентации диполя, обуславливающей проекцию его в интактное полушарие (Фролов, Болдырева, Коптелов, 1998). Наряду с этим нами была выявлена возможность генерации локальной височной альфа-активности непосредственно структурами интактного полушария. Этот вариант продемонстрирован на рис.8, где приведены результаты анализа ЭЭГ больной Д-вой, 47 лет, с менингиомой крыльев основной кости справа. В клинической картине заболевания, которое длилось полтора года, отмечалась общая слабость, быстрая утомляемость, экзофтальм справа, приступы потери сознания (1 раз в полгода) с судорогами в руках и ногах, во время сна – в спине. Согласно данным МРТ, приведенным на рисунке, опухоль, размером 31 x 36 x 30 мм, располагалась в медиальных отделах правой средней черепной ямки, распространяясь на кавернозный синус. ЭЭГ характеризовалась неравномерным по амплитуде альфа-ритмом (10Гц), наиболее устойчиво регистрирующимся в затылочных областях полушарий и периодическим проявлением группы заостренных по эпилептическому типу экзальтированных альфа-колебаний. в височной области левого (противоположного относительно локализации опухоли) полушария. Вычисление дипольных источников этих пароксизмальных вспышек по

программе Brainloc указывает на их локализацию в медиобазальных структурах височной доли контралатерального, левого, полушария.

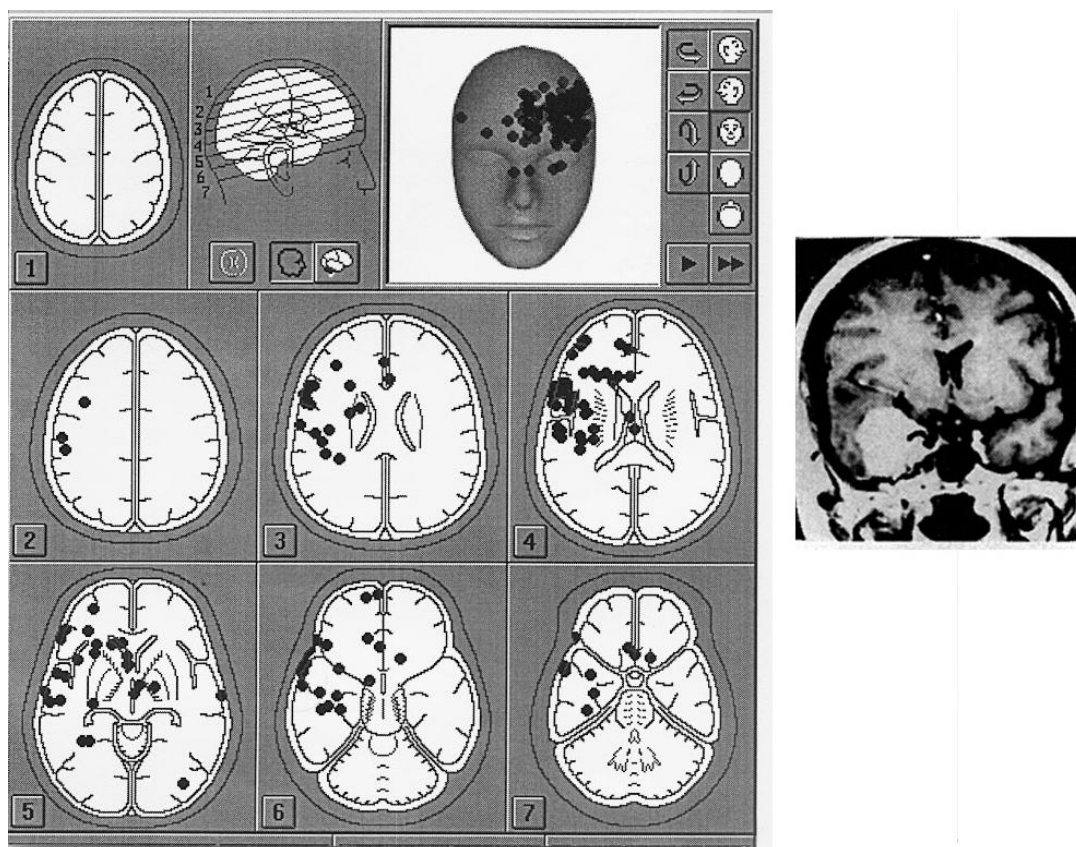


Рис 8. Локализация источников пароксизмальной активности ЭЭГ больной Д-ой с опухолью медиобазальных отделов правой височной доли в интактном (левом) полушарии. Справа приведены данные МРТ. Обозначения см. рис.7.

Результаты нейропсихологического обследования также выявили разные варианты включения в патологический процесс пораженного и «здорового» полушария, имеющие свои особенности при право- и левосторонней локализации опухоли.

При правостороннем расположении опухоли в трех случаях из шести были выявлены симптомы, свидетельствующие о дисфункции пораженного, правого полушария - снижение чувствительности на левой руке, ее дезавтоматизм, метрические ошибки, игнорирование левой руки, нарушение зрительной памяти, специфические ошибки в счете. У остальных трех больных отмечались симптомы дисфункций как пораженного, правого, так и

интактного, левого, полушария. К описанным выше расстройствам присоединялись снижение слухоречевой памяти (по левостороннему типу), трудности понимания логико-грамматических конструкций, двустороннее нарушение праксиса.

При левостороннем поражении лишь в одном случае из семи нейропсихологическая симптоматика свидетельствовала о дисфункции только левого полушария (нарушения слухоречевой памяти). У 4-х больных выявлялась симптоматика как от левого, так и от правого полушария; отмечались признаки дисфункции, описанные выше для больных с правосторонним поражением и двусторонней нейропсихологической симптоматикой. В двух случаях были выявлены симптомы только от правого (интактного) полушария. Это были метрические ошибки, нарушения зрительной памяти, специфические ошибки в счете. Правда, в целом эти симптомы были менее отчетливы, чем при правостороннем поражении.

Суммируя данные нейропсихологического обследования можно сказать, что из 13 обследованных больных в пяти случаях были выявлены признаки дисфункции только пораженной гемисферы, в 6 - двухсторонняя симптоматика и в 2 - признаки дисфункции только интактного полушария. Важно подчеркнуть, что эти проявления патологических изменений не обнаруживали строгой корреляции со степенью выраженности внутричерепной гипертензии. При сопоставлении с ЭЭГ данными было установлено, что из 8 больных с нейропсихологической симптоматикой от «интактного» полушария в 5 случаях в ЭЭГ отмечалось преобладание в нем эпилептоидных знаков, а характер пароксизмальных приступов в клинической картине заболевания также указывал на дисфункцию «интактного» полушария.

Можно полагать, что выявленные особенности нейродинамических перестроек при разной латерализации поражения лимбических отделов отражают сложный характер их участия в формировании межполушарных различий пространственно-временной организации ЭЭГ, определяемый структурой изменений межгиппокампального взаимодействия в условиях патологии мозга.

Заключение

Современные возможности нейрохирургической клиники позволяют изучать нейрофизиологические механизмы обеспечения одного из наиболее фундаментальных свойств ЦНС - межполушарной асимметрии мозга человека. Наши предыдущие исследования особенностей реорганизации ЭЭГ больных с органическими поражениями головного мозга при нарушении и восстановлении церебральных функций позволили выявить динамический

характер преимущественного включения в формирование компенсаторных реакций ЦНС правой или левой гемисфер мозга, что находит отражение в картине межполушарной асимметрии ЭЭГ (Болдырева с соавт. 1993). Установлено, что преобладающая роль каждого из полушарий в этом процессе в значительной степени определяется функциональным состоянием глубинных структур мозга – диэнцефального и стволового уровней (Болдырева, Шарова, Жаворонкова, Доброхотова, 1992; Болдырева, Шарова, Добронравова, 2000; Жаворонкова, 2000).

Рассмотрение разных моделей вовлечения в патологический процесс структур лимбико-диэнцефального комплекса позволило выявить специфические картины проявления межполушарной асимметрии, касающиеся в основном топографии альфа-активности и отражающие формирование нетипичных для здорового мозга систем взаимодействия вовлеченных в патологический процесс таламических, гипоталамических и гиппокампальных структур с корой. Эти данные подчеркивают гетерогенность и неоднозначность генеза альфа-активности ЭЭГ человека.

Наиболее сложные варианты межполушарной асимметрии наблюдаются при формировании очага стационарного возбуждения в лимбических структурах. В отличие от корковых поражений, сопровождающихся редукцией альфа-ритма на стороне опухоли, при дисфункции лимбических отделов может наблюдаться обратная картина – усиление альфа-активности в зоне проекции опухоли. Отмеченные топографические особенности этой активности в совокупности с ее функциональными характеристиками (усиление при афферентной стимуляции), а также результатами когерентного анализа и поиска эквивалентных дипольных источников позволили квалифицировать ее как отражение активации вовлеченных в патологический процесс гиппокампальных структур

Выявленные топографические варианты проявления альфа-активности при поражении лимбических структур, также как и преобладание роландического ритма на стороне опухоли при диэнцефальном поражении, позволяют дополнить существующие в клинической электроэнцефалографии положения, касающиеся трактовки межполушарной асимметрии, формирующейся под воздействием опухолевого церебрального процесса.

Наряду со специфическими формами проявления ритмов альфа-диапазона было установлено, что эпилептические знаки, являющиеся наиболее характерной формой реорганизации ЭЭГ при вовлечении в патологический процесс гиппокампово-миндалевидного комплекса, могли регистрироваться диффузно без устойчивых признаков межполушарной асимметрии, а также избирательно проявляться (или преобладать) как в пораженном, так и в «здоровом» полушарии. По-видимому, в основе широкого распространения эпилептических разрядов из области

гиппокамповой формации лежат отмеченные выше тесные анатомические связи этой области и диэнцефальными и орально-стволовыми структурами. Можно полагать, что нетипичная локализация эпи-знаков в ЭЭГ обусловлена тем, что при длительном воздействии опухоли на epileptогенные зоны в мозге формируется «эпилептическая система», включающая группу фокусов, локализованных в разных его отделах. В этой системе, согласно представлениям ряда авторов (Сараджешвили, 1971; Зенков, 1996), роль пейсмекера эпилептической активности может играть не первоначальный, а в последующем сформировавшиеся фокусы. Вопрос о латерализации эпилептических изменений в коре при поражении гиппокампальных структур не нашел достаточного отражения в литературе. Приведенные на этот счет данные базируются на единичных наблюдениях и крайне противоречивы. Fischer-Williams и Cooper (1963) описывают случай, когда у больного с опухолью височной доли регистрировалась эпилептическая активность в гиппокампальных структурах и лобно-орбитальной области противоположной поражению стороны. Gastaut и Roger (1962) при одностороннем поражении височной доли наблюдали второй epileptогенный фокус, проявляющийся синхронно и асинхронно в симметричной зоне другого полушария.

Проведенный нами на большом статистическом материале анализ выраженности эпилептических изменений при разной латерализации поражения показал, что при правосторонней локализации опухоли число случаев с преобладанием эпи-знаков не в пораженной (правой), а в «здоровой» (левой) гемисфере в 3 раза больше, чем при левостороннем поражении. Это обуславливало значительное превышение, по всей группе исследованных больных в целом, числа наблюдений с проявлением эпилептических изменений, в левом полушарии, независимо от стороны расположения опухоли. Возможно, что в основе левостороннего преобладания эпилептических изменений у исследованных нами больных с поражением лимбических структур лежит большая реактивность левого полушария или большая стабильность сформировавшихся в нем вторичных очагов эпи-активности. Можно полагать, что левое полушарие, как наиболее специализированное, характеризуется и большей чувствительностью к различного рода воздействиям. Это положение согласуется с данными, приведенными в монографии В.А.Карлова (1990), о том, что отношение левосторонних очагов к правосторонним при височной, лимбической эпилепсии составляет 2:1. Сведения о роли доминантного, левого полушария в механизмах генерации эпилепсии содержатся также в работе М.Н.Ливанова и Н.Е.Свидерской (1984). Авторы отмечают максимальное повышение синхронизации биопотенциалов у больных с генерализованными припадками в корковых отделах левой гемисферы. Рассматривая паттерн пароксизмальной ритмической височной активности, с частотой 6-9Гц, как результат ишемии гиппокампа, Асокан с соавторами (Asocan et al., 1987) также отмечал его преимущественную локализацию в левом полушарии. В

литературе есть указания на то, что большая выраженность ритмической височной активности слева, наблюдаемая у больных с цереброваскулярной патологией, связана с особенностями ветвления артерий правой и левой гемисфер мозга, обеспечивающими большую вероятность попадания микротромбов в левое полушарие (Maynard, Hughes 1984)

В исследованиях Р.А.Павлыгиной с соавторами (1994) большая реактивность левого полушария была отмечена при анализе изменений когерентности электрических процессов мозга здорового человека в условиях создания доминанты голода. Данные о большей реактивности левой гемисферы были получены в наших исследованиях здоровых людей при снижении уровня бодрствования, показавших, что в основе снижения межполушарной асимметрии при переходе в дремотное состояние лежат наиболее резко выраженные сдвиги, в виде снижения когерентности, в левой гемисфере (Boldyreva, Zhavoronkova 1991).

Наряду с этим, выявленные нами полушарные особенности реагирования мозга при разной латерализации опухоли медиобазальных отделов височной доли могут быть обусловлены обнаруженной рядом авторов функциональной асимметрией структур гиппокампово-миндалевидного комплекса у животных (Квирквелия, 1987; Ванециан, 1990; Coleman-Mesches, McGaugh, 1995, Симонов, 1999) и человека (Adolphs et al., 1995). В последние годы эти сведения пополнились результатами позитронно-эмиссионной и магнитно-резонансной томографии, выявившими разную интенсивность процессов метаболизма и мозгового кровотока в правом и левом гиппокампах (Tulving et al., 1994; Медведев с соавт., 1996; Elliott, Dolan, 1998; Beauregard et al., 1998). Кроме того, в исследованиях Дж.Грея (Gray, 1972) при изучении типологических особенностей человека показано, что правый гиппокамп контролирует степень тревожности, а левый - импульсивности.

Можно полагать, что выявленные нами особенности реорганизации ЭЭГ при разной латерализации поражения лимбических отделов мозга отражают неидентичный характер включения в патологический процесс правого и левого гиппокампов. Последнее прежде всего относится к выше описанным особенностям проявления пароксизмальной активности, доминирующей в ЭЭГ при данной форме патологии мозга. Учет этих данных важен в разработке методов хирургического лечения эпилепсии, обусловленной поражением лимбических образований мозга.

Необходимо подчеркнуть, что целый ряд особенностей изменения пространственно-временной организации ЭЭГ выявленных при изучении разных моделей вовлечения в патологический процесс диэнцефальных и лимбических структур, можно наблюдать и в некоторых условиях функционирования здорового человека (дремота, сон, эмоциональное напряжение, активация внимания и др.). Разница состоит лишь в том, что в отличие от случаев поражения структур лимбико-диэнцефального

комплекса, в ЭЭГ здоровых людей эти черты пространственной реорганизации биопотенциалов мозга носят билатеральный характер. В связи с этим можно полагать, что выявленные паттерны ЭЭГ, отражающие особенности участия отдельных звеньев лимбико-диэнцефального комплекса в формировании пространственно-временной организации ЭЭГ, могут быть использованы в диагностике функциональных состояний мозга человека в норме и патологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

к статье Г.Н.Болдыревой «Участие структур лимбико-диэнцефального комплекса в формировании межполушарной асимметрии ЭЭГ человека»

1. Анохин П.К., Судаков К.В. Реципрокные взаимоотношения гиппокампа и ретикулярной формации ствола в условиях электронаркоза// Докл. АН СССР, 1970, вып.192, № 4. С.934-937.
2. Бехтерева Н.П. Динамика биопотенциалов глубинных отделов мозга человека В кн.: Проблемы современной нейрофизиологии. М-Л.: Наука. 1965. С.100.
3. Бехтерева Н.П., Смирнов В.М. Функциональная характеристика височных лимбических структур у человека// В кн.: Физиология и патофизиология лимбико-ретикулярной системы. М.: Наука, 1971. С. 4-6.
4. Болдырева Г.Н. Роль диэнцефальных структур в организации электрической активности мозга человека// В кн.: Электрофизиологическое исследование стационарной активности в головном мозге. М.: Наука, 1983. С.222-232.
5. Болдырева Г.Н. Электрическая активность мозга при поражении диэнцефальных и лимбических структур. М.:Наука, 2000.181с.
6. Болдырева Г.Н., Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Клинико-электроэнцефалографическое исследование больных с очаговым поражением гиппокампа-миндалевидного комплекса (опухоль медиобазального отдела височной доли)// Ж. невропат. и психиатр. им. С.С. Корсакова. 1972, Т. 72, № 4. С. 521-527.
7. Болдырева Г.Н., Брагин Н.Н., Доброхотова Т.А., Вихерт Т.М. Отражение в ЭЭГ человека очагового поражения диэнцефальной области// В кн.: Электрофизиологическое исследование деятельности мозга человека. М.: Наука, 1974. С.246-261.

8. Болдырева Г.Н., Шарова Е.В., Жаворонкова Л.А., Доброхотова Т.А. Отражение разных уровней регуляции мозговой деятельности человека в спектрально-когерентных параметрах ЭЭГ // Журн. высш. нервн. деятельности. 1992. Т.42. №.3. С.439-449.
9. Болдырева Г.Н., Брагина Н.Н. Электрофизиологические корреляты вовлечения в патологический процесс таламо- гипоталамических структур мозга человека // Журн. высш. нерв. деят., 1993. Т. 43, № 4. С. 721-729.
10. Болдырева Г.Н., Добронравова И.С., Шарова Е.В., Жаворонкова Л.А. Отражение адаптивных перестроек мозга человека при нарушении церебральных функций в параметрах межполушарной асимметрии когерентности ЭЭГ // Журн. высш. нервн. деятельности. 1993. Т.43. №.2. С.247-255.
11. Болдырева Г.Н., Брагина Н.Н., Маргишвили Г.М., Машеров Е.Л. Влияние очага стационарного возбуждения в лимбических структурах на изменение пространственно-временной организации ЭЭГ человека // Физиология человека. 1995. Т.24. №.5. С.18-28.
12. Болдырева Г.Н., Манелис Н.Г., Скорятина И.Г., Фролов А.А. Межцентральные отношения электрических процессов мозга человека при вовлечении в патологический процесс лимбических структур// Ж.Физиология человека, 1997.Т.23, №2. С.42-49.
13. Болдырева Г.Н., Шарова Е.В., Добронравова И.С., Роль регуляторных структур мозга в формировании ЭЭГ человека //Ж..Физиология человека, 2000.Т.26, №5. С.19-34.
14. Boldyreva Galina «The hippocampal alpha-rhythm” of the human brain// EEG & Clin. Neurophysiol., 1997. V.103, №1. P.199.
15. Boldyreva G.N., Zhavoronkova L.N. Interhemispheric asymmetry of EEG coherence as a reflection of different functional states of the human brain// Biomedical Science, 1991. V.2. P.266-270.
16. Брагина Н.Н. Клинические синдромы поражения гиппокампа// М.: Медицина, 1974, 215 с.
17. Ванециан Г.Л. Функциональная асимметрия миндалины кошки при условнорефлекторной деятельности// В кн.: Мозг и поведение, М.: Наука, 1990.С.69-81
18. Виноградова О.С. Гиппокамп и память. М.: Наука. 1975. 333с

19. Гращенко Н.И. Гипоталамус. Его роль в физиологии и патологии. М.: Наука, 1964
20. Дзидзишвили Н.Н. Исследование по электрофизиологии гиппокампа \\
Структура и функция архипалеокортекса. М.: Наука. 1968. С.291-310. (Гагрские беседы. Т.5).
21. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. – М.: Медицина, 1977, 359с.
22. Жаворонкова Л.А. Особенности динамики межполушарных соотношений ЭЭГ в процессе восстановления нервно-психической деятельности человека// Журн. высш.нервн.деят. им.И.П.Павлова, 1990. Т.4, №2. С.238-246.
23. Жаворонкова Л.А. Особенности межполушарной асимметрии ЭЭГ правой и левой как отражение взаимодействия коры и регуляторных систем мозга //ДАН.2000.Т.375.№5 С.696-699.
24. Зенков Л.Р. Клиническая электроэнцефалография (с элементами эпилептологии)// Изд-во Таганрогского гос. радиотехнич. Ун-та, 1996, 357с.
25. Карлов В.А. Эпилепсия// М.: Медицина, 1990, 336с.
26. Квирквелия Л.Р. Межгиппокампальные и внутригиппокампальные функциональные взаимодействия. – Автореф...д.б.н, М., 1987, 38с.
27. Коптелов Ю.М., Гнездицкий В.В. Анализ «скальповых потенциальных полей» и трехмерная локализация источников эпилептической активности мозга человека//Журн. невропатология и психиатрия им.С.С.Крсакова. 1989. Т.89, №6. С.11-18.
28. Латаш Л.П. Гипоталамус, приспособительная активность и электроэнцефалограмма. М.: Наука. 1968. 295с.
29. Ливанов М.Н., Свидерская Н.Е. Психологические аспекты феномена пространственной синхронизации потенциалов //Психол.журн. 1984. Т.5, №5. С.71.
30. Медведев С.В., Пахомов, С.В.Рудас М.С., Алхо К., Терваниemi М., Рейникайнен К., Наатанен Р. О выборе состояния спокойного бодрствования как референтного при психологических пробах// Ж.Физиология человека, 1996. Т.22, №1. С.5-10.

31. Ониани Т.Н. Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси: Мецниереба. 1980. 240с.
32. Павлыгина Р.А., Сулимов А.В., Жаворонкова Л.А. Межполушарные отношения ЭЭГ при доминанте голода у человека (когерентный анализ). – ДАН, 1994. Т.338, №6. С.833-836.
33. Подачин В.П., Сидоров Б.М. Компенсаторные процессы при повреждении лимбической системы//М.: Наука, 1988, 157с
34. Русинов В.С., Гриндель О.М., Брагина Н.Н. Корреляционный анализ ЭЭГ человека с очаговыми поражениями гиппокамповой формации// В кн.: Структура и функции архипалеокортекса. Гагрские беседы. М.: Наука, 1968. Т.5. С.359-373.
35. Русинов В.С., Гриндель О.М., Болдырева Г.Н., Вакар Е.М. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ// М.: Медицина, 1987, 254с.
36. Сараджешвили П.М.О функциональной значимости вторичных эпилептических очагов //Журн. невропатол. и психиатр. 1971. Т.71. №8. С.1127.
37. Симонов П.В. Эмоциональный мозг// М.: Наука, 1981, 215с.
38. Симонов П.В. Мотивационный мозг// М.: Наука, 1987, 238с.
39. Фролов А.А., Болдырева Г.Н., Коптелов Ю.М. Поиск источников патологической альфа-активности ЭЭГ человека при поражении лимбических структур// Ж.высш.нервн.деят.им.И.П.Павлова, 1998.Т.48, №4. С.687-696.
40. Шарова Е.В., Манелис Н.Г., Куликов М.А., Баркалая Д.Б. Влияние стволовых структур на формирование функционального состояния больших полушарий головного мозга человека// Журн.высш.нервн.деят.им.И.П.Павлова, 1995. Т.45, №5. С.876-885.
41. Adolphs R., Tranel D., Damasio A. Fear and the human amygdala//J. Neuroscience. 1995. V.15. №9. P.5879.
42. Asokan G., Pareja J., Niedermeyer E. Temporal minor slow and sharp EEG activity and cerebrovascular disorder// Clin. Electroenceph., 1987. V.18, №4. P.201-210.
43. Beauregard M. et al. A role for the hippocampal formation in implicit memory: a 3-d PET study //NeuroReport. 1998. V.9. №8. P.1867.

44. Coleman-Mesches K., McGaugh T. Differential effects of pretraining inactivation of the right or left amygdala on retention of inhibitory avoidance training// *Behav. Neurosci.* 1995. V.109. №4. P.642.
45. Ebersole J.S., Pacia S.V. Localization of temporal lobe foci ictal EEG patterns// *Epilepsia.* 1996. V.12. №4. P.23-31.
46. Elliott R., Dolan R. Neural response during preference and memory judgments for subliminally presented stimuli: a functional neuroimaging study // *J. Neuroscience.* 1998. V.18, №12. P.4697.
47. Fischer-Williams M., Cooper R. Depth recording from the human brain in epilepsy.// *EEG & Clin. Neurophysiol.*, 1963. V.15, №4. P.558-564.
48. Gambarelli Y., Gurinell G., Cherrot L., Mattei M. Computerized axial Tomography (an anat. Atlas of sections of the Human body. Anatomy-Radiology-Scans), (550 figures). – Berlin Heidelberg N.Y., 1977.
49. (Gastaut H., Roger A.) Гасто Г., Роже А. Участие основных функциональных структур головного мозга в механизмах высшей нервной деятельности// В кн.: Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1962.
50. Green J., Maxwell D. Hippocampal electrical activity. Morphological aspects. // *EEG & Clin. Neurophysiol.*, 1961. V.13. P.837-844.
51. Hughes J.R., Cayaffa J.J. The EEG in patients at different ages without organic cerebral disease.// *EEG & Clin. Neurophysiol.*, 1977. V.42. P.776-784.
52. Lipman I.J., Hughes J.R. Rhythmic mid-temporal discharges (RMTD): An electro-clinical study.// *Epilepsia*, 1969, 10. P.416-417.
53. Maynard S.D., Hughes J.R. A disinclined electrographic entity: Bursts of rhythmical temporal theta.// *EEG & Clin. Neurophysiol.*, 1984. V.15. P.145-150.
54. Nauta W. Hippocampal projections and related neural pathways to the midbrain in the cat.// *Brain*, 1958. V.81. P.219-340.
55. Niedermeyer E. The «Third Rhythm»: alpha-like activity over the midtemporal region.// *Am. J. EEG Technol.*, 1993, 33: P.159-173.
56. Papez J. Visceral brain, its component parts and their connections.// *J. Neur. Ment. Dis.*, 1958. V.126. P.40-52.

57. Routtenberg A. The two–arousal hypothesis: reticular formation and limbic system // Psychol.Rev. 1968. V.75. N1. P.51.

58. Tulving E., Markowitsch H., Kapur S., Habib R., Houle S. Novelty encoding networks in the human brain: positron emission tomography data //NeuroReport. 1994. V.5, № 18. P. 2525.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований
(грант № 01-04-49495а) и Российским гуманитарным научным
фондом (грант № 02-06-00037а).

АСИММЕТРИЯ КОГЕРЕНТНОСТИ ЭЭГ ПРИ ПОСТКОМАТОЗНЫХ БЕССОЗНАТЕЛЬНЫХ СОСТОЯНИЯХ ПОСЛЕ ТЯЖЕЛОЙ ЧЕРЕПНО-МОЗГОВОЙ ТРАВМЫ

Е.В. Шарова

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
Москва

Значительное число исследований в настоящее время посвящено анализу особенностей пространственно-временной организации ЭЭГ человека при различных функциональных состояниях: сон-бодрствование, произвольное внимание, разного вида эмоции, решение специальных задач и т.д. [8,10,12,14,15,19]. Каждое из них является результатом сложнейших нейродинамических перестроек мозга как целостной системы - зачастую при определяющей роли разных регуляторных (стволовых, диэнцефальных, лимбических) структур головного мозга [3]. Однако, на наш взгляд, очень высокий методический уровень работ и богатый фактический материал могут быть обеднены при интерпретации вследствие недооценки сложности нейрофизиологических механизмов их формирования.

Это напрямую касается проблемы изучения особенностей межполушарной асимметрии при разных формах деятельности ЦНС. Следует отметить, что электрографические и поведенческие корреляты функциональной асимметрии головного мозга человека в норме и патологии более подробно исследованы в бодрствующем и активном функциональном состоянии [4,9]. Существенно меньше известно о ее проявлениях и генезе при глубоком угнетении сознания [6] и грубых нарушениях психической деятельности.

Настоящее сообщение посвящено анализу особенностей межполушарного взаимодействия и межполушарной асимметрии биоэлектрических потенциалов мозга человека на ранних этапах восстановления элементарной психической деятельности при затяжных посткоматозных бессознательных состояниях, обусловленных тяжелой черепно-мозговой травмой.

Данное исследование проведено в контексте изучения нейрофизиологических механизмов формирования и регресса таких состояний при церебральной патологии. Оно имеет как теоретическое, так и практическое обоснование. В настоящее время довольно очевидной становится неравномерность достижений разных медицинских нейронаук. Успехи

современной нейрохирургии, нейротравматологии и реанимации позволяют сохранить жизнь больных с тяжелейшими поражениями головного мозга. Однако, зачастую невозможным оказывается возвращение мозгу главного его назначения - обеспечения психической деятельности. Многие из этих больных находятся в затяжных (от нескольких месяцев до нескольких лет) бессознательных состояниях - нейрогенез которых, несмотря на усилия исследователей разного профиля во всем мире, не является до конца понятным. Причем, число таких пациентов из года в год увеличивается, реабилитация вызывает значительные сложности, а стоимость лечения весьма высока.

Методика

Выполнены динамические (период наблюдения от нескольких дней до 5 лет) электрофизиологические исследования у 84 больных с травматическим поражением головного мозга после длительной (свыше 10 суток) комой. У 37 из них бессознательное состояние стало необратимым. У остальных больных длительность его варьировала от двух недель до 7 месяцев, после чего они перешли на более высокий уровень психической деятельности.

Топография и характер повреждения травматического повреждения мозга определялись на основе комплексного клинического обследования, принятого в Институте нейрохирургии им. Н.Н.Бурденко РАМН, включая и рентгеноконтрастные (КТ, МРТ) методы .

У каждого больного проводили многоканальную регистрацию ЭЭГ по схеме 10-20% в фоне и при предъявлении различных индифферентных и функционально значимых афферентных стимулов (ритмический свет, звуковой тон, красное пятно, музыка, голос близкого человека и др.). Количественная оценка ЭЭГ включала формализацию ее отдельных характеристик, спектрально-когерентный анализ 30-60-секундных монополярных реализаций с топографическим картированием, анализ эквивалентных дипольных источников отдельных ЭЭГ-составляющих по методу Гнездицкого-Коптелова [13]. При сопоставлении данных и оценке их достоверности использовали методы математической статистики - в частности, пакет программ В.Г.Воронова с соавт [5].

На момент электрофизиологического исследования у каждого больного выявляли особенности клинико-неврологического статуса и состояния сознания. Его оценивали в соответствии со шкалой психического восстановления от комы до ясного сознания, разработанной Т.А.Доброхотовой с соавт [7,11]. К числу посткоматозных бессознательных состояний относили несколько сменяющих друг друга этапов с постепенно расширяющимся объемом реакций и навыков - до появления речи. Это прежде всего вегетативное или апаллическое состояние (начинается первым открыванием глаз, характеризуется относительной стабилизацией висцеро-вегетативных функций и завершается первой попыткой фиксации взора и слежения), а также состояние акинетического или гиперкинетического мутизма (характеризуется возможностью фиксации взора и

слежения, завершается восстановлением двигательной активности и пониманием обращенной речи)

Результаты

Проведенный нейрофизиологический анализ выявил ряд общих черт, присущих всем исследованным бессознательным состояниям. Общим для них является выраженное отличие от нормы многих показателей биоэлектрической активности. Характерным для ранних посткоматозных этапов паттернам ЭЭГ (рис.1, 2) присущи отчетливые нарушения пространственной организации, отсутствие или значительная редукция доминирующего в норме альфа-ритма - при усилении медленных дельта-тета или, напротив, высокочастотных бета-составляющих. Эти изменения указывают на усиление в рисунке ЭЭГ стволовых либо подкорково-базальных признаков.

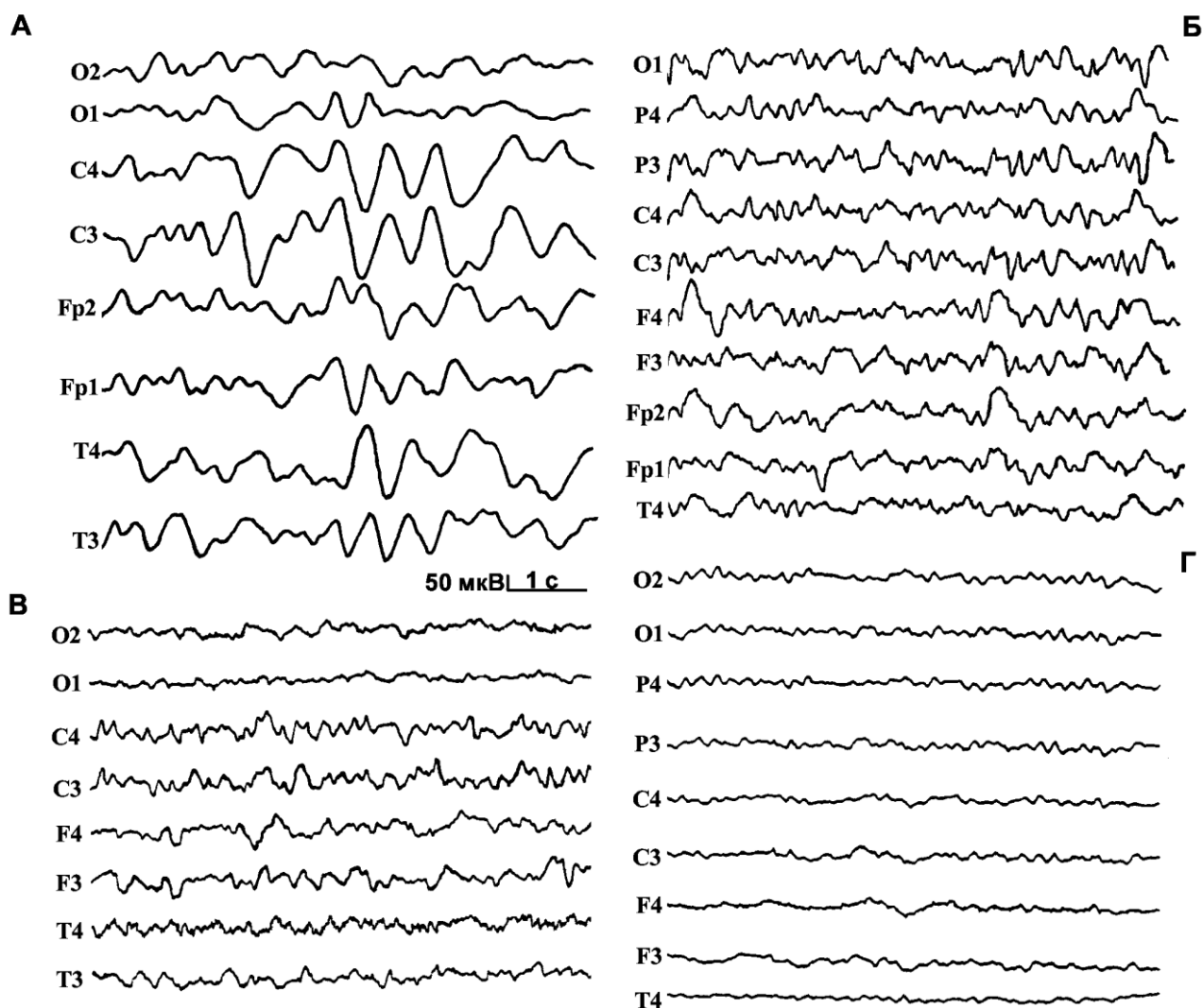
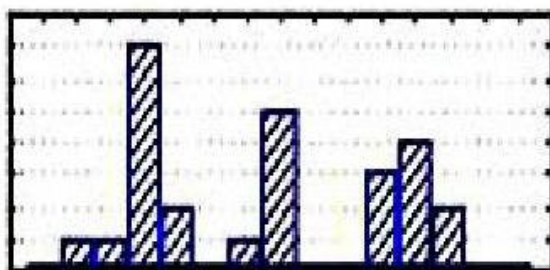
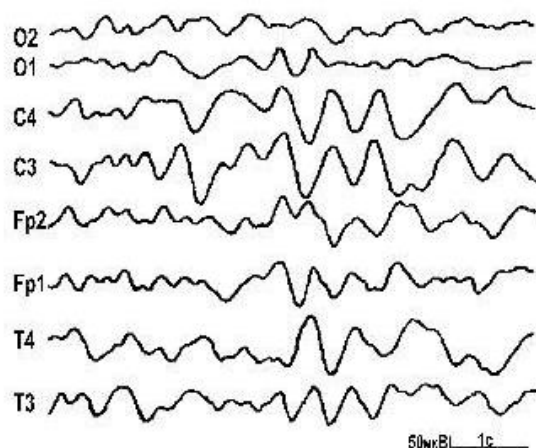


Рис.1. Варианты ЭЭГ больных с посткоматозным бессознательным состоянием после тяжелой черепно-мозговой травмы.

ВЕГЕТАТИВНЫЙ СТАТУС



МУТИЗМ

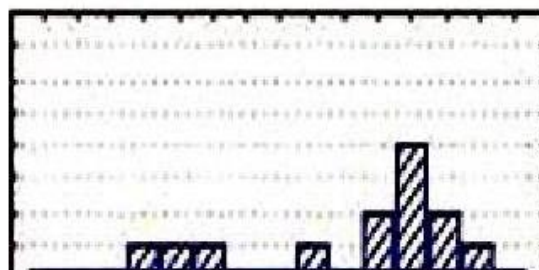
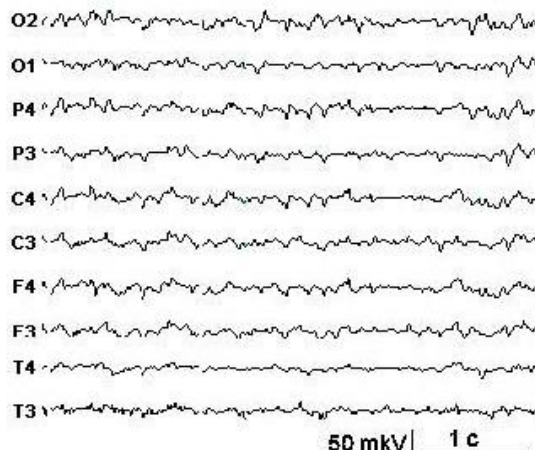


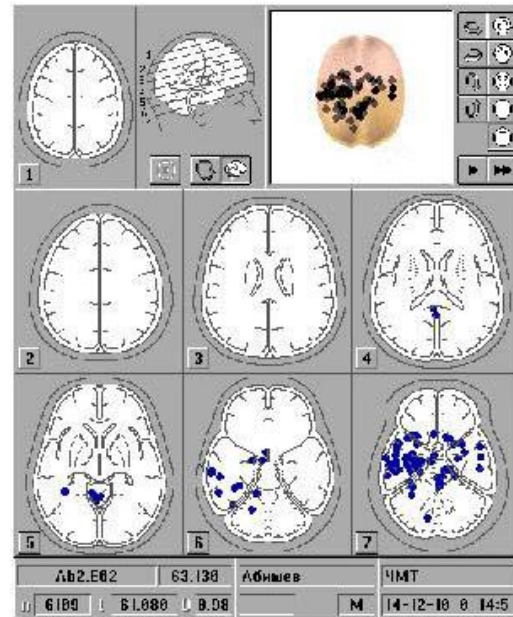
Рис.2. Характерные варианты ЭЭГ при вегетативном состоянии (I) и акинетическом мутизме (II).

А - паттерны ЭЭГ, типичные для этих состояний.

Б - гистограммы распределения ЭЭГ-паттернов в указанных состояниях.

Источники доминирующих в ЭЭГ патологических видов активности локализовались в стволовых, подкорковых и базальных структурах мозга. Причем, это относилось как медленным формам ЭЭГ- активности, так и к более высокочастотным: бета-(рис.3) и даже альфа-составляющими. По-видимому, при бессознательных состояниях мы зачастую имеем дело не с корковым, а с так называемым "гиппокампальным" альфа-ритмом [2,18], который отражает раздражение лимбических образований мозга и не может рассматриваться в качестве однозначно позитивного прогностического признака.

Вспышки медленных волн при вегетативном статусе



Бета-активность при мутизме

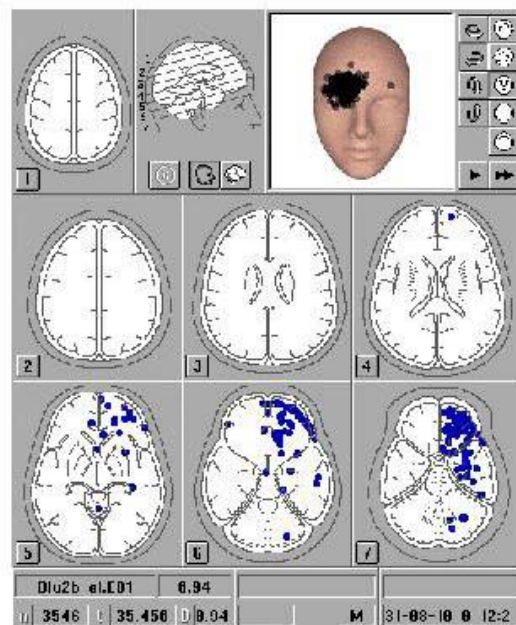
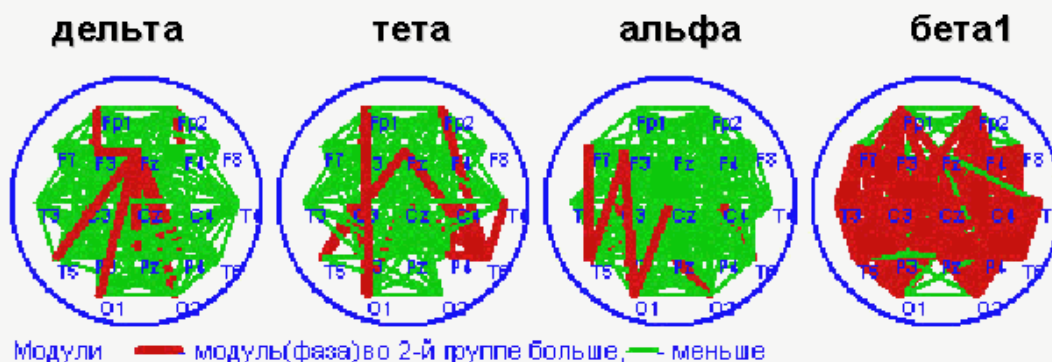


Рис.3. Трехмерная локализация источников основных видов активности ЭЭГ при посттравматическом вегетативном состоянии (I) и акинетическом мутизме (II).

Значимо отличались от нормы и когерентные характеристики ЭЭГ - как у отдельных больных, так и по всей совокупности наблюдений (рис.4). Большинство когерентностей в основных частотных диапазонах ЭЭГ были значимо снижены относительно нормы что, согласно представлениям школы В.С.Русинова, отражает снижение тонуса коры [1]. На этом фоне в диапазонах от дельта до альфа лишь отдельные связи могут быть усилены.

Значимо отличные от нормы связи при ВС



Значимо отличные от нормы связи при мутизме

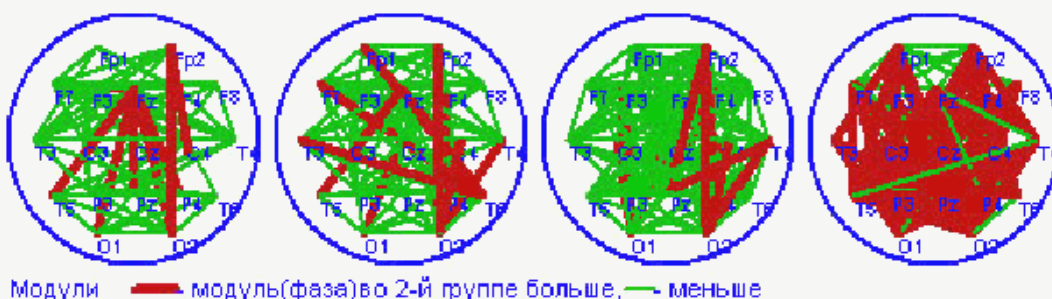


Рис. 4. Специфичность когерентных связей ЭЭГ при разных формах посткоматозных бессознательных состояний.

Причем, это не короткие кортикальные меж- и внутрислошарные когерентности, Это, например, протяженные связи между передними и задними отделами одного полушария. По данным А.Н. Шеповальникова с соавторами [17], полученным при исследованиях в онтогенезе, они обеспечиваются длинными ассоциативными волокнами, роль которых состоит не столько в реализации сформировавшихся функций, сколько в обеспечении возможностей их становления. Либо это межполушарные диагональные связи, обусловленные, по-видимому, полисинаптическими комиссуральными взаимодействиями полушарий.

Все эти данные свидетельствуют о том, что в формировании и развитии исследуемых состояний (от вегетативного до мутизма с эмоциональными реакциями) определяющая роль принадлежит стволовым и подкорково-базальным структурам - на фоне торможения коры.

Наряду с общими чертами были выявлены и особенности биоэлектрической активности, специфичные для каждого из рассматриваемых бессознательных состояний. Так например, для вегетативного или апаллического состояния характерны паттерны ЭЭГ с преобладанием медленных ритмических колебаний - временами в виде всплеск стволового характера (рис. 2 А). При разных модификациях мутизма более типичен вариант ЭЭГ с уплощением рисунка и усилением выраженности тета- и бета-колебаний (рис. 2Б). Эти различия видны на гистограммах распределения паттернов ЭЭГ по состояниям и имеют достоверный характер.

Дипольные источники доминирующих видов патологической активности при ВС локализованы главным образом в стволовых и глубинновисочных подкорковых образованиях. А при мутизме - в подкорковых и лобно-базальных отделах мозга (рис.3). Эти данные позволяют нам утверждать, что имеется специфичность системной церебральной организации при разных формах посткоматозных бессознательных состояний. Если при вегетативном статусе в ЭЭГ усилены стволовые и подкорковые влияния, то при мутизме подчеркивается роль подкорковых, диэнцефальных и базальных образований.

Установлено также, что этим состояниям присуща резкая асимметрия когерентности ЭЭГ и реактивности полушарий, направленность которой определяется стадией психического восстановления. При вегетативном состоянии, на фоне значимого снижения большинства когерентностей относительно нормы, отмечается преобладание протяженных внутрислоушарных связей в пределах левой гемисферы, в частности, с лобной областью (рис.4). При мутизме без понимания речи значимо усилен ряд когерентностей справа, особенно с височной областью (рис.4).

При афферентной стимуляции в вегетативном состоянии более реактивным является левое полушарие: независимо от модальности стимула изменяются (главным образом усиливаются) связи в пределах левой гемисферы (с лобной или височной областью) - практически у всех больных, если реакцию вообще можно получить. При мутизме без понимания речи на стимулы любой модальности более отчетливо реагирует правое полушарие. Данное положение подтверждается рис. 5, где приводятся примеры ЭЭГ-реакций на одинаковые афферентные раздражители одного и того же больного на разных стадиях психического восстановления.

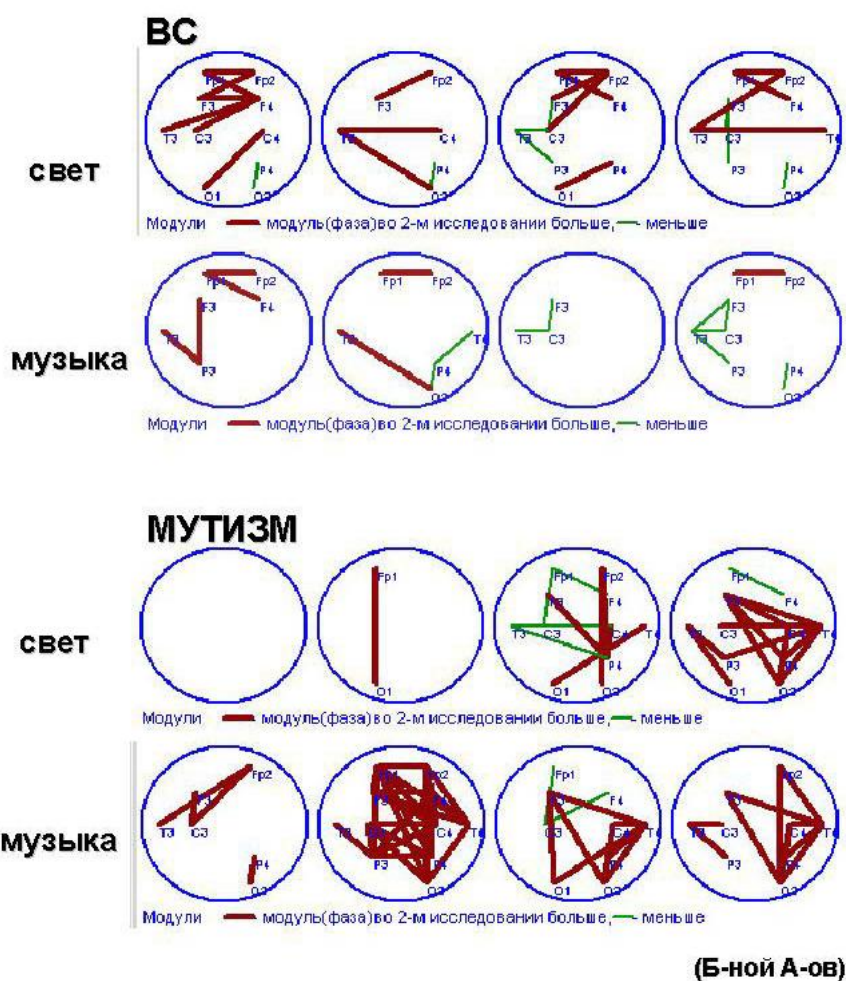


Рис.5. Особенности реактивных изменений ЭЭГ при разных формах посткоматозного бессознательного состояния после тяжелой черепно-мозговой травмы.

Учитывая функциональные изменения, которые происходят с больными на каждом из этих этапов, мы рассматриваем повышение левосторонних когерентностей в фоне и их высокую реактивность в ответ на стимуляцию при вегетативном состоянии как признак активации левого полушария, сопровождающей появление глазодвигательных реакций и внимания, которыми данная стадия заканчивается. Это представление подтверждает тот факт, что у больных с преимущественным поражением левого полушария фиксация взгляда наступает значительно позже по сравнению с другими вариантами травмы. Превалирование активности правой гемисферы при мутизме без понимания речи связано, по нашему мнению, с происходящим на данной стадии упорядочиванием двигательной активности (с появлением фактора произвольности) и возникновением предпосылок для формирования эмоциональных реакций.

Таким образом, формирование каждого из исследованных нами бессознательных состояний с восстановлением в рамках его определенных психических функций обеспечивается разными функциональными системами - со специфическим для них профилем межполушарной асимметрии. В условиях торможения коры эта асимметрия, по-видимому, обусловлена прежде всего неоднозначностью связей полушарий со срединными церебральными структурами разного уровня.

Впервые предположение об асимметрии этих функциональных взаимоотношений было сформулировано Н.Н.Брагиной и Т.А. Доброхотовой [4], которые на основе анализа большого клинического материала пришли к выводу о более тесном функциональном взаимодействии ствола головного мозга с левым, а диэнцефальных структур - с правым полушарием. Эти представления нашли свое объективное подтверждение в электрофизиологических исследованиях Лаборатории общей и клинической электрофизиологии головного мозга человека ИВНД и НФ РАН [3,16].

Можно полагать, что выявленная нами межполушарная асимметрия когерентности ЭЭГ, специфичная для определенных посткоматозных бессознательных этапов психического восстановления, в значительной мере отражает разную значимость отдельных срединных образований мозга в формировании каждого из этих состояний: усиление стволовых влияний при вегетативном состоянии и подкорково-диэнцефальных - при мутизме.

Литература:

1. Биопотенциалы мозга человека (под ред. В.С.Русинова). Москва, Медицина, 1987г.254с.
2. Болдырева Г.Н., Брагина Н.Н., Маргишвили Г.М., Машеров Е.Л. Влияние очага стационарного возбуждения в лимбических структурах на изменение пространственно-временной организации ЭЭГ // Физиология человека, 1995, т.24, N 5, с.18-28.
3. Болдырева Г.Н., Шарова Е.В., Добронравова И.С. Роль регуляторных структур мозга в формировании ЭЭГ человека // Физиология человека, 2000, Т.26, N5, с. 19-34.
4. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональные асимметрии человека. М.: Медицина, 1988, 221 с.
5. Воронов В.Г. Выявление статистически значимых особенностей в частотных спектрах электроэнцефалограмм // Труды УШ Международной конференции "Новые информационные технологии в медицине и технологии. Украина, Гурзуф, 2000 г. с. 244-245.

6. Добронравова И.С. Реорганизация электрической активности мозга человека при угнетении и восстановлении сознания (церебральная кома) // Диссертация . . . д.б.н. Москва, 1996.
7. Доброхотова Т.А., Потапов А.А., Зайцев О.С., Лихтерман Л.Б. Обратимые посткоматозные бессознательные состояния // Ж. Социальная и клиническая психиатрия, 1996, N2, с.26-36.
8. Дубровинская Н.В. К проблеме корковой активации: роль
9. неопределенности / определенности ситуации
10. // Журн.высш.нервн.деят., 1995, т.45, в.4, с.638-645.
11. Жаворонкова Л.А. Особенности межполушарной асимметрии ЭЭГ правой и левой как отражение взаимодействия коры и регуляторных систем мозга // Доклады АН. 2000. Т.375. № 5. С. 696-699.
12. Жаворонкова Л.А., Трофимова Е.В. Динамика когерентности ЭЭГ и двигательных реакций при засыпании у правой и левой. Сообщение I. Анализ внутриполушарных соотношений // Физиологи человека. 1997. Т. 23. №. 6. С. 18-26.
13. Зайцев О.С. Восстановление психической деятельности после длительной комы у больных с черепно-мозговой травмой. Автореф. Дис. . . к.м.н., 1993.
14. Иваницкий А.М., Ильюченко И.Р. Картирование Биопотенциалов мозга при решении вербальных задач // Журн.высш.нервн.деят., 1992, т. 42, в 4, с.627-635.
15. Коптелов Ю.М., Гнездицкий В.В. Анализ "скальповых потенциальных полей" и трехмерная локализация источников эпилептической активности мозга человека // Журн. невропатол и психиат 1989; 89: 6: 11-18.
16. Русалова М.Н, Костюнина М.Б. Асимметрия биоэлектрической активности мозга при переживании негативных эмоций // Доклады АН. 2001. Т.380. № 5. С. 701-703.
17. Фарбер Д.А., Бетелева Т.Г., Дубровинская Н.В., Савченко Е.И. Взаимодействие восприятия и внимания на разных этапах индивидуального развития // Журн.высш.нервн.деят., 1990, Т.40, в.5, с.860-871.
18. Шарова Е.В., Манелис Н.Г., Куликов М.А., Баркалая Д.Б. Влияние стволовых структур на формирование функционального состояния больших полушарий головного мозга человека // Журн.высш.нервн.деят., 1995, т. 45, N5, с.876-885.
19. Шеповальников А.Н., Цицерошин М.Н. Эволюционные аспекты становления интегративной деятельности мозга человека // Российский физиологический журнал им. И.М.Сеченова, 1999, N 9-10, с.1187-1207.
20. Boldyreva Galina "The hippocampal alpha-rhythm" of the human brain // EEG & Clin.Neurophysiol., 1997, v.103, N 1, p.199.
21. Reascher B., Rappelshberger P. Coherence changes during a complex mental rotation task in females and males. EEG and Clin. Neuroph, 1997, v.103, P-15-6

Работа выполнена при поддержке РГНФ (грант N 99-06-00082a) и РФФИ (грант N 01-04-49495)

ОСОБЕННОСТИ КОГНИТИВНЫХ НАРУШЕНИЙ У БОЛЬНЫХ ИШЕМИЧЕСКИМ ИНСУЛЬТОМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЛОКАЛИЗАЦИИ ОЧАГА ПОРАЖЕНИЯ

А.Н. Боголепова

Российский Государственный Медицинский Университет МЗ РФ,
Москва

Сосудистые поражения нервной системы и, в частности, сосудистые церебральные нарушения занимают одно из ведущих мест среди проблем клинической неврологии. Прогноз восстановления после перенесенного инсульта во многом определяется состоянием высших психических функций.

Основа нейропсихологии в том, что все высшие психические функции являются результатом интегративной деятельности мозга, совместной работы обеих полушарий и срединных образований. Нарушения, возникающие при локальных поражениях, обусловлены не только страданием правого или левого полушария, но и нарушением межполушарного взаимодействия, влиянием очага на интактное полушарие, изменением взаимодействия специфических и неспецифических морфофункциональных структур головного мозга. В компенсации нарушенных функций определенное значение имеет сохранность противоположного очагу полушария (Столярова Л.Г., Ткачева Г.Р., 1978).

Проблеме межполушарной асимметрии и нейрофизиологическим особенностям нарушений при право- и левополушарных инсультах посвящены работы Гафурова Б. (1987), Жирмундской Е.А. (1989), Алферовой В.В. (1991)

При исследовании церебрального кровотока у инсультных больных (Mori S. et al 1994) было обнаружено двустороннее снижение кровотока у 22% больных, явления трансполушарного диасида, межполушарный синдром обкрадывания (Lavy S. et al 1975). У больных с левополушарным поражением несколько чаще выявлялось двустороннее снижение церебрального кровотока, которое могло в свою очередь способствовать познавательным нарушениям.

Было показано, что когнитивные нарушения, после согласования с возрастом, коррелировали со снижением церебрального кровотока в непораженном полушарии или двусторонним снижением, левополушарным поражением и эмболическим характером инсульта (Mori S. et al 1994).

Таким образом, были показаны существенные различия в функционировании пораженного и клинически интактного полушария при лево- и правополушарных инсультах.

Нами был проведен нейропсихологический анализ данного феномена. Было изучено состояние высших психических функций и их динамики у больных в раннем восстановительном периоде ишемического инсульта. Было обследовано 96 больных в раннем восстановительном периоде острого нарушения мозгового кровообращения по ишемическому типу в возрасте от 33 до 83 лет. 80% больных составили мужчины и 20% - женщины. Из числа обследованных больных 40 имели правополушарную локализацию очага, 56 – левополушарную.

Нейропсихологическое обследование больных проводилось по методу, принятому в РГМУ, который представляет собой модификацию метода, предложенного А.Р.Лурия (1969, 1973) и Л.И.Москвичуте (1988). Результаты обследования оценивались по 4-х балльной системе, разработанной О.А.Кротковой (1978). Полученные данные суммировались в стандартизированной схеме нейропсихологического обследования.

Нейропсихологическое обследование проводилось у всех больных через 10 - 14 дней после развития острого нарушения мозгового кровообращения и повторно в интервале до 1 месяца.

Проведенное нейропсихологическое обследование показало, что у больных в раннем восстановительном периоде ишемического инсульта отмечаются нарушения большинства высших психических функций.

В ходе проведенного нейропсихологического исследования было получено, что в большинстве случаев страдали не только функции, четко связанные с очагом поражения. У больных отмечалась в большей или меньшей степени диффузность нарушений высших психических функций, которая была связана с вовлечением в патологический процесс клинически интактных областей мозга. Степень вовлечения в патологический процесс контралатерального очагу поражения полушария зависела от преимущественного страдания того или иного сосудистого бассейна.

Было выявлено, что частота и степень нарушения различных высших психических функций неравнозначны у больных с поражением правого и левого полушария. Формирующийся в раннем восстановительном периоде нейропсихологический синдром имеет свои особенности у больных с разной локализацией очага.

Наиболее грубые нарушения высших психических функций возникали при поражении левой каротидной системы (см. таблицу 1).

Таблица 1. Сопоставление нарушений высших психических функций у больных с поражением правого и левого полушарий.

функций	правое п/ш n=40 M+SD	левое п/ш n=56 M+SD	p
спонтанная активность	1.13±0.96	0.63±0.78	<0.05
динамический праксис правая рука	0.78±0.83	1.36±0.87	<0.05
динамический праксис левая рука	1.34±1.10	0.89±0.88	
праксис позы – правая рука	0.97±1.16	0.60±0.96	
праксис позы – левая рука	1.06±1.13	0.44±0.79	<0.05
рисование –структурные ошибки	1.50±1.08	0.73±0.86	<0.05
смысловое понимание речи	0.18±0.44	0.56±0.87	
называние	0.15±0.41	0.67±1.03	<0.05
непосредственная вербальная память	1.47±1.14	1.56±1.12	
отсроченная вербальная память	0.73±1.00	1.32±1.10	
зрительный гнозис - химеры	0.49±0.96	0.41±0.82	<0.05
игнорирование	0.57±0.76	0.16±0.43	<0.05

При левосторонней локализации ишемического очага поражения наиболее выражено страдали речевые функции, отсроченная слухо-речевая и зрительная память, динамический праксис в обеих руках, зрительно-конструктивная деятельность. При правосторонней локализации ишемического очага поражения наиболее выражено страдали эмоционально-волевая сфера и зрительно-конструктивная деятельность, отмечалось игнорирование левой половины пространства, чаще выявлялись нарушения непосредственного запоминания, акустического и зрительного гнозиса.

У больных с поражением левой каротидной системы нейропсихологические нарушения восстанавливались быстрее

(см.таблицу 2). У больных с поражением правой каротидной системы положительная динамика была менее значима (см.таблицу 3).

Таблица 2. Динамика высших психических функций в раннем восстановительном периоде ишемического инсульта у больных с локализацией очага поражения в левом полушарии.

функций	15-е сутки n=29 M+SD	30-е сутки n=29 M+SD	p
спонтанная активность	0.63±0.78	0.18±0.41	<0.05
программирование и контроль	0.79±0.89	0.43±0.60	
нейродинамические характеристики	0.77±0.90	0.31±0.60	<0.05
динамический праксис правая рука	1.36±0.87	0.88±0.94	
динамический праксис левая рука	0.89±0.88	0.60±0.92	
реципрокная координация	1.28±0.96	0.66±0.84	<0.05
пространственный праксис	1.54±0.92	1.03±0.96	

пространственный зеркальные	гнозис	-	0.77±0.97	0.67±0.95	
пространственный структурные	гнозис	-	1.20±1.00	0.64±0.94	<0.05

Таблица 3. Динамика высших психических функций в раннем восстановительном периоде ишемического инсульта у больных с поражением правого полушария.

функций	15-е сутки	30-е сутки
	n=19 M±SD	n=19 M±SD
спонтанная активность	1.13±0.96	0.63±0.65
программирование и контроль	0.86±1.12	0.55±0.92
динамический праксис правая рука	0.78±0.83	0.47±0.67
динамический праксис левая рука	1.34±1.10	0.91±0.79
пространственный праксис	1.39±0.99	1.11±0.86
зрительный гнозис	0.86±1.06	0.36±0.63
непосредственная зрительная память	1.46±0.78	1.17±0.76
отсроченная зрительная память	0.56±0.88	0.40±0.75
игнорирование	0.57±0.76	0.27±0.49

Таким образом, в раннем восстановительном периоде целесообразно проведение комплексного исследования нарушений высших психических функций для оценки состояния функциональных систем головного мозга. Наиболее значимые нарушения высших психических функций отмечаются при поражении левого полушария. Нейропсихологические нарушения быстрее восстанавливаются при локализации очага поражения в левом полушарии головного мозга. При поражении правого полушария восстановление высших психических функций происходит медленнее.

Возможно, это связано с большими компенсаторными возможностями левого полушария (Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. 1994). Меерсон Я.А. (1990), основываясь на теории пластичности мозга, считает, что компенсация идет в большей степени за счет пораженного полушария. При этом ранее было показано, что левое полушарие обладает большими компенсаторными возможностями, чем правое полушарие.

Несмотря на меньшую степень нарушений высших психических функций при поражении правого полушария, восстановительные процессы у данной группы больных протекали медленнее, что могло быть связано с отрицательным влиянием нарушений эмоционально-волевой сферы, наличием анозогнозии, снижением спонтанной активности (Н.А. Акбаров 1988, Я.А.Меерсон 1990, С.V.C. Allen 1984, M.L.Niemi et al. 1988).

Наряду с нейропсихологическим методом обследования больным с ишемическим инсультом был выполнен блок нейрофизиологических методик, позволяющих объективизировать получаемую информацию о больном. Проводилась регистрация ЭЭГ и когнитивных вызванных потенциалов (P300) (Goodin D.S., Aminoff M.J. 1986). Когнитивные вызванные потенциалы были выбраны так, как они позволяют оценивать эндогенные события, происходящие в мозге и связанные с распознаванием и запоминанием предъявляемых стимулов (Гнездицкий В.В. 1997).

Регистрация когнитивных вызванных потенциалов является сравнительно новым методом, позволяющим оценивать состояние когнитивной сферы, что ранее было показано на пациентах с болезнью Альцгеймера (Ponomareva N.V. et al 1998), транзиторной глобальной амнезией (Тихонова И.В. с соавт. 2001), депрессией (Bruder G.E. et al 1991, Nandrino J.L., Massioui F.El., Everett J. 1996), деменциями (Syndulko K., et al 1982, Polish J., et al 1986, Ревенок Е.В. 1999).

Было проведено комплексное клинико-неврологическое и нейрофизиологическое обследование 24 больных с острым нарушением мозгового кровообращения по ишемическому типу, находившихся на стационарном лечении в неврологических отделениях Городской Клинической Больницы №1 г.Москвы. В группу были включены 14 мужчин и 10 женщин в возрасте от 49 до 77 лет. Средний возраст обследованной группы больных составил $62,76 \pm 10,11$ года.

Клинико-неврологическое обследование проводилось по схеме принятой на кафедре неврологии и нейрохирургии л/ф РГМУ (Е.И.Гусев с соавт. 1988).

Регистрация когнитивных вызванных потенциалов проводилась в соответствии с рекомендациями В.В.Гнездицкого (1997) на универсальном нейрокартографе фирмы «MBN». Использовалась стандартная методика стимуляции в условиях случайно возникающего события «odd-ball paradigm» на слуховые стимулы. Запись выполнялась в условиях пассивного восприятия стимулов. Стимуляция производилась бинаурально, длительность стимула составляла 50мс, интенсивность – 80Дб. Частота тона : для значимого стимула 2000 Гц, вероятность 30%, для незначимого – 1000 Гц, вероятность 70%. Межстимульный интервал составлял 1 сек. Электроды располагались по международной системе «10-20» (Jasper H., 1958)

В ходе исследования был проведен анализ когнитивной составляющей вызванного потенциала волна N2-P3-N3. Основными параметрами для анализа являлись латентность компонентов N2, P3, N3, амплитуда компонента P3, измеренная как межпиковая амплитуда N2/P3, и амплитуда компонента N3, измеренная как межпиковая амплитуда N3/P3.

Статистический анализ полученных показателей проводился с использованием программы Microsoft Excel для Windows – 97, SPSS 6.01,1993. Сравнение количественных показателей проводилось с помощью критерия Стьюдента.

Ишемический очаг поражения у 8 больных локализовался в правом полушарии мозга, у 16 больных - в левом.

Сопоставление параметров когнитивных вызванных потенциалов у больных с локализацией очага поражения в правой и левой гемисферах показало, что статистически достоверных отличий выявлено не было (см. таблицу 4). Однако у больных с поражением левого полушария отмечалось большее увеличение латентности компонента P300 во всех отведениях. Латентность P300 у больных с поражением левого полушария в отведениях С3 и С4 – $368,75 \pm 53,01$ мс и $367,62 \pm 52,63$ мс, при поражении правого полушария составила $344,85 \pm 45,21$ мс и $341,00 \pm 49,83$ мс соответственно.

Таблица 4. Сопоставление параметров когнитивных вызванных потенциалов у больных с разной локализацией очага поражения.

Параметры	отведения	правое п/ш		левое п/ш	
		n=8		n=16	
		М	std.dev	М	std.dev
Латентность P3, мс	C3	344.85	45.21	368.75	53.01
	C4	341.00	49.83	367.62	52.63
Амплитуда N2/P3, мкВ	C3	8.60	3.47	7.50	3.30
	C4	8.81	3.23	7.59	3.00
Латентность N2, мс	C3	272.71	55.88	255.81	34.14
	C4	272.28	50.74	251.18	32.67
Латентность N3, мс	C3	462.16	63.77	460.40	77.82
	C4	454.83	57.99	461.86	79.84
Амплитуда N3/P3, мкВ	C3	6.60	5.72	6.98	4.41

	C4	8.38	7.42	6.84	3.76
--	----	------	------	------	------

Латентность компонента N2 была больше во всех отведениях у больных с поражением правого полушария по сравнению с больными с поражением левого полушария. Латентность компонента N2 составила в отведении C3 $272,71 \pm 55,88$ мс и в отведении C4 $272,28 \pm 50,74$ мс, по сравнению с больными с поражением левого полушария – $255,81 \pm 34,14$ мс и $251,18 \pm 32,67$ мс соответственно. Это вероятно было связано с преимущественно гностической функцией данного полушария и являлось следствием нарушения процессов опознания стимулов.

Латентность компонента N3 была сопоставимой у больных с поражением разных каротидных бассейнов выявлено не было.

Межпиковая амплитуда N2/P3 была снижена в большей мере у больных с поражением левого полушария головного мозга. У больных с поражением левого полушария она составила $7,50 \pm 3,30$ мкВ в отведении C3 и $7,59 \pm 3,00$ мкВ в отведении C4, а у больных с поражением правого полушария – $8,60 \pm 3,47$ мкВ и $8,81 \pm 3,23$ мкВ соответственно. Снижение амплитуды и увеличение латентности пика P300 при поражении левого полушария свидетельствовало о большей выраженности когнитивных нарушений и соответствовало данным нейропсихологического обследования.

Сопоставление латентности компонентов когнитивных вызванных потенциалов в пораженном и клинически интактном полушарии у больных с инсультом в левом каротидном бассейне выявило статистически достоверное увеличение латентности P300 в теменных отведениях слева ($374,26 \pm 58,85$ мс по сравнению $371,13 \pm 58,41$ мс, $p < 0,05$). Латентность компонента N2 также была статистически достоверно больше в пораженном полушарии по сравнению с клинически интактным в лобных отведениях ($263,14 \pm 27,20$ мс по сравнению $260,64 \pm 26,69$ мс, $p < 0,05$). Отмечена также тенденция к большему снижению межпиковой амплитуды N2/P3 в клинически интактном полушарии, что было особенно выражено в центральных ($8,60 \pm 3,47$ мкВ и $7,59 \pm 3,00$ мкВ) и теменных отведениях ($8,10 \pm 3,47$ мкВ и $7,41 \pm 3,28$ мкВ). Аналогичные тенденции отмечались при исследовании межпиковой амплитуды N3/P3.

У больных с инсультом в правом каротидном бассейне было выявлено увеличение латентности всех компонентов вызванных потенциалов слева, то есть в клинически интактном полушарии, а межпиковая амплитуда N2/P3 снижалась больше справа, то есть в пораженном полушарии. Однако различия не были статистически достоверными.

Полученные результаты, вероятно, связаны с относительно большей электрофизиологической стабильностью правого полушария при поражении левого, а также большей экспрессивностью левого полушария, которое как бы приобретает характеристики пораженного правого (Меерсон Я.А. 1986, Жирмундская Е.А. 1989, Filligoi G. et al 1980).

Таким образом, нами получено увеличение латентностей всех компонентов когнитивных вызванных потенциалов в пораженной полушарии у больных с ОНМК в системе левой внутренней сонной артерии и снижение межпиковой амплитуды N2/P3 в клинически интактном правом полушарии. У больных с локализацией очага в системе правой сонной артерии также отмечено снижение межпиковой амплитуды N2/P3 в клинически интактном полушарии, однако значимого увеличения латентностей компонентов когнитивных вызванных потенциалов в пораженном полушарии выявлено не было.

Следовательно, регистрация когнитивных вызванных потенциалов позволяет получить дополнительную информацию о состоянии когнитивной сферы у больных с ишемическим инсультом.

При поражении левого полушария отмечалось более значительное снижение амплитуды и увеличение латентности пика P300, что свидетельствовало о большей выраженности когнитивных нарушений и соответствовало данным нейропсихологического обследования. Латентность компонента N2 была больше во всех отведениях у больных с поражением правого полушария, что, вероятно, было связано с преимущественно гностической функцией данного полушария и, как следствие, нарушением процессов опознания стимулов.

Таким образом, нейропсихологическое обследование и когнитивные вызванные потенциалы являются важными методами оценки состояния высших психических функций у больных с ишемическим инсультом, позволяющими оценить степень вовлечения в патологический процесс и восстановления клинически интактного полушария, а также функциональное состояние головного мозга в целом.

Использованная литература:

1. Гнездицкий В.В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике. Таганрог, 1997.
2. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Левши. М., "Книга" 1994, 231 с.
3. Жирмунская Е.А., Рыбников А.И., Векслер Л.С. Анализ ЭЭГ у больных в острой стадии мозгового инсульта методами распознавания образов. //Журн. невропатолог. и психиатр. 1989, т. 89, 9, с. 18-23.
4. Корсакова Н.К., Московичюте Л.И. Клиническая нейропсихология : учебное пособие. М.,Изд-во Моск. ун-та, 1988
5. Лурия А.Р. Высшие психические функции человека. М., 1969
6. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. М.,Изд-во МГУ, 1973
7. Меерсон Я.А. О различиях восстановления нарушенных гностических функций при локальной патологии левого и правого полушария.// В кн. "Оптимизация реабилитационного процесса при церебральном инсульте". Ленинград, 1990, с. 46- 50.
8. Ревенок Е.В. Когнитивные нарушения коркового и подкоркового типов при сосудистых заболеваниях головного мозга. Канд. Дисс. М., 1999
9. Столярова Л.Г.,Ткачева Г.Р. Реабилитация больных с постинсультными двигательными расстройствами. М.,Медицина, 1978, 215 с.
10. Тихонова И.В., Гнездицкий В.В., Стаховская Л.В., Скворцова В.И. Нейрофизиологическая характеристика синдрома транзиторной глобальной амнезии. Журн. неврологии и психиатрии им. Корсакова, 2001, т.101, N 11 , с 35-39
11. Bruder G.E., Towey J.P., Stewart L.W. et al Event-related potentials in depression : influence of task, stimulus hemifield and clinical features on P3 latency. Biol Psychiatry, 1991, 30, 233-246
12. Filligoi G., Bertini E., Bianchi A. et al. Prevalence of EEG abnormalities on the left side : A statistical analysis. // EEG and clinicxal neurophysiology exerpta medica /Lechner H., Aranibar A. /eds./ - Amsterdam 1980, p 592-594.

13. Goodin D.S., Aminoff M.J. Electrophysiological differences between subtypes of dementia. *Brain* 1986, 109, 1103-1113.
14. Nandrino J.L., Massioui F.El., Everett J. Endogenous evoked potential assessment in depression : a review. *Eur Psychiatry* 1996, 11, 357-368
15. Niemi M.-L., Laaksonen R., Kotila M. Quality of life 4 years after stroke. *Stroke* 1988, vol 19, N 9, p.1101-1107.
16. Polish J., et al P300 latency reflects the degree of cognitive decline in dementing illness. *EEG and Clin neurophysiol* 1986, 63, 138-144
17. Ponomareva N.V., Fokin V.F., Selesneva N.D., Voskresenskaia N.I. Possible Neurophysiological markers of genetic predisposition to Alzheimer`s disease. *Dement Geriatr Cogn Disord* 1998, 9, 267-273
18. Syndulko K., Ansch E.C., Cohen S.N. et al Long latency event related potentials in normal aging and dementia. In: Courjon J., Mauguiere F., Revol M. eds *Clinical Applications of Evoked potentials in neurology*. New York. Raven press. 1982

МОЗГОВАЯ АСИММЕТРИЯ И ПСИХОПАТОЛОГИЧЕСКАЯ СИМПТОМАТИКА. ПОПЫТКА НЕЙРОПСИХИАТРИЧЕСКОГО ПОДХОДА

В.В. Калинин

Московский НИИ психиатрии Минздрава РФ

Вопрос о сведении разнообразной психопатологической симптоматики к определенным участкам головного мозга в мировой и отечественной психиатрии имеет давнюю историю и не представляется принципиально новым. Это становится очевидным при знакомстве с работами А.С. Шмарьяна (1940, 1949), Н.Н. Брагиной и Т.А. Доброхотовой (1976, 1988). Наиболее ярко данная парадигма нашла свое выражение в проблеме межполушарной асимметрии, насчитывающей не более 170-123 лет (М. Дах, 1836; Р. Брока, 1861; А. Harrington, 1985). В свою очередь, данная проблема давно вышла за рамки чисто клинических и биологических дисциплин, и в настоящее время представляет собой пример универсальной концептуальной модели, взятой на вооружение не только представителями медико-биологических дисциплин, но и исследователями, работающими в других областях знаний. Так, большой интерес к данной проблеме проявляют антропологи, филологи, лингвисты, социологи и даже искусствоведы. Это лишний раз подчеркивает универсальность проблемы межполушарных отношений.

Вместе с тем, нельзя не признать, что концепция мозговой асимметрии до настоящего времени имеет преимущественно большее теоретическое и меньшее практическое значение. Большинство клиницистов, как неврологов, так и психиатров, безоговорочно признавая значение латерализации мозговых функций, как правило, не предпринимают попыток связать патогенез той или иной психопатологической симптоматики с фактором асимметрии. Это, особенно, характерно для раздела психиатрии, изучающего эндогенные психозы. В этой области в течение последних 150 лет был разработан свой понятийный и методологический аппарат, получивший название общей психопатологии. Отличительной особенностью данного подхода является его предельная самодостаточность. Это позволяет врачам-психиатрам проводить распознавание и диагностику психических заболеваний, лишь в редких случаях прибегая к данным из других областей медицины.

Не останавливаясь на ограниченности такого подхода, следует подчеркнуть, что для него существовали и существуют объективные предпосылки, которые, в конечном счете, и привели к определенному обособлению психиатрии от других медицинских дисциплин. Главная из них, на наш взгляд, заключается в отрыве клинических феноменологических проявлений психических расстройств от материального мозгового субстрата, поскольку разнообразные психопатологические проявления не всегда правомерно непосредственно сводить к мозговому патологическому субстрату, поскольку речь идет о двух разных уровнях организации и обеспечения высшей нервной и психической деятельности.

Проблема межполушарной асимметрии находит свое выражение в клинике психических расстройств как за счет непосредственного, так и косвенного влияния. При этом под непосредственным влиянием проблемы асимметрии следует понимать возможность функционального воздействия того или иного полушария головного мозга либо конкретной структуры в пределах одного полушария на протекание психических процессов. С другой стороны, под косвенным влиянием надо понимать участие различных этнических и культуральных факторов во внешнем оформлении психических расстройств у представителей различных культур. При этом мы исходим из предположения, разделяемого различными культурологами, что у представителей западной и восточной культур функциональная активность левого и правого полушария различна (Springer, Deutsch, 1981; A. Harrington, 1985).

В свое время J. Vogen (1969) была предложена модель межполушарного и интраполушарного влияния на протекание различных психических процессов. Согласно этой модели, весь головной мозг любого индивида может быть представлен в виде 4 квадрантов. При этом левое полушарие обеспечивает противопоставление “Я” индивида окружающему его миру, т.е. обеспечивает процессы персонификации и аутоидентификации. Иными словами, прибегая к определению, позаимствованному у Conrad (1967), можно сказать, что высокий уровень функциональной активности левой гемисферы обеспечивает так называемый “птоломеевский” взгляд на мир, под которым понимается осознание себя, своего психического “Я” в центре окружающего мира.

С другой стороны, правое полушарие, согласно модели Vogen (1984), обеспечивает представительство мира в самом себе, внутри своего “Я”. Это обеспечивает психические процессы, противоположные процессам, связанным с функцией доминантного полушария. При этом чрезмерная активность недоминантного (правого) полушария а priori должна способствовать так называемому “коперниковскому” повороту, при котором снижено осознание своей психической индивидуальности и, напротив, имеется ощущение себя частью коллективного сознания. При доминировании правого полушария, образно говоря, стирается граница между собственным

психическим “Я” и “Я” других индивидов. При этом “Я” индивида, как указывает Conrad (1957, 1967), растворяется в макрокосме. Иначе говоря, чрезмерная активация правой гемисферы является *conditio sine qua non* (необходимым условием) для наступления помрачения сознания. Наряду с этим можно считать, что состояние чрезмерной активности правого полушария является той основой, которая обеспечивает сохранение в памяти всего человечества определенных мифологем. Иными словами, правое полушарие отвечает за так называемое “коллективное бессознательное” по Юнгу. Под ним антропологи понимают универсальные мифические представления (мифологемы), характерные для большинства народов мира. Чрезмерная активация правой гемисферы в психопатологическом контексте должна приводить к явлениям деперсонализации, отчуждения и нарушения аутоидентификации, то есть, в конечном счете, к помрачению сознания. Наряду с этим в подобных случаях правомерно ожидать появления разнообразной соматоформной (сенестоалгической, сенестопатической и вообще протопатической) симптоматики, которую можно рассматривать с точки зрения противоположности психическим процессам, направленным на обособление своего соматического “Я”.

Таким образом, можно считать, что левое и правое полушарие головного мозга играют диаметрально противоположную роль не только в организации психических процессов у здоровых лиц, но и у больных с различной психической патологией. При этом если чрезмерная активность доминантного полушария обеспечивает так называемый “птоломеевский” поворот и тем самым предопределяет не только чрезмерное осознание своего психического “Я” в мире, но и развитие первичных бредовых расстройств, возникающих при ясном сознании, то, напротив, чрезмерная активность правого полушария приводит к различным феноменам, связанным с помрачением сознания, т.е. к “коперниковскому” взгляду на мир в понимании Conrad (1967). Интересно, что противопоставлению процессов мышления и сознания в психиатрии уделялось всегда много внимания безотносительно концепции межполушарной асимметрии головного мозга (К. Conrad, 1957, 1967; М.И. Рыбальский, 1992, 1993). Исходя из этого, можно считать, что психиатры в какой-то мере сумели предугадать значение проблемы асимметрии мозговых функций для клиники психических расстройств.

В свою очередь, фронтальные отделы коры больших полушарий, согласно J. Vogen (1969), обеспечивают психическую активность вообще и целенаправленную деятельность в частности, включающую планирование и прогнозирование задач, способы их решения и предотвращение ошибок при выполнении их решения, что получило название исполнительских функций. Напротив, затылочные отделы могут рассматриваться в качестве пассивного наблюдателя, лишь созерцающего и анализирующего окружающий мир.

Возникает вопрос, в какой мере рассмотренная модель межполушарного и внутримушарного взаимодействия согласуется с большинством известных в психиатрии психопатологических феноменов? Более того, насколько возможно предсказание возникновения той или иной психопатологической симптоматики, исходя из представлений о функциональном взаимодействии полушарий головного мозга?

Полноценного ответа на поставленные вопросы пока дать не представляется возможным в силу отмеченных выше причин о разных уровнях психопатологических и нейропсихологических феноменов и механизмах. Тем не менее, опыт, полученный в клинике экзогенно-органических поражений головного мозга, в определенной мере дает на эти вопросы ответы.

Более интригующим, но и менее ясным является вопрос о клинко-нейропсихологических корреляциях у больных эндогенными психозами, где отсутствуют однозначные указания на топик поражения головного мозга.

Ниже предпринята попытка на основе литературных и собственных данных, связать некоторые психопатологические феномены с определенными участками головного мозга. При этом следует иметь в виду, что для большинства психопатологических феноменов характерно сложное взаимодействие обоих полушарий головного мозга. Значительно реже можно выделить синдромы, для которых характерно изолированное участие той или иной гемисферы, хотя подобная модель является более простой для объяснения.

Данные, полученные в клинике **экзогенно-органических** расстройств, особенно при эпилепсии и опухолях головного мозга, являются основными фактами, используемыми в построении модели межполушарного взаимодействия, применительно к той или иной психопатологической симптоматике (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1976; Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1981, 1988). При этом принято выделять 3 относительно самостоятельные группы симптоматики: психические расстройства, связанные с поражением преимущественно правого полушария у праворуких индивидов, психические расстройства, связанные с преимущественным поражением левого полушария у праворуких индивидов и психические расстройства, возникающие у леворуких субъектов и амбидекстров (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977).

Психические расстройства, возникающие при преимущественном поражении правого полушария.

Правое полушарие играет основную роль в функциях зрительно-пространственной ориентировки, внимания и разнообразных эмоций (Neilman K. et al., 1986). Функциональная роль правой гемисферы была

понята значительно позднее, чем функциональное значение левого полушария. При этом вначале внимание исследователей обращалось на нейропсихологические дефекты, возникающие при повреждении этого полушария. Так, уже в 50-е годы была описана зрительно-пространственная агнозия, под которой понималось игнорирование больными левой половины поля зрения, а также отсутствие способности реагировать ориентировочным рефлексом на новые стимулы, помещенные в левой половине пространства по отношению к больному (J. Mc Fie et al, 1950). Подобное игнорирование стимулов и раздражителей с левой стороны пространства объяснялось нарушениями селективного внимания. Под последним понимается способность мозгом выделять релевантные сенсорные стимулы из фона для последующего их анализа. Принципиальное значение имеет тот факт, что игнорирование левой половины пространства, вызванное повреждением правого полушария, выражено значительно чаще и сильнее, чем игнорирование правого пространства при повреждении левого полушария (M. Albert, 1973; G. Gainotti et al., 1972). Объяснение этим закономерностям пока еще не получено. Возможно, что правое полушарие имеет значительно больше функциональных связей с каждым из полей зрения, тогда как левое полушарие – преимущественно с правым полем зрения. Поэтому при поражении левого полушария интактное правое полушарие обслуживает как левую, так и правую половину пространства. Тогда как при поражении правого полушария выпадает левая половина пространства и остается функциональной лишь правая за счет сохранной деятельности левого полушария (K. Neilman, 1986). Все сказанное рождает большое количество вопросов, оставляя их без ответов. Так, во-первых, не ясно нарушается ли переработка информации, полученной только со стороны, противоположной пораженному правому полушарию, или дефект затрагивает и информацию, входящую и с ипсилатеральной стороны? Во-вторых, можно ли свести нарушение внимания и нарушенного осознания событий при правополушарной патологии к определенным структурам мозга? (J. Mattiengley, 1999). В-третьих, в какой мере нарушение функции внимания у этих больных обусловлено именно явлениями игнорирования левой половины поля зрения? В-четвертых, имеет ли значение данная нейропсихологическая несостоятельность в виде нарушения внимания для возникновения психопатологической симптоматики?

К настоящему времени твердо установлено, что правое полушарие играет основную роль в идентификации лиц, как и в ряде других пространственных задач (N. Etcoff, 1984; Sergent, 1988; Puce et al., 1995; M. Phillips, A. David, 2000). Так, при предъявлении с помощью тахистоскопа зрительной информации в разные полуполя зрения установлено, что левое полуполе отличается превосходством над правым при узнавании лиц (R. Hilliard, 1978). Более того, время реакции при узнавании лиц в левом полуполе зрения было короче, чем в правом (J. Cutting, 1990). Важно, что относительная частота ошибочной идентификации лиц выше при

изолированном поражении правого полушария по сравнению с левым, и имеются указания на дисфункцию правого полушария при синдроме Капгра (M. Nayman, R. Abrams, 1977; R. Nillson, C. Perris, 1971). Это априорно имеет значение при объяснении механизмов возникновения бредовых синдромов ложного узнавания безотносительно диагностических категорий, при которых они возникают, а также прозопагнозии (В.В. Калинин, 2001).

Под прозопагнозией понимают неспособность больных распознавать прежде знакомые им лица (J. Bodamer, 1947). Данное расстройство возникает после органического поражения затылочно-височной области чаще справа (J. Meadows, 1974; В.В. Калинин, 2001).

Психические расстройства, возникающие при поражении правого полушария, включают довольно широкий круг психопатологических проявлений. Они простираются от простых аффективных феноменов до явлений дереализации и деперсонализации, онейроидного синдрома и переживаний экмнезии (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1976), а также кататонических синдромов и бредовых переживаний постороннего контроля (S. Spence et al., 1997; M. Phillips, A. David, 2000).

Аффективная симптоматика, возникающая при избирательном поражении правой гемисферы, включает такие явления, как тоска, страх и ужас, т.е. аффекты исключительно отрицательной модальности (В.Я. Смирнов, 1975, Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977). С другой стороны, как подчеркивают Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977), для правополушарных аффективных феноменов характерно большое участие и деперсонализационно-дереализационной симптоматики, что позволяет говорить о сложных аффективно-дереализационных синдромах.

Галлюцинаторные феномены, возникающие при избирательном поражении правого полушария, преимущественно включают обонятельные, слуховые (невербальные), вкусовые, зрительные и тактильные галлюцинации. По данным В.Я. Смирнова (1975) и Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1976) наиболее часто при эпилепсии и опухолях правого полушария наблюдаются обонятельные и слуховые галлюцинации. Среди последних преобладают акоазмы, т.е. бессодержательные отдельные звуки в виде шелеста, звона, шума, либо даже музыки (М.И. Рыбальский, 1992). В исследовании Berrios (1990) подчеркивается, что музыкальные галлюцинации в большинстве случаев возникают у лиц женского пола (80%) в пожилом возрасте и после развития тугоухости. Указывается, что данные психопатологические феномены появляются преимущественно после правостороннего поражения головного мозга. Так, из 14 случаев музыкальных галлюцинаций, при которых были четкие указания на сторону поражения, в 11 случаях (79%) имелось правостороннее поражение мозга. При исследовании данного контингента больных с помощью методики

позитронно-эмиссионной томографии удалось установить положительную корреляцию между интенсивностью музыкальных галлюцинаций и возрастанием кровотока через правую височную долю мозга (T. Griffiths et al., 1997; M. Phillips, A. David, 2000). Это лишний раз подчеркивает значение активации правой височной доли в генезе музыкальных галлюцинаций.

Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977) указывают, что для правополушарных слуховых музыкальных обманов характерна особая ритмичность звучания, т.е. чередование звуковых отдельных элементов через примерно правильные интервалы времени, монотонность такого чередования.

Вербальные галлюцинации при правополушарной патологии, как правило, не встречаются.

Состояния дереализации и деперсонализации занимают, пожалуй, одно из центральных мест во всем многообразии психопатологических феноменов, возникающих при избирательном поражении правого полушария. Встречаются эти феномены как изолированно, так и входят в структуру более сложных психопатологических феноменов как в клинике экзогенно-органических, так и эндогенных психозов. В этом контексте следует указать на явления *deja vu* и *jamais vu*, которые, по существу, являются пароксизмальными феноменами дереализации, а также на явления редупликационной парамнезии (A. Pick, 1928). Следует подчеркнуть, что явлениям деперсонализации-дереализации, или транзитивизму, многие авторы придавали едва ли не основное значение в механизме развития бредовых синдромов ложного узнавания (БСЛУ) (В.В. Калинин, 2001). Данная симптоматика для объяснения происхождения БСЛУ привлекалась практически сразу с момента первых описаний последних с начала двадцатого века. Так, Halberstadt (1923) в этом контексте говорил о транзитивизме; P. Courbon, J. Tusque (1932) и Coleman (1933) о потере сенестезии (сенестезия – это чувство жизнедеятельности организма). Аналогично этому, J. Capgras, J. Reboul-Lachaux (1923) для обозначения подобных состояний применяли термин “*sentiment d’etrangete*” (чувство странности), а Jaspers- “*Wahnstimmung*” (бредовое настроение) (1965).

В свете того, что правое полушарие играет едва ли не основную роль в идентификации лиц, о чем говорилось выше, можно заключить, что его преимущественное поражение также имеет значение для возникновения бредовых синдромов ложного узнавания, хотя переоценивать возможность этой парадигмы не следует. Так, имеются свидетельства того, что наибольшие трудности в узнавании лиц возникают при одновременном поражении правого полушария и дефекте зрительного поля (K. Neilman, E. Valenstein, 1979). Более того, упомянутые выше исследования по идентификации лиц в эксперименте скорее моделируют состояния

прозопагнозии, чем БСЛУ. При последних, в частности, при синдроме Капгра, больные признают факт сходства внешности у объекта их переживаний и реальных знакомых. Более того, между прозопагнозией и синдромом Капгра существуют как бы диаметрально противоположные отношения, что позволяет провести дифференциальную диагностику между этими состояниями. Тем не менее, факт участия правого полушария в генезе деперсонализационно-дереализационных состояний сейчас ни у кого не вызывает сомнений.

Состояния экмнезии, или иллюзии чувства двойного существования (М.И.Рыбальский, 1992) другими авторами, в частности Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1977) описывались под названием “вспышек пережитого в прошлом”. Фактически речь идет об интересных переживаниях, связанных со своим существованием, которое в представлении больного сдвинуто на несколько лет назад в прошлое. Развитие подобных состояний также связывается с раздражением височно-теменных отделов мозга справа.

В феноменологическом отношении к данным переживания примыкают состояния с “двухколейностью переживаний”, как их называют Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977). При этих состояниях больные как бы одновременно находятся в двух различных измерениях (мирах). Один из них – это реальный мир, другой – нереальный мир, в котором сохранились события прошлого, имевшие место ранее в жизни больного. Данные феномены, описанные авторами на материале больных с височной эпилепсией, позволяют поставить более глобальный вопрос о двойной ориентировке, которая наблюдается не только при пароксизмах височной эпилепсии, но и при острых состояниях в рамках приступообразной шизофрении. Понятно, что в структуру столь сложных синдромов входит более простая в структурном отношении симптоматика дереализации, рассмотренная выше.

Наконец, необходимо остановиться и на онейроидном, онирическом и делириозном синдромах, которые правомерно также связать с преимущественным поражением правого полушария, хотя эта точка зрения разделяется далеко не всеми исследователями. Так, Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977) однозначно связывают развитие онейроидного синдрома с преимущественным поражением правого полушария головного мозга. При этом они приводят красочное описание острейшего психоза, возникшего у одного больного в постоперационном периоде. Перед этим у больного была проведена операция по поводу удаления кистозной опухоли гипофиза. Структура психоза характеризовалась при этом фантастически-образным и грезоподобным бредом гибели окружающего мира, что в немецкой психиатрической литературе получило название *Unterwelterlebnis*. Вместе с тем, психоз, описание которого приводят авторы, характеризовался не столько зачарованностью и отрешенностью, сколько выраженным

психомоторным возбуждением, что несколько противоречит картине классического онейроида. В этом плане можно думать о делириозных включениях. Более того, из приведенного описания не совсем ясно, отмечалось ли у больного нарушение аутоидентификации, что является одной из основных характеристик онейроида (А.В. Снежневский, 1970). Тем не менее, другие яркие психотические явления в виде образных бредовых переживаний катастрофы вселенского масштаба, граничащие с апокалиптическими переживаниями, заставляют все же остановиться на квалификации данного психоза как онейроидного. Здесь подтверждается приведенный выше тезис о том, что чрезмерная активация правого полушария приводит к “размыванию” границ психического “Я” и появлению фантастического грезоподобного бреда, что фактически является “коперниковским” поворотом в представлении Conrad (1967).

Кататоническая симптоматика также возникает при преимущественном повышении активности правого полушария. В пользу этого говорит тот факт, что она часто сочетается с онейроидными переживаниями. Последние, как указывалось выше, являются типично правополушарными феноменами. Следует иметь также в виду, что вся кататоническая симптоматика сопровождается явлениями выпадения речевой коммуникации. С учетом того, что за функцию речи отвечает левое полушарие, кататоническая симптоматика может возникать при снижении активности доминантной левой гемисферы и при преобладании тонуса правого полушария.

Психические расстройства, возникающие при преимущественном поражении левого полушария.

Левому полушарию принадлежит основная роль в аналитической и вербальной деятельности. Полагают, что так называемый феномен “западного мышления”, под которым понимается противопоставление индивидуальности обществу, и выделению своего “Я” из окружающего мира, также связан с преимущественной деятельностью левого полушария (А. Harrington, G. Oepen, 1989). С нашей точки зрения, этому соответствует “птоломеевский поворот”, о котором говорилось выше. Из этого вытекают специфические проявления левополушарной патологии, суть которых сводится к участию в структуре психопатологических переживаний вербальных феноменов, а также бредовой симптоматики. Однако следует иметь в виду и возможность развития аффективной симптоматики при патологии левого полушария.

Из аффективных расстройств, возникающих при избирательном поражении левой гемисферы, прежде всего, следует назвать тревогу. Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977) подчеркивают, что тревожный аффект при этом, как правило, сочетается с расстройствами речи, мышления, памяти.

Маниакальный аффект, на наш взгляд, также следует рассматривать как преимущественно левополушарный, хотя единого мнения на это нет. В пользу этого говорит, во-первых, частое сочетание маниакальной и бредовой симптоматики (идей величия, особых способностей, происхождения), и, во-вторых, близость особенностей мышления больных при маниакальных и паранойяльных синдромах в виде гипермнезии.

В какой-то мере левополушарную природу маниакального аффекта подтверждают данные Robinson et al. (1988), согласно которым маниакальные состояния чаще возникают после правополушарного повреждения головного мозга, а депрессивные – напротив, после повреждения левого полушария в результате инсульта или травматического воздействия. При этом возникновение маниакального аффекта, очевидно, следует рассматривать как результат гиперфункции левого полушария, возникшей вследствие снижения активности правого полушария (явления выпадения справа). Противоположная система отношений соответственно характерна для депрессивного аффекта.

С другой стороны, Etevenon (1983), исходя из модели, предложенной Voger, полагает, что маниакальный аффект возникает в результате сложного межполушарного взаимодействия, при котором существует возбуждение лобных отделов справа и слева при одновременном возбуждении задних теменных отделов справа.

Переходя к вербальным и речевым нарушениям, связанным с поражением левого полушария, следует указать на феномены, которые, по существу, свидетельствуют о вовлечении в патологический процесс второй сигнальной системы. В этих случаях следует ожидать разнообразные речевые феномены в виде “насильственных мыслей”, идеаторных автоматизмов, явлений “вкладываемых” и “звучащих” мыслей. Все названные симптомы составляют синдром психического автоматизма или симптомы шизофрении 1-го ранга по К. Schneider (1939). Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина (1977) называют эти феномены расстройствами вербального мышления.

В таблице 1 приведены так называемые симптомы шизофрении 1-го ранга по К. Schneider (1939, 1992).

Таблица 1. Симптомы шизофрении 1-го ранга

Звучащие мысли
Голоса, убеждающие больного (императивные галлюцинации)
Голоса, комментирующие поступки больного
Соматическая пассивность
Вкладываемые мысли
Узнаваемые мысли

“Сделанный” аффект
“Сделанная” воля
“Сделанные” поступки
Бредовое восприятие

Данные признаки в настоящее время рассматриваются как основные в диагностике шизофрении по критериям МКБ-10 и DSM-IV. Общее, что характеризует и объединяет большую часть симптомов 1-го ранга, заключается в признаке отчуждения и одновременно нарушении границ психического “Я” (А. Sims, 1991). Это очевидно не только при рассмотрении явлений синдрома психического автоматизма, но и такого признака, как бредовое восприятие, который, строго говоря, к явлениям психического автоматизма не принадлежит. При этом реальному, действительному восприятию придается аномальное значение преимущественно в форме связи с собственной личностью больного, что снова равносильно стиранию границ психического “Я”, как указывают Schneider (1992) и Sims (1991).

К настоящему времени выполнено большое количество исследований на больных височной эпилепсией с шизоформными картинами, в которых изучалась взаимосвязь между стороной поражения и наличием симптомов шизофрении 1-го ранга по К. Schneider (1939, 1992). Ниже приведена таблица №2, показывающая частоту левостороннего и правостороннего поражения височной доли головного мозга у больных эпилепсией с шизоформной картиной психозов. Эта таблица была составлена Trimble (1990) по результатам 10 исследований.

Таблица №2. Сторона поражения височных долей у больных эпилепсией с шизоформными психозами.

Авторы, год исследования	Количество больных	Левостороннее поражение	Правостороннее поражение	Билатеральное поражение
Slater, Beard, 1963	48	16 (33%)	12 (25%)	20 (42%)
Flor-Henry, 1969	21	9 (43%)	2 (9%)	10 (48%)
Gregoriadis et al., 1969	43	43 (100%)	0	0
Taylor, 1975	13	9 (69%)	4 (31%)	0
Hara et al., 1980	10	6 (60%)	4 (40%)	0
Sherwin,	6	5 (83%)	1 (17%)	0

1981				
Sherwin, 1982	7	5 (71%)	2 (29%)	0
Toone et al., 1982	12	4 (33%)	0	8 (67%)
Ounsted & Lindsay, 1981	9	7 (78%)	0	2 (22%)
Popez & Trimble, 1980	11	8 (73%)	2 (18%)	1 (9%)
Всего	180	112 (62%)	27 (15%)	41 (23%)

Как следует из таблицы, при шизоформных картинах у больных височной эпилепсией имеется фокус эпилептической активности чаще в левой височной доле. Trimble (1990) подчеркивает, что у всех больных эпилепсией с шизофреноподобной картиной психотических переживаний (симптоматика галлюцинаторно-параноидного регистра) речь идет об эпилепсии височного происхождения. Однако было бы неверным считать, что все психозы, возникающие при височной эпилепсии, имеют шизоформную картину, поскольку у 33% больных с височной эпилепсией возникают психозы другой структуры (аффективной).

Дальнейшее развитие найденные закономерности получили в исследовании Conlon et al. (1990). В этой работе было установлено, что больные эпилепсией с психозом, в структуре которого преобладают вербальные галлюцинации, отличаются от больных с психозом, но без галлюцинаций по структурно-функциональным особенностям в левой височной доле. Иными словами, эпилептическая активность, берущая начало из левой височной области, приводит к психозу с преобладанием вербальной псевдогаллюцинаторной симптоматики, что придает психозу выраженное сходство с галлюцинаторным вариантом параноидной формы шизофрении. Полагают, что шизофреноподобные психозы другой структуры (без слуховых галлюцинаций) также могут встречаться при эпилепсии, но они не связаны с височными долями (M. Trimble, 1990).

Характер “рукости” больных эпилепсией также имеет значение для картины психоза, поскольку по доминантной руке можно судить о функциональном преобладании контралатерального полушария, что, в свою очередь, и будет предопределять появление той или иной психопатологической симптоматики. Так, в работе F. Oyebode, K. Davison (1990) проводилось сравнение по рукости больных эпилепсией с шизоформными картинами с больными шизофренией и больными эпилепсией без психозов. Больные эпилепсией мужчины с шизоформными психозами при этом характеризовались абсолютной праворукостью в 100%,

тогда как среди мужчин, больных функциональной шизофренией праворуких было 61,5%, а амбидекстры и леворукие составляли 38,5% ($\chi^2= 4,646$, $p= 0,031$). Интересно, что для группы женщин подобные закономерности не были установлены, и праворукость среди них встречалась у 70,6%, тогда как леворукость и амбидекстрия – в 29,4% ($\chi^2=0,245$, н.з.). С другой стороны, при сравнении больных эпилепсией с шизоформными картинами с больными эпилепсией без психозов также была выявлена связь между праворукостью и психозом для мужчин, а не между праворукостью и эпилепсией вообще ($P < 0,05$). Для женщин подобной закономерности снова обнаружено не было. Из сказанного вытекает вывод, что у больных эпилепсией мужчин с шизоформными психозами должна быть истинная праворукость, что говорит о гиперфункциональном состоянии левого полушария. Иначе говоря, у больных эпилепсией имеется сцепленность с мужским полом фактора шизоформного психоза и праворукости. Продолжая линию рассуждений дальше, можно прийти к выводу, что необходимым условием для возникновения шизоформных психозов с галлюцинаторно-параноидными синдромами является наличие нормальной или чрезмерной латерализации полушарий мозга по функции речи. Поскольку мужские индивиды характеризуются в целом большей латерализацией по функции речи (центр речи локализуется в левом полушарии чаще у мужчин), то становится понятным тропизм психозов с галлюцинаторно-параноидной картиной к больным шизофренией мужчинам (В.В.Калинин, 2001). С другой стороны, аномальная асимметрия головного мозга в виде амбидекстрии и левшества будет защищать индивидов от появления галлюцинаторно-параноидных картин психозов, как полагают F. Oyeboode, K. Davison (1990), хотя это нуждается в подтверждении в специальных исследованиях.

Здесь же приведем ссылки на исследования Liddle et (1992) и Ebmeier et al. (1993), в которых проводилось изучение уровня метаболизма и кровотока в различных регионах правого и левого полушария у больных шизофренией. Авторы изначально у всех больных выделили три типа синдромов:

1. Синдром психомоторной недостаточности (уплощенный аффект, слабые речевые коммуникации, отсутствие спонтанных движений).
2. Синдром психической дезорганизации (неадекватный аффект, нарушения мышления, неадекватное содержание речевой продукции).
3. Синдром нарушения реальности (бред и галлюцинации).

Оказалось, что синдром психомоторной недостаточности был связан с левосторонним снижением функциональной активности фронтальных отделов. С другой стороны, синдром психической дезорганизации – напротив, со снижением кровотока в правых отделах фронтальной области коры мозга и возрастанием перфузии крови в правой передней цингулярной

извилине. Наконец, синдром нарушенной реальности был связан с чрезмерной активностью левой средней височной долей и снижением активности в левой боковой височной доле.

Из полученных результатов следует, что характерные для шизофренического процесса негативные проявления связаны с недостаточной активностью фронтальных отделов мозга. При этом за неадекватность аффекта и малую продуктивность речи отвечает снижение функции правого полушария, тогда как за аффективное уплощение и снижение психической активности вообще – недостаточная активность левого полушария. Напротив, в основе продуктивной психопатологической симптоматики (бред и галлюцинации) лежит повышение активности височных отделов мозга слева.

Завершая анализ вербальных и идеаторных феноменов в связи со стороной поражения при психозах, следует указать на явное противоречие, которое становится очевидным при сопоставлении основных функций левого полушария (аналитическая, вербальная деятельность и выделение своего “Я” из окружающего мира согласно модели Wogen) и появления симптомов 1-го ранга. В самом деле, если осознание своего “Ego” связывается с гиперфункциональным состоянием левого полушария, то чем можно объяснить симптоматику отчуждения и утрату границ “Ego” при психопатологических феноменах, составляющих ядро синдрома психического автоматизма Кандинского-Клерамбо? Как следует из приведенных выше данных, происхождение этих признаков также связывается с гиперфункцией левой гемисферы, особенно височной доли. В этом и состоит противоречие. В рамках научной спекуляции можно предположить, что в пределах левого полушария разные отделы оказывают неравнозначное участие при психическом здоровье и патологических процессах. Вполне возможно, что для осознания своего “Я” в состоянии “психической нормы” не требуется повышенной активности левой височной доли, тогда как повышение ее функции будет уже свидетельством возникновения психопатологической симптоматики в виде симптомов 1-го ранга. Можно предположить, у психически здоровых индивидов за осознание их индивидуальности отвечают левые лобные отделы, как более поздние в эволюционном отношении. В результате психической патологии, когда происходит снижение активности фронтальных отделов мозга, особенно слева, их функцию на себя берут более старые в филогенетическом отношении височные отделы. Это и приводит при их высокой активности к явлениям “утраты” границ психического “Я” при выпадении функции лобных отделов.

В данном контексте появление продуктивной психотической симптоматики у больных шизофренией (симптомов 1-го ранга) можно рассматривать как возврат к атавистическим формам психической

деятельности. Данное предположение носит характер научной спекуляции. Тем не менее, приведенные выше данные Liddle et al. (1992) и Ebmeier et al. (1993) в определенной мере подтверждают наши предположения и позволяют объяснить указанное противоречие.

Наши собственные данные по тесту дихотического прослушивания, полученные на материале больных шизофренией, также подтверждают факт сцепленности с мужским полом диагноза параноидной формы шизофрении и латерализации левого полушария по функции речи. В отношении женщин такой закономерности установлено не было (В.В. Калинин, 2001). Это, в конечном счете, также указывает на то, что галлюцинаторно-параноидная симптоматика возникает в результате деятельности левого полушария и является более поздней в эволюционном отношении, согласно закону В.А. Геодакяна (1993).

Согласно данным Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1977) к левополушарным феноменам следует отнести также расстройства вербальной памяти, абсансы и психомоторные припадки.

Психические феномены, возникающие у лиц с “аномальной” латерализацией.

Под аномальной латерализацией здесь понимают левшество и амбидекстрию, которые, согласно замечанию Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1977), представляют естественную природную модель искажения обычного варианта асимметрии головного мозга. Примененный в данной статье термин “аномальный” не следует трактовать как синоним термина патологический или противоестественный. Данный термин используется исключительно с целью противопоставления этого относительно редкого феномена латерализации более развитому и частому типу мозговой асимметрии – праворукости.

Психопатологические феномены, встречающиеся при поражении мозга у амбидекстров и левшей, имеют ряд принципиальных отличий от феноменов, возникающих при поражении правого или левого полушария у правшей (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977). К ним относят, во-первых, то, что собственно сторонность поражения головного мозга у амбидекстров и левшей принципиального значения для возникновения чувственно-образной или вербальной симптоматики не имеет. Это связывается с тем, что у данной категории лиц обычная специализация полушарий головного мозга либо отсутствует, либо выражена крайне слабо. Это приводит к появлению однотипной симптоматики, как при поражении правого, так и при поражении левого полушария. В целом, многообразные, яркие чувственные обманы преобладают над расстройствами речи (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977). Во-вторых, сам тип психопатологической симптоматики,

возникающей при поражении мозга у левшей, отличается сложным характером. При этом могут встречаться полиморфные психотические галлюцинаторные феномены сразу нескольких модальностей, что позволяет говорить о сложных галлюцинаторных синдромах. В таких случаях наряду со слуховыми обманами присутствуют термические галлюцинации (чувство тепла), тактильные (гаптические), зрительные и обонятельные. В третьих, могут возникать психопатологические феномены, которые никогда не встречаются при поражении полушарий мозга у правшей. К ним, в частности, относят феномены “предвосхищения” (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977; Л.Н. Чебышева, 1976) и сложные слабоструктурированные психопатологические феномены, занимающие промежуточное положение между зрительными псевдогаллюцинаторными переживаниями, идеаторными представлениями и чисто сенсорными расстройствами. Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, (1977) в этом контексте приводят описание переживаний больной эпилепсией с леворукостью, у которой наблюдалось чувство присутствия постороннего “сверхсущества” рядом с ней. Данное описание напоминает довольно редкий психопатологический феномен, который в немецкоязычной литературе получил название “Anwesenheit” (К. Jaspers, 1913, 1923; С. Thomson, 1968). Возникновение данного феномена, согласно нашим данным, у больных шизофренией в продромальном периоде психоза можно предположительно объяснить с помощью участия правого полушария. Отличительной его особенностью у больных шизофренией – является его кратковременность и спаянность с гаптическими галлюцинациями и зрительными галлюциноидами, под которыми следует понимать контуры, тени, силуэты неясных очертаний, воспринимаемые боковыми полями зрения. Мы рассматриваем данный феномен как атавистический психопатологический признак, что отчасти и объясняет его кратковременность в структуре переживаний у больных шизофренией. Возможно, что бредовые переживания постороннего контроля, происхождение которых связывается с активностью теменной и цингулярной коры головного мозга (S. Spence et al., 1997), в своем генезе также связаны с переживанием Anwesenheit, на смену которому при шизофрении приходит симптоматика 1-го ранга. Это, однако нуждается в специальном исследовании.

В описании Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной (1977) эта симптоматика у больной эпилепсией носила более устойчивый и продолжительный характер, что отличает их случай от наших наблюдений.

Здесь же следует подчеркнуть, что собственные и пока немногочисленные наблюдения над 2 больными с височной эпилепсией и правосторонней локализацией фокуса эпилептической активности также подтверждают правостороннее происхождение симптоматики Anwesenheit. Очевидно, что указанные противоречия в отношении локуса возникновения данного феномена (правое полушарие у правшей или безразлично, какое

полушарие у левшей) не имеет решающего значения, если принять во внимание раритетность и архаичность этого феномена. Возникновение архаичных психопатологических феноменов, в частности, явлений воплощенного присутствия (Anwesenheit) следует понимать как активацию более древних структур мозга. Понятно, что правое полушарие правшей и в целом мозг левшей имеет более древнюю структурно-функциональную организацию, чем левое полушарие правшей.

В этом же разделе укажем, что аномальная мозговая латерализация головного мозга, в частности, по функции речи и зрения коррелируют и с другим сложным психопатологическим феноменом – алекситимией. Под этим названием понимают особую личностную структуру, которая предрасполагает к возникновению, как классических психосоматических заболеваний, так и разнообразных соматоформных и так называемых соматизированных, тревожных и сенесто-ипохондрических расстройств (В.В. Калинин, 1995). Иными словами, алекситимическая предрасположенность может возникать при недостаточной зрелости и дифференциации по функциям полушарий головного мозга, т.е. у амбидекстров и левшей. В этом, на наш взгляд, и лежит одно из объяснений так называемой психосоматической проблемы, которая подразумевает определенный антагонизм между психическими и соматическими феноменами (концепция соматопсихического равновесия). Не останавливаясь подробно на этой проблеме, отметим лишь, что она сводилась, во-первых, к вопросу об избирательности поражения психически больных лиц ограниченным кругом соматической патологии и, во-вторых, к невозможности рационального объяснения возникновения соматоформной симптоматики у ограниченного числа психически больных. Иначе говоря, соматоформная, сенестопатическая, сенестоалгическая и ипохондрическая симптоматика возникают далеко не у каждого психически больного. Более того, паранойяльные, галлюцинаторные, параноидные и галлюцинаторно-параноидные синдромы, как правило, исключают одновременное появление соматоформной симптоматики. Концепция межполушарной асимметрии и нейропсихиатрический подход к оценке психопатологической симптоматики дают на это, в целом, удовлетворительный ответ. Действительно, если широкую группу галлюцинаторно-параноидных синдромов рассматривать как результат патологии левого доминантного полушария, а широкую группу соматоформных расстройств, как следствие недостаточной дифференциации и специализации полушарий головного мозга, то понятно, почему эти психопатологические явления у одного больного встречаются крайне редко.

Завершая рассмотрение этой сложной проблемы, необходимо подчеркнуть, что нейропсихиатрический подход должен найти со временем адекватное применение в клинической психиатрии и использоваться в рамках метода общей психопатологии. Данный нейропсихиатрический подход не просто формально объединяет неврологию с психиатрией, но позволяет

объяснить возникновение всего многообразия психопатологических феноменов не только с учетом топике поражения мозга, но и в эволюционном аспекте. Совершенно очевидно, что необходимо продолжать исследования в этом актуальном направлении, поскольку они помогут уточнить патогенез и патокинез психических заболеваний.

Библиография.

1. Геодакян В.А. Асинхронная асимметрия (половая и латеральная дифференциация-следствие асинхронной эволюции)-ЖВНД- 1993-Т.43,№3- С.543-561.
2. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга / М., 1977 – 359 с.
3. Калинин В.В. Алекситимия, мозговая латерализация и эффективность терапии ксанаксом у больных паническим расстройством // Социальная и клиническая психиатрия – 1995-Т.5, №4 - С.
4. Калинин В.В. Бредовые синдромы ложного узнавания. Спорные вопросы классификации, феноменологии, прогноза и терапии // Психиатрия и психофармакотерапия – 2001- №6 – С.192 – 198.
5. Калинин В.В. Половой диморфизм и мозговая латерализация у больных шизофренией и паническим расстройством в сравнительном аспекте // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии / М., 2001 – С.88 – 92.
6. Рыбальский М.И. Галлюцинаторные феномены и компьютерная диагностика.- М.,1992.-240с.
7. Рыбальский М.И. Бред. Систематика, семиотика, нозологическая принадлежность бредовых, навязчивых, сверхценных идей. - М.,1993.- 367с.
8. Смирнов В.Я. Пароксизмальная психопатологическая симптоматика при очаговом (опухолевом) поражении правой и левой височных долей –Дис. ... канд мед. наук – 1976.
9. Снежневский А.В. Общая психопатология // Валдай, 1970 – 190 с.
10. Шмарьян А.С. Мозговая патология и психиатрия. Т.1 – М., -1949 – 352 с.
11. Albert M. A simple test of visual neglect // Neurology – 1973 – Vol.23 – P.658 – 664.
12. Berrios G. Musical hallucination: a historical and clinical study // British J. Psychiatry – 1990 – Vol.156 – P.188 – 194.

13. Bogen J. The other side of the brain II: An oppositional mind // Bull. Los Angeles Neurol. Soc.- 1969 – Vol.32 – P.135 – 162.
14. Bodamer J. Die Prosop-Agnosie // Archiv fur psychiatrie und nervenkrankheiten-1947-Bd.179.-S.6-54.
15. Broca P. Remarques sur le siege de faculte du langage articule, suivies d'une observation d'aphemie (perte de la parole) // Bull. Soc. Anatomique – 1861 –Vol.36 – P.330 0 357.
16. Capgras J., Reboul-Lachaux J. L'illusion des 'sosies' dans un delire systematise chronique. // Bull Soc Clin Med Ment – 1923- Vol.2- P.6-16.
17. Coleman S. Misidentification and non-recognition. //J. Ment Sci- 1933- Vol.79- P.513-521.
18. Conlon P., Trimble M., Rogers D. A study of epileptic psychosis using magnetic resonance imaging // British J. Psychiatry – 1990 – Vol.156 – P. 231 – 235.
19. Conrad K. Die beginnende schizophrenie (versuch einer gestaltanalyse des whans) –Thime, Stuttgart, 1957. –198 S.
20. Conrad K. Симптоматические психозы // Клиническая психиатрия / Под ред. Г.Груле и др.- М., 1967 – С. 249 – 287.
21. Courbon P., Tusques J. Illusion d'intermetamorphose et de charme. //Ann Med Psychol.-1932- Vol.90- P.401-405.
22. Cutting J. The right hemisphere and psychiatric disorders // Oxford university Press, N.Y.- 1990 – 300 P.
23. Dax M. Lesions de la moitie gauche de l'encephale coincident avec l'oubli des signes de la pensee.- 1836.
24. Gainotti G., Messerli P., Tissot R. Qualitative analysis of unilateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral lesion // J. Neurol., Neurosurg. Psychiatry – 1972 – Vol.35 –P.545- 550.
25. Griffiths T., Jackson M., Spillane J. et al. A neural substrate for musical hallucinosis // Neurocase- 1997 – Vol.3- P.167 – 172.
26. Halberstadt G. Syndrome d'illusion des sosies. // J.Psychol. Norm. Pathol. -1923- Vol.20- P.728-733.
27. Harrington A. Nineteenth century ideas on hemisphere differences and “ Duality of mind”// Behavioral and brain sciences – 1985 –Cambridge University Press – 41 P.
28. Harrington A., Oepen G. “Whole brain” politics and brain laterality research // Eur. Arch. Psychiatr. Neurol. Sci. – 1989 – Vol.239, №3 – P.141 – 143.
29. Hayman M., Abrams R. Capgras syndrome and cerebral dysfunction. // British J.Psychiatry- 1977- Vol.130- P.68-71.
30. Heilman K., Valenstein E. Clinical neuropsychology – Oxford University Press, Oxford-1979 – 280 P.
31. Heilman K., Bowers D., Valenstein E. et al. The right hemisphere: neuropsychological functions // J/Neurosurg.- 1986 – Vol.64,№5 – P.693 – 704.

32. Hilliard R. Hemispheric laterality effects on a facial recognition task in normal subjects. // *Cortex*- 1978- Vol.9- P.246-258.
33. Ebmeier K., Blackwood D., Murray C., et al. Single photon emission tomography with ^{99m}Te-exametazine in unmedicated schizophrenic patients // *Biological psychiatry* – 1993 – Vol.33 – P.487 –495.
34. Ellis H. and Young A. Accounting for delusional misidentification. // *British J. Psychiatry* – 1990- Vol.157 – P. 239-248.
35. Etcoff N. Selective attention to facial identity and facial emotion // *Neuropsychologia* – 1984- Vol.22 – P.281 – 295.
36. Etevenon P. A model of intra and inter-hemispheric relationships // *Laterality and psychopathology / J.Gruzelier & P. Flor-Henry (Eds.)* –1983 – P.291 –300.
37. Jaspers K. Über leibhaftige Bewusstheiten (Bewusstheitsaunschnungen) ein Psychopathologisches elementar symptom // *Zeitschrift für Pathopsychologie* – 1913- Bd.2- S.157 – 161.
38. Jaspers K. *Allgemeine psychopathologie /3 Aufl.- Berlin, 1923 – 420 S*
39. Liddle P., Friston K., Frith C. et al. Patterns of cerebral blood flow in schizophrenia // *British J. Psychiartry* – 1992 – Vol.160 – P. 179 – 186.
40. Mattingley J. Right hemisphere contribution to attention and intention // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry* – 1999 – Vol.67 – P.5.
41. Mc Fie J., Piercy M., Zangwill O. Visual-spatial agnosia associated with lesion of the right cerebral hemisphere // *Brain* 1950- Vol.73 – P.167 – 190.
42. Meadows J. The anatomical basis of prosopagnosia.// *J.Neurol. Neurosurg. Psychiatry*- 1974- Vol.37- P.489-501.
43. Nilsson R., Perris C. The Capgras syndrome. // *Acta psychiatrica scandinavica*- 1991-Vol.221, suppl.-P.53-58.
44. Oyebode F., Davison K. Handedness and epileptic schizophrenia // *British J. Psychiatry* – 1990 -Vol. 156 – P.228 – 230.
45. Perez M., Trimble M. Epileptic psychosis diagnostic comparison with process schizophrenia // *British J. Psychiatry*- 1980 – Vol.137 – P.245 – 249.
46. Perez M., Trimble M., Reider I. et al. Epileptic psychosis, a further evaluation of PSE profiles // *British J. Psychiatry* – 1984 – Vol. 146 – P. 155 – 163.
47. Philips M., David A. Cognitive impairments as causes of positive symptoms in schizophrenia // *Cognition in schizophrenia. Impairment, importance and treatment strategies / Sharma T. and Harvey Ph. (Eds.)* – Oxford University Press – 2000 – P.210 –28.
48. Pick A. *Clinical studies III. On reduplicative paramnesia.* // *Brain*-1903- Vol.26- P.260-267.

49. Robinson R., Boston J., Starkstein S. et al. Comparison of mania and depression after brain injury: causal factors // American J. Psychiatry – 1988- Vol.145, №2- P.172- 178.
50. Schneider K. Psychischer Befund und Psychiatrische Diagnose – Georg Thime Verlag– Leipzig – 1939 – 27 S.
51. Schneider K. Klinische psychopathologie / 14 Aufl.- 1992- Georg Thime Verlag – Stuttgart- New York - 236 S.
52. Sims A. An overview of the psychopathology of perception: first rank symptoms as a localizing sign in schizophrenia // Psychopathology – 1991 – Vol.24,№6 – P.369 – 375.
53. Spence S., Brooks D., Hirsch S. et al. A PET study of voluntary movement in schizophrenic patients experiencing passivity phenomena (delusions of alien control) // Brain- 1997 – Vol.120- P.1997 – 1211.
54. Thomson C. Anwesenheit: Psychopathology and clinical associations // British J. Psychiatry – 1982 – Vol. 141 - P.628 – 630
55. Trimble M. First-rank symptoms of Schneider. A new perspective// British J. Psychiatry – 1990 – Vol.156 – P.195 – 200.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛЕВЫХ ПОДКОРКОВО-ЛОБНЫХ, ЛЕВЫХ ПОДКОРКОВО-ВИСОЧНЫХ И ПОДКОРКОВЫХ ЗОН ГОЛОВНОГО МОЗГА КАК МНОГОМЕРНЫЕ НЕЙРОПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РИСКА ШИЗОФРЕНИИ

В.А. Орлова, Н.П. Щербакова, Н.К. Корсакова, Т.Д. Савина, И.Л. Ермаков, С.А. Судаков

Научный центр психического здоровья РАМН

Проведенный анализ выявил как у больных шизофренией, так и у их родственников (родителей, сибсов), в отличие от испытуемых контрольной группы, широкий спектр расстройств высших психических функций, выраженность которых варьировала от стертых до отчетливых. Функциональная неполноценность головного мозга имела сложный комплексный характер и касалась всех изученных регионов. Однако наиболее информативными для различения групп испытуемых оказались взаимосвязанные интегративные характеристики состояния левых подкорково-лобных, левых подкорково-височных и подкорковых зон.

Ошибки при дифференциации лиц из группы больных и группы контрольных (группа низкого риска по шизофрении (ГНР)), ГНР и группы сибсов (группа высокого риска по шизофрении) варьировали от 7 до 19 %.

Выделенные многомерные нейропсихологические индикаторы могут быть использованы для дальнейшего изучения в качестве комплексных показателей генетического риска шизофрении в целях медико-генетического консультирования.

К настоящему времени накоплены данные об отчетливых аномалиях функций мозга у больных шизофренией, выявляемых нейропсихологическими методами (С.В. Ткаченко, А.В. Бочаров, 1991; D. Koren et al., 1998; J. Goldstein et al., 1998; V. Rund, 2000). Были установлены некоторые взаимосвязи нейропсихологических характеристик с тяжестью и клиническими особенностями дефицитарных проявлений шизофрении (С.В. Ткаченко, А.В. Бочаров, 1991; J. Sweeney et al., 1992; A. Hoff et al., 1992; и др.). В отдельных сообщениях сходные аномалии высших психических функций были обнаружены и у здоровых родственников больных. В частности, были установлены нарушения памяти, внимания, интеллектуально-мыслительной деятельности, изменения формально-

динамических показателей психической активности и мотивационных особенностей личности (Ю.Ф. Поляков и др., 1993; T. Savina et al., 1997; В.А. Орлова и др., 1998; T. Savina et al., 1998, 1999). Снижение у родственников больных шизофренией контроля за деятельностью и ее произвольной регуляции, наряду со снижением «эпизодической памяти» и слухового внимания отнесены в зарубежных исследованиях к числу наиболее значимых проявлений «нейропсихологического дефицита» (T. Cannon et al., 1994; R. Keefe et al., 1994; W. Kremen et al., 1997), носящего устойчивый характер (S. Faraone et al., 1999). «Эпизодическая память» соответствует отсроченной слухоречевой, непосредственной зрительной и отсроченной зрительной в отечественной терминологии. Выявление аномалий высших психических функций не только у больных шизофренией, но и у их родственников может указывать на их возможную наследственную природу и определяет необходимость их изучения в качестве факторов предрасположения к заболеванию. Важным аспектом такого изучения является исследование возможной асимметрии выявляемых дисфункций. Асимметрия деятельности полушарий мозга, по мнению некоторых исследователей (T. Crow et al., 1999), являясь характерной чертой Homo Sapiens, определяет специфически человеческие особенности мышления и языка и связана с транспозицией Xq21.3 в Yp в геноме. Однако вопрос о наследственной природе аномалий высших психических функций при шизофрении, выявляемых нейропсихологическими методами, и в том числе асимметрии поражения, является малоизученным как в связи с небольшим числом и объемами исследованных выборок, так и в связи с применением в зарубежных исследованиях методик, являющихся недостаточными как для изучения детальных характеристик функций мозга, так и топике поражения (Wisconsin Card Sorting Test, дихотическое прослушивание и др.). Зарубежные методики оценивают в однозначном аспекте целый ряд нейропсихологических признаков (в том числе вышеупомянутое слуховое внимание), которые на самом деле отражают более сложные взаимосвязанные функции мозга, и, таким образом, являются по своей сути корпоративными гибридными системами. Свойственный западной нейропсихологии исключительно количественный подход лишает диагностические методы топического значения и определяет возможность их применения лишь в качестве простых психометрических тестов. Более перспективным для проведения исследований такого рода представляется использование отечественных методик школы А.Р. Лурии (А.Р. Лурия, 1963), позволяющих гораздо детальнее проводить нейропсихологический анализ психических функций с выходом на мозговые структуры. Однако в отечественной литературе специальных нейропсихологических исследований, проведенных на материале семей больных шизофренией и рассматривающих вопрос асимметрии функции полушарий, мы не встретили.

Задачей настоящего исследования явилось изучение нейропсихологических характеристик корково-подкорковых зон головного

мозга у больных шизофренией и их родственников I степени родства с учетом возможной асимметрии аномалий и оценка их значения для выделения групп высокого риска по шизофрении.

Методика

Исследование проводилось на материале 59 семей больных шизофренией. Всего было обследовано 193 чел.: 59 больных – пробанды, 109 их родителей и 25 sibсов. Средний возраст больных составил 23,5 г., родителей – 51,7 г., sibсов – 22,4 г. Контрольная группа включила 23 здоровых испытуемых без наследственной отягощенности шизофренией со средним возрастом 36,1 г. Все обследованные лица были правшами.

Клиническая диагностика проводилась согласно критериям систематики эндогенных психических расстройств, принятой в Научном центре психического здоровья РАМН (А.С. Тиганов, 1999). В соответствии с этой классификацией у 8 пробандов была диагностирована параноидная шизофрения (параноидная непрерывно текущая шизофрения по МКБ-10), у 20 – шубообразная (эпизодически протекающая параноидная со стабильным либо прогрессивно развивающимся дефектом), у 10 – рекуррентная (эпизодическая ремитирующая), у 21 – малопрогредиентная (шизотипическое расстройство).

Как больным, так и их родственникам проводилось полное нейропсихологическое исследование согласно схеме А.Р. Лурии (А.Р. Лурия, 1963), которое включало исследование функциональных особенностей подкорковых, подкорково-лобных, подкорково-теменно-затылочных и подкорково-височных структур обоих полушарий по показателям слухоречевой и зрительной памяти, праксиса, гносиса, внимания в условиях длительного сосредоточения, речи в ее различных аспектах, рисунка, письма.

Из числа параметров слухоречевой памяти использовались оценки по заучиванию в условиях интерференции, отсроченному воспроизведению после гомогенной интерференции, наличию контаминаций, объему непосредственного запоминания, количеству повторных предъявлений, отсроченному воспроизведению после гетерогенной интерференции, сохранению порядка воспроизведения, целостному непосредственному воспроизведению слухового отрывка, отсроченному воспроизведению слухового отрывка, избирательности воспроизведения; из числа параметров зрительной памяти – оценки по объему запоминания графических стимулов, количеству повторных предъявлений, отсроченному воспроизведению, сохранению порядка воспроизведения графических стимулов, пространственной ориентировки графических стимулов.

Из числа параметров праксиса исследовались формирование двигательной программы, пространственная организация движений, кинестетическая организация движений, формирование реакции выбора, динамические параметры деятельности (застывание, импульсивность, инертность, замедленность), регуляция тонкой моторики (тремор, синкинезии, пропульсии).

Оценки нейропсихологических симптомов (в баллах) сводились в специальную карту, которая представляла собой иерархическую структуру из 5 уровней (4,3,2,1,0), организованных «снизу вверх». Принятый алгоритм обработки данных был задан в форме, часто используемой для порядковой шкалы, а именно, суммирование баллов нейропсихологических характеристик предыдущего уровня для образования соответствующих значений последующего уровня.

Существование уровней 4,3,2,1,0 позволяет последовательно рассматривать нейропсихологические параметры как векторы пространств размерностей 32, 97, 35, 8, 1. В этом случае на каждом уровне можно ставить задачу распознавания изучаемых групп (пробандов, родителей, сибсов, контрольной) в терминах, описывающих их распределения вероятностей. В данном сообщении решалась задача распознавания образов только для первого уровня, т.е. построение вероятностно-статистических алгоритмов для дифференциации групп проводилось на основании интегративных нейропсихологических оценок функции корково-подкорковых зон мозга, описываемых восьмимерными векторами.

Результаты исследования и их обсуждение

Как показало исследование, в отличие от испытуемых контрольной группы, и у больных шизофренией, и у их родственников (родителей, сибсов) выявлялся широкий спектр расстройств высших психических функций, выраженность которых варьировала от стертых до отчетливых. Важно, что выявление дисфункций мозга у родственников, сходных с таковыми у больных шизофренией, подтверждает их независимость от терапии нейролептиками.

Функциональная неполноценность головного мозга имела сложный комплексный характер и касалась всех изученных регионов мозга, однако наиболее выраженные изменения были характерны для подкорковых и подкорково-лобных зон (табл. 1, 2).

Таблица 1

Средние значения изученных нейропсихологических признаков у больных шизофренией, их сибсов, родителей и контрольной группы в зависимости от пола (в баллах)

множества	1	2	3	4	5	6	7	8
B1	1,87	2,48	1,09	0,78	0,57	0,74	0,22	1,17
B2	1,44	3,00	0,78	0,56	0,67	1,22	0,11	1,22
B3	2,14	2,14	1,29	0,93	0,50	0,43	0,29	1,14
B4	4,20	7,19	2,44	3,22	1,34	1,71	0,59	2,83
B5	4,02	6,73	2,41	3,11	1,30	1,57	0,52	2,64
B6	4,73	8,53	2,53	3,53	1,47	2,13	0,80	3,40
B7	3,56	5,86	2,15	2,28	0,99	1,66	0,50	2,41
B8	3,56	6,19	2,23	2,42	0,94	1,75	0,48	2,62
B9	3,56	5,61	2,08	2,18	1,03	1,59	0,52	2,25
B10	2,88	3,56	1,52	1,72	1,08	1,04	0,28	1,24
B11	3,21	3,86	1,57	1,79	1,21	1,36	0,36	1,43
BI2	2,45	3,18	1,45	1,64	0,91	0,64	0,18	1,00

Таблица 2

Стандартные отклонения изученных нейропсихологических признаков у больных шизофренией, их сибсов, родителей и контрольной группы в зависимости от пола (в баллах)

множества	1	2	3	4	5	6	7	8
B1	1,03	1,61	0,83	0,83	0,65	0,74	0,41	1,01
B2	0,68	1,83	0,63	0,68	0,67	0,79	0,31	0,92
B3	1,12	1,36	0,88	0,88	0,63	0,49	0,45	1,06
B4	2,69	4,95	1,75	2,32	1,05	1,78	0,76	2,53
B5	2,31	4,60	1,75	2,13	0,84	1,67	0,72	2,25
B6	3,53	5,62	1,75	2,78	1,50	2,00	0,83	3,16
B7	2,10	4,17	1,40	1,93	0,94	1,49	0,63	2,22
B8	2,02	4,23	1,37	2,16	0,99	1,52	0,61	2,13
B9	2,16	4,11	1,42	1,72	0,90	1,46	0,64	2,27
B10	1,95	1,96	1,10	1,22	0,93	1,00	0,45	1,11
B11	1,78	1,88	1,12	1,21	0,94	0,97	0,48	1,18
BI2	2,06	1,99	1,08	1,23	0,90	0,88	0,39	0,95

1 – подкорковые структуры справа, 2- подкорковые структуры слева, 3 – подкорково-лобные структуры справа, 4 – подкорково-лобные структуры слева, 5 – подкорково-теменно-затылочные структуры справа, 6 - подкорково-

теменно-затылочные структуры слева, 7 – подкорково-височные структуры справа, 8 – подкорково-височные структуры слева.

V_1 – контрольная группа, V_2 – мужчины контрольной группы, V_3 – женщины контрольной группы, V_4 – больные, V_5 – больные мужчины, V_6 – больные женщины, V_7 – родители, V_8 – отцы, V_9 – матери, V_{10} – сибсы, V_{11} – мужчины, V_{12} – женщины.

Представленные в табл. 1 и 2 средние значения и стандартные отклонения интегративных нейропсихологических оценок изученных корково-подкорковых зон мозга использовались в дальнейшем для построения алгоритмов распознавания групп больных, их родственников (родителей, сибсов), и контрольной с учетом пола. Как показал анализ, координаты векторов изученных нейропсихологических признаков находятся в сильных корреляционных связях и поэтому не могут рассматриваться как независимые случайные величины. С учетом этого факта распознавание проводилось методом отношений правдоподобия (Г. Крамер, 1946; Р. Дуда, П. Харт, 1976). Результаты исследования выявили в качестве наиболее информативных для различения указанных групп испытуемых интегративные характеристики состояния левых и правых подкорковых, левых подкорково-лобных и левых подкорково-височных зон. Ошибки при отнесении испытуемых к той или иной группе варьировали от 7 до 48 %.

Наибольшие ошибки (32 – 48%), во-первых, выявлялись при различении групп больных шизофренией и родителей, больных шизофренией женщин и матерей, а также больных шизофренией мужчин и отцов. Значения ошибок показывают, что, несмотря на различие, группы больных и родителей достаточно близки между собой. Гипотетически это обстоятельство может быть связано с ухудшением высших психических функций с возрастом.

Во-вторых, значительные ошибки (32 – 39%) были связаны с разграничением испытуемых по полу внутри групп больных и родителей. Т.е. по степени выраженности рассматриваемых нейропсихологических характеристик больные мужского и женского пола, а также отцы и матери были относительно близки между собой (в отличие от братьев и сестер, ошибка распознавания которых (18%) была значительно меньшей и свидетельствовала о существенно более низких нейропсихологических показателях у братьев).

Минимальными (7 – 14%) были ошибки распознавания больных женщин от здоровых женщин контрольной группы, больных мужчин от мужчин контрольной группы, братьев больных от мужчин контрольной

группы, всей группы sibсов от всей контрольной группы, отцов больных от мужчин контрольной группы.(Табл. 3).

Таблица 3

Ошибки распознавания групп больных шизофренией, их sibсов, родителей и лиц контрольной группы с учетом пола

Сопоставляемые группы	Ошибка α
Мужчины и женщины контрольной группы	0,14
Контрольная группа-Группа родителей	0,19
Мужчины контрольной группы-Отцы	0,10
Женщины контрольной группы-Матери	0,15
Контрольная группа – Sibсы	0,13
Мужчины контрольной группы-Больные	0,07
Женщины контрольной группы-Сестры	0,18
Контрольная группа-Больные	0,19
Мужчины контрольной группы-Больные мужчины	0,14
Женщины контрольной группы-Больные женщины	0,07
Больные мужчины-Больные женщины	0,32
Больные – Родители	0,48
Больные мужчины – Отцы	0,36
Больные женщины – Матери	0,36
Отцы – Матери	0,39
Родители – Sibсы	0,29
Отцы – Братья	0,27
Матери – сестры	0,18
Братья – Сестры	0,18
Sibсы – Больные	0,25
Братья – Больные мужчины	0,27
Сестры – Больные женщины	0,18

Ошибки дифференциации других групп составляли 15 – 25%.

Полученные результаты свидетельствуют о возможности дифференциации на основании нейропсихологических характеристик не только групп больных, но и их sibсов (группа высокого риска по шизофрении) с одной стороны, от контрольной группы здоровых без наследственной отягощенности шизофренией (группа низкого риска) – с другой. При этом в качестве взаимосвязанных многомерных нейропсихологических параметров, отражающих предрасположенность к заболеванию, выступают признаки дисфункции подкорковых, подкорково-лобных и подкорково-височных зон в левом полушарии головного мозга. Выделенные интегративные характеристики являются перспективными для дальнейшего изучения в качестве комплексных нейропсихологических предикторов генетического риска шизофрении в целях медико-генетического консультирования.

Касаясь природы выявленных аномалий высших психических функций, следует подчеркнуть параллелизм полученных данных и результатов исследований по морфологии мозга при шизофрении. Речь идет о том, что, несмотря на многообразие выявляемых у больных шизофренией структурных изменений мозга, аномалии подкорковых, лобных и височных его областей относятся к одним из наиболее характерных для заболевания (R. Gur, G. Pearlson, 1993; G. Pearlson, L. Marsh, 1999). В этой связи является важным, что у части испытуемых исследованной выборки (88 чел. – 26 больных, 47 их родителей и 15 сибсов), прошедших магнитно-резонансное томографическое исследование, ранее нами было установлено увеличение параметров лобных рогов и центральных отделов боковых желудочков мозга, а также третьего желудочка, косвенно свидетельствующее о гипоплазии глубинных отделов лобных долей и подкорковых образований (В.А. Орлова и др., 1994; V.A. Orlova et al., 1998). В этих семьях обнаруживались корреляции характеристик желудочковой системы мозга с выраженностью нарушений слухоречевой и зрительной памяти (Т. Savina et al., 1998), аномалий эмоциональности и внимания (Т. Savina et al., 1998; V. Orlova et al., 1999), тяжестью позитивных и негативных расстройств (В.А. Орлова и др., 1999).

Следует отметить, что в целом ряде работ выявлена большая выраженность структурных аномалий лобных и височных зон при шизофрении в левом полушарии по сравнению с правым. Это положение касается уменьшения размеров передней цингулярной и медиальной лобной извилин (Т. Sigmundson et al., 2001), лобной доли у больных мужского пола (J. Highley et al., 1998), аномалий сильвиевой фиссуры (R. McCarley et al., 1992; W. Honer et al., 1995), уменьшения объемов серого вещества верхней височной извилины (верхняя височная доля) (J. Highley et al., 1999; Т. Sigmundson et al., 2001), фузиформной и парагиппокампальной извилины (средняя височная доля) (В. McDonald et al., 2000), общей тенденции к уменьшению объема серого и белого вещества височной доли по данным как прямого его измерения (J. Highley et al., 1999; Т. Sigmundson et al., 2000), так и косвенным данным об увеличении объема височного рога боковых желудочков (Т. Crow et al., 1989; В. Bogerts et al., 1990). Более частой при шизофрении является локализация корковых атрофий в левой лобно-височной области (Р.Я. Вовин и др., 1991).

Изучение метаболизма и кровотока мозга с использованием методик его прижизненной визуализации показало при шизофрении более выраженную левостороннюю дисфункцию лобной доли (R. Deicken et al., 1995), височно-лимбических структур, всей височной доли, а также левого полушария в целом (Т. Jernigan et al., 1985; L. DeLisi et al., 1989; L. Zorrilla et al., 1997). Были выявлены взаимосвязи левосторонних аномалий верхней височной извилины и сильвиевой борозды с такими важными характеристиками болезни, как позитивные симптомы и, в частности, галлюцинации, нарушения мышления (Р. Barta et al., 1990; R. McCarley et al.,

1992; M. Shenton et al., 1992), а также степени левосторонней асимметрии объема фузиформной и парагиппокампальной извилин с возрастом начала заболевания у мужчин (B. McDonald et al., 2000).

Таким образом, результаты проведенного исследования в совокупности с нашими предшествующими данными о морфологических и функциональных особенностях мозга в семьях больных шизофренией (В.А. Орлова и др., 1998; V. Orlova et al., 2000) и данными литературы позволяют высказать предположение о том, что нарушенные механизмы системного взаимодействия подкорковых образований и гетеромодальных (ассоциативных) зон коры (лобная, височная) с акцентом на левостороннюю латерализацию аномалий играют ключевую роль в патогенезе шизофрении. Они могут объяснить и полученные нами ранее на основании экспериментально-психологического изучения данные, касающиеся изменения психологических характеристик психической активности в семьях больных шизофренией. В частности, снижение формально-динамических показателей психической активности, нарушение внимания, расстройства избирательного характера психической деятельности у больных шизофренией и их родственников (Т.Д. Savina et al., 1997, 1998, 1999; В.А. Орлова и др., 1998) могут быть связаны с рассмотренными аномалиями лобных долей и подкорково-лобных взаимодействий, играющих существенную роль в обеспечении состояния активности и условий для сложной программированной деятельности человека, а также контроля за этой деятельностью (А.Р. Лурия, 1966; Е.Д. Хомская, 1972). Они могут также рассматриваться как подтверждающие гипотезу о значении патологии генов, контролирующей асимметрию мозга, для проявления заболевания (Т. Crow et al., 1999; V. Orlova et al., 2000).

Литература

1. *Вовин Р.Я., Голенков А.В., Иванов М.В.* Органическая недостаточность головного мозга при шизофрении.// В кн. Шизофренический дефект. Диагностика, патогенез, лечение. Санкт-Петербург, изд. Психоневрологического института им. В.М. Бехтерева. 1991. С.61.
2. *Дуда Р., Харт П.* Распознавание образов и анализ сцен. М., «Мир», 1976.
3. *Крамер Г.* Математические методы статистики.// М., ГИИЛ, 1946.
4. *Лурия А.Р.* Лобные доли и регуляция поведения.// В сб.: Лобные доли и регуляция психических процессов. М.1966.С.7.
5. *Лурия А.Р.* Мозг человека и психические процессы.// М., 1963. 479 с.
6. *Орлова В.А., Вавилов С.Б., Трубников В.И., Белова О.Г.* Генетический анализ компьютерно-томографических признаков при шизофрении.// Ж.невропатол.и психиатр., 1994. N2. С.85.

7. Орлова В.А., Савина Т.Д., Трубников В.И., Савватеева Н.Ю., Одинцова С.А., Щербакова Н.П., Козлова И.А. Структурные особенности мозга (по данным магнитно-резонансной томографии) и их функциональные связи в семьях больных шизофренией.// Российский психиатр. ж., 1998. №6. С.48-56.
8. Поляков Ю.Ф., Трубников В.И., Алфимова М.В., Орлова В.А., Озерова Н.И. Построение психологических предикторов генетического риска возникновения шизофрении в отягощенных семьях.// Соц. и клинич. психиатрия, 1993. С. 6.
9. Тиганов А.С. Шизофрения.// В кн. Руководство по психиатрии. 1999. Т.1. С.407.
10. Ткаченко С.В., Бочаров А.В. Нейропсихологический анализ дефекта при шизофрении и аффективных психозах.//В кн.: Шизофренический дефект. Диагностика, патогенез, лечение. Санкт-Петербург, изд. Психоневрологического института им. В.М. Бехтерева. 1991. С. 95.
11. Хомская Е.Д. Мозг и активация.М.1972.
12. Barta P.E., Pearlson G.D., Richards S.S. Reduced superior temporal gyrus volume in schizophrenia: Relationship to hallucinations.// Am. J. Psychiat. 1990. V.147. P.1457.
13. Bogerts B., Ashtari M., Degreef G. et al. Reduced temporal limbic structure volumes on magnetic resonance images in first episode of schizophrenia.// Psychiat. Res.: Neuroimaging. 1990. V.35. P.1.
14. Cannon T.D., Zorrilla L.E., Shtasel D. et al. Neuropsychological functioning in siblings discordant for schizophrenia and healthy volunteers.// Arch. Gen. Psychiat. 1994. V.51. P. 651.
15. Crow T., Ball J., Bloom et al. Schizophrenia as an anomaly of development of cerebral asymmetry.// Arch. Gen. Psychiat. 1989. V.46. P.1145.
16. Crow T.J. Commentary on Annett, Yeo et al., Klar, Saugstad and Orr: Cerebral asymmetry, language and psychosis - the case for a Homo sapiens - specific sex-linked gene for brain growth.// Schiz. Res. 1999. V.39. P.219.
17. DeLisi L.E., Buchsbaum M.S., Holcomb H.H. et al. Increased temporal lobe glucose use in chronic schizophrenic patients.// Biol. Psychiat. 1989. V.25. P.835.
18. Deicken R.F., Merrin E.L., Floyd T.C. et al. Correlation between left frontal phospholipids and wisconsin Card Sort Test performance in schizophrenia.// Schiz. Res. 1995. V.14. N2. P.177.
19. Faraone S.V., Seidman L.J., Kremen W.S. et al. Neuropsychological functioning among the nonpsychotic relatives of schizophrenic patients: a 4-year follow-up study.// J. Abnorm. Psychol. 1999. V.108. N1. P.176.
20. Goldstein J.M., Seidman L.J., Goodman J. et al. Are the sex differences in neuropsychological functions among patients with schizophrenia?// Am. J. Psychiat. 1998. V.155. N10. P.1358.

21. Gur R.E., Pearlson G.D. Neuroimaging in schizophrenia research.// Schizophr. Bull. 1993. V.19. N2. P.337.
22. Honer W.G., Basset A.S., Squires-Wheeler E. et al. The temporal lobes, reversed a symmetry and genetics of schizophrenia.// Neuroreport. 1995. V.7. N1. P.221.
23. Hoff A.L., Riordan H., O'Donnell D. et al. Anomalous lateral sulcus asymmetry and cognitive function in first-episode schizophrenia.// Schiz. Bull. 1992. V.18. N2. P.257.
24. Highley J.R., McDonald B., Walker M.A. et al. Schizophrenia and temporal lobe asymmetry.// Br. J. Psychiat. 1999. V.175. P.127.
25. Highley J.R., Esiri M.M., McDonald B. et al. Anomalies of cerebral asymmetry in schizophrenia interact with gender and age of onset: a post-mortem study.// Schizophr. Res. 1998. N34. P.13.
26. Jernigan T.L., Sargent T., Pfefferbaum A. et al. 18-Fluorodeoxyglucose PET in schizophrenia.// Psychiat. Res. 1985. V.16. P.317.
27. Keefe R.S.E., Silverman J.M., Roitman S.E.L. et al. Performance of nonpsychotic relatives of schizophrenic patients on cognitive tests.// Psychiat. Res. 1994. V.53. P.1.
28. Koren D., Seidman L.J., Harrison R.H. et al. Factor structure of the Wisconsin Card Sorting Test: dimensions of deficit in schizophrenia.// Neuropsychology. 1998. V.12. N2. P.289.
29. Kremen W.S., Goldstein J.M., Seidman L.J. et al. Sex differences in neuropsychological function in nonpsychotic relatives of schizophrenic probands.// Psychiat. Res. 1997. V.66. P.131.
30. McCarley R.W., Shenton M.E., O'Donnell et al. P300 and temporal lobe structures in schizophrenia.// New Research Abstr. 1992. V.451. P.158.
31. McDonald B., Hingley J.R., Walker M.A. et al. Anomalous asymmetry of fusiform and parahippocampal gyrus gray matter in schizophrenia: a postmortem study.// Am. J. Psychiat. 2000. V.157. N1. P.40.
32. Orlova V.A., Savina T.D., Trubnikov V.I. et al. Morphological peculiarities and functional connections of corpus callosum (CC) in the 1st degree relatives of the patients with schizophrenia.// 1st ECNP Workshop, Nice, France, March 16-19. 2000. P 23.
33. Orlova V.A., Trubnikov V.I., Savvateeva N.Yu., Lebedeva I.S. Abnormalities of ventricle asymmetry (by MRI data) and their determination in the families of schizophrenic patients.//Am.J. Med. Genet. 2000. V.96. N 4. p.516.
34. Orlova V.A., Trubnikov V.I., Savvateeva N.Yu. An assessment of the role of psychotropic therapy and genetic predisposition in genesis of structural changes in schizophrenia.// International academy for biomedical and drug research. Workshop on: Novel therapeutic strategies in the schizophrenic spectrum and mood disorders. European decade of brain research. Final programme and abstract book, Venice - Italy. 1998. P.137.

35. *Orlova V., Savina T., Trubnikov V et al.* Correlations between cognitive and MRI characteristics in families of schizophrenics.// J. Europ. College Neuropsychopharmacol. 1999. V.9. Suppl.5. P.254.
36. *Pearlson G.D., Marsh L.* Structural brain imaging in schizophrenia: a selective review.// Biol. Psychiat. 1999. V.46. N5. P. 627.
37. *Rund B.R.* Stability of cognitive functioning in patients with first episode psychosis.// The World J. Biol. Psychiat. 2000. V.2. Suppl.1. P.45.
38. *Savina T.D., Orlova V.A., Trubnikov V.I.* Genetic determination of some manifestations of mental activity in the families of schizophrenics.// Amer. J. Med. Genet., 1997. V.74. N6. P. 564.
39. *Savina T.D., Orlova V.A., Trubnikov V.I.* Genetic determination of some parameters of attention in the families of schizophrenics. // Am. J. Med. Gen., 1998. V.81. N6. P. 536.
40. *Savina T., Orlova V., Trubnikov V.* Genetic determination of peculiarities of cognitive processes in the families of schizophrenics.// 12th ECNP Congress, London, UK, September 21-25, 1999. European Neuropsychopharmacology, 1999. V. 9. Suppl. 5. P. 254.
41. *Savina T.D., Orlova V.A., Trubnikov V.I. et al.* Correlations between neuropsychological and MRI characteristics in families of schizophrenics.// International academy for biomedical and drug research. Workshop on: Novel therapeutic strategies in the schizophrenic spectrum and mood disorders. European decade of brain research. Final programme and abstract book. Venice-Italy. 1998. P.136.
42. *Savina T., Orlova V., Trubnikov V. et al.* Correlations between multy-level characteristics of schizophrenia pathogenesis in families//J. Europ. College Neuropsychopharmacol. 1998. V.8. Suppl. 2P. 306.
43. *Sigmundsson Th., Suckling J., Maier M. et al.* Structural abnormalities in frontal, temporal and limbic regions and interconnecting white matter tracts in schizophrenic patients with prominent negative symptoms.// Am. J. Psychiat. 2001. V. 158. P.234.
44. *Shenton M.E., Kikinis R., Jolesz F.A. et al.* Left-lateralized temporal lobe abnormalities in schizophrenia and their relationship to thought disorder: A computerized, quantitative MRI study.// New England J. Medicine. 1992. V.327. P.604.
45. *Sweeney J.A., Haas G.L., Li Sh.* Neuropsychological and eye movement abnormalities in first-episode and chronic schizophrenia.// Schiz. Bull. 1992. V.18. N2. P.283.
46. *Zorrilla L.T., Cannon T.D., Kronenberg S. et al.* Structural brain abnormalities in schizophrenia: a family study.// Biol. Psychiat. 1997. V.42. N12. P.1080.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСИММЕТРИИ В НОРМЕ И ПРИ СИСТЕМНЫХ РЕВМАТИЧЕСКИХ ЗАБОЛЕВАНИЯХ

Н.В. Пизова, Е.И. Вербицкая

Ярославская государственная медицинская академия,

Кафедра неврологии и медицинской генетики

В последние годы существенно возрос интерес к проблеме межполушарной асимметрии головного мозга (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1977; В.Л. Бианки, 1985; Э.А. Костандов и др., 1985; В.М. Мосидзе, В.Л. Эзрохи, 1986; Д.А. Фарбер, 1986) причем, если ранее внимание исследователей было привлечено к изучению сходства и различий в структурно-функциональной организации правого и левого полушарий (В.Л. Бианки, М.А. Воеводенкова, 1971; Л.Я. Балонов, В.Л. Деглин, 1976; Э.Г. Симерницкая, 1978), то в настоящее время актуальным становится вопрос о биологическом значении феномена межполушарной асимметрии в функционировании мозга человека и обеспечении целостной нервно-психической деятельности.

Последнее время проблема функциональной асимметрии полушарий головного мозга стала одной из наиболее актуальной и интенсивно разрабатываемой. Значительное количество новых фактов указывают на то, что полушария мозга человека являются взаимодополняющими системами (Э.А. Костандов, О.А. Генкина, 1975; J. Bradshaw, N. Nettlenon, 1981; E. Koff, J. Borod, 1981; V. Ruggeri, C. Valeri, 1984). Известен факт о преимуществе левого полушария при восприятии вербальных стимулов. При решении невербальных зрительно-пространственных задач доминирующим считается правое полушарие (Э.А. Костандов и др., 1985; P. Flor-Henry, 1987). В частности, имеются данные о неодинаковом вкладе полушарий в процессы зрительного восприятия, опознания и запоминания зрительных стимулов (Э.Г. Симерницкая, 1973; J. Bradshaw, N. Nettlenon, 1981; Э.А. Костандов, 1983; А.А. Невская, 1985).

За прошедшие годы стала очевидной правомерность различения моторной, сенсорной, психической асимметрий человека, а также выделения индивидуального профиля асимметрии, под которым понимается присущее каждому данному субъекту определенное сочетание функциональных асимметрий. Положительный ответ на вопрос о том, адекватны ли современные представления о симметрии - асимметрии правого-левого в

природе, в исследованиях интересующего нас феномена, может определяться, во-первых, тем, что по внешнему строению, форме человек представляет собой зеркально симметричный, право-левый объект природы, и, во-вторых, всей историей развития упомянутых представлений.

Еще в 1920 г. В.И. Вернадский писал: «Принцип симметрии в XX веке охватил и охватывает все новые области. Из области материи он проник в область энергии, из области кристаллографии, физики твердого вещества он вошел в область химии, в область молекулярных процессов и в физику атома. Нет сомнения, что его проявления мы найдем в еще более далеком от окружающих нас комплексов мире электрона и ему подчинены будут явления квантов. Несомненно и разнообразно им охвачены явления жизни и мирового Космоса» (В.И. Вернадский, 1975). Мысль В.И. Вернадского оказалась поистине прозорливой: «...симметрия пронизывает буквально все вокруг, захватывая, казалось бы, совершенно неожиданные области и объекты».

Есть данные об усилении асимметрии по мере усложнения функций мозга, в частности, функций по обеспечению двигательного поведения. Симметрия проявляется в движениях животных, древних формах моторики человека, тогда как произвольные его движения организуются более асимметрично.

Асимметрия рук

Описаны морфологические признаки неравенства рук. Правая длиннее, крупнее левой руки. Размер кисти правой руки у 97% мужчин больше левой (на 1/4 размера перчаток), это различие менее выражено у женщин (А.Ф. Брандт, 1927). Венозная сеть на тыльной поверхности более развита на ведущей руке, где больше и величина ногтевого ложа большого пальца. Масса мышц правой руки больше, чем левой, на 6%. Различны кожные узоры (пальцевые и ладонные дерматоглифы) на правой и левой руках: они более переменчивы у левшей.

Руки неравны по точности и скорости движений, совершаемых в разных направлениях. Так, точность движений правой руки уменьшается при перемещении тела вправо, левой - при перемещении тела влево. Движения ведущей руки полнее отражают эмоциональные и личностные особенности человека (Б.Г. Ананьев, 1955), отличаются большей степенью автоматизации, а движения указательного пальца этой руки точнее модулируются.

Количество изменений направлений движений у правой (ведущей) руки больше, чем у левой (неведущей) (J. Katz, P. Salt, 1981). Диодохиноз более развит справа, маятникообразные движения при ходьбе больше у левой

руки правшей, очень редко они бывают выраженнее у правой руки левшей, что К. Henner (1960) объясняет «насилием праворукой культуры». Левая рука у правшей более вынослива к статическому усилию, чаще служит опорой, тогда как правая рука играет роль активного исполнителя (М.С. Войно, 1958). Симметрия - асимметрия рук может изменяться под влиянием длительного практического опыта человека.

1.2 Асимметрия ног

Левая нога «относительно чаще крупнее, чем правая», но относительное число людей с преобладанием правой руки над левой - 50-60%. У ног нет «столь бросающегося в глаза на верхних конечностях разделения труда»; «равноножие» должно быть более частым, чем «равноручие» (А.Ф. Брандт, 1927).

Изучение костяков захоронений I-II тысячелетий н. э. показало, что комбинация большей правой руки с большей левой ногой является наиболее частой (70%) и характерна для «типичных правшей»; очень редко сочетание большей левой руки с большей правой ногой (7%), характерное для «типичных левшей»; большая величина правых руки и ноги отмечена в 14% наблюдений, а в 5% - большая величина левых руки и ноги. На этом основании стали говорить о перекрестной асимметрии - сочетании праворукости с левой ведущей ногой как о характерном для большинства людей, хотя высказано мнение о более частом доминировании руки и ноги одной стороны (М. Annet, 1972).

Важные данные М. Peters, В. Petri (1979) о неравенстве ног по многим функциям говорят о раннем выявлении опорной и ведущей ноги: уже в возрасте 17, 51, 82 и 105 дней в рефлексе переступания у детей чаще преобладает правая нога.

Ноги неравны по точности, координации движений и по тому, как осознаются субъектом движения той или иной ноги. Лучшая координация движений правой ноги отмечена у $90 \pm 0,9\%$ обследованных Э.Х. Абрамовым лиц, левой - у $8 \pm 0,8\%$ и равная координация движений обеих ног - у $2 \pm 0,1\%$.

Асимметрия тела и лица

Отмечены морфологические и функциональные асимметрии правой и левой половин тела человека. Окружность правой половины груди у 70% людей больше левой; грудина чуть смещена влево: соски располагаются на разных уровнях (А.И. Масюк, 1939). Положение правой половины тела в пространстве, ее соотношения с рукой, ногой и ее движения осознаются лучше, чем те же признаки левой половины.

Среди морфологических асимметрий лица отклонение носа вправо выражено у правшей и влево - у левшей (К. Bardeleben, 1909); правая половина лица у большинства людей больше левой (М. Kinsbourne, 1970). В криминалистике есть понятие «биологической диссимметрии лица (головы)»: правый тип имеет более высокую и узкую правую часть и более широкую, низкую - левую, а левый тип характеризуется обратными соотношениями.

В речевом акте правая половина рта более активна у 80% правшей и у 67% левшей (L. Goldstein, L. Murri, 1982), это характерно и для больных с афазией; при пении и серийном воспроизведении (счете, перечислении дней недели) шире открывается левая половина рта (R. Graves et al., 1982).

Второй вид асимметрии лица относится к движениям глаз, несущих «функции сенсорно-перцептивного входа» (Т.М. Буянакс и др., 1980), рассматривающихся и как двигательный орган (Ю.Б. Гиппенрейтер, 1976). Предполагается фундаментальной взаимосвязь движений глаз и умственной активности субъекта (Т. Polich, 1980).

При осмыслении вопросов, требующих вербального осмысления или математических, логических, счетных операций глаза большинства людей направляются вправо, при выполнении зрительно-пространственных, музыкальных задач и восприятия музыки, ритмических звуков природы - влево (R. Eason et al., 1967; M. Jsacsen-Brigt, 1978; R. Graves, T. Landis, 1985).

Положительные эмоции вызывают большее число движений вправо, страх - влево.

Под сенсорной асимметрией мы имеем в виду совокупность признаков функционального неравенства правой и левой частей органов чувств. С помощью глаз воспринимается 90% информации (Н. Линдгрэн, 1962).

Асимметрия зрения

Зрением человек воспринимает «электромагнитное излучение в диапазоне волн от 400 до 750 нм» (О. Грюссер, 1985). В бинокулярном зрении, по Г.Л. Литинскому (Г.А. Литинский, 1929), зрительные впечатления каждого из глаз обладают неодинаковой силой и качеством, «перевешивает впечатлительная способность одного из глаз и это превалирование чаще на правом глазу». У 92,6% изученных лиц им установлена асимметрия: правосторонняя - у 62,6%, левосторонняя - у 30%, симметрия - у 7,4%. Бинокулярное зрение - «сложение разных монокулярных функций», которое «совершеннее» функций каждого из глаз в отдельности (Б.Г. Ананьев, 1960).

Сравнив субъективный отчет о восприятии зеленого, желтого, синего, красного цветов правым и левым глазом (51 женщина в возрасте 29-30 лет), установили, что зеленый цвет воспринимается как более яркий и

насыщенный, если предъявляется ведущему глазу; такого различия нет у испытуемых с симметрией глаз (V. Ruggeri, A. Morelli, 1985).

В бинокулярном восприятии удаленности (глубины) объекта по отношению к той точке пространства, куда направлен взор наблюдателя, неодинакова функция полушарий: «правое является ведущим в обнаружении участка, лежащего вне основной плоскости изображения; левое ответственно за определение удаленности выделенного участка по отношению к основной плоскости изображения и за создание стабильности восприятия глубины (М.Э. Порк, 1985).

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; пороги опознания букв при тахистоскопическом унилатеральном предъявлении в левое и правое поля зрения выше у больных шизофренией по сравнению со здоровыми (В.С. Ефремов, 1986). Нормальному психическому развитию ребенка сопутствует нарастание асимметрий зрения по разным функциям. По Г.А. Литинскому (Г.А. Литинский, 1929), к 9 годам у 79,5% детей уже имеется ведущий глаз; в возрасте 9-14 лет асимметрия нарастает на 10% и к 15 годам достигает 89,1%, а к 20 годам обнаруживается у 92,3% испытуемых (Б.Г. Ананьев, Е.Ф. Рыбалко, 1964).

Асимметрия слуха

Слух обеспечивает наиболее важное средство общения человека - речь. Различна острота слуха. Показана лучшая чувствительность левого уха. Преобладание левого уха было у 50% испытуемых, правого - у 7%, симметрия - у 43% при исследовании аудиометром, а при исследовании камертоном - у 50, 36 и 14% испытуемых соответственно (М.С. Неймарк, 1954).

Асимметрия слуха в восприятии речевых и неречевых звуков выявляется при моноауральном и особенно - дихотическом предъявлении звуков.

Различают еще «эффект доминантности»- снижение числа воспроизводимых слов, предъявляемых как на правое, так и на левое ухо, характерное для больных с поражением левого полушария мозга. У детей при последнем больше нарушается восприятие слов справа; с возрастом выступает тенденция «билатерализации эффекта». Установившая эти факты Э.Г. Симерницкая (1985), подчеркивает: 54% взрослых здоровых

испытуемых и 3,4% детей воспроизводят одинаковое число слов, предъявляемых справа и слева. Превосходство правого уха отчетливо выступает у детей не только старшего, но и младшего возраста, хотя коэффициент правого уха (Кпу) у них меньше, чем у взрослых. При поражении левого полушария Кпу составляет у взрослых 32,2% , у детей - 27,8% ;; при поражении правого - 53,02% и 26,1% соответственно.

Осязание и обоняние

Осязание охватывает все виды кожной чувствительности - ощущения давления, прикосновения, вибрации. Оно тесно связано с другими (различающимися в коже и связанными с ней структурами) формами чувствительности: проприоцепцией, терморецепцией, болевой чувствительностью.

Правая рука характеризуется более высокой различительной чувствительностью в познании предметных и пространственно-временных свойств осязаемых предметов. Но различительную способность правой руки усиливает статическое напряжение или частичное динамическое напряжение ее.

Неравна болевая, вибрационная, температурная чувствительность на левой и правой руках. Кинестетическая чувствительность преобладает в осязательном комплексе правой, тактильная - левой руки.

Правые и левые части тела осознаются, переживаются, видимо, не совсем сходно. Левые части тела (ширина и длина лица, длина плеча и туловища, длина рук и ладоней, рост и т. д.) переоценивались 25 из 44 праворуких женщины в среднем возрасте 27 лет, тогда как 14 женщины переоценивали правые части, а у других 5 обследованных в субъективных представлениях не было различий.

Дирические ощущения характеризуются большей точностью и скоростью, нежели монорические. Правая и левая половины носа различны по остроте обоняния. Большая чувствительность левой стороны носа к запахам установлена у 71% взрослых, правой - у 13% и одинаковая чувствительность - у 16%; у детей те же цифры равны 35, 30 и 35% соответственно; асимметрия обоняния у взрослых по сравнению с детьми, как видно, возрастает вдвое.

Асимметрия и пол

В главе «Влияние половой принадлежности на психопатологию» в монографии «Церебральные основы психопатологии» (Н. Ehrlichman, А. Weinberger, 1979) отмечено, что у мужчин более уязвимо доминантное

полушарие мозга и чаще встречаются психические нарушения, зависящие от поражения этого полушария: более свойственным мужской «нервной организации» считается аутизм - один из основных симптомов шизофрении. У женщин чаще возникают поражения недоминантного полушария и соответствующие изменения психики, особенно аффективные нарушения. Левый профиль асимметрии при поражениях мозга наиболее вероятен у женщин.

Показано, что кровоизлияние в мозг чаще встречается у мужчин, чем у женщин: у 144 мужчин и у 69 женщин в правое полушарие, в левое - у 63 мужчин и у 43 женщин (К.Ф. Канарейкин, С.В. Бабенкова, 1973). Опухоли мозга выявляли чаще у женщин (у 60 из 109 больных), чем у мужчин (у 49 из 109): в 65% наблюдений они располагались в левом и в 35% - в правом полушарии.

Электрофизиологическое исследование

Важное значение для изучения особенностей взаимодействия полушарий головного мозга имело применение электрофизиологических методов. Н.В. Голиков (Н.В. Голиков, 1950) обнаружил у здоровых людей асимметрию электрической активности одноименных корковых полей правого и левого полушарий. Более активное полушарие (левое) обладало большей частотой и меньшей амплитудой альфа-ритма. Показано, что у праворуких людей сильнее активировано левое полушарие, но знак асимметрии не всегда совпадает с «правшеством» или «левшеством», так как часть людей, рождающихся левшами, впоследствии переучивается (В.П. Леутин, Е.И. Николаева, 1988).

При учете функциональных асимметрий и в зрительном анализаторе обнаружено, что у правшей с правым ведущим глазом доминирует активность левой теменно-затылочной области, у левшей с левым ведущим глазом, наоборот, причем у левшей различие было больше выражено (D. Giannitrapani, 1966). Также было отмечено, что у детей межполушарная асимметрия менее выражена. Наличие межполушарной асимметрии в электрической активности мозга связывается с доминированием руки, и подчеркивается, что асимметрия возрастает в процессе мышления (D. Fortenot, 1973). Ряд авторов, хотя и обнаружили асимметричность в распределении альфа-ритма, более ценным показателем для выявления доминирующего полушария считают различия в низкоамплитудных колебаниях усвоенного ритма (L. Cernacek, J. Jagr et al., 1974), сенсомоторных и зрительных вызванных ответов (Y. Cernacek, 1966; F. Podivinsky, Y. Cernacek, 1966, 1967).

При изучении биоэлектрической активности мышц верхних конечностей также было обнаружено наличие асимметрии в потенциалах действия доминантной и субдоминантной рук (Ю.С. Юсевич, 1948). В состоянии покоя амплитуда была почти одинакова, при различных тонических реакциях слева выше, чем справа, во время произвольных движений амплитуда была выше на правой руке у правшей. И что особенно важно, асимметрия нарастала при высших типах двигательных проявлений. Автор считает, что асимметричность потенциалов соответствует функциональной асимметрии правой и левой руки и определяется различием иннервационных влияний, оказываемых на периферический аппарат доминантным и субдоминантным полушарием (Ю.С. Юсевич, 1963). Работы других авторов также подтвердили наличие асимметрии в электрической активности мышц правой и левой рук (М.Т. Ташпулатов, 1969; А.М. Фонарев, 1969; А.Г. Федорук, Т.А. Доброхотова, 1980; Д.И. Дубровский, 1982). И. Черначек (И. Черначек и др., 1966) показал, что при активном сокращении мышц доминантной руки в соответствующих мышцах субдоминантной руки возникает выраженная электрическая активность, обратный перенос был значительно реже и слабее.

По мнению Л.П. Павловой (Л.П. Павлова, 1965), следует различать два вида двигательной асимметрии. Первый - общий для человека и животных возникает за счет создания превалирования проприоцептивного раздражения справа или слева, приводящего к доминированию центров соответствующей руки. Межцентральные отношения в этом случае, по мнению автора, складываются преимущественно на уровне 1 сигнальной системы. Второй вид двигательной асимметрии - специфический для человека, выражается в явлении закрепленного доминирования центров правой руки (праворукость). При этом оба вида двигательной асимметрии находятся в зависимости друг от друга: первый характерен для тяжелых нагрузок, второй - для средних. Однако, второй вид двигательной асимметрии для человека является ведущим.

Таким образом, результаты исследований различных авторов отражают встречаемость «леворуких» (от 1 до 18%) и «левоглазых» (от 16 до 27%). Показано, что «чистые» правши и «чистые» левши встречаются сравнительно редко, основная же доля всех обследованных приходится на испытуемых с различной степенью доминирования двигательных и зрительных зон.

Характер проявления альфа-ритма, доминирующего у большинства людей, считается одним из наиболее четких электроэнцефалографических показателей уровня активации и дезактивации коры больших полушарий и, следовательно, по степени выраженности альфа-ритма и его изменениям в левом и правом полушариях можно изучать механизмы межполушарных отношений. Для этого обычно применяется электроэнцефалографическая

проба на закрывание и открывание глаз, с помощью которой в ряде исследований показано наличие межполушарной асимметрии в уровнях активации левого и правого полушарий (Л.П. Павлова, Т.И. Кривова, 1966; Г.А. Сергеев и др., 1968).

Было (D. Fortenot, 1973) показано доминирование активности левой теменно-затылочной области у правой с правым ведущим глазом, у левой же с левым ведущим глазом наоборот, преобладала активность указанных зон правого полушария.

Имеется целый ряд данных, свидетельствующих о неравноценности участия обоих глаз в процессе бинокулярного зрения (Г.А. Литинский, 1929; Т.А. Dobrochotova, N.N. Bragina, 1980).

Несмотря на полный бинокулярный акт зрения, при совершенной равноценности обоих глаз, один из них имеет превосходство и выявляется в качестве ведущего. Он первым устанавливается к предмету, тогда как другой глаз заканчивает общую установку, направляя свою зрительную ось на точку фиксации ведущего глаза.

Исследование структуры межцентральных отношений ЭЭГ при очаговой межполушарной асимметрии позволило расширить представление о механизмах парной организации мозга человека и показало, что в реализации процессов компенсации ЦНС для осуществления целостной работы мозга ведущая роль принадлежит доминантному полушарию, системы которого в большей степени, чем субдоминантного, сопряжены с поддержанием нормальной картины межцентральных взаимодействий электрических процессов головного мозга.

Открытие функциональной межполушарной асимметрии дало новый импульс различным исследованиям. На основании сопоставления результатов многочисленных исследований было высказано предположение (Ф.Б. Березин и др., 1980; В.С. Ротенберг, 1980; В.С. Ротенберг, В.В. Аршавский, 1984), что спецификой реагирования левого полушария является выделение из всех реальных и потенциальных связей между предметами и явлениями некоторых основных, внутренне непротиворечивых компонентов и формирование на их основе однозначно понимаемого контекста; в противоположность этому способ реагирования правого полушария состоит в одномоментном охвате неисчислимого множества связей во всей их противоречивости, благодаря чему формируется многозначно понимаемый контекст.

Начиная с работ, выполненных еще в 1950-х годах, многие исследователи неоднократно указывали на существование асимметрии по альфа-ритму у здоровых испытуемых: амплитуда альфа-волн и альфа-индекс в левом полушарии ниже, чем в правом. Дальнейшие исследования показали,

что дихронизация активности левого полушария, особенно речевых зон теменной и височной области коры, сильнее выражена в активном состоянии мозга, а при утомлении альфа-ритм превалирует в левом полушарии (Г.А. Сергеев и др., 1968).

Увеличение амплитуды и представленности альфа-ритма (особенно в правой гемисфере) показано также при медитации, которую связывают с активностью механизмов правого полушария (В. Milner, 1974). В то же время моторные и сенсорные тесты, направленные на выявление доминантности по отдельным функциям, а также психологические пробы, ориентированные на активацию логико-знакового (однозначного) или образного (многозначного) компонентов мышления, не всегда обнаруживают четкое соответствие электрофизиологическим данным (В.В. Аршавский, 1985). Усиление пространственной синхронизации биопотенциалов, отводимых от разных точек коры, отражает вовлечение определенных церебральных структур в функциональную систему, которая обеспечивает осуществление какой-либо функции, направленной на переработку той или иной информации (Z. Christiaens et al., 1962; М.Н. Ливанов, 1972; R. Sperry, 1974; М.Н. Ливанов, Н.Е. Свицерская, 1984). В спокойном состоянии межполушарных различий по показателям пространственной синхронизации не выявляется, но чем активнее субъект вовлечен в деятельность, тем межполушарная асимметрия проявляется резче, причем процесс синхронизации более выражен либо в правом, либо в левом полушарии в зависимости от типа предъявляемой задачи (А.С. Асланов и др., 1973).

Максимальная активность ЭЭГ (т.е. снижение значения альфа-индекса) в обоих полушариях коры мозга при предъявлении нагрузок на логико-знаковые компоненты мышления (левое полушарие) отмечается у лиц, преимущественно ориентированных на правополушарный тип переработки информации. У индивидов с левополушарным типом переработки информации нагрузки на образные компоненты мышления (правое полушарие) вызывают более выраженную активацию ЭЭГ в обоих полушариях, чем адекватные нагрузки на логико-знаковые компоненты мышления, хотя при последних также имеет место недостоверное снижение альфа-индекса (В.В. Аршавский, В.С. Ротенберг, 1989). Существуют представления некоторых авторов (D. Giannitrapani, A. Sorokin, 1966; M. Jsacsen-Brigt, 1978) о двух возможных механизмах межполушарной асимметрии, имеющих различные электрофизиологические выражения: за счет уровня бдительности и за счет изменения стиля в процессе переработки информации. При этом коррелятом уровня бдительности может рассматриваться неспецифическая активация ЭЭГ, проявляющаяся снижением альфа-индекса, а коррелятом стиля переработки информации - усиление пространственной синхронизации, отражающей способность гемисферы к оперированию той или иной информацией. Оба механизма могут выступать как взаимодополняющие.

На основе данных клинического (Н.Н. Брагина, Т.А. Доброхотова, 1977, 1981, 1984, 1986, 1988), клинико-электроэнцефалографического (В.М. Каменская и др., 1976; О.М. Гриндель и др., 1979; Я.К. Гасанов и др., 1982; О.М. Гриндель, 1988; Л.А. Жаворонкова и др., 1988; Г.Н. Болдырева, Л.А. Жаворонкова, 1989) изучения правшей и левшей авторами введен термин «психическая асимметрия», или «асимметрия сознания».

Экстраполируя изложенное на здоровых лицах, можно сказать, что у правшей функциональному неравенству полушарий мозга соответствует общий вариант асимметрии сознания. Эта асимметрия выражается в противоположности пространственно-временной организации психосенсорной и психомоторной сфер.

Такой подход предполагает соотношения «мозг - психика» не прямыми, а опосредованными пространственно-временными факторами. Например, возникновение эйфории у правши при поражении правого полушария мозга говорит не о локализации, «рождении» эйфории в материи правой гемисферы мозга, а скорее об изменении индивидуальных пространства и времени (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1975, 1977, 1978, 1980, 1986; N. Colter, J. Shaw, 1982) вследствие дисфункции этой гемисферы. (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1993).

Известно, что от 3 до 10% людей являются леворукими и от 5 до 20% - амбидекстрами (функциональная симметрия рук).

Известно, что становление речи тесно связано с развитием моторной доминантности руки. По данным некоторых исследователей (С. Спрингер, Г. Дейч, 1983), доля неправоруких детей особенно велика среди детей, страдающих нарушениями речи. Исследования здоровых леворуких свидетельствуют об особой организации их мозговой деятельности по сравнению с праворукими. В частности, у них отмечаются меньшая выраженность α -ритма, снижение межполушарной асимметрии (МПА) или ее отсутствие в диапазонах α - и β - волн, противоположный (праворуким) характер асимметрии. Отмечается также меньшее реагирование на ЭЭГ левшей в ответ на вербальные и невербальные стимулы (В.А. Айрапетянц, 1987). Кроме того, у них выявлены отставание в созревании ЭЭГ, особенно в ассоциативных областях коры мозга (Л.М. Пучинская и др., 1987), задержка в созревании реакций роландического ритма α -диапазона на реальное и мысленное движение (О.А. Вятлева, Л.М. Пучинская, 1989). Исследование (О.А. Вятлева, Л.М. Пучинская, 1989), объединившее левшей и амбидекстров в одну группу неправшей, показало, что реакции таковых с общим недоразвитием речи (ОНР) являются наименее зрелыми по сравнению как с правшами, так и со здоровыми неправшами. Однако разная степень МПА у левшей и амбидекстров, вероятно связана с неодинаковым характером полушарных взаимодействий при движении.

Таким образом, данные показывают, что степень зрелости реакций ЭЭГ сенсомоторной коры на движение связана с профилем полушарной асимметрии как в группе здоровых, так и у детей с ОНР (у первых в большей степени, чем у последних). Различия между левшами и амбидекстрами имеются в степени вовлечённости полушарий мозга, характере полушарной асимметрии (или в её наличии либо отсутствии), ритмическом составе реакции. Вовлечённость полушарий выше у амбидекстров, реакции асимметричнее у левшей. Существенным отличием реакций амбидекстров от таковых у правшей и левшей того же возраста можно считать хорошо выраженные реакции θ -ритма. Разный (зеркальный) характер реакции амбидекстров в норме и при ОНР, вероятно, связан с различием причин, вызывающих отклонения в латерализации мозга.

Почти 100 лет назад, в 1892 г., Н. Е. Введенский сформулировал понятие функциональной подвижности (или лабильности) как важнейшего функционального свойства раздражимых образований. Открытие лабильности имело важное значение для становления и развития физиологической школы Петербургского университета и, в частности, учения о доминанте. Благодаря многочисленным работам последователей А.А. Ухтомского был накоплен богатый экспериментальный материал, существенно расширяющий наши представления о природе этого свойства.

Как известно, эта концепция принимает в качестве ведущей посылки положение о существовании у центральной нервной системы ряда свойств, характеризующих динамику протекания в ней процессов возбуждения и торможения и составляющих в своих комбинациях нейрофизиологическую основу индивидуально-психологических различий (Д.Р. Белов, И.Е. Кануников, 1991).

Зеркальные формы деятельности

Так названы эти формы деятельности потому, что выполняющий сейчас письмо или движения, чтение и восприятие больной может выглядеть как зеркальное отражение правши, выполняющего ту же деятельность.

В данной работе речь идет только о зеркальном рисовании и письме. Зеркальное рисование совершается левой рукой и наоборот в пространстве: рисуется перевернутым на 180° либо весь предмет, либо отдельные его части. Зеркальное письмо реализуется справа налево; переставляются местами правые и левые детали букв, редко – верхние и нижние (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина).

Точных данных о частоте встречаемости зеркального письма нет. В литературе подчеркивается связь зеркального письма только с одним левым признаком асимметрии - леворукостью: в обычных школах пишущих

зеркально - 0,48% детей, в школах для детей с физическими дефектами - 1,1%, в школах для умственно отсталых детей - 8% и среди них праворуких мальчиков - 1,6%, праворуких девочек - 2,8% (Н. Gordon, 1920); зеркальное письмо обнаружено у 31,8% леворуких мальчиков и у 33,3% леворуких девочек, и оно встречается в 17 раз чаще среди умственно отсталых по сравнению с нормально развивающимися детьми (А.А. Капустин, 1924).

Зеркальное письмо описано у больных с очаговым поражением мозга (С.С. Калижнюк, 1970; В. Rosenbner, 1981; Г.Н. Болдырева, А.А. Жаворонкова, 1989), шизофренией (Г.Е. Введенский, 1982), эпилепсией (Т.И. Тетеркина, 1985), пограничными нервно-психическими расстройствами (Н.А. Зорин, 1986). При этом обнаруживается интересный факт: зеркальное письмо у больных, например, эпилепсией, проявляется только при неправом профиле асимметрии.

Kleist объясняет зеркальное письмо левой рукой преобладанием кинестетико-графических мнестических возможностей правого полушария при ослаблении относительных возможностей левого.

Известно, что зеркальное письмо у детей при первых попытках писать и последующая перемена направления письма имеют отношение к завершению развития доминирующей левой гемисферы, в котором участвуют как эндогенные, так и экзогенные факторы. Hermann и Rötzel отмечают роль правого полушария в реализации зеркального письма. Письмо левой рукой определяет тенденцию к направлению письма влево, а также вызывает раздражение соответствующей зоны другого полушария. Роль правого полушария в осуществлении зеркального письма обнаруживается в случае, упоминаемом Kirschner, ученым – левшой, который совершенно свободно писал зеркально левой рукой.

В настоящее время пока точно неизвестна частота встречаемости зеркального рисования. В литературе описаны случаи зеркального рисования левой и правой рукой при очаговых повреждениях мозга (В.М. Мосидзе, О.А. Мхеидзе и др., 1990).

Функциональные асимметрии и некоторые заболевания

Психические процессы, зависящие от левого полушария, тесно соотносятся с двигательными асимметриями. Здесь уже дифференцируются психомоторные процессы. Они составляют основу для одного из двух главных видов познания человека - познания с помощью органов чувств с формированием чувственных образов внешнего мира и самого себя.

Соотношение правого и смешанного профилей асимметрии оказалось различным у здоровых (А.Г. Федорук, Т.А. Доброхотова, 1980) и у больных шизофренией (Г.Е. Введенский, 1982), пограничными нервно-психическими заболеваниями (Н.А. Зорин, 1986), эпилепсией. Т.И. Тетеркина (Т.И. Тетеркина, 1985) установила, что правый профиль асимметрии имеется у 39,6% здоровых и у 17,8% больных эпилепсией, смешанный профиль - у 0,4% здоровых и 84,5% больных эпилепсией. Самое же главное в полученных ею данных состоит, пожалуй, в обнаружении левого профиля асимметрии только у больных (0,7%).

У здоровых реже, чем у больных, представлены левые асимметрии и симметрия всех изученных парных органов. Так, в слухе левая асимметрия у здоровых меньше, чем у больных, почти в 2 раза: 7,3% и 13,6% соответственно. Симметрия рук у здоровых выявляется реже, чем у больных, более чем в 2 раза: 9,4% и 20,7%.

При изучении семиотики мозговых поражений на материале проникающих ранений левого и правого полушарий, показано, что у так называемых «чистых» правшей (праворуких, со стертыми признаками правшества) при ранении речевых зон левого полушария развивались стойкие афазии, в то время как у правшей со стертыми признаками левшества при таких же поражениях выявлялась менее стойкая афазия, а в ряде случаев и вовсе не отмечалось речевых расстройств. Чистые правши составляют только 42,8% от числа всех исследуемых, остальные имеют признаки моторного левшества или левый ведущий глаз (Я.К. Гасанов и др., 1982). Оказалось, что частичная доминантность правого полушария у правшей с признаками левшества находит отражение в асимметрии функций их двигательного и зрительного анализаторов (Ф.И. Гасимов, 1992).

Функциональные асимметрии и системные ревматические заболевания

Системные ревматические заболевания относятся к группе аутоиммунных заболеваний, при которых образуются аутоантитела (антитела к собственным антигенам) и цитотоксические Т-лимфоциты, направленные против собственных антигенов. В развитии аутоиммунных заболеваний играют роль наследственная предрасположенность, неблагоприятное действие факторов окружающей среды, нарушения иммунитета. Для многих аутоиммунных заболеваний выявлена связь с наследованием определенных генов HLA, генов иммуноглобулинов и антигенразпознающего рецептора Т-лимфоцитов. При ревматических заболеваниях наряду с другими проявлениями наблюдаются разнообразные неврологические и психические симптомы, обусловленные различными иммунными расстройствами. К группе аутоиммунных заболеваний относятся такие нозологические формы

как системная красная волчанка, системная склеродермия и различные системные васкулиты.

С целью определения индивидуального профиля функциональной асимметрии (ИПФА) нами было обследовано 20 здоровых студентов (контрольная группа), средний возраст которых составил 24,2 года, и 40 больных с системными ревматическими заболеваниями (РЗ) в возрасте от 25 до 68 лет (средний возраст – 40,8 лет), находящихся под наблюдением на кафедре пропедевтики внутренних болезней (заведующая кафедрой - профессор, доктор медицинских наук Н.П. Шилкина) и кафедре неврологии и медицинской генетики с курсом нейрохирургии (заведующий кафедрой - профессор, доктор медицинских наук Н. Н. Спирин) Ярославской государственной медицинской академии. Среди больных с системными ревматическими заболеваниями 19 пациентов страдали системной красной волчанкой (СКВ), 8 пациентов - системной склеродермией (ССД) и 13 пациентов – различными формами системных васкулитов (СВ). Как среди здоровых лиц, так и среди больных преобладали женщины (75% и 92,5% соответственно).

Для выявления индивидуального профиля функциональной асимметрии был создан протокол обследования (методики заимствованы из монографий Н.Н. Брагиной, Т.А. Доброхотовой “Функциональные асимметрии мозга”, 1988 г., Т.А. Доброхотовой, Н.Н. Брагиной “Левши”, 1994 г.). Асимметрии ног, рук, слуха и зрения выражались количественно в виде коэффициентов правой руки (Кпр), правой ноги (Кпн), правого глаза (Кпг), правого уха (Кпу), которые вычислялись по формулам:

$$K_{\text{пр}} = ((E_{\text{п}} - E_{\text{л}}) / (E_{\text{п}} + E_{\text{л}} + E_{\text{о}})) \times 100\%,$$

$$K_{\text{пн}} = ((E_{\text{п}} - E_{\text{л}}) / (E_{\text{п}} + E_{\text{л}} + E_{\text{о}})) \times 100\%,$$

$$K_{\text{пг}} = ((E_{\text{п}} - E_{\text{л}}) / (E_{\text{п}} + E_{\text{л}} + E_{\text{о}})) \times 100\%,$$

$$K_{\text{пу}} = ((E_{\text{п}} - E_{\text{л}}) / (E_{\text{п}} + E_{\text{л}} + E_{\text{о}})) \times 100\%,$$

где $E_{\text{п}}$ - сумма заданий, выполняемых правой рукой, ногой, глазом, ухом соответственно

$E_{\text{л}}$ - сумма заданий, выполняемых левой рукой, ногой, глазом, ухом соответственно

$E_{\text{о}}$ - сумма заданий, выполняемых обеими руками, ногами, обоими глазами, ушами соответственно.

У правшей этот коэффициент положительный, у левшей - отрицательный. По значению этого коэффициента выявлялась асимметрия

рук, ног, глаз и ушей, а в последствии, определялся профиль каждого исследуемого.

Всем обследованным проводилось комплексное клиничко-неврологическое обследование, магнитно-резонансная томография (МРТ) и/или компьютерная томография (КТ) головного мозга, реоэнцефалография (РЭГ) и ультразвуковая доплерография (УДПГ) экстра- и интракраниальных сосудов, определялся иммунологический статус.

Течение заболевания было подострым в 17,5% случаев или хроническим в 80,0%, а в 2,5% - острым. Больные имели минимальную (37,5%), умеренную (50%) или выраженную (12,5%) степень активности основного иммунопатологического процесса.

У всех пациентов независимо от нозологической формы ревматического заболевания выявлялась цереброваскулярная патология различной степени выраженности: от начальной нежесточности мозгового кровообращения до до инсультов с развитием соответствующей очаговой симптоматики.

Начальные проявления недостаточности мозгового кровоснабжения – это компенсированная стадия сосудистого поражения мозга, клинически манифестирующая лишь при повышенной потребности мозга в притоке крови (напряженная умственная работа, особенно в условиях гипоксии, выраженное утомление). Начальные проявления недостаточности мозгового кровообращения в виде периодической головной боли, несистемного головокружения, шума в голове и/или ушах, быстрой утомляемости встречались в 15% случаев среди больных с системными ревматическими заболеваниями.

Дисциркуляторная энцефалопатия определяется как медленно прогрессирующая недостаточность кровоснабжения головного мозга, которая сопряжена с развитием диффузных мелкоочаговых изменений мозговой ткани, обуславливающих нарастающее нарушение функций головного мозга. Дисциркуляторная энцефалопатия (ДЭП) I-II ст., проявляющаяся на I ст. сочетанием субъективных расстройств (головные боли, ощущение тяжести в голове, общая слабость, эмоциональная лабильность, неустойчивость при ходьбе, нарушения сна) с нерезко выраженными объективными проявлениями (глазодвигательные нарушения,

симптомы орального автоматизма, дискоординаторные явления), а на II ст. нарастанием нарушений памяти, снижением трудоспособности и отчетливой очаговой неврологической симптоматикой (оживление рефлексов орального автоматизма, центральная недостаточность VII и XII нервов, пирамидная недостаточность, координаторные и глагодвигательные расстройства встречались в 60% наблюдений.

Острые нарушения мозгового кровообращения (ОНМК) с развитием соответствующей очаговой симптоматики были зарегистрированы в 35% случаев у пациентов с системными ревматическими заболеваниями, причем инсульты отмечались у 3 пациенток с системной красной волчанкой (СКВ) (21,4%), у 10 больных с системными васкулитами (71,4%) и 1 больной с системной склеродермией (ССД) (7,2%).

У большинства пациентов разной степени выраженности были отмечены астенический (72,5%), цефалгический (70%), вестибулярно-атактический (77,5%), полиневритический (57,7%) и базально-оболочечный (42,5%) синдромы. Пирамидный синдром встречался у 67,5% пациентов, в том числе правосторонний наблюдался у 25,9%, левосторонний - у 18,5% больных.

В контрольной группе у обследуемых отмечались редкие головные боли, слабо выраженный астенический синдром. Из анамнеза травм и заболеваний, вызывающих соматическую патологию и органические изменения ЦНС, не выявлено.

В группе больных с различными нозологическими формами ревматических заболеваний встречались следующие ИПФА: правый - 40%, преимущественно правый - 37,5%, смешанный - 20% и преимущественно левый - 2,5% (таблица 1).

Таблица 1

Профили индивидуальной асимметрии у больных с системными ревматическими заболеваниями

Профиль индивидуальной асимметрии	Больные РЗ (n=40)	Здоровые (n=20)
Правый	16	8
Преимущественно правый (левоухий)	4	3
Преимущественно правый (равноухий)	2	3
Преимущественно правый (левоглазый)	3	3

Преимущественно правый (равноглазый)	1	1
Смешанный с равноценными глазами и ушами	1	0
Смешанный с ведущей левой ногой и равноценными ушами	2	0
Смешанный с ведущим левым ухом и равноценными глазами	1	0
Смешанный с ведущими левым глазом и левой ногой	1	0
Смешанный с ведущими левым глазом и левым ухом	3	2
Преимущественно левый с ведущим правым ухом	1	1

Среди здоровых лиц также выявлялись правый (40%) и преимущественно правый (45%), смешанный (10%) и преимущественно левый (5%) профили асимметрии (таблица 1). Ни у кого из исследуемых не было обнаружено левого и симметричного профилей индивидуальной асимметрии.

По данным МРТ и/или КТ головного мозга внутренняя гидроцефалия достоверно чаще обнаруживалась у пациентов с преимущественно правым профилем, а смешанная гидроцефалия - у больных с «чисто» правым профилем. Как внутренняя, так и наружная гидроцефалия одинаково часто встречалась при смешанном профиле.

Среди всех больных с системными ревматическими заболеваниями было выделено три группы пациентов. Первую группу составили больные с системной красной волчанкой (n=19), средний возраст которых равнялся 38,95 лет. Во вторую группу были включены 8 пациентов с системной склеродермией, средний возраст которых составил 48,6 лет. Третья группа была представлена 13 больными с системными васкулитами, средний возраст – 46,3 лет. При системной красной волчанке и системной склеродермии все больные были женщинами, а среди пациентов с системными васкулитами наряду с женщинами (84,6%) также были осмотрены 15,4% мужчин.

Среди обследованных пациентов с СКВ (первая группа) были выявлены следующие профили индивидуальной функциональной межполушарной

асимметрии: правый в 52,6% (10 человек), преимущественно правый в 31,6% (6 человек) и смешанный – в 15,8% (3 человека) случаев (таблица 2).

Таблица 2

Средние значения коэффициентов в группе больных СКВ

Профиль	Кпр	Кпн	Кпг	Кпу
Правый	68,76	61,57	41,01	39,96
Преимущественно правый	72,06	41,45	30,83	6,3
Смешанный	67,06	5,13	-45	-35

Умеренная степень активности иммунопатологического процесса в данной группе была характерна для больных с правым профилем (60%), реже встречалась минимальная степень (30%) и у 10% - выраженная. При смешанном профиле несколько чаще наблюдалась умеренная степень активности. При преимущественно правом профиле преобладала минимальная степень активности патологического процесса (66,66%), а в остальных случаях она была умеренной.

Независимо от профиля ФА у 13 пациенток (68,4%) отмечались головные боли сосудистого характера (гипертонические и дистонические), а также у 14 больных (73,7%) – вестибулярно-атактический синдром в виде системного и/или несистемного головокружения, неустойчивости при ходьбе, нечеткого выполнения координаторных проб и полиневритический синдром у 12 человек (63,2%), характеризующийся низким мышечным тонусом и полиневритическим типом расстройства чувствительности.

При правом профиле у 7 больных СКВ наблюдался пирамидный синдром в виде повышения сухожильных рефлексов и мышечного тонуса, наличия патологических рефлексов и легких или умеренных парезов. Из них левосторонний пирамидный синдром встречался лишь в одном случае, а в остальных случаях одинаково часто регистрировались как правосторонний, так и двусторонний пирамидный синдром. Среди больных СКВ с преимущественно правым профилем встречались тетрапарезы (5 пациенты), правосторонние (3 пациента) и левосторонние (3 пациента) гемипарезы. При смешанном профиле пирамидный синдром был выявлен лишь у одной больной в виде тетрапарезов.

Острое нарушение мозгового кровообращения с гемипарезами различной степени в левой гемисфере перенесли 2 пациентки с профилем ФА и 1 больная СКВ с преимущественно правым профилем (ведущим левым ухом). У 4 больных с различными профилями наблюдалась начальная недостаточность мозгового кровообращения в виде периодических головных болей и головокружения, быстрой утомляемости, снижении работоспособности.

При нейровизуализации головного мозга у двух пациенток (профиль асимметрии – правый и преимущественно правый с ведущим левым ухом) в левом полушарии в области заднего рога бокового желудочка были выявлены единичные ишемические очаги размером 8×15 мм. Наряду с этим у лиц с правым профилем преобладало расширение желудочковой системы головного мозга (40%), у 20% - расширение субарахноидального пространства, а в 30% случаев - сочетанное расширение ликворных пространств. Внутренняя гидроцефалия встречалась у всех больных с преимущественно правым профилем (ведущим левым ухом), в других случаях (профиль преимущественно правый с ведущим левым глазом и равноценными глазами) наблюдалась смешанная гидроцефалия. У пациенток со смешанным профилем одинаково часто выявлялись все виды гидроцефалии.

При исследовании экстра- и интракраниальных сосудов у больных СКВ в 36,8% случаев имел место дистонический тип кровотока, у 21,1% - гипертонический и у 15,8% обследованных – гипотонический тип. Затруднение венозного оттока было выявлено у большинства пациенток (78,9%). У 5 обследованных регистрировалась асимметрия кровотока по позвоночным артериям, причем у 4 из них преобладала правосторонняя асимметрия.

Среди больных системной склеродермией (вторая группа) правый профиль наблюдался лишь у одной пациентки (12,5%), преимущественно правый - у 50% (4 человека), смешанный – в 25% (2 человека) случаев и преимущественно левый – также у одной обследованной (12,5%) (таблица 3).

Таблица 3

Средние значения коэффициентов в группе больных ССД

Профиль	Кпр	Кпн	Кпг	Кпу
Правый	73,9	10	22,2	40

Преимущественно правый	78,2	57,53	44,9	-20
Смешанный	80,43	-8,75	-16,25	16,6
Преимущественно левый	-86,96	-100	-83	66,6

Умеренная степень активности иммунопатологического процесса в данной группе была характерна для 3 больных (правый профиль, смешанный и преимущественно левый). У всех пациенток (50%) с преимущественно правым профилем и одной обследованной со смешанным профилем преобладала минимальная степень активности патологического процесса,.

Независимо от профиля ФА в 75% случаев (7 пациенток) отмечались головные боли сосудистого характера и вестибулярно-атактический синдром, а у 62,5% был выявлен полиневритический синдром.

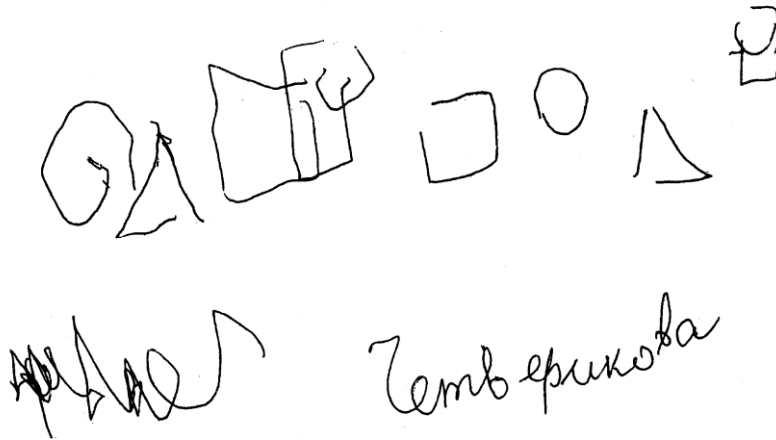
Зеркальные формы деятельности у больных системными ревматическими заболеваниями

Для выявления зеркальности всем обследуемым предлагалось с закрытыми глазами одновременно обеими руками рисовать определенные геометрические фигуры и написать свою фамилию.

Способность к “зеркальным формам деятельности” (ЗФД) среди больных системными ревматическими заболеваниями (рисунок 1) отмечалась у 23 человек (57,5%), из них только “зеркальное рисование” было выявлено у 87%, а “зеркальное рисование” и “зеркальное письмо” – у 13% наблюдений (таблица 4). Причем, только у троих (7,5%) из этой группы (профиль асимметрии правый, преимущественно правый с ведущим левым ухом, смешанный с равноценными глазами и ушами) выявлено левшество у членов семьи, а одна пациентка (профиль асимметрии преимущественно правый с равноценными ушами) - переученная левша.

Рисунок 1

Больная системной красной волчанкой (профиль асимметрии правый).
Зеркальное рисование и письмо.



Больная системной красной волчанкой (профиль асимметрии преимущественно правый с ведущим левым глазом).
Зеркальное рисование и письмо.

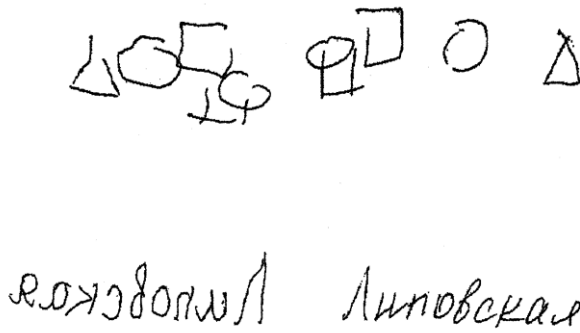


Таблица 4

“Зеркальное рисования и/или письмо” у больных системными ревматическими заболеваниями

“Зеркальное рисование и/или письмо”	Больные РЗ (n=40)	Здоровые (n=20)
-------------------------------------	-------------------	-----------------

Правый профиль	16	8
- “зеркальное рисование”	9	2
- “зеркальное рисование и письмо”	2	1
Преимущественно правый (левоухий) профиль	4	3
- “зеркальное рисование”	4	0
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0
Преимущественно правый (равноухий) профиль	2	3
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0
Преимущественно правый (левоглазый) профиль	3	3
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0
Преимущественно правый (равноглазый) профиль	1	1
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	0	0
Смешанный профиль с равноценными глазами и ушами	1	0
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0
Смешанный профиль с ведущей левой ногой и равноценными ушами	2	0
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0
Смешанный профиль с ведущим левым ухом и равноценными глазами	1	0
- “зеркальное рисование”	0	0
- “зеркальное рисование и письмо”	0	0

Смешанный профиль с ведущими левым глазом и левой ногой	1	0
- “зеркальное рисование”	1	0
- “зеркальное рисование и письмо”	0	0
Смешанный профиль с ведущими левым глазом и левым ухом	3	2
- “зеркальное рисование”	2	1
- “зеркальное рисование и письмо”	1	1
Преимущественно левый профиль с ведущим правым ухом	1	1
- “зеркальное рисование”	1	1
- “зеркальное рисование и письмо”	1	0

В контрольной группе “зеркальное рисование” и/или “зеркальное письмо” были свойственны 5 исследуемым (25%), достоверно отличаясь ($p < 0,01$) от группы больных ревматическими заболеваниями. У студента Р. выявлен зеркальный феномен при рисовании фигур обеими руками с закрытыми глазами (профиль асимметрии правый, однако он - переученный левша) (рисунок 2).

Студент Р. - переученный левша (профиль асимметрии правый).
Зеркальное рисование.



Резникова

Резникова

Студент С. (профиль асимметрии преимущественно левый с ведущим
правым ухом). Зеркальное рисование.



Слочев

Слочев

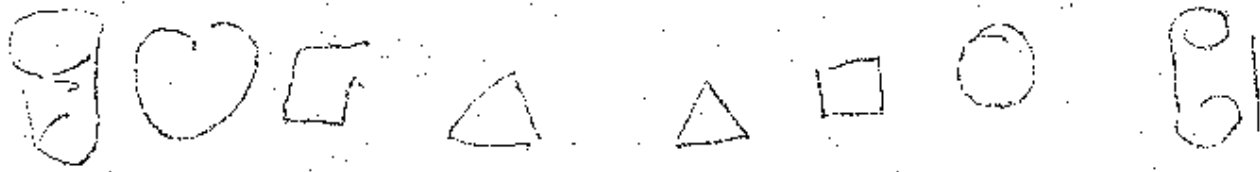
Из литературы известно (Н.П. Тяпугин, 1950), что у подвергшихся переучиванию леворуких детей, выявляются зеркальные феномены, а также двигательная расторможенность и заикание. Он описал леворукую девочку 8 лет, у которой заикание появилось на второй день после того, как мать, желая приучить дочку писать правой рукой, привязывала левую к туловищу. В.В.

Суворовой и М.А. Матовой (1988 г.) было доказано, что в 40% случаев заикание появляется при принудительном переучивании.

Тот же студент Р. рассказал, что вскоре после попыток переучить его писать левой рукой, появилось заикание (испытывал сильное неудобство и расстраивался). Оно возникает и по сей день при волнении. В настоящее время у него возникает неудобство при работе левой рукой, старается ею не пользоваться. При ориентировке определяет сначала правую, а потом левую руку.

У другого студента Н. также выявлен подобный симптом (профиль асимметрии смешанный с ведущим левым ухом и левым глазом), но в данном случае прослеживается наследственный фактор - дед по отцовской линии левша. Аналогичный феномен у студента С. (преимущественно левый профиль с ведущим правым ухом) (рисунок 3).

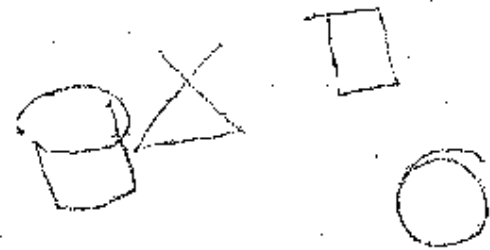
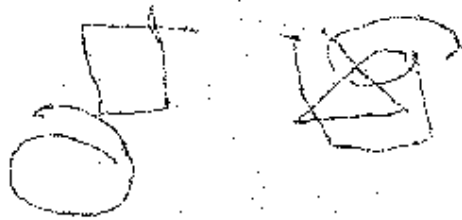
Студентка З. (профиль асимметрии правый).
Зеркальное рисование и письмо.



Закорова

Закорова

Студент Л. (профиль асимметрии смешанный с ведущим левым
глазом и левым ухом).
Зеркальное рисование и письмо.



Лосев

Лосев

У двоих студентов присутствует не только “зеркальное рисование”, но и “зеркальное письмо”. Профиль асимметрии в первом случае - правый, во втором - смешанный с ведущим левым глазом и левым ухом. Но в первом

случае присутствует наследственный фактор - брат матери левша (рисунок 3).

По данным литературы (Т.А. Доброхотова, Н.Н. Брагина, 1994) - “зеркальное письмо” отмечено только у 10% здоровых с левшеством в слухе или зрении, а Р.В. Ballard ещё в 1916 году подчеркивал связь его с леворукостью.

Таким образом, у пациентов с системными ревматическими заболеваниями зеркальные феномены сопряжены с левым и таковыми профилями асимметрии, где расходятся моторные и сенсорные асимметрии.

Но остается открытым вопрос, почему же “зеркальность” присутствует у больных с правым профилем функциональной асимметрии и отсутствием семейного левшества, и имеется ли связь с поражением головного мозга?

В группе больных с системной красной волчанкой ЗФД встречались у 13 человек (68,4%), причем только “зеркальное рисование” было отмечено у 9 пациентов, а сочетание “зеркального рисования” с “зеркальным письмом” – у 4 обследуемых. У больных с правым и преимущественно правым профилями “зеркальное рисование” в обоих случаях выявлено у четырех пациенток, из них у половины определялось как “зеркальное рисование” так и “зеркальное письмо”. У больных с преимущественно правым профилем “зеркальное рисование” встречается в тех случаях, где ведущее левое ухо, равноценные глаза и равноценные уши, а сочетание обоих феноменов – у пациенток с ведущим левым глазом и равноценными ушами. При смешанном профиле способность к “зеркальному рисованию” имела одна обследованная.

В группе больных с системной склеродермией ЗФД встречались у 6 человек (75%), причем одинаково часто встречалось только “зеркальное рисование” - у 3 пациентов (профиль асимметрии преимущественно правый с ведущим левым ухом, равноценными ушами, смешанный), а также сочетание “зеркального рисования” с “зеркальным письмом” – у 3 обследуемых (профиль преимущественно правый с ведущим левым ухом, смешанный, преимущественно левый с ведущим правым ухом).

Резюме

Таким образом, в ходе исследования больных РЗ определены характерные профили функциональной асимметрии: правый и преимущественно правый профили (у 6 и 9 человек соответственно) и в 2 случаях встречался смешанный профиль асимметрии.

У пациентов с СКВ несколько чаще наблюдался чисто правый профиль (5 человек), несколько реже – преимущественно правый (4 человека), у 2 больных – смешанный профиль.

Среди здоровых лиц наряду с правым (8 человек) и преимущественно правым (9 человек) выявлялись также смешанный (3 человека) и преимущественно левый (1 человек) профили асимметрии.

Ни у кого из исследуемых не было обнаружено левого и симметричного профиля.

Способность к «зеркальным» видам деятельности среди больных с РЗ достоверно ($p \leq 0,05$) отмечалась в 58,9% наблюдений (10 больных), у пациентов с СКВ в 80% случаев (8 больных). В контрольной группе «зеркальное рисование» и/или «зеркальное письмо» были свойственны 5 исследуемым (25%). Таким образом, можно сделать вывод, что зеркальные феномены сопряжены с левым и такими профилями асимметрии, где расходятся моторные и сенсорные асимметрии. Патологические изменения на ЭЭГ коррелировали с сосудистой патологией и активностью основного процесса.

В группе больных РЗ в целом и у больных СКВ по результатам проведенного клинико-функционального исследования отмечено: большее вовлечение в патологический процесс левого полушария. На фоне диффузного поражения головного мозга отмечались выраженные нарушения у больных РЗ в целом в левой лобно-теменной и правой затылочной областях, а у больных СКВ - в левой затылочной области. Это клинически проявлялось появлением очаговой симптоматики и изменением личностных черт в данной группе обследованных.

Таким образом, выявленные межполушарные функциональные асимметрии накладывали отпечаток на распределение функций между правым и левым полушариями головного мозга у больных ревматическими заболеваниями.

Литература

1. *Айрапетянц В.А.* Особенности функциональной асимметрии мозга здоровых детей//Асимметрия мозга и память. Пущино, - 1987. - С. 3-13.
2. *Ананьев Б. Г.* Пространственное различие. - Л.: Изд. ЛГУ, - 1955. - 188 с.
3. *Ананьев Б. Г.* Психология чувственного познания. - М.: Изд-во Акад. пед. наук РСФСР, - 1960. - 486 с.
4. *Ананьев Б. Г., Рыбалко Е. Ф.* Особенности восприятия пространства у детей. - М.: Просвещение, - 1964. - 302 с.

5. *Аршавский В.В.* Особенности межполушарных взаимоотношений у коренного и пришлого населения Сев.-Востока (Препринт.). - Магадан.: ДВНЦ АН СССР, -1985. -Ч.1. -41с.; Ч.2.-59с.
6. *Аршавский В.В., Ротенберг В.* Некоторые электрофизиологические характеристики функциональной межполушарной асимметрии//Журн. высш. нервн. деят.-1989.-Т.29.-С. 44-51.
7. *Асланов А. С., Гаврилов Н. А., Монахов К. К. и др.* Пространственная синхронизация биоэлектрических потенциалов человеческого мозга. - М.: Наука, - 1973. - С. 139.
8. *Балонов Л. Я., Деглин В. Л.* Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. - Л.: Наука, - 1976. - 218 с.
9. *Белов Д. Р., Кануников И.Е.* Средний уровень асимметрии волн ЭЭГ как возможный коррелят свойства лабильности полкшарий головного мозга// Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова. -1991. - № 10. - С. 1-9.
10. *Березин Ф. Б., Аршавский В. В., Ланеев А. И. и др.* Результаты электрофизиологических исследований человека и некоторые психофизиологические отношения. //Психическая адаптация человека в условиях Севера. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, - 1980. - С. 87.
11. *Бианки В. Л.* Асимметрия мозга животных. - Л.: Наука, - 1985. - 285 с.
12. *Бианки В. Л. Воеводенкова М. А.* Влияние поэтапного расщепления мозга на межполушарную аналитико-синтетическую деятельность и однополушарное доминирование//Журн. высш. нервн. деят. - 1971. - Т. 21. - С. 231.
13. *Блинков С. М., Карасева Т. А.* Афазия и зеркальное письмо у левой при поражении левого полушария// Журн. Невропатол. и психиатр. - 1965.- №. 12. - С. 1767-1772.
14. *Болдырева Г. Н., Жаворонкова А. А.* Характеристика межполушарных взаимоотношений ЭЭГ в оценке функционального состояния мозга человека// Журнал высшей нервной деятельности. - 1989. - т. 39. - №12. - С. - 215-220.
15. *Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А.* Проблема функциональной асимметрии головного мозга//Вопросы философии. - 1977. - № 2. - С. 135-150.
16. *Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А.* Функциональная асимметрия мозга и индивидуальное пространство и время//Вопросы философии. - 1978. - № 3. - С. 137-149.
17. *Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А.* Функциональные асимметрии человека. - М.: Медицина, - 1981. - 287 с.
18. *Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А.* Функциональные асимметрии человека. 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Медицина, - 1988. - 237 с.
19. *Брандт А. Ф.* Десноручие, шуеручие и перекрестная асимметрия конечностей//Русский антропол. журн. - 1927. - Т. 15. - № 3-4. - С. 7-28.

20. Буянакс Т. М., Варданян Б., Гиппенрейтер Ю. Б. О механизмах точных движений руки//Психол. журн. - 1980. - 1. - С. 93 - 103.
21. Введенский Г. Е. К изучению индивидуального профиля асимметрии у психически больных//Взаимоотношения полушарий мозга. - Тбилиси, - 1982. - С. 163-164.
22. Введенский Г. Е. Функциональные асимметрии больных в механизмах формирования психопатологической картины шизофрении//Проблемы нейрокибернетики. - Ростов-н/Д, - 1983. - С. 192-193.
23. Вернадский В. И. Размышления натуралиста. - М.: Наука, - 1975. - Т. 1. - 173 с.
24. Вятлева О. А., Пучинская Л. М.//Журн. невропатол. и психиатр. - 1989. - № 3. - С. 58-63.
25. Гасанов Я. К., Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. и др. Межполушарные взаимоотношения мозга и восприятие музыки//А. Р. Лурия и современная психология. - М.: Изд-во МГУ, - 1982. - С. 207-214.
26. Гасимов Ф.И. Особенности вербальных и невербальных (зрительно-пространственных) функций при различных типах межполушарной асимметрии мозга: Канд. дисс. - М., - 1992. - 171 с.70.
27. Голиков Н.В. Электрическая активность головного мозга и ее зависимость от функционального состояния нервной системы. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, - 1950. - 22. - 200-228.
28. Гримак Л. П., Стрельченко А. Б. Регуляция межполушарных взаимоотношений головного мозга с помощью гипнотического внушения//Дефектология. Психофизиология. Дифференциальная психофизиология. Тезисы к VII съезду общества психологов СССР. - М, - 1989. - С. 153-154.
29. Гриндель О. М. Электроэнцефалограмма человека при черепно-мозговой травме. - М.: Наука, - 1988. - 200 с.
30. Гриндель О. М., Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. и др. Математический анализ электрической активности головного мозга человека при некоторых нарушениях памяти//Нейрофизиологические основы памяти. - Тбилиси, - 1979. - С. 161-179.
31. Грюссер О. Зрение и движение глаз//Физиология человека. -М.: Мир, -1985. -Т.2. -С. 90-153.
32. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Пространственно-временные факторы в организации нервно-психической деятельности//Вопросы философии. - 1975. - № 5. - С. 133-145.
33. Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. - М.: Медицина, - 1977. - 360 с.
34. Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н. Загадки неправорукого меньшинства человечества//Вопр. Философии. - 1980. - № 1. - С. 124-134.

35. *Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н.* Принцип симметрии-асимметрии в изучении сознания человека//Вопр. философии. - 1986. - № 7. - С. 13-27.
36. *Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н.* Асимметричный мозг-асимметричное сознание//Журн. высш. нерв. деят-сти. - 1993. - Т. 43. - С. 256-261.
37. *Доброхотова Т. А., Брагина Н. Н.* Принцип симметрии – асимметрии в изучении сознания человека//Вопр. философии. - 1986. - № 7. - С. 13-27.
38. *Дубровский Д. И.* Проблема «Психика и мозг» в свете категорий социального и биологического//Вопр. философии. - 1982. - № 5. - С. 65-75.
39. *Ефремов В. С.* Функциональная асимметрия полушарий мозга в процессе зрительного восприятия у больных шизофренией с продуктивной и негативной симптоматикой//Журн. невропатол. и психиатрии. - 1986. - № 1 - С. 97-102.
40. *Жаворонкова Л. А., Болдырева Г. Н., Доброхотова Т. А.* Зависимость организации электрической активности мозга человека от доминантности полушария//Журн. высш. нерв. деят. - 1988. - Т. 38. - № 4. - С. 620-626.
41. *Зенков Л. Р.* Клиническая энцефалография (с элементами эпилептологии). -Изд. Таганрогского радиотехнич. унив-та, - 1996. - 357 с.
42. *Зорин Н. А.* Роль особенностей индивидуального профиля функциональной асимметрии мозга в диагностике и терапии пограничных нервно-психических расстройств//Новое в терапии и организации помощи больным с пограничными нервно-психическими расстройствами. - М., - 1986. - С. 118-124.
43. *Калижнюк С. С.* К вопросу о зеркальном письме у детей с церебральными параличами//Журн. невропат. и психиатрии. - 1970. - № 9. - С. 1566-1571.
44. *Каменская В. М., Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А., Чебышева Л. Н.* К вопросу о функциональных связях правого и левого полушарий мозга с различными отделами срединных структур мозга//Функциональная асимметрия и адаптация человека. - М., - 1976. - С. 26-27.
45. *Канарейкин К. Ф., Бабенкова С. В.* Особенности восстановительного периода у больных, перенесших инсульт, с локализацией очага в правом полушарии головного мозга//Журн. невропатол. и психиатрии. - 1973. - № 4. - С. 485-490.
46. *Капустин А. А.* Детская леворукость и проблема воспитания левой руки» Linkskultur»//Русская клиника, - 1924. - Т 1. - № 3. - С. 341-346.
47. *Констандов Э. А., Генкина О. А.* Межполушарное взаимодействие у человека при восприятии зрительных

стимулов//Журн. высш. нервн. деят-сти им. И. П. Павлова. - 1975. - Вып. 5. - Т. 25. - С. 899.

48. *Констандов Э. А.* Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. - М.: Наука, - 1983. - С. 170.

49. *Констандов Э. А., Иващенко О. И., Важнова Т. Н.* О полушарной латерализации зрительно-пространственной функции у человека//Высш. нервн. деят-сти им. И. П. Павлова. - 1985. - Т. 35. - № 6. - С. 1030.

50. *Кураев Г. А., Орлов В. И.* Клинико-нейрофизиологические аспекты межполушарной асимметрии мозга. - Ростов н/Д. Изд. Ростовского унив-та, - 1989.

51. *Леутин В. П., Николаева Е. И.* Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. - Новосибирск: Наука, - 1988. - 189 с.

52. *Ливанов М. Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. - М.: Наука, - 1972. - 307 с.

53. *Ливанов М. Н., Свидерская Н. Е.* Психологические аспекты феномена пространственной синхронизации потенциалов//Психол. журн. - 1984. - Т. 5. - № 5. - С. 71.

54. *Литинский Г. А.* Функциональная асимметрия глаз//Русск. офтальмол. журн. - 1929. - Т. 9. - № 4. - С. 450-466.

55. *Мосидзе В.М., Эрохи В.Л.* Взаимоотношения полушарий мозга.- Тбилиси: Мецниереба, 1986.- 159 с.

56. *Мосидзе В. М., Мхеидзе О. А., Макашвили М. А.* Асимметрия мозга человека. - Тбилиси: Мецниереба, - 1990. - 127 с.

57. *Невская А. А.* Межполушарные различия при зрительном восприятии: спорные вопросы и перспективы исследований//Сенсорные системы: Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. - Л., - 1985. - С. 3.

58. *Неймарк М. С.* Слуховые асимметрии в пространственном восприятии звука//Ученые записки ЛГУ. - № 185. - Л., - 1954. - Сер.: философ. науки - Вып. 6. - С. 135-142.

59. *Павлова Л.П.* О межнейрональных отношениях при совместной работе рук. -Л., ЛГУ- 1965, 6, 17-33.

60. *Павлова Л. П., Кривова Т. И.* Парная работа полушарий головного мозга человека как показатель уровня работоспособности при формировании двигательного навыка. Матер. 4 научн. конф. по морфол. физиол. и биохимии мышечной деят. - М., - 1966. - С. 117.

61. *Порк М. Э.* Межполушарное взаимодействие в стереоскопическом восприятии у человека//Сенсорные системы. Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. - Л., - 1985. - С. 37-46.

62. *Пучинская Л. М.* Моторная доминантность полушарий в соотношении с профилем функциональной асимметрии при реальном и мысленном движении//Леворукость, антропоизометрия и латеральная адаптация. - М.: Ворошиловград, - 1985. - С. 42-43.

63. Пучинская Л.М., Вятлева О.А., Сунгурова Т.А.//Леворукость у детей и подростков. -М., -1987. -С. 73-76.
64. Ротенберг В.С. Слово и образ: проблема контекста//Вопр. философии. -1980. - 4. - С. 282.
65. Ротенберг В., Аршавский В.В. Поисковая активность и адаптация. -М.: Наука, -1984. -192с.
66. Сергеев Г. А., Павлова Л. П., Романенко А. Ф. Статистические методы исследования электроэнцефалограммы человека. - Л., - 1968. - С 47-122.
67. Симерницкая Э.Г. Доминантность полушарий. -М.: Изд-во МГУ и Л.: Наука, -1973. -274с.
68. Симерницкая Э. Г. Доминантность полушарий. - М.: Изд-во МГУ, - 1978. - 95 с.
69. Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг , правый мозг. -М., - 1983.
70. Ташпулатов М. Т. Характеристика биоэлектрической активности конечностей при физических нагрузках у детей. Автореф. канд. дисс. - М., - 1969.
71. Тетеркина Т. И. Функциональная асимметрия головного мозга больных эпилепсией: Канд. дисс. - Л., - 1985.
72. Фарбер Д.А. Динамика полушарной асимметрии ЭЭГ в онтогенезе//Современные проблемы нейробиологии. - Тбилиси: Мецниереба, - 1986. - С. 367.
73. Федорук А. Г., Доброхотова Т. А. Функциональные асимметрии человека в операторской деятельности//Космич. биология и авиакосмич. медицина, - 1980. - № 5. - С. 39-42.
74. Фонарев А.М. Развитие функций мышечной системы ребенка. Автореф. докт. дисс. -М., -1969.
75. Черначек И., Кобса К., Подивинский Ф. Использование парной деятельности полушарий в восстановительной терапии гемипаретиков.//Чехосл. мед. Обозр., -1966. -№ 12, I, -С.1-9.
76. Юсевич Ю. С. Кора и биоэлектрическая активность мышц при некоторых типах движений в норме и патологии. 3 объед. научн. конф., посвящ. проблемам строения и деят. гол. мозга. - М.: Медгиз, - 1948. - 26-29.
77. Юсевич Ю. С. Электромиография тонуса скелетной мускулатуры человека в норме и патологии. - М.: Медгиз, - 1963.
78. Annet M. The distribution of manual asymmetry//Br. J. psychologi, - 1972. - V 63. - P. 343-358.
79. Bradshaw J. L., Nettlenon N. C. The nature of hemispheric specialization in man//The Behavioral and Brain Sciences, - 1981. - V. 4. - P. 51.
80. Bragina N. N., Dobrochotowa T. A. Funktionelle Asymmetrien des Menschen. Leipzig: VEB Thieme, - 1984. - 330 S.
81. Cernacek L., Jagr J., Travnikova M. Vzťah motorickej dominancie a psychickej zrelosti u dett // Bratisl. lek. Listy, - 1974. - V. 61. - N 2. - P.129.

82. *Cernacek Y. S.* Fyziolofishe u karaterl motorickei dominancie. *Asta Univ. Carolinae Med.*, - 1966. - N 12, 8, - S. 515—520.
83. *Cernacek Y. S., Podivinsky F. N.* Cerebral dominance and somatosensory cortical responses in man. *Physiol. bohemosl.*, - 1966. - V. 15. - N 2. - S. 397-403.
84. *Cernacek Y. S., Podivinsky F. N.* Late somatosensory cortical responses and cerebral dominance. *Physiol. bohemosl.*, - 1967. - V. 16. - V. 3. - S. 25-263.
85. *Christiaens Z., Bize P.R., Maurtn P.* Les gauchers au travail// 7-es Loumees nationales de Medicine du Travail. Paris: Masson, - 1962.
86. *Colter N., Shaw J. C.* EEG coherence analysis and field dependence//*Biol. Psychol.*, - 1982. - V. 15. - N 3-4. - P. 215.
87. *Dobrochotowa T.A., Bragina N.N.* Zu Besonderheiten der Links- und Beidhander //Sowyetwissenschaft Gesellschafts Wissenschaftliche Beitrage, -1980. - H. 11. - S. 1203-1214.
88. *Eason R., Croves P., White C., Oden D.* Evored cortical potentials: Relation to field and Handedness. *Scince*, - 1967, 156, 3782, 1643-1646.
89. *Ehrlichman H., Weinberger A.* Lateral eye movements and hemishperic asymmetry; Acritical review//*Psychol. Bull.*, - 1979. - V. 85. - N 5. - P. 1080-1101.
90. *Flor-Henry P.* Mechanismes cerebraux de l'efficacite des electrochocs// *Encephale.*, - 1987. - V. 13. - N 6. - P. 329-333.
91. *Fortenot D. J.* Visual Field differences in recognition of verbal and nonverbal stimuli in man//*J. Compar. and Physiol. Psychol.*, - 1973. - V. 85. - N 3. - P. 564.
92. *Giannitrapani D.* Electroencephalographic differences betweenresting and mental multi'plication. *Percept. and. Mot. Skills*, - 1966, 22, 2, 399-405.
93. *Giannitrapani D., Sorkin A. Enestein J.* Laterality preference of children and adults as related to interhemispheric EFG phase activity. *J. Neurol. Science*, - 1966, 3, 2, 139-150.
94. *Goldstein L., Murri L.* Functional brain asymmetry: an up and coming development in cerebral sciences//*Res. Commun. Psychol. Psychiatr. and Behav.*, - 1982. - V. 7. - 1. - P. 3.
95. *Graves R., Goodglass H., Landis T.* Mouth asymmetry during spontaneous spe-ech//*Neuropsychologia*, - 1982. - Vol. 20. - N 4. - P. 371-381
96. *Graves R., Landis T.* Hemispheric control of speech expression in aphasia. A mouth asymmetry stundy//*Arch. Neurol.* - 198.5. - Vol. 42. - N 3.- P. 249- 251.
97. *Jsaacsen-Brigt M.* Field study of eye glance and laterality//*Percept. Mot. Skills.*, - 1978. - V. 47. - N 3. - Pt. 2. - P. 1267-1272.
98. *Katz J., Salt P.* differences in task and use of language: a study of lateral eye morement//*Percept. Mot. Skills*, -11981. - V. 52. - N 3. - P. 995-1002.

99. *Kimura D., Humphys C. A.* Comparison of left - and right - arm movements during speaking//*Neuropsychologia*, - 1989. - V. 19. - N 6. - P. 807-812.
100. *Kinsbourne M.* The cerebral basis of lateral asymmetries in attention//*Acta Psychol.* - 1970. - V. 33. - N 2. - P. 193.
101. *Koff E., Borod J. C., White B.* Asymmetries for hemiface size and mobility//*Neuropsychologia*. - 1981. - Vol. 19, N6. - P. 825-830.
102. *Milner B.* Hemispheric specialization: Scope and Limits//*The Neurosciences: Third Study Program*. Cambridge: Massachusetts, - 1974. - P. 75.
103. *Ornstein R.* The psychology of consciousness. N. Y.: Harv. Br. Jovan, - 1977.
104. *Polich T.* Left hemisphere superiority for visual search//*Context*, - 1980. - V. 16. - N 1. - P. 39-50.
105. *Rosenberg B. A.* Do eye movements have a special importance to mental activity? *Percept. Mot. Skills.* - 1981. - Vol. 63, N 2. - P. 671-678.
106. *Routsonis K. G., Pasalidis F. K. Pappa P. K.* К вопросу о зеркальном письме и чтении//*Журн. невропатол. и психиатрии.* - 1978. - № 12. - С. 1802-1808.
107. *Ruggeri V., Morelli A.* Chromatic perception in relation to an hypothesized cerebral dominance//*Percept. Mot. Skills.* - 1985. - Vol. 60. - N 2 - P. 583.
108. *Ruggeri V., Valeri C.* Body schema and lateralization//*Percept. Mot. Skills*, -1984. - Vol. 52. - N 1. - P. 19- 24.
109. *Sperry R.W.* Lateral specialization in the surgically separated hemispheres. //*The neurosciences. 3-d study program*. Cambridge, London: MIT Press, - 1974. - P. 5.
110. *Vaughan N. G.* Topographic analysis of brain electrical activity//*EEG a. Clin. Neurophysil.* - 1985. - V. 61. - N 3. - P. 51.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ПОЛУШАРИЙ У ДЕТЕЙ С ЗАДЕРЖКОЙ ПСИХИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И С УМСТВЕННОЙ ОТСТАЛОСТЬЮ

М.Н. Фишман

Институт коррекционной педагогики РАО, Москва

Исследования по функциональной асимметрии полушарий головного мозга позволяют нам лучше понять объективные причины и механизмы, лежащие в основе нарушений и отклонений в познавательной деятельности детей, страдающих различными формами аномалий развития. Каждое полушарие вносит свой вклад, играет свою собственную роль в реализации высших психических функций. Анализ практически любого психического процесса позволяет выделить компоненты, обеспечиваемые структурами как левого, так и правого полушария. Функциональную специализацию полушарий определяют по способу обработки информации, по когнитивному стилю: левое полушарие вербальное, логическое, «рассудочное», обработка информации происходит аналитически, последовательно; правое полушарие первично невербальное, образное, зрительное, сенсорное, ассоциативное, обработка информации происходит глобально (холистически). К функциям правого полушария относятся точная перцепция и память о стимулах, которые не могут быть легко вербализованы или слишком сложны, чтобы их можно было обозначить словами. Тесная взаимосвязь двух полушарий является необходимым условием для обеспечения нормального функционирования мозга, для обеспечения всех видов деятельности.

Электрофизиологический анализ функциональной специализации полушарий и их взаимодействия в процессе разных видов деятельности позволил выявить особенности структурно-функциональной организации мозга у детей с нормальным и с задержанным развитием, а также у умственно отсталых детей одного возраста (8 – 9 лет). Проводилось исследование вызванных потенциалов (ВП) в проекционных и ассоциативных структурах левого и правого полушарий, возникающих в ответ на предъявление целевых (значимых) и нецелевых (незначимых) зрительных структурированных стимулов. Выделение значимого целевого стимула в ряду предъявленных сигналов характеризует познавательные возможности ребенка, его способность к целенаправленному, адаптивному поведению, умению выделить существенную информацию. Для оценки возрастной нормы чрезвычайно важным показателем является диапазон адаптационных возможностей организма, в основе которых лежат

приспособительные свойства физиологических систем (А.А. Маркосян, 1969).

Наши исследования (М.Н. Фишман, 1989) показали различный характер реакций структур левого и правого полушарий при выделении значимых стимулов. В норме выявляется преимущественная активация левого полушария при опознании целевых стимулов. В отличие от взрослых испытуемых, у которых лобные отделы коры головного мозга играют ведущую роль в выделении значимых сигналов (А.С. Батуев, 1982), у детей в возрасте 9 лет в анализе и выделении значимой информации принимают участие и другие структуры. Анализ стимулов сначала происходит в затылочной и в височно-теменно-затылочной областях левого полушария и в интегративно-пусковых областях обоих полушарий, причем, судя по развитию компонентов ВП, ведущее участие центральной области левого полушария отмечено и на последующих этапах обработки сенсорной информации. Эти данные согласуются с представлениями о том, что активный поиск существенных элементов информации, их сличение определяются включением в процесс восприятия переднеассоциативных областей (А.Р. Лурия, 1973). В 8 – 9 лет у детей четко осуществляется выделение значимой целевой информации, что играет важную роль в познавательной деятельности. Избирательность психических процессов не только зависит от деятельности лобных долей, но и в значительной мере определяется высоким уровнем бодрствования, ведущую роль в котором играют глубинные структуры мозга.

У детей с задержанным развитием выявлены существенные отличия от нормы при разных формах перцептивной деятельности, наблюдается ослабление включения в деятельность ассоциативных структур левого полушария. Выделение значимых сигналов, оценка значимости сигнала, судя по сдвигам амплитудно-временных параметров ВП, осуществляются, в основном, в структурах правого полушария. В левом полушарии не выявлено существенных отличий ВП на значимые и незначимые сигналы.

Физиологами, нейропсихологами и морфологами получены данные, свидетельствующие о более позднем формировании в онтогенезе функций лобных долей левого полушария (Ю.Г. Шевченко, 1972; Д.А. Фарбер, 1979; В.И. Белый, 1982; Э.Г. Симерницкая, В.И. Ростоцкая, А.Х. Алле, 1982). По-видимому, у детей с задержанным развитием структурно-функциональное созревание левого полушария, особенно его высших отделов, замедленно по сравнению с нормой.

Одним из механизмов выделения значимых стимулов является центральное оттормаживание незначимых стимулов при выделении значимых (R. Eason, M. Harler, 1969). Исходя из этого представления можно предположить, что одинаковая реакция на значимые и незначимые стимулы,

наблюдаемая у детей с задержкой психического развития в структурах левого полушария, обусловлена недостаточным развитием тормозных механизмов коры левого полушария, а также незрелостью интегративно-пусковых структур левого полушария. Можно полагать, что отсутствие или ослабление амплитудных различий ВП при предъявлении двух типов стимулов (значимых и незначимых) обусловлено недостаточностью тормозных функций коры, нарушением регуляции включения тормозных механизмов при появлении «ненужного» стимула. Наряду с этим следует иметь в виду, что нарушение выделения значимых стимулов может быть связано с несформированностью процессов локальной активации, контролируемых лобными структурами коры. В ходе онтогенеза у ребенка существенно изменяется способность к выделению значимости сигнала. В возрасте 6 – 7 лет развивается возможность оценки информационной значимости стимула, что связано с появлением возможностей оценки более отвлеченных и абстрактных характеристик стимула (Н.В. Дубровинская, 1985). Можно полагать, что у детей с задержанным развитием в 9 лет еще недостаточно, по сравнению с нормально развивающимися сверстниками, сформирована способность к четкому определению значимости предъявляемой информации. Это выявляется как при психологических наблюдениях, так и при анализе вызванной электрической активности мозга на целевые и нецелевые стимулы. Измененное участие ассоциативных структур, особенно левого полушария, в анализе зрительной информации приводит к иной, чем в норме, системной организации процесса восприятия. Это согласуется с результатами психологического изучения детей с задержкой психического развития, свидетельствующими о нарушении у них формирования системных связей при восприятии (В.И. Насонова, 1979).

Исследование структурно-функциональной организации мозга в процессе перцептивной деятельности у олигофренов выявило существенные отличия как от нормы, так и от данных, полученных у детей с задержкой психического развития, обусловленные специфическими для данной категории детей нарушениями церебральной организации.

При электрофизиологическом анализе выявлено значительное удлинение времени развития вызванной активности, особенно выраженное в задачах на опознание структурированных стимулов. Можно полагать, что одним из нейрофизиологических механизмов замедленного восприятия зрительных стимулов, отмечаемых при психологическом обследовании умственно отсталых детей, является более длительная, чем в норме, обработка сложной сенсорной информации, особенно в структурах левого полушария. При регистрации зрительных ВП у детей этой категории наблюдается большое сходство амплитудно-временных параметров ВП, развивающихся в проекционной, теменной и височно-теменно-затылочной областях левого полушария, что отражает однотипность, недифференцированность их реагирования на зрительные стимулы, такой

«гештальтный» тип реагирования в норме более характерен для правого полушария. Это согласуется с данными многих исследователей, отмечающих недифференцированность, глобальность зрительного восприятия у олигофренов, затруднение в выделении отдельных признаков предметов (А.Р. Лурия, 1956; В.И. Лубовский, 1960; М.С. Певзнер, 1960; В.Г. Петрова, 1968; М.Г. Блюмина, В.П. Эфроимсон, 1978). Глобальное, недифференцированное реагирование левого полушария считали причиной умственной отсталости (M. Richlin, S. Weinstein et al., 1976). Поскольку левое полушарие занято невербальной деятельностью, характерной для правого полушария, оно не может заниматься присущей ему абстрактно-логической деятельностью. Однако согласно нашим наблюдениям, у олигофренов имеется также и значительная дефи-цитарность функций правого полушария. Выраженные нарушения интегративной функции мозга у олигофренов выявляются при анализе функциональной организации мозга в процессе выделения значимой информации. Нарушение отбора значимой информации является одной из ведущих причин дефекта познавательной деятельности при олигофрении. Согласно результатам исследования ВП можно сделать вывод, что нарушение оценки значимости стимулов имеется в структурах как левого, так и правого полушария. При умственной отсталости более грубо, чем при задержке психического развития, выявляется нарушение тормозных функций коры, препятствующее отторжению незначимых стимулов. Это определяется как общим недоразвитием мозга, в первую очередь коры больших полушарий, нарушением регуляторных функций мезодиэнцефальных стволовых структур, так и нарушением регулирующих и контролирующих функций лобных отделов.

Таким образом, на основании электрофизиологического анализа участия различных мозговых структур левого и правого полушарий в выделении значимых стимулов установлены существенные различия в системной организации этого вида деятельности у детей с разным уровнем умственного развития.

Особенности мозговой интеграции сенсорной информации у детей с разным уровнем умственного развития установлены также при анализе взаимодействия левого и правого полушарий в процессе зрительного восприятия. Эксперимент был поставлен таким образом, что позволял одновременно регистрировать вызванные ответы не только в том полушарии, куда поступали сигналы, т.е. в стимулируемом полушарии, но и в противоположном полушарии, где ВП появлялись вследствие передачи информации по межполушарным связям (в первую очередь, по каллозальным путям). Это давало возможность анализировать передачу информации из одного полушария в другое, оценивать время передачи информации, характер межполушарного взаимодействия.

Показано, что у нормально развивающихся детей при стимуляции левого полушария в правом, нестимулируемом, полушарии возникают высокоамплитудные ответы (так называемые «непрямые» ВП), по форме схожие с ВП в стимулируемом левом полушарии («прямые» ВП). При стимуляции правого полушария в левом полушарии также возникают хорошо выраженные ВП, но их амплитуда значительно меньше, чем у «прямых» ВП в правом полушарии. Это обусловлено большим количеством межполушарных связей левого полушария с правым, чем правого с левым. Вследствие этого при стимуляции левого полушария происходит более активное вовлечение структур правого полушария, это отражает и большую роль левого полушария в мозговой интеграции в процессе восприятия. Интеграция полушарий в процессе восприятия обуславливает их взаимную дополняемость, являющуюся необходимым условием для осуществления любого вида деятельности.

У детей с задержкой психического развития, судя по характеристикам ВП, активация левого полушария при стимуляции правого полушария значительно ослаблена по сравнению с нормой. Это отражает, по-видимому, снижение реактивности левого полушария на информацию, приходящую по каллозальным путям из правого полушария. Анализ времени межполушарной передачи информации в процессе восприятия указывает на замедление развития ВП в структурах правого полушария при стимуляции левого полушария, что отражает в известной степени замедление передачи информации из левого полушария в правое.

По данным психолого-педагогических исследований, у детей с задержкой психического развития нет нарушения элементарных сенсорных процессов, однако прием и переработка сенсорной информации замедлены. Абсолютные пороги чувствительности, различительные возможности слуха и зрения таковы же, как у нормально развивающихся детей. Отличия от нормы выявляются при усложнении восприятия, что объясняется, в частности, несформированностью координированной работы отдельных систем внутри анализаторов.

Недостаточность функций преимущественно левого полушария, выявленная при электрофизиологическом исследовании функциональной организации мозга, находит подтверждение в ряде психологических исследований. Т.В. Егорова (Т.В. Егорова, 1973) указывает, что при сохранности возможностей развития интеллекта у этого контингента детей наблюдаются недостаточная сформированность умственных операций, отставание в развитии словесно-логического мышления. По мнению М. Гросс и У. Вильсон (М. Gross, W. Wilson, 1974), трудности школьного обучения детей с минимальной мозговой дисфункцией обусловлены тем, что большинство заданий имеет вербальный характер, а дефицитарность

функций левого полушария создает затруднения в их адекватной переработке.

При умственной отсталости нарушение межполушарного взаимодействия проявляется выраженным изменением передачи сенсорной информации из левого полушария в правое. Судя по данным анализа ВП, афферентные сигналы из структур левого полушария поступают в правое полушарие более дисперсно, асинхронно вследствие замедления переработки информации в левом полушарии или изменений системной организации сенсорной обработки в левом полушарии. Это проявляется в сниженной амплитуде, замедленном развитии и измененной конфигурации «непрямых» ВП в правом полушарии. Поскольку из полушария в полушарие по межполушарным связям передается сложная, переработанная в «своем» полушарии информация, сообщающая другому полушарию о событиях в этом полушарии, подготавливающая его к приему и переработке адресованной непосредственно ему информации (С. Спрингер, Г. Дейч, 1983), то нарушение такой передачи, несомненно, приводит как к нарушению деятельности правого полушария, так и к изменению интеграции полушарий мозга в процессе перцептивной деятельности. Удлинение времени развития ВП на сложные стимулы, замедление времени межполушарной передачи информации отражают специфику олигофренического дефекта восприятия. Замедленность зрительного восприятия, требующего большего, чем в норме, времени для узнавания предметов, отмечают и психологи.

Дефицит функций правого полушария у умственно отсталых детей, по данным психологов и педагогов, проявляется в нарушении целостного характера восприятия, в нарушении зрительно-пространственного восприятия. Наряду с этим, характерным является трудность установления вербальных связей и вербального опосредствования (В.Г. Петрова, 1968), что отражает нарушение левополушарных функций, выявляемое при электрофизиологическом исследовании. Нарушение межполушарного взаимодействия при умственной отсталости проявляется и в ограниченности познавательной деятельности. Ж.И. Шиф (Ж.И. Шиф, 1960) отмечает, что знания, приобретенные в словесной форме, не оказывают существенного влияния на развитие умственно отсталого ребенка вследствие того, что чувственное познание и практическая деятельность недостаточно осмысляются и оформляются в слове. Можно полагать, что изменение межполушарного взаимодействия в процессе обработки сенсорной информации отражает в определенной степени нейрофизиологические механизмы нарушения мозговой интеграции в процессе деятельности. Учитывая функциональную специализацию полушарий, а также роль совместной деятельности обоих полушарий в осуществлении высших психических функций, можно полагать, что нарушение межполушарной передачи информации искажает когнитивную интеграцию при интеллектуальной деятельности.

Изменения как механизмов функциональной специализации полушарий, так и межполушарного взаимодействия, лежащего в основе интеграции мозговых функций, обуславливают сложные нарушения познавательной деятельности, наблюдаемые у детей с отклонениями в умственном развитии. Различия в характере отклонений от нормы функционирования систем левого и правого полушарий у детей с задержанным развитием и с умственной отсталостью отражают особенности нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих интегративную деятельность мозга.

Литература

1. *Батуев А.С.* Высшие интегративные системы мозга. Л., 1982.
2. *Белый В.И.* Особенности зрительной перцепции у детей 7– 12 лет //Вопросы психологии. 1982. №6.
3. *Дубровинская Н.В.* Нейрофизиологические механизмы внимания. Л., 1985.
4. *Егорова Т.В.* Особенности памяти и мышления младших школьников, отстающих в развитии. М., 1973.
5. *Лубовский В.И.* Умственно отсталый ребенок. М., 1960.
6. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии. М., 1973.
7. *Лурия А.Р.* Проблемы высшей нервной деятельности нормального и аномального ребенка. М., 1956.
8. *Маркосян А.А.* Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков. М., 1969.
9. *Насонова В.И.* Анализ психофизиологических механизмов затруднений в овладении чтением и письмом у детей с задержкой психического развития: Автореф. дис. М., 1979.
10. *Певзнер М.С.* Умственно отсталый ребенок. М., 1960.
11. *Петрова В.Г.* Практическая и умственная деятельность детей-олигофренов. М., 1968.
12. *Симерницкая Э.Г., Ростоцкая В.И., Алле А.Х.* В кн.:Функции лобных долей мозга. М., 1982.
13. *Спрингер С., Дейч Г.* Левый мозг, правый мозг: Асимметрия мозга. М., 1983.
14. *Фарбер Д.А.* Системная организация интегративной деятельности мозга ребенка в онтогенезе // Физиология человека. 1979. № 5.
15. *Фишман М.Н.* Интегративная деятельность мозга детей в норме и патологии. М., 1989.
16. *Шевченко Ю.Г.* Развитие коры мозга человека в свете онтофилогенетических соотношений. М., 1972.

17. *Шиф Ж.И.* Психологическая наука в СССР. Т. II. М., 1960.
18. *Эфроимсон В.П., Блюмина М.Г.* Генетика олигофрений, психозов, эпилепсий. М., 1978.
19. *Gross M., Wilson W.* Minimal brain dysfunction. N.Y. Bruner/Maze, 1974.
20. *Eason R., Harler M.* *Physiol. behav.* 1969. V.4.
21. *Richlin M., Weinstein S., Weisinger M.* *Intern. J. Neurosci.* 1976. V.6.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ И СПОРТ

Е.М. Бердичевская

Кубанская государственная академия физической культуры,
Краснодар

На современном этапе развития теории спорта деятельность спортсмена рассматривается как сложное социально-биологическое явление. Именно биологический аспект спортивной деятельности должен играть важную роль в научном поиске, направленном на решение проблемы рационального построения и программирования тренировки (Ю.В.Верхошанский, 1985; Л.С.Дворкин, 1995).

Процесс воспитания спортсменов высокого класса ведется на уровне предельных физических и психических напряжений. Это предопределяет углубление научных представлений о физиологических механизмах совершенствования функциональных резервов человеческого организма в процессе адаптации ко всё возрастающим нагрузкам. Принципиально важно, что у спортсменов высшей квалификации оптимальная адаптация наблюдается при использовании нагрузок, ориентированных на максимальное развитие генетически обусловленных индивидуальных задатков, учет всех аспектов спортивной одаренности человека.

Спортивная тренировка – это управляемый научно-педагогический процесс, направленный на спортивное совершенствование через планомерное и целеустремленное воздействие на физические, морфо - функциональные и психические возможности спортсмена с целью достижения высших результатов. В узком смысле слова она представляет тесно взаимосвязанные компоненты: физическую, морально-волевою, психическую и техническую подготовку. Поэтому спортивную тренировку как педагогический процесс необходимо рассматривать в аспекте теории управления (В.Н. Томилов, 2001).

Основным объектом управления является технико-тактическая подготовка. Это утверждение подкрепляется известными положениями физиологии о первичности двигательной деятельности в формировании всех систем организма, включая высшую нервную деятельность. В основе выбора рациональной структуры движения лежат критерии надежности и энергетической экономизации. Надежность двигательных действий определяется морфогенетическими особенностями организма, обеспечивающими их устойчивость, и зависит от наличия необходимого уровня асимметрии при выполнении движения. Асимметрия движений

позволяет снизить их неопределенность и увеличить устойчивость вследствие возможности выбора оптимального варианта структуры движения.

Организм в ходе эволюции сформировал механизмы нервной системы, обеспечивающие выбор. К ним можно отнести фундаментальные закономерности деятельности мозга человека - межполушарную асимметрию и межполушарное взаимодействие, которые в значительной степени детерминированы генетическими механизмами и в то же время находятся под влиянием социального и профессионального, в том числе спортивного, тренинга.

Функциональные асимметрии и латеральные феномены – объективная реальность. Однако имеется много нерешенных вопросов, касающихся факторов, определяющих и сопровождающих доминантность. Общепринято, что асимметрию функций полушарий объективно отражают периферические сенсомоторные асимметрии (M.Annett, 1985; Brain Asymmetry, 1995).

Спортивное мастерство – это прежде всего искусство движения. Воспитание спортсмена осуществляется на основе специализированной деятельности.

Поэтому в спортивной физиологии и педагогике большое внимание уделяется изучению динамики развития и характера взаимодействия отдельных сторон двигательных возможностей человека - физических (двигательных) качеств.

Изучается мышечная сила и выносливость, сила и скорость, скоростно-силовые и координационные возможности, гибкость. Всесторонняя физическая подготовленность спортсмена осуществляется путем развития двигательных качеств и спортивной техники с учетом возрастных и половых особенностей. Поэтому прикладная и важнейшая теоретическая проблема спортивной физиологии заключается в раскрытии закономерностей индивидуального развития нервно-мышечного аппарата и функциональной двигательной системы организма.

Известно множество исследований моторики человека, которые свидетельствуют о существовании моторных асимметрий. Теоретики физического воспитания отмечают их как «один из интереснейших спортивных феноменов» (В.И. Лях, 1995; В.Г. Стрелец, 1996).

Функциональная двигательная асимметрия является самостоятельным параметром деятельности, характеризующим билатеральные функции (Б.Г.Ананьев, 1969; Н.А.Розе, 1979).

В связи с фундаментальностью проблемы имеют место глубокие теоретические обобщения ([В.М.Лебедев, 1975,1992](#); [Б.И.Гутник, 1990](#); [К.Д.Чермит, 1992](#)). Проведены разнообразные экспериментальные исследования о проявлениях асимметрии в различных видах спорта ([А.Б.Коган с соавт., 1982](#); [М.Г.Караев, А.Н.Новиков, 1985](#); [П.Н.Ермаков, 1988](#); [В.Я.Игнатьева, 1994](#); [В.И.Баландин, Г.А.Вайник, 1996](#); [Н.В.Карягина, 1996](#) и мн.др.).

Описаны возрастные особенности двигательных асимметрий (Л.Е.Любомирский, 1974; [Р.М.Тороян, 1975](#), 1979; [А.А.Саидов, 1982](#), 1983; С.Ю.Киселев с соавт., 1997; М.Е.Курганская, М.Г.Князева, 1998). В большей мере исследована доминантность верхних, реже – нижних ([Г.В.Доля, 1973](#); [И.А.Беляев, 1984](#); М.Reiss, 1994) конечностей, организация изолированных и совместных движений рук у правой и левой.

В зарубежной литературе последних лет также появляется много работ, посвященных мануальной асимметрии ([S.Coren, 1993](#); [A.Sathiamoorthy et al., 1994](#); [K.Amunts et al., 1996](#); [M.Raymond et al., 1996](#)). [C.F.Jordy \(1995\)](#),

исследовав латерализацию у 182 детей 6-14 лет, сделал вывод о том, что в предпочтениях двигательных умений отражается интерактивный процесс адаптации человека к внешней среде. [U.Tan, M.Tan \(1997\)](#) отметили непрерывность распределения в человеческой популяции латерализации умений правой и левой руки. Ранее [U.Tan \(1993\)](#) указал на лучшие скоростные качества левой руки у левшей, особенно женщин.

Неведущая рука у праворуких исследуемых менее точно бросает теннисные мячи в цель, что коррелирует с более поздним, чем для правой руки (26,7 и 13,7мс), началом экстензии пальцев (J.Hore et al., 1996). Авторы предполагают, что основная причина низкой точности метания в дистальных и проксимальных суставах левой руки заключается в высокой изменчивости в дистальных звеньях, т.е. при синхронизации начала отведения пальца. Это может являться следствием неточности правополушарной моторной программы. У элитных альпинисток определяется выраженная асимметрия силы захвата руками (в среднем 321 ± 18 и 307 ± 14 кг) в пользу правой руки (S.Grant et al., 2001)

Подчеркивается универсальность и своеобразие проявления асимметрии по многим параметрам в зависимости от сложности и характера движений. Так, при унилатеральных движениях в оптимальном режиме реагирования ведущая рука запаздывает ([О.Б.Степанова, 2000](#)). Праворукие быстрее указывают левой рукой на положение цели (R.Chua et al., 1992).

Максимальные различия в приводящих и отводящих движениях рук у праворуких и леворуких выявляются при движении неведущей рукой и

максимальной полноте предварительной информации (J.Bradshaw et al., 1990).

При усложнении заданий, например, бимануальных действиях, регуляция левой руки менее оптимальна, чем правой.

Функциональные показатели асимметрии моторики количественно и качественно варьируют в зависимости от достижения поставленной цели, в соответствии с природой потребности действия вне связи с исходным типом латеральной преференции (К.А.Provins, 1997). При идеомоторных визуализированных актах в большей степени увеличивается амплитуда ЭМГ в доминантном предплечье (J.R.Livesay, M.R.Samaras, 1998).

Латерализация моторики может снизиться или инвертировать в необычной экспериментальной обстановке, при смысловом уровне задач, так как они приводят к стрессу, активации ориентировочно-исследовательской деятельности. Последняя сопровождается усилением роли правого полушария в программировании поведения (Е.С.Гольдшмидт, 1998). Тем самым функциональная асимметрия моторики может служить индикатором фаз развития процессов адаптации и онтогенеза.

Разделение рук при манипулировании, особенно со сложными объектами, поддерживает естественный отбор (W.C.McGrew, L.F.Marchant, 1997).

Согласно 5-уровневой модели латеральности рук, предложенной авторами, эффективность манипуляции особями уровня 3 (совершающими действие только одной из рук) выше, чем особей уровня 2 (имеющих значительную, но неполную латерализацию) и, тем более, уровня 1 (не имеющих различий рук).

Преимущества латерализованной функции в эволюционном аспекте

превосходят ее «стоимость». Выводы, сделанные для шимпанзе, тем более относятся к моторике человека, подтверждаются увеличением асимметрии в сложнокоординационных действиях.

Асимметрия ног не столь выражена, как рук. Ноги неравны по силе. Отмечена асимметричная деятельность ног при ходьбе (Е.Маурас et al., 1999). Причем авторы подчеркивают, что противоречивые сведения, имеющиеся в литературе при количественных исследованиях шага, связаны с анализом одной стороны тела или стиранием индивидуальных различий при усреднении. Высказывается гипотеза, что поскольку асимметрия шагательных циклов не зависит от «рукости» или уровня внимания, она определяется свойствами спинального локомоторного генератора. Изучение асимметрии ног с помощью электрогониометрии может привести к лучшему пониманию центральных механизмов управления ходьбой.

У барьеристов сильнейшей оказывается правая нога, хотя толковой является левая. Ведущая по силе правая нога характерна для 71% спортсменов, по координации - для 90%, левая – для 17%; симметрия ног обнаружена у 12% исследуемых. В командах мастеров спорта 70% составляют правоногие футболисты, 15,5% - равноногие и 14,5% - левоногие ([Н.Н.Брагина, Т.А.Доброхотова, 1988](#)). При этом асимметрия варьирует для отдельных параметров удара по мячу ([B.D.McLean, D.M.Timilthy, 1993](#)).

Значительная асимметрия мышц-выпрямителей спины при разгибании туловища, на фоне отсутствия асимметрии силы мышц ног, установлена у гребцов (S.Parkin et al., 2001), однако не указано, какой вид гребли имеется в

виду, профиль асимметрии в целом и, особенно, ведущая рука. Данные сведения необходимы, так как характер асимметрии должен существенно варьировать для гребцов, тренирующихся в академической гребле, на каноэ или байдарке.

Моторная асимметрия в конкретном виде спорта зависит от симметричности или асимметричности технических действий ([Е.Б.Сологуб, В.А.Таймазов, 2000](#)). В симметричных упражнениях выраженная функциональная асимметрия ограничивает возможности спортсменов, что особенно проявляется при циклической работе на выносливость. Так, если у бегунов-спринтеров, барьеристов отмечается заметная асимметрия ног, то у бегунов-стайеров она незначительна, а у марафонцев практически исчезает.

Симметрия мышечной силы ног наблюдается у 90% занимающихся спортивной ходьбой на длинные дистанции. Перекрестная моторная асимметрия встречается у многих представителей циклических видов спорта. Ведущая правая рука и левая нога отмечена у 60% лыжников-гонщиков, у многих пловцов-подводников.

Ведущая конечность выполняет более активные действия, регулируя работу неведущей. У велосипедистов она развивает усилие, большее и при нажиме, и при подтягивании педали, определяя темп педалирования и подчиняя ему действия неведущей ноги. В то же время асимметрия педалирования, определяемая без учета ведущей ноги и, тем более, профиля межполушарной асимметрии, демонстрирует значительную индивидуальную вариабельность ([W.Smack et al., 1999](#)).

Ведущая нога развивает большие усилия и делает более длинные шаги в легкоатлетическом беге, при передвижении на лыжах и лыжероллерах, активнее участвует в выполнении поворотов, в обгоне соперников на дистанции. С преобладанием правоногих бегунов связан стандарт в организации бега на стадионе против часовой стрелки. Испытываемое чувство неудобства при беге по часовой стрелке резко снижает результат (А.А.Логинова, В.М.Лебедев, 1973). Большинство горнолыжников лучше выполняют повороты в левую сторону: из 92 нарушений 66 (71,7%) допущены при поворотах вправо и 26 (28,3%) – влево (О.П.Фролов, 1973).

У большинства спортсменов, специализирующихся в гребле на байдарках и каноэ, имеют место значительные различия в пространственной и временной структуре гребка с правого и левого борта (К.Х.Шмидт, 1985). У яхтсменов существует выраженная асимметрия правой и левой руки в «чувстве руля» (Ю.А.Ларин, Ю.В.Пильчин, 1980). Она проявляется в точности дифференцировки нагрузки доминантной и субдоминантной рукой. Известно преимущество большинства высококвалифицированных баскетболистов в скорости выполнения защитных приемов при отбивании мяча правой рукой, хотя встречаются и индивидуальные отличия в виде доминирования левой (Ю.М.Портнов, 1999).

Оптимальная асимметрия темпа и длины шагов маховой и толчковой ног наблюдается в легкоатлетических прыжках в длину (при скорости разбега 93,6 - 95,2 % от максимальной) (Л.П.Шульгатый с соавт., 1999). Авторы предполагают, что асимметрия связана с обеспечением мощных усилий по

вертикальным составляющим и отсюда высокими спортивными результатами.

У высококвалифицированных лыжниц при передвижении попеременным двухшажным ходом по трассе на равнине наблюдается асимметрия шагов (С.К. Фомин, 2000). Отталкивание ведущей ногой является причиной выполнения более длинных (на 6-10 см) скользящих шагов, чем неведущей. Подобная асимметрия отмечена и при передвижении коньковым ходом. Наблюдается также асимметрия в работе рук, особенно при передвижении коньковым ходом с одновременным отталкиванием лыжными палками, и в их координации с движениями ног. Большие усилия лыжницы развивают ведущими руками. Поэтому, несмотря на энергичную одновременную работу обеими руками, в завершающий момент отталкивание выполняет ведущая рука, что приводит к небольшому наклону туловища в ее сторону. Лыжные палки в момент их постановки на снег занимают несимметричное положение: со стороны опорной ноги – на уровне носка ботинка, с другой – за широко отставленной в сторону лыжей. Такая техника характерна для лыжниц мирового уровня: Ларисы Лазутиной, Елены Вяльбе, Юлии Чепаловой, Ольги Даниловой, Стефании Бельмондо и многих других.

Названными авторами круг исследований моторной асимметрии далеко не исчерпывается. Детальное описание сложности и противоречивости проблемы приводится [Б.И. Гутником \(1990\)](#) и [В.М. Лебедевым \(1992\)](#).

Выявлено раннее появление ([G. McCartney, P. Hepper, 1999](#)), постепенность

формирования моторной асимметрии в онтогенезе ([F.Gaillard, 1996](#)) и динамичность при воздействии возмущающих факторов.

В легкоатлетическом беге подтверждается связь между ведущей ногой и травматизмом ([K.M.Herring, 1993](#)). Регистрация асимметрии диапазона специальных спортивных движений ведущей и неведущей рукой и развиваемых при этом силовых характеристик значима для выявления риска получения травмы в профессиональном бейсболе ([R.Donatelli et al., 2000](#)).

Данные о соотношении асимметрий-симметрий у юных и квалифицированных спортсменов, психофизиологических и двигательных особенностях леворуких и амбидекстров малочисленны. Они позволяют предположить, что проявления различных типов моторных асимметрий зависят от индивидуально-типологических особенностей человека: возраста, пола, занятий определенным видом спорта, спортивной квалификации и стажа. Определение ведущей конечности признано важным для спортивной практики, так как может служить маркером результативности действий во многих видах спорта ([Е.Б.Сологуб, В.А.Таймазов, 2000](#)).

Динамические и статические моторные характеристики функциональной асимметрии оцениваются как чрезвычайно вариативные, зачастую противоречивые. Это связано с тем, что в подавляющем большинстве работ исследуемых относят к правшам и левшам только по признаку «рукости» либо анализируют средние проявления асимметрии без предварительного определения ведущей конечности. Несомненно, ведущая рука – очень важный фактор, определяющий многое в межполушарной асимметрии, но она

не может выступать единственной мерой мозговой латерализации. Видимо, усреднение данных при включении в экспериментальные группы исследуемых с разным типом межполушарной организации (парциальным, амбидекстральным, «скрытым левым») может привести к искажению индивидуальных «двигательных портретов».

Двигательные способности и их возрастная динамика в значительной степени обусловлены индивидуальной изменчивостью. С учетом вариативности параметров моторики возникает необходимость, наряду с дальнейшим углублением знаний об общих закономерностях развития, изучать их индивидуальные проявления. Понимание нормы как среднестатистического показателя не отражает многообразия существующих явлений, далеко от реальных закономерностей, снижает эффективность контроля адаптации конкретного спортсмена к тренировочному процессу и объективизацию при спортивном отборе.

Интегральной характеристикой организма, обобщенно определяющей особенности жизнедеятельности, является конституция. Она означает целостность унаследованных и приобретенных морфологических, функциональных и психолого-характерологических признаков, определяющих особенности организма («нормы реакции» на экзо - и эндогенные воздействия) (Б.А.Никитюк, 1982). Схема конституциональной диагностики включает морфологический, функционально-метаболический и психолого-характерологический компоненты (И.И. Бахрах, В.М. Волков, 1976). Выделяют общую и частные (хромосомную, соматическую,

биохимическую, физиологическую, нейродинамическую) конституции. Тип конституции обуславливает состав тела, деятельность нервной и эндокринной систем, метаболизм, структуру и функции внутренних органов, особенности иммунитета (В.Н. Платонов, 1988; Е.Н. Хрисанфова, с соавт., 1990).

Существующие попытки разрешения вопросов спортивного отбора и ориентации, индивидуализации тренировок с помощью отдельных маркеров мало используют целостную оценку организма, его конституциональный типа в широком смысле слова (В.К. Бальсевич, 2000).

В моторной организации человека отражается целостная характеристика его и как индивида, и как личности, и как субъекта при всей неповторимой индивидуальности. Поэтому все вышеназванные факторы участвуют в формировании индивидуального профиля моторики. В то же время при изучении взаимосвязи соматотипа, свойств нервной системы и двигательных характеристик индивидуума в отдельности исследователи не принимают во внимание профиль межполушарной асимметрии. Такое отношение сохраняется и при современных статистических комплексных подходах в спортивной физиологии, теории и методике физического воспитания к оценке моторики, моделированию или мониторингу, а также при разработке концепции «искусственной управляющей среды», направленной на ускоренное преобразование всей практики обучения движениям с выделением «лимитирующих функций слабых звеньев» (И.П. Ратов, 1994; С.С. Добровольский, 1997).

В.Д. Сонькин с соавт. (1995), В.И. Лях (1996) указывают, что проблема «индивидуальных моторных профилей», поставленная Н.А. Бернштейном, основывается на анатомо-физиологических особенностях организма, от которых зависят развитие и проявление двигательных способностей. Научно обоснованно определить адекватные педагогические воздействия на

индивидуальность и личность занимающихся в процессе учебно-тренировочных занятий позволит комплексный типологический подход (Г.И.Ковальчук, И.А.Васнев, 1997).

Познавая организм на разных уровнях, частные конституции имеют общий стержень - связующую нить в виде наследственной программы, реализуемой в онтогенезе при определенных условиях. Конституции индивидуальны, но по принципу сходства их можно объединить в определенные совокупности, получившие название «типов». Нейро - и функциональные свойства мышц, ЦНС, метаболические характеристики в высокой степени генетически обусловлены, и их взаимосвязь определяет индивидуальный профиль структуры моторики (Д.М.Пискова, В.Д.Сонькин, 1996).

Для типологизации способностей в спорте принято использовать: соматотип (Н.Р. Дорохов, 1997) и нейродинамические характеристики свойств нервной системы (Е.П. Ильин, 1979-2001).

Однако анализ проявлений указанных индивидуально-типологических характеристик показывает, что один из факторов, общий для морфологических, функциональных и психодинамических проявлений - симметрия – асимметрия - практически не учитывается физиологами и теоретиками спорта. Игнорирование этого фактора недопустимо, так как он проходит красной нитью через размеры и пропорции головы, тела, конечностей, внутренних органов, отделов ЦНС, через асимметрию функциональной активности практически всех систем организма. Последнее подтверждается аргументированным обоснованием наличия специфического

нейродинамического, психологического профиля, коррелирующего с типом функционального профиля латеральной организации мозга ([Е.Д.Хомская с соавт., 1997](#)). Профиль латеральной организации мозга, или индивидуальный профиль асимметрии (ИПА), рассматривается как фактор, обеспечивающий индивидуальную специфику двигательных функций. Он представляет распределение доминирования активности мозга в организации моторных и сенсорных функций.

Психофизиологические и психологические черты личности определяются профилем функциональной асимметрии по моторным и сенсорным системам, а не отдельными модальностями церебрального доминирования (в том числе, право - или леворукостью) ([Г.А.Кураев с соавт., 1996](#)). Исследуемые с однотипными вариантами ИПА имеют общие черты. Тип полушарной латерализации является нейрофизиологической основой психофизиологической и, в том числе психомоторной, индивидуальности.

Опубликованы единичные данные о влиянии профиля латеральной организации мозга на отдельные характеристики двигательных функций. Так, в работах [Е.Д.Хомской с соавт. \(1989\)](#), [И.В.Ефимовой и В.А. Куприянова \(1995\)](#), [И.В.Ефимовой \(1996\)](#) убедительно подчеркивается качественное своеобразие проявления моторных асимметрий и развития спортивных способностей в зависимости от ИПА. В этих исследованиях больший акцент приходится на анализ особенностей структуры ИПА (по трем признакам доминирования – ведущему глазу, уху и руке) у спортсменов, специализирующихся в конкретном виде спорта (самбо, теннисе, спортивной

и художественной гимнастике, плавании), а не на характеристики моторики.

Формулируется вывод, что ИПА является важным фактором, который необходимо учитывать для дифференциального обучения движениям и овладения спортивными навыками.

Ю.В.Малова (1991) показала зависимость выполнения бимануальных конкурирующих движений от типа ИПА (по предпочтению руки, глаза и уха) и характера мануального профиля по отдельным тестам, отметив наибольшую успешность при смешанном ИПА. По мнению автора, реципрокные движения испытывают большее влияние системной организации межполушарной асимметрии, а исследуемые смешанных типов обладают более развитыми транскаллозальными связями. Худшие результаты отмечены у «чистых правшей», особенно для левой руки. Вариант доминирования правого полушария по зрению является оптимальным для бимануальных действий с пространственной афферентацией. Проведенное исследование можно рассматривать как одну из первых целенаправленных попыток изучения проблемы взаимодействия полушарий в моторной сфере с учетом ИПА. Полученные результаты говорят о большой перспективности этого направления и широких возможностях изучения с помощью тестов на бимануальную симметричную и реципрокную координацию, важную для многих элементов спортивной техники.

Характер двигательного акта определяет особенности произвольной регуляции скорости движений обеих рук независимо от ИПА ([О.Б.](#)

[Степанова, 2000](#)). При бимануальных действиях снижается асимметрия

реакций рук, уменьшается «эффект произвольного ускорения» и его асимметричность. Усложнение моторного звена программ приводит к усложнению условий межполушарного взаимодействия и увеличению его роли в процессе выполнения более сложных видов интеллектуальной деятельности (Е.В.Ениколопова, 1992).

Правши с выраженной межполушарной асимметрией и эффективной билатеральной синхронизацией рациональнее решают сложные бимануальные задачи ([Б.И. Гутник, 1990](#)). На этой основе сформулирована гипотеза о биологической целесообразности межполушарной асимметрии в плане регуляции активности «таймерного механизма». У левшей и амбидекстров (по руке) менее выраженная межполушарная асимметрия по подавляющему большинству параметров движения и биоэлектрической активности мозга рассматривается как причина низких бимануально-координационных возможностей. Причем «переделка» латерального доминирования у леворуких снижает функциональную активность их «таймерного механизма» и отрицательно сказывается на эффективности управления уни- и бимануальными движениями.

В задачах, связанных с быстрым изометрическим напряжением мышц, у правшей проявлялись высокие скоростные свойства левой руки (по амплитуде ЭМГ, градиенту статического рывкового усилия, скорости перемещения груза и более выраженному утомлению при интенсивной работе) ([Б.И.Гутник, 1990](#)). Автор подчеркивает необходимость тестирования сопутствующих «рукости» признаков доминирования зрения и слуха с целью

отбора исследуемых с максимально возможной степенью правшества.

Противоречивые данные относительно роли и преимуществ доминантной и субдоминантной конечностей в осуществлении движений человека, видимо, связаны с исследованием неоднородных по фенотипу групп (V.Stulraiter et al., 1996).

Сдвиг максимальной мощности спектра ЭМГ в область более высоких частот при выполнении «чистыми правшами» (по схеме: «рука – нога – зрение – слух») уни - и билатеральных статических усилий левой рукой ([Е.М. Бердичевская, 1999](#)) косвенно подтвердил большее содержание в ней быстрых двигательных единиц, отмеченное К.Seki, M.Narusawa (1998).

Доказательства латеральной композиции мышечных волокон у праворуких исследуемых, полученные гистохимическим методом прижизненной игольчатой биопсии ([Б.И.Гутник, 1990](#)), согласуются с материалами A.R.Fugl-Meyer et al. (1982), но противоречат данным J.Laslo et al. (1978), не обнаружившим достоверных различий в композиционной структуре мышц.

Двойственность в выводах о мортальных анатомических асимметриях связана, видимо, с отсутствием прижизненной антропоизометрии.

С профилем межполушарной асимметрии связаны среднее время сложной зрительно-моторной реакции и динамическая работоспособность в теппинг-тесте для ведущей руки ([Е.Н.Пожарская, 1996](#)). Автор делает вывод о более сильном возбуждательном процессе у исследуемых праволатерального типа, слабom – у амбидекстрального и неравнораспределенного, трактуя приведенные результаты как отражение свойств нервной системы.

Операторская деятельность, связанная с точными и быстрыми мануальными действиями и слежением, более эффективна у правшей (по доминированию руки, глаза и уха) в связи с воспитанием, обучением, профессиональной деятельностью, эргономической асимметрией ([Т.А.Доброхотова др., 1982](#)). Для них характерна наиболее высокая точность восприятия пространства и

времени, надежность пространственной ориентации, скорости и качества считывания приборной информации ([В.А.Бодров, 1981](#)). Правая рука у правшей более эффективно выполняет привычные действия, левая – неожиданно возникающие и сложные при высоком уровне полицелевого обеспечения и дефиците времени ([Б.И.Гутник, 1990](#)).

От степени «правшества» по моторике рук, ног и зрению зависят точностные движения рук, статический баланс, быстрота бега ([P.F.Chrymer, Ph.A.Steva, 1985](#)). О связи времени зрительно-моторной реакции с односторонним и парциальным доминированием функций (по ведущему глазу и руке) свидетельствуют данные [А.Б.Когана и Г.А.Кураева \(1986\)](#). Инертность нервных процессов при парциальной асимметрии мозга обеспечивает выигрыш в скорости созревания данной реакции в онтогенезе и в устойчивости к утомлению структур нервной системы, обеспечивающих ее.

О.М.Бахтин и А.А.Ковалев (1989) указывают на зависимость асимметрии времени зрительно-моторной реакции, характеризующего одно из элементарных проявлений качества быстроты, от акцентуации внимания, преднастройки, что предоставляет возможность управлять мануальной асимметрией с целью оптимизации функциональных систем. Профиль межполушарной асимметрии и степень моторной асимметрии (в теппинг-тесте) влияют на латентное время двигательной реакции на звуковые и световые стимулы (И.В.Соболева, В.В.Нагорная, 1995). Оно укорачивается параллельно увеличению асимметрии в теппинг-тесте, особенно у исследуемых с односторонним доминированием правой руки и правого глаза по сравнению с парциальным (правой руки и левого глаза). Указанная зависимость лежит в основе выбора стратегии индивида при зрительной обработке вербальной и невербальной информации, влияет на качество его деятельности.

Для организации ритмической техники и ситуативного поведения во многих видах спорта существенна способность к адекватной оценке коротких интервалов времени. Индивидуальные особенности восприятия интервалов времени (по звуковым сигналам) зависят от ИПА ([Ю.В.Бушов, Н.Н.Несмелова, 1994](#)). Левши (по ведущей руке и уху) оценивают время менее точно, чем правши и амбидекстры.

Унилатеральные правши (в системе измерений «рука – ухо – глаз» и пробе А.Р.Лурия «перекрест рук») с правым показателем «перекреста» склонны к недооценке и переотмериванию интервалов времени относительно эталона, а с левым - к переоценке и недоотмериванию (В.В.Попович, 2000). В связи с этим для первых характерна большая направленность в будущее. Она объясняется связью правого показателя пробы с лобно-ретикулярным комплексом и активностью катехоламинергической системы, которые имеют отношение к положительным эмоциям и обеспечению активирующего влияния – повышенной психической активности, субъективного переживания бодрости и энергии Унилатеральные правши с левым показателем пробы «перекрест рук» обнаруживают большую направленность в прошлое. Она объясняется более тесной связью с лобно-лимбическим комплексом и

активностью серотонинергической системы, которые участвуют в обеспечении релаксации и формировании отрицательных эмоций ([В.А.Москвин, Н.В.Москвина, 1998](#)).

По скорости реагирования правой и левой рукой на зрительный стимул, предъявляемый в различных участках поля зрения, наименее быстрыми являются «чистые правши» (по трем признакам доминирования - руки, зрения и слуха), наиболее быстрыми - амбидекстры с левосторонними признаками ([Е.Д.Хомская с соавт., 1997](#)). Высокие скоростные качества леворуких отмечались и ранее (Th.Snyder, 1991; El.Cornell, C.McManus, 1992).

Большое значение для успешности спортивной деятельности имеют резервы произвольной регуляции двигательных функций, особенно в условиях дефицита времени, которые определяются типом межполушарной организации мозга ([О.Б.Степанова, 2000](#)). «Чистые правши» (по схеме: «рука – ухо – глаз») превосходят представителей других латеральных фенотипов по степени выраженности произвольной регуляции моторики правой и левой руки в ситуации напряжения. «Эффект ускорения» при выполнении теппинг-теста наиболее выражен на правой руке. Причиной последнего у правшей является большая роль механизма центральных команд (независимых от обратной афферентации) в управлении моторикой правой руки, для левой руки более значим механизм филогенетически древнего кольцевого рефлекторного управления ([Б.И.Гутник, 1990](#)).

Резервы произвольной регуляции снижаются по мере уменьшения правых признаков в структуре ИПА ([О.Б.Степанова, 2000](#)). У амбидекстров со смешанным характером сенсорных признаков феномен асимметрии регуляторного эффекта или исчезает, или наблюдается в пользу левой руки. Они допускают наиболее частые и грубые (в виде ложных тревог) ошибки, причем худший результат наблюдается на левой руке. «Чистые правши» совершают наименьшее число ошибок правой и, особенно, левой рукой, в оптимальном и, тем более, ускоренном режиме реагирования, даже при выполнении самого сложного задания - конфликтной бимануальной реакции выбора. Асимметрию произвольной регуляции двигательных реакций автор связывает с особенностями восприятия и переработки информации в гемисферах.

Лучшие показатели быстроты в беге на 30 м отмечены у праворуких в сочетании с правосторонней латерализацией слухоречевых функций. Леворукие с симметрией или правосторонней асимметрией сенсорных функций выносливее в тесте Купера и превосходят в становой силе. Лучшее усвоение специализированных контрольных заданий во время тренировок присуще спортсменам с ИПА, наиболее распространенным в данном виде спорта ([Е.Д.Хомская с соавт., 1997](#)).

Профиль асимметрии определяет наиболее предпочитаемую «удобную» сторону вращения в фигурном катании, «винт» - в гимнастике. Он имеет особое значение при выполнении акробатами пирамиды «колонна», когда необходим подбор спортсменов с право – и левосторонней асимметрией для

обеспечения общей двигательной программы противоположным вращением тел. Левый профиль асимметрии у борцов, боксеров, теннисистов, фехтовальщиков делает их неудобными соперниками для «чистых правшей» ([Е.Б.Сологуб, В.А.Таймазов, 2000](#)).

Исследование в ракурсе индивидуально-типологического подхода с учетом профиля межполушарной асимметрии обнаружило неравенство право - левых скоростных, силовых, скоростно-силовых, сложнокоординационных способностей верхних и нижних конечностей. Степень и направленность параметров моторики неоднозначна и зависит от ИПА, возраста, координационной сложности задания, требований к точности и направлению перемещения, необходимости экстренного выбора ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)).

Таким образом, правомерен вывод, что изучение типа ИПА как фактора, обуславливающего различные аспекты спортивной деятельности, перспективно в контексте спортивной психологии и физиологии и имеет большое значение для выявления предпосылок, определяющих особенности двигательного развития, психическое и физическое состояние спортсменов.

Успешность занятий в конкретном виде спорта соответствует определенному типу ИПА. Это может быть связано с естественным отбором индивидуумов, успешнее осваивающих спортивные навыки, легче переносящих стрессовые условия соревнований, надежней адаптирующихся к высоким физическим и психологическим нагрузкам.

При обследовании 400 спортсменов – студентов академии физической культуры - выявлен 31 вариант (из 80 теоретически возможных), в том числе 70% - с парциальным фенотипом, среди них 40 % «скрытых» левшей – с ведущей правой рукой, но левой ногой, глазом или ухом ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)). При сравнении ИПА у спортсменов различных специализаций обнаружено преобладание праволатерального типа у футболистов, гребцов, велосипедистов и кик-боксеров. Леволатеральный тип характерен для представителей игровых видов спорта и легкоатлетов-барьеристов. Смешанный ИПА выраженной связи со спортивной специализацией не обнаружил ([А.С.Гронская, В.И.Родионова, 2000](#)).

Для занимающихся спортивной гимнастикой характерен высокий процент «чистых правшей» ([И.В.Ефимова, 1996](#)) Правостороннее доминирование мануальных, слухоречевых и двигательных функций отражает надежность зрительно-пространственной деятельности.

Для борцов, в том числе занимающихся самбо, боксеров и других спортсменов ситуационных видов спорта предпочтительным типом является амбидекстрия, когда симметрия рук сочетается с различными вариантами сенсорных признаков ([И.В.Ефимова, В.А.Куприянов, 1995](#)). Специфической особенностью подготовки в этих видах спорта, по мнению авторов, является симметричное освоение технических приемов на левую и правую стороны.

При смешанном ИПА отмечается наибольшая частота высоких показателей личностной и реактивной тревожности. Это коррелирует с уровнем спортивных достижений в единоборствах и спортивных играх ([Е.Д.Хомская с](#)

[соавт., 1989](#)). У единоборцев с низким уровнем технической подготовки обнаружена большая степень асимметрии двигательных актов ([П.Н.Ермаков, 1988](#)).

Для исследуемых с правосторонним доминированием руки и левым доминированием глаза и уха характерны высокие показатели скорости и результативности переключения внимания и помехоустойчивости; доминирование правого глаза и левого уха сочетается с высокой работоспособностью и высокими показателями интеллектуальности ([Г.А.Кураев с соавт., 1996](#)). Лица с парциальным ИПА лучше адаптируются в слаборегламентированной, ненормированной деятельности, требующей инициативы, гибкости и участия в сложных межличностных отношениях.

Среди занимающихся теннисом высок процент праворуких с разными сочетаниями сенсорных признаков, особенно зрительных. Не исключено, что это связано с необходимостью билатерального восприятия пространства, обеспечивающего слежение за быстро перемещающимся мячом ([М.А.Матова, Е.Л.Бережковская, 1980](#)).

Среди 215 игроков профессионального бейсбола в США 66% имели ведущий правый глаз (J.G.Classe et al., 1996). Наиболее квалифицированные из них выполняли рукой, ипсилатеральной ведущему глазу, 66% передач. Усреднение индивидуальных результатов без учета профиля асимметрии мозга нивелировало связь между преобладанием глаза, точностью броска и передачи (D.M.Laby et al., 1998).

Большинство художественных гимнасток относится к смешанным типам ИПА: праворуким с разными вариантами асимметрии сенсорных функций или амбидекстральным, представители которых особенно успешно выполняют тесты на бимануальную координацию (Ю.В.Малова, 1991). На взаимосвязь степени сложности двигательных навыков и функциональной моторной асимметрии указывает [В.М.Лебедев \(1992\)](#). Ф.М.Гасимов (1992) объясняет накопление правосторонних латеральных признаков у занимающихся спортивной и художественной гимнастикой предъявлением высоких требований к точной произвольной регуляции движений, сложнокоординированных в пространстве.

Тщательная оценка ИПА необходима для раннего выявления элементов «левшества» при спортивном и профессионально отборе, обучении и воспитании. Двигательные способности «абсолютных правшей» и исследуемых с единичными проявлениями «левшества» (например, при перекрестном ИПА с ведущей левой ногой, но правыми рукой, глазом и ухом) отличаются не только для нижних, но и верхних конечностей ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)). Возможно, причина заключается в разной степени функциональной асимметрии интегральных моторных ансамблей целого мозга.

«Скрытое левшество» не привлекает внимания тренера, хотя не менее, чем леворукость, сказывается на двигательных качествах человека, психологических актах, стратегии поведения, адаптационных резервах

спортсмена. Исследуемые с доминированием правого полушария обнаруживают менее выраженную способность к произвольной регуляции интеллектуальной деятельности, имеют меньшую эмоционально-волевую настойчивость на фоне отрицательного настроения, негативизма, слабые адаптационные резервы к экстремальным факторам ([В.П.Леутин с соавт., 1996](#)). Леворукие спортсмены отличаются большим травматизмом ([S.Dane et al., 1999](#)). Так, травмы были зарегистрированы у 83% атлетов - левшей и только у 68% правшей.

Специфика двигательных функций у леворуких изучена мало, хотя они занимают ведущие позиции в ряде видов спорта. Среди чемпионов и призеров первенств СССР, Европы за период с 1978 по 1982 год и на Олимпийских играх 1980 года 27,4 % дзюдоистов предпочитали левостороннюю стойку ([К.Д.Чермит, 1992](#)). Левшами были лучшие бейсболисты, теннисисты и баскетболисты (Л.Понте, 1988). Леворукие спортсмены чаще достигают высоких наград в фехтовании, теннисе. Боксеры-левши завоевывают на соревнованиях высокого ранга 30-40% золотых медалей, хотя леворукие люди составляют всего около 10% населения ([В.И.Огуренков, А.В.Родионов, 1975](#)).

Леворукие теннисисты в 2-5 раз чаще, чем в популяции, встречаются среди высококвалифицированных игроков в профессиональном теннисе ([D.W.Holtzen, 2000](#)). Это подтверждено исследованием финалистов «Большого шлема», включая чемпионов, а также занимающих высокие места в мировом рейтинге в течение 32 лет (с 1968 по 1999 г.г.). Возможно, леворукие имеют преимущества в выполнении зрительно-пространственных и зрительно-моторных нейрокогнитивных задач. Точка зрения авторов о причинах противоречивости сведений, имеющихся в литературе, сопоставима

с нашим мнением о неадекватном анализе данных без учета профиля межполушарной асимметрии исследуемых.

Анализ распределения «рукости» среди 1112 спортсменов обнаружил, что леворукие наиболее часто встречаются среди занимающихся ситуационными видами спорта, при прямом контакте между соперниками, в видах спорта, связанных с конкурентноспособной деятельностью рук ([G.Grouios et al., 2000](#)). Авторы мотивируют спортивную успешность леворуких их тактическим и стратегическим преимуществом, связанным с «рукостью» в процессе спортивных взаимодействий.

В диалоговых видах спорта, в частности в борьбе, число леворуких достигает 50%, что гипотетически объясняется, по мнению авторов, традиционным доминированием мужчин в данных спортивных специализациях ([M.Raymond et al., 1996](#)).

Спортивная востребованность левшей связана не только с особенностями их двигательного развития, но и со спецификой восприятия информации, стратегии мышления и стиля действий ([Е.Б.Сологуб, 2000](#)). К примеру, среди фехтовальщиков – финалистов крупнейших международных соревнований - число левшей в 10 раз больше, чем в популяции. Рапиристы – левши высокого класса, по сравнению с праворукими, имеют более короткое латентное время двигательной реакции на свет, обеспечивающее успешность простых и быстрых действий, но меньшую скорость переработки сложной информации. Это затрудняет использование технико-тактических действий высокой сложности, а также принятие неординарных решений в условиях

дефицита времени (С.В.Никольская, 1993). Рапиристы-левши высокой квалификации отличаются высоким уровнем реактивной и личностной тревожности, неуравновешенным типом нервной системы. У юных фехтовальщиков-левшей преобладает предметно-образное мышление, холерический и меланхолический темперамент. Левши предпочитают более простые технико-тактические действия с большой скоростью их выполнения. Для них адекватным является атакующий стиль, для правшей – контратакующий. Сопоставимые наблюдения относятся и к боксерам-левшам.

В фигурном катании леворукие спортсмены успешно выполняют прыжки и пируэты в обе стороны, а праворукие фигуристы - в 85,6% случаев только влево ([W.Starosta, 1975](#)).

Исследуемые с левым ИПА отличаются сглаживанием функциональных различий в моторике правой и левой стороны тела; их инверсией в ряде случаев в пользу левой доминантной конечности; тесными корреляциями между характеристиками моторики, свидетельствующими об активном межполушарном взаимодействии в реализации двигательного акта ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)). Можно полагать, что это обусловлено атипичным (по сравнению с правшами) формированием функциональной латерализации мозга левшей, в том числе в двигательной сфере, и большим объемом мозолистого тела - анатомического субстрата межполушарных связей.

Научно обосновывается положение о недопустимости переучивания левшей в процессе физического воспитания или обучения технике и тактике в разных

видах спорта. Обучение юных футболистов - левшей техническим приемам через неведущую (правую) ногу замедляет физическое развитие (рост тела) ([А.А.Логинов, 1976](#)). Поэтому учет левых моторных асимметрий способствует более высоким спортивным достижениям, правильному выбору амплуа и тактики действий спортсмена ([В.М. Лебедев, 1992](#)). В игровых видах спорта тренеры стремятся с помощью левшей усилить эффективность игры в команде. С этой точки зрения в футболе целесообразно использовать игроков с «ведущей» левой ногой на левом фланге, а амбидекстров – либо на левом фланге, либо в центре.

Приведенные выше научные данные позволяют сделать вывод, что изучение типологии профилей межполушарной организации как фактора, обуславливающего особенности спортивной деятельности, перспективно в контексте спортивной психологии и физиологии, в плане выявления предпосылок, определяющих психическое и физическое состояние спортсменов.

Обязательным компонентом двигательной деятельности человека является способность поддерживать вертикальную позу. Прямохождение – стержень для формирования бытовых, трудовых и спортивных двигательных навыков. Способность сохранять равновесие при статических упражнениях в тяжелой атлетике, гимнастике, стрельбе, балансировать на подвижной опоре в велоспорте, гребле – важнейшие условия совершенства спортивной техники. Кроме того, на спортсмена действуют «возмущающие» факторы, нарушающие вертикальный баланс, сопровождающиеся ограничением зрительного контроля, асимметричностью вертикальных поз, опорой на одну ногу.

Характеристики позных и фазных элементов спортивной техники во многом близки. Это две стороны единой двигательной деятельности, являющиеся высокоавтоматизированными двигательными навыками. Позные реакции мышц предшествуют предстоящей локомоции и обеспечивают условия для ее осуществления. Позная активность, упреждающая нарушение равновесия, предпрограммируется при осуществлении целенаправленного движения и является составной частью программы его регуляции.

Устойчивость прямохождения представляет собой особенно важный фактор успешности в видах спорта со координационно сложной структурой технических действий, признана интегральным показателем функционального

состояния анализаторов и ЦНС в целом, характеризует степень утомления и подготовленность к тренировочным нагрузкам.

Каждому человеку свойственен «индивидуальный профиль» характеристик прямостояния. В некоторых публикациях встречаются факты о возможной связи между ним и профилем латеральной организации мозга. К ним можно отнести обширную информацию о морфологической и функциональной асимметрии опорно-двигательного аппарата, в первую очередь нижних конечностей и туловища. Асимметрична скорость проведения нервных импульсов по периферическим двигательным афферентным и эфферентным путям (Б.М.Гехт, 1990; П.А. Косолапов, 2000), свойства сгибателей и разгибателей ног (В.М.Волков, В.П.Филин, 1983), строение сегментов конечностей (Г.Ю.Ким, 1997), ЭМГ - активность в симметричных мышцах рук и ног (Е.М.Бердичевская, 1999). При движениях нижних конечностей, связанных с выбором толчковой ноги, поворотами и вращениями, с возрастом увеличивается доминирование левой ноги (А.А.Саидов, 1983).

Функциональные асимметрии моторики ног, несомненно, должны сопровождаться асимметрией тактильного и кинестетического контроля. Известно, что истинные левши являются антиподами правшам по тактильной функции рук (Д.С.Матоян, 1998). У правшей точнее происходит воспроизведение углов в суставах рук, иногда - с превышением, у левшей – с недовыполнением (Л.Е.Любомирский, Н.Н.Шаромова, 1996). При этом у правшей более эффективен межполушарный перенос кинестетического образа позиций пальцев справа - налево, у левшей – наоборот. У амбидекстров и левшей длительнее время тактильного опознания. У правшей лучшим пространственным восприятием отличается левая рука (В.В.Селиверстова, 1994). Почему же эти различия не могут быть присущи нижним конечностям и туловищу?

Еще в большей степени проявляется латерализация зрительно - пространственного восприятия (Н.Н.Николаенко, А.Ю.Егоров, 1998), также необходимого для эффективного поддержания вертикальной позы. Асимметрия полей зрения специфична для теннисистов, стрелков, боксеров (М.А.Матова, Е.Л.Бережковская, 1980; В.Е.Котешев, 1999). Она проявляется, независимо от ИПА (по схеме: «рука – ухо – глаз»), в виде «феномена правого поля зрения» - более высокой скорости простой двигательной реакции на стимулы, предъявляемые в правое поле зрения (О.Б.Степанова, 2000). Указанный феномен особенно выражен в ситуации дефицита времени. Он подтверждает ведущее значение левого полушария для произвольного контроля правой и левой руки, свидетельствует об оптимизации волевого контроля моторики при адресации сенсорных стимулов в левую гемисферу.

Адекватное бинокулярное восприятие – межполушарный феномен. Тем не менее, нельзя отрицать более значимую роль ведущего глаза в точном определении глубины пространства. Это доказано с помощью влияния

монолатерального затемнения глаз на зрительно-пространственные способности при выполнении бросков в бейсболе (А.А. Hofeldt et al., 1996).

Аналогичные результаты получены с помощью моноаурального звукового сигнала у праворуких регбистов ([B.J. Gutnik et al., 2001](#)). Время реакции правой руки при поступлении простого или сложного сигнала в левое полушарие было короче, а ответ - точнее. Автор объясняет данную закономерность специализацией левого полушария в различных аспектах реализации механизмов информационных процессов при программировании локомоций.

Ведущим глазом у подавляющего большинства (85%) спортсменов является правый, у 12% - левый, у 3% асимметрия зрения не выявлена ([П.Н. Ермаков, 1988](#)). Однако многое зависит от вида спорта: у 100% стрелков отмечен ведущий правый глаз, у 25% каратэистов – левый, в игровых видах спорта часто встречается симметрия зрения в связи с необходимостью хорошо видеть обоими глазами все игровое пространство теннисного корта.

В развитии двигательной асимметрии человека установлена важная роль вестибулярного анализатора. В специальных исследованиях встречаются ссылки на проявления и его асимметрий. Обнаружена скрытая форма функциональной асимметрии отолитового аппарата у человека. Она проявляется в невесомости и ведет к статокINETическим расстройствам, а в земных условиях компенсируется высшими отделами ЦНС (В.А. Кисляков, Ю.К. Столбков, 1982). Асимметрия отолитового аппарата человека больше выражена при движениях головы в сторону (В.К. Попов, Р.С. Иванова, 1985). Степень асимметрии коррелирует с чувствительностью к укачиванию ([I.R. Lackner et al., 1987](#)).

При стимуляции правого и левого лабиринтов замечено превалирующее влияние одного из них на смещение общего центра тяжести тела. Корреляционные зависимости между однонаправленными изменениями колебаний общего центра тяжести и ведущим глазом, выбором предпочитаемой руки отсутствовали (J. Cernasek, J. Jorg, 1972). С точки зрения авторов, механизм изменений связан с односторонним функциональным доминированием в афферентной или эфферентной части вестибулярной системы.

Таким образом, всем основным афферентным элементам, центральному и эфферентному отделам системы контроля позы свойственны признаки морфологических и функциональных асимметрий. Однако специальные исследования устойчивости в вертикальной позе в зависимости от ведущей ноги, руки и, тем более, сенсомоторного профиля, единичны.

Латерализация прямохождения отражена в принципе асимметричного функционирования ног – в каждый момент времени одна из них является преимущественно управляющей, другая – опорной ([С.Б. Карапетян, 1983](#)). Это рассматривается как способ оптимизации деятельности опорно-двигательного аппарата при организации позы. Чем больше время исследования, тем больше

асимметрия: при утомлении сначала увеличивается управляющая функция доминантной ноги, затем – субдоминантной. Эмоционально-мотивационное возбуждение приводит к инверсии правосторонней асимметрии функций ног, что свидетельствует о повышении активности правого полушария. В этих условиях ведущая нога освобождается от опорной функции для выполнения управляющей. Автором предложена шкала оценки степени «правшества» и «левшества» ног при прямостоянии и определены пределы изменения асимметрии в зависимости от различного типа целенаправленной деятельности на фоне вертикальной позы. Подчеркивается необходимость рассматривать доминантность опоры во множестве вариантов целенаправленной деятельности, что позволяет получить картину иерархической организации их взаимодействия. Рассмотрение этой проблемы обоснованно связывается с исследованием межполушарных взаимоотношений, с функциональной асимметрией ног как категорией, предопределяемой не морфологически, а регуляторно. При этом не учитывается профиль межполушарной асимметрии, хотя в заключении сделан важный для понимания механизмов акцент на сложных интегративных отношениях между функциональными системами, формирующими адаптационное поведение, подчеркивается целесообразность определения степени доминантности полушарий.

При спортивной деятельности возникают факторы, вызывающие адаптационные перестройки межполушарных отношений. К ним относятся эмоциональное напряжение, целевые речевые установки, подвижность опоры, которые приводят к смене программы обеспечения равновесия, стратегии контроля позы (В.С.Ефремов, 1988; Ю.П.Иваненко, В.Л.Талис, 1995; F.Norack, 1989).

Большую роль в трактовке сенсомоторной интеграции при организации позы играет концепция «схемы тела». Как известно, выбор стратегии поведения человека зависит от профиля латеральной организации мозга ([Е.Д.Хомская с соавт., 1997](#)). В зависимости от последнего находятся и феномены «нарушения адекватности восприятия» в виде персевераций, полиэстезий, аллохерии, кажущихся движений, слияния их и дизэстезии (И.Е.Шубенко-Шубина, 1978). Паранормальные сенсогностические феномены наблюдаются в 40% случаев при уменьшении межполушарной асимметрии (у парциальных и переученных левшей и амбидекстров) и лишь у 0,8% абсолютных правшей и левшей.

На множественные «зеркальные» феномены, нарушения перцептивных и конструктивных функций у левшей указывают [Т.А.Доброхотова и Н.Н.Брагина \(1994\)](#). У левшей образуются менее стойкие схемы пространственных отношений и возникают трудности ориентации во внешнем пространстве относительно правой и левой сторон тела. Это парадоксально, так как правое полушарие в большей степени ответственно за зрительно - пространственный гнозис и формирование «схемы тела» на основе кинестетической и проприоцептивной информации ([Е.А.Roy, С.McKenzie, 1978](#)).

Описано существование двух механизмов латерализации перцептивных процессов, обусловленных: асимметрией контралатеральных связей рецепторных органов с полушариями мозга и неравнозначной репрезентацией левого и правого полупространства в полушариях ([Ю.В.Брагинская, 1989](#)). У праворуких исследуемых правополушарные эффекты асимметрии связаны с асимметрией индивидуального пространства относительно медианной плоскости тела, левополушарные не зависят от координат актуального пространства.

Стабилографический компьютерный анализ обнаруживает зависимость функциональных резервов устойчивости прямостояния в статическом и динамическом режиме, специфики компенсаторных перестроек в сложнокоординационных одноопорных условиях, при ограничении зрительного контроля и в ситуации слежения за маркером от профиля латеральной организации мозга – левого, правого и смешанного ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)). Различия устойчивости прямостояния между представителями различного ИПА при сохранности системы афферентного контроля позы сглаживаются. Это связано, видимо, с компенсаторными процессами центрального билатерального регулирования за счет межполушарного взаимодействия и соответствующей оптимизации эфферентного выхода.

Асимметрия прямостояния признана необходимым компонентом комплексной оценки ИПА наряду с определением ведущей руки и ведущего глаза (А.Б.Яворский, 1996; А.Б.Яворский, В.И.Кобрин с соавт., 1997). Асимметрия позы – лучший показатель латерализации речи, чем мануальное предпочтение (L.V.Day, P.F.MacNeilage, 1996). Позная асимметрия и предпочтение руки взаимосвязаны (U.Tan, 1990).

Приведенные аргументы, а также отдельные признаки асимметрии вертикальной позы у спортсменов (В.С.Фарфель, 1975; В.М.Волков, В.П.Филин, 1983; Ю.Н.Романова, 2000), левосторонняя асимметрия у гимнастов (К.Коханович, 1998) подтверждают возможность взаимосвязи

эффективности поддержания спортивных поз с профилем латеральной организации мозга человека, «знаком» и степенью межполушарной асимметрии, особенностями межполушарного взаимодействия.

Таким образом, тип латерального профиля межполушарной асимметрии мозга составляет нейрофизиологическую основу формирования индивидуальных различий двигательной деятельности, регламентирует функциональные характеристики произвольных движений и позы прямохождения, возрастные особенности их организации и управления ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)).

Успешность спортивной деятельности зависит от многих факторов, в число которых входит уровень не только технической, но также физической, тактической и психологической подготовки. Поэтому роль межполушарной асимметрии в спорте нельзя суживать до уровня значимости двигательных асимметрий.

Исследования последних лет позволяют квалифицировать ИПА как фактор, определяющий не только характеристики двигательных функций. Тип межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия тесно связан с адаптацией и поведением человека в экстремальных условиях среды, его вербальным и невербальным интеллектом, стратегией восприятия и обработки информации, стабильностью гомеостаза, спецификой эмоциональных, гормональных и иммунных реакций (В.О.Чибис, 1997; В.В.Аршавский, 1998; [С.А.Богомаз, 1999](#); [А.В.Черноситов, 2000](#)).

Спортивная соревновательная деятельность является одним из ярких проявлений высших психических функций человека и не может реализоваться изолированно от свойств нервной системы, темперамента, эмоциональных, поведенческих проявлений личности спортсмена и других вышеперечисленных функций организма. Результатом подобного отношения к проблеме «межполушарная асимметрия и спорт» должен явиться анализ психологических и психофизиологических наблюдений, которые могут иметь непосредственное отношение к оценке спортивной одаренности и перспективности, лежать в основе естественного и целенаправленного отбора

в видах спорта, обеспечивать индивидуализацию тренировочного процесса у спортсменов с различным типом ИПА.

Многие психологические черты индивидуума, значимые для эффективной деятельности спортсмена, связаны не с «рукостью», а типом полушарной латерализации. Для представителей разных ИПА свойственны определенные типы темперамента. Низкой подвижностью нервных процессов характеризуются парциальный и амбидекстральный, высокой – правый варианты (Д.Р.Белов, 1991; [Е.Н.Пожарская, 1996](#)). Исследуемые с доминированием правой руки, но левого глаза отличаются большей уравновешенностью по силе нервных процессов (Е.А.Полянская,1998). Факты согласуются с данными В.М.Мосидзе (1977), [А.Б. Когана и Г.А.Кураева \(1986\)](#) и созвучны мнению Г.А.Кураева (1996) о зависимости типа высшей нервной деятельности от ИПА, иначе степени распределения доминирования активности мозга в организации моторных и сенсорных функций.

Характер преобладания активности сенсорных систем в гемисферах коррелирует с уровнем помехоустойчивости, обучаемости (В.Л.Бианки с соавт.,1996; Г.П.Удалова, 1995), интеллектом ([Г.А.Кураев, И.О.Чораян, 1995](#)), кратковременной и долговременной памятью (Э.Г.Симерницкая, 1978), концентрацией произвольного внимания (И.А.Казановская, 1994), способностью к саморегуляции, эмоционально-волевой настойчивостью, совместимостью при групповой деятельности, гибкостью в межличностных отношениях. Последнее особенно важно в игровых командных видах спорта.

Представители с односторонним право - или левосторонним доминированием демонстрируют наиболее высокие показатели зрительной памяти; совпадение в ИПА левой руки и левого уха характерно для лиц с высокими показателями слуховой памяти ([Е.Н.Пожарская,1996](#)). Леворукие спортсмены с доминирующим правым глазом характеризуются большей концентрацией внимания, левым глазом – лучшим распределением внимания, эффективностью в обнаружении объектов (G.Azemar et al., 1988).

Исследуемые левополушарного типа латеральной организации, как более экстравертированные и социально ориентированные, менее конфликтные, в большей степени реагируют на социально окрашенную эмоциогенную информацию, легче дифференцируют ее детали. Исследуемые правополушарного типа характеризуются большей выраженностью механизмов эмоциональной регуляции, а также блокированием механизмов опережающего отражения на крайне негативные стимулы. Последнее отражает связи правого полушария с пассивно-оборонительными активационными системами (Е.Н.Удачина, 1998). Указанные различия определяют тактику спортивного состязания, особенно в видах спорта, предъявляющих высокие требования к экстраполяции, эмоциональной устойчивости, агрессивности.

У лиц с разным ИПА (по схеме: «рука – глаз - ухо») неодинакова «физиологическая цена» интеллектуальной деятельности: при левом ИПА у мужчин вегетативная регуляция более совершенна ([И.В.Ефимова, Е.В.Будыка, 2001](#)). Степень межполушарной асимметрии во многом

определяет индивидуальные особенности реагирования на стрессор, так как генетически детерминирует организацию связей мозга и гормонального статуса человека (Г.Г.Аракелов, 1995; [В.П.Леутин с соавт., 1996](#); [W.Witting, 1997](#)), неспецифическую резистентность организма ([А.В.Черноситов, 2000](#)).

Левополушарные эмоциогенные системы, представленные корковыми и подкорковыми образованиями, связаны с «гиперстеническими» эмоциями, а правополушарные – с «астеническими» (С.Ф.Семенов, А.П.Чуприков, 1975).

Доказано существование латерализации нейрофизиологических механизмов регулирования общей реактивности и иммунного гомеостаза организма.

Усиление функционирования холинергических систем мозга связано с преобладанием активности правого полушария, норадренергических – левого ([Е.Н.Пожарская, 1996](#)). Четко прослеживается функциональная асимметрия гормональных и иммунных систем ([В.В.Абрамов, 1991](#); Т.Я.Абрамова, 1995; [В.М.Перельмутер, 1996](#); [I.Gerendai, V.Halasz, 1997](#)), иммуномодулирующих функций полушарий головного мозга ([Т.Я.Абрамова, В.В.Абрамов, 2001](#)).

Появляются отдельные сведения о корреляции между доминированием правой или левой гемисферы, асимметрией основных показателей пальцевой дерматоглифики, физической работоспособностью и уровнем основных физических качеств (Т.Е.Абрамова с соавт., 2000).

Леволатеральный и амбидекстральный варианты связаны с высокими показателями социальной интроверсии, высоким уровнем тревожности, большим числом соматических жалоб, эмоциональной несдержанностью, боязливостью, снижением уровня самоконтроля и наличием признаков

социальной дезадаптации ([В.Н.Клейн с соавт., 1987](#); Э.М.Казин с соавт., 1992). Затруднение обработки вербальной информации и трудность адаптации к регламентированной и напряженной деятельности наиболее выражены у праворуких с ведущими левыми ухом и глазом (В.В.Аршавский, 1988). Особое влияние оказывает асимметрия зрения.

Абсолютные левши (в зрении, слухе и «рукости») по личностным свойствам и более высокой эмоциональной устойчивости оказываются ближе к абсолютным правшам, чем к лицам со смешанными формами ИПА. В отличие от правоглазых – леворуких исследуемых, они характеризуются повышенным нейротизмом (В.В.Москвин, 1990).

Поскольку среди элитных спортсменов много левшей, специальный интерес вызывают их особенности в зависимости от деталей присущего ИПА.

Абсолютные левши (по зрению, слуху и «рукости») характеризуются высоким уровнем тревожности, ипохондрии, конформизма, нейротизма. У правоглазых леворуких выявлена обратная закономерность. В целом, более высокие показатели эмоциональной устойчивости обнаружены при одностороннем доминировании моторных и сенсорных функций (у абсолютных правшей и левшей) (В.А.Москвин, 1990). Появляются основания для объединения в группы высокогипнабельных интровертов с преобладанием правополушарного способа мышления и, напротив, низкогипнабельных экстравертов с преобладанием детализирующей, последовательной, левополушарной стратегии мышления (Н.А.Отмахова, В.Ф.Коновалова, 1988).

Обобщение [Г.А.Кураева с соавт. \(1996\)](#) о том, что психологические и психофизиологические черты личности определяются профилем функциональной асимметрии по моторным и сенсорным системам, а не отдельными модальностями церебрального доминирования (право - или леворукостью), с каждым годом приобретает все более веские доказательства. Исследуемые с однотипными вариантами ИПА во многом похожи, что дает основание утверждать, что тип полушарной латерализации является нейрофизиологической основой психофизиологической индивидуальности.

Учитывая важность использования «психологического портрета» спортсмена при отборе и моделировании в спорте (Е.И.Ильин, 2001), исследования проблемы взаимосвязи ИПА и спортивной пригодности человека весьма перспективны. [Н.В.Поликарпова \(1998\)](#) изучала влияние ИПА (по схеме: «рука – нога – глаз») у высококвалифицированных фехтовальщиков на особенности и динамику спортивной результативности. Наиболее успешными оказались спортсмены с парциальным ИПА: ведущей левой рукой – правой ногой – правым глазом, а также абсолютные правши и левши.

Лица, характеризующиеся преобладанием леволатеральных признаков в ИПА, отличаются слабыми резервами адаптации к экстремальным климатогеографическим факторам среды ([В.П.Леутин, Е.И.Николаева, 1988](#); [Н.Н.Гребнева, С.Г.Кривошеков, 2001](#)). По мере сглаживания межполушарной асимметрии у правшей и левшей, нарастания левых признаков за счет сенсорных компонентов, увеличивается дисбаланс личностных свойств по сравнению с унилатеральными вариантами сенсомоторного доминирования.

По мнению В.С.Ротенберга (1989), у лиц со слабо выраженной латерализацией полушарий конвергенция различных функций на одну и ту же церебральную систему приводит к относительному ослаблению каждой из взаимно конвергирующих функций.

Отсюда следует, что ИПА может служить косвенным предиктором индивидуальных черт психической адаптации человека к экстремальным факторам среды (В.Н.Клейн с соавт., 1986), с которыми часто сталкиваются участники спортивных соревнований.

Для спортивной теории и практики важно учитывать, что ИПА играет существенную роль в адаптации человека, поддержании функционального состояния гомеостатических систем и организма в целом, обеспечивающих его сохранение, развитие, работоспособность в различных условиях (В.П.Казначеев, А.П.Чуприков, 1976; [А.В.Черноситов, 2000](#)).

Правое полушарие, контролируя гомеостатические процессы в организме человека и перестраивая их в соответствии с изменениями во внешней среде, обеспечивает регуляцию биологических механизмов адаптации, левое полушарие в большей степени отвечает за социальную адаптацию (В.С.Ротенберг, 1989; В.В.Аршавский, 1998). Активность правой гемисферы соответствует фазе перестройки, поиску, спонтанному поведению. Правое полушарие обладает уникальными свойствами подготовки организма к внешним изменениям, под его постоянным контролем находятся гипоталамо-гипофизарная и симпато-адреналовая системы ([W.Witting, 1997](#)).

Полноценная адаптация к экстремальным условиям среды возможна лишь при высокой функциональной активности правого полушария (В.И.Хаснулин с соавт., 1997). При этом перестройка межполушарных взаимоотношений в сторону увеличения активности правой гемисферы происходит в течение первых трех недель привыкания к новым для человека климатогеографическим условиям (В.В.Колышкин, 1998).

Особенности левшей и амбидекстров обеспечивают им преимущества при частой смене климатогеографических условий и поясного времени ([В.П.Леутин, З.В.Дубровина, 1984](#)). Полярники с высокой правополушарной активностью, зимующие в Антарктиде, в течение всего периода адаптации отличаются стабильными показателями психофизиологического статуса, низким уровнем психоэмоционального напряжения, невротизма и тревожности (К.А.Бакулин, 1997). Им свойственна большая выносливость рук к максимальным усилиям, меньшее число ошибок в реакции на движущийся объект, экономичность кардиореспираторной системы (по величине абсолютной и относительной работоспособности, максимальному потреблению кислорода, показателю эффективности кровообращения) при функциональном тестировании.

Указанные особенности немаловажны для обеспечения надежности спортивной работы в реальных соревновательных условиях, сопровождающихся сменой часовых поясов, изменением температурного режима, а также барометрического давления в среднегорье и высокогорье.

В экстремальных условиях, остроконфликтных ситуациях соревновательной деятельности на спортсмена действуют «сбивающие» факторы, в том числе альтернативный выбор движений. Амбидекстры и левши имеют тактическое преимущество перед правшами, которое связано с непривычностью последних к сопротивлению левшам и неумением выполнять двигательные действия в обе стороны ([К.Д.Чермит, 1992](#)).

Однако процесс тактического решения предполагает также своевременное получение информации о ситуации и ее адекватную оценку. Доминантная сторона лучше воспринимает действия соперника. Более высокое качество созданного представления на основе личностного восприятия определяет оптимальную модель тактики. Следовательно, влияя на формирование модели, асимметричность восприятия определяет и тактику ответных действий.

Тактика видов спорта и проявление в ней симметрии – асимметрии является наименее исследованным разделом подготовки спортсменов и представляет собой значительный резерв повышения их мастерства. Правильный подбор спортсменов на игровые роли, например, в футболе, является одной из важнейших задач тренера ([К.Д.Чермит, 1992](#)). Так, игроки, действующие на левом фланге, одинаково бьют правой ногой в левую и левой ногой в правую половину ворот. Игроки, действующие на правом фланге – чаще правой ногой в левый угол. Центральные нападающие забивают равное число мячей с обоих флангов и в обе половины ворот. Поэтому тактика построения и одного движения, и систем движений должна быть основана на объективном

учете потребностей вида спорта и соответствии им спортсмена и команды в целом. Как считает автор, при подобном подходе асимметричное либо симметричное формирование индивидуальной техники движений, их сочетание и, в случае необходимости, взаимокompенсация являются одним из условий достижения высокого спортивного результата.

С учетом всех вышеизложенных аргументов изучение ИПА у представителей различных видов спорта представляется чрезвычайно актуальным

[\(И.В.Ефимова, 1996\)](#).

Научный поиск в решении указанных прикладных проблем спорта и роли в данном процессе межполушарной асимметрии перспективен не только в плане принципов дифференцировки деятельности полушарий, их дихотомий, но и в нахождении закономерностей сотрудничества, межполушарного взаимодействия. Проявление асимметрии функций, в том числе и двигательной, отражает специфику гемисфер и их интегративную деятельность. Оно является результатом взаимодополняющего сотрудничества правого и левого полушарий, выполняющих неравнозначную роль на различных стадиях организации движения.

Реализация попыток решить проблему взаимосвязи профиля латеральной организации мозга и успешности спортивной деятельности, в том числе в онтогенезе на последовательных этапах спортивного совершенствования может быть осуществлена только при условии использования системного подхода. Он предполагает комплексное исследование разнообразных характеристик произвольных движений и поз на уровне центрального и периферического звеньев в широком возрастном диапазоне. При этом основным методологическим принципом исследования должно быть тщательное формирование экспериментальных групп с однотипным ИПА: односторонним

(правым и левым) и смешанным, отражающими разную степень функциональной межполушарной асимметрии.

Для спортивных физиологов существенным является решение проблемы центральной организации моторного доминирования в зависимости от ИПА. Имеющиеся данные о влиянии право - или леворукости на характер участия отдельных зон коры головного мозга в организации спортивных движений в зависимости от модальности, величины усилия, латерализации активной конечности разноречивы и единичны, особенно в возрастном ракурсе.

В этом плане наиболее информативными индикаторами могут служить ЭЭГ - и ЭМГ – корреляты спортивных движений ([Е.Б.Сологуб, 1981](#)), картирование функциональных состояний проекционных зон коры по омега-потенциалу (В.А.Илюхина с соавт., 1997). Нервные механизмы моторной асимметрии изучают методом транскраниальной магнитной стимуляции ([V.E.Amassian et al., 1993](#)), функциональной компьютерной томографии на основе ядерно-магнитного резонанса ([N.F.Ramsey et al., 1996](#)) и позитронной эмиссии ([R.Kawashima et al., 1997](#)). Для сравнительной оценки функционального состояния мозга и организма в целом у спортсменов с различным типом межполушарной асимметрии может быть использован метод регистрации уровня постоянного потенциала головного мозга (В.Ф.Фокин, Н.В.Пономарева, 2001). Особенности спектра и площади ЭМГ при произвольных движениях в зависимости от профиля латеральной организации мозга подтверждают необходимость учета ИПА при инструментальной оценке эффективности тренировочного процесса, спортивном и профессиональном отборе ([Е.М.Бердичевская, 1999](#)).

Электрофизиологические исследования мозга в процессе реализации моторной программы при спортивных двигательных навыках перспективны в плане изучения специфики корковых коррелятов спортивных движений и интегративной деятельности мозга при их осуществлении в зависимости от ИПА.

Существенным для современного подхода является признание динамического характера функционального межполушарного взаимодействия ([В.М.Лебедев, 1992](#)). Биологическое значение функциональной асимметрии выражается в ее регулирующей (организующей) роли. Функциональная асимметрия отражает состояние субординационной готовности, обеспечивающее координационную преднастройку латерализованных моторных действий. Это позволяет автору считать моторную асимметрию

изменением приспособительного характера, создающим организму преимущества в альтернативных условиях реагирования, повышая его дееспособность в пространственно-временных условиях существования.

Распределение функций между полушариями, не являясь абсолютным, формирует подвижный, гибкий профиль межполушарной асимметрии мозга, определяющий диапазон адаптивных функций межполушарных отношений и динамику основных нервных, гуморальных и иммунных процессов, от которых зависит эффективность адаптации к спортивной деятельности. В этом аспекте наиболее перспективны исследования соревновательной деятельности и индивидуальной подготовки спортсменов на разных этапах становления.

Ведущие специалисты в области теории и методики физического воспитания подчеркивают, что подготовка должна быть преимущественно индивидуальной, особенно на этапе высшего спортивного мастерства (А.В.Еганов, 1999 и мн.др.). При этом ориентирами для целенаправленной индивидуализации могут служить модельные эталоны, включающие не только общепринятые в теории спорта стороны подготовленности, но и представления об оптимальном для вида спорта профиле латеральной организации мозга. Это позволит сберечь индивидуальные расогласования с модельными характеристиками, те индивидуальные черты, которые являются залогом успеха в спорте высших достижений.

В ходе изучения адаптивного поведения спортсмена с точки зрения развития асимметрий нужно определить: 1) адаптированность спортсмена

(границы адаптивного процесса в конкретных видах деятельности); 2) ход изменения асимметрий в процессе занятий данным видом спорта; 3) адаптивный эффект различных видов упражнений; 4) воздействие адаптивных ситуаций ([К.Д.Чермит, 1992](#)). Первые две задачи рассматриваются при выявлении реакций долговременной адаптации, третья и четвертая – срочной.

Анализ срочной адаптации спортсмена в аспекте симметрии-асимметрии выявил возможность ее коррекции под влиянием необычных внешних условий. Так, предстоящие соревнования по непривычной спортивной дисциплине провоцируют асимметрию артериального давления, но являются нейтральным фактором относительно точности ударов, быстроты и силы. Воздействие специальных упражнений у лыжников одновременно снижает асимметрию в силе кистей и быстроте, но стимулирует – в координации движений рук ([К.Д.Чермит, 1992](#)). Автор приходит к заключению, что для каждого вида спорта целесообразно определять функции, требующие симметричного развития, и целенаправленно формировать их.

Утомление сопровождается сглаживанием различий параметров ведущей и неведущей руки (В.А.Егоров, В.К.Широгорова, 1976). Наибольшая динамика отмечена для неведущей руки, что свидетельствует о компенсаторной активации двигательных структур правого полушария в системе целостной деятельности мозга праворуких исследуемых.

Напротив, при развитии утомления у лыжников (после прохождения 18,5 км дистанции) асимметрия двигательных действий нарастает, особенно у менее подготовленных. Как правило, после отталкивания неведущей, слабой ногой наблюдается более заметное уменьшение длины шага. Это постепенно увеличивает асимметрию и оказывает отрицательное влияние на спортивный результат (В.Ю.Целищев, 1984). Аналогичная динамика обнаружена при исследовании пловцов низкой квалификации (N.M.Grotty, J.Smith, 2000). Предтренировочная медиальная позиция неведущей лопатки в результате утомительной двухчасовой тренировки на пике спортивной формы нарастает, увеличивая нагрузку на доминантное плечо.

При снижении работоспособности спортсмена (утомлении, нарушениях двигательных навыков на фоне помех, дезавтоматизации двигательных навыков, перетренированности, ухудшении функционального состояния у женщин - спортсменок в менструальную фазу овариально - менструального цикла, низком уровне подготовленности, в переходном или начале подготовительного периода годичного тренировочного цикла) происходит смена доминирующего полушария ([Е.Б.Сологуб, 1981](#)). Так, у правшей рабочая система взаимосвязанных корковых центров обнаруживается не в

левом, а правом полушарии. Это дает основание признать переменный характер доминирования полушарий в регуляции произвольных движений человека.

Относительность доминирования полушарий является важным механизмом обеспечения надежности деятельности ЦНС, так как при утомлении одного полушария усиливается активация другого и дает возможность продолжать работу. И, наоборот, переход к более высокому уровню работоспособности связан с проявлением специфических корковых систем взаимосвязанной активности (так называемых «меченых ритмов») в доминантном полушарии ([Е.Б.Сологуб, 1981](#)). К сожалению, приведенные данные относятся к анализу центральных механизмов управления движениями только у праворуких спортсменов. Аналогичные данные о спортсменах - левшах практически отсутствуют. Более того, значимым, несомненно, должен явиться учет не только «рукости», но и профиля межполушарной асимметрии в целом, который формирует исходный фон индивидуально-типологических отличий динамики вовлечения тех или иных корковых структур в организацию движений по мере срочной или долговременной адаптации к спортивным нагрузкам.

Существенное влияние на характер и степень межполушарной асимметрии оказывают систематические занятия определенным видом спортом. Так, в процессе занятий спортивной гимнастикой увеличивается правосторонняя асимметрия по мануальным и сенсорным функциям. Вероятно, «чистые правши» лучше адаптируются к групповой деятельности, протекающей в жестко регламентированных условиях. Они отличаются высокой профессиональной надежностью в эмоционально-стрессовых ситуациях ([Н.Н.Брагина, Т.А.Доброхотова, 1988](#)). Параллельно возрасту и спортивному стажу игроков нарастает асимметрия параметров вращения плечевого сустава у профессиональных теннисистов (W.B.Kibler et al., 1996).

Чем больше длина дистанции в циклических видах спорта и симметричность упражнений в ациклических, тем большую роль играет симметрия право-левых морфо - функциональных показателей опорно-двигательного аппарата (строения, функциональных характеристик, развития физических качеств) спортсменов ([Е.Б.Сологуб, В.А.Таймазов, 2000](#)). Асимметрия при этом отрицательно влияет на спортивный результат.

Среди высококвалифицированных лыжников в гонках на 30 км в составе первой десятки оказываются спортсмены с минимальной асимметрией верхних и нижних конечностей (В.Ю.Целищев, 1984). У исследуемых с перекрестным доминированием полушарий, по сравнению с имеющими одностороннее доминирование (совпадение сторон ведущей руки и ведущего глаза), утомление при умственных нагрузках развивается медленнее ([Г.А.Кураев, 1986](#)).

При тренировках в ряде видов спорта с симметричной структурой технических действий межполушарная асимметрия усиливается ([Е.Б.Сологуб, 1981](#)). У новичков - бегунов на средние и длинные дистанции

функциональная корковая система управления движениями (по электрофизиологическим критериям) преобладает в правом полушарии, у легкоатлетов средней квалификации (II - III разрядов) асимметрия сглаживается, у спортсменов высокой квалификации (I разряда и мастеров спорта) - снова возникает, но в пользу левого полушария. Профиль асимметрии в данных исследованиях не учитывался.

В случае сохранения функциональной асимметрии ног снижается дальность прыжков на лыжах с трамплина, техника выполнения упражнений в акробатике, прыжках на батуте, плавании, горнолыжном спорте, скорость бега, ходьбы и других циклических движений.

Следовательно, во многих видах спорта, связанных с симметричными действиями, асимметрия является фактором, лимитирующим спортивную работоспособность. Слабейшая конечность быстро утомляется и негативно влияет на работоспособность. Сильнейшая конечность вынуждена выполнять работу, большую по амплитуде и силе движений. Это нарушает ритмичность и прямолинейность движений, затрудняет координацию нервных влияний, синхронизацию в деятельности нервных центров, ведет к дополнительным энергозатратам на коррекцию локомоций ([А.С.Солодков, Е.Б.Сологуб, 2001](#)).

Латерализация моторных и сенсорных функций изменяется с ростом спортивного мастерства под влиянием многолетней тренировки в результате долговременной адаптации. К примеру, у самбистов увеличивается симметрия мануальных и зрительных функций. Это обеспечивает эффективное использование правой и левой руки в единоборствах при стабилизации двигательных навыков.

На начальном этапе овладения спортивными навыками (в период освоения базовых элементов техники – на протяжении одного года) возрастает роль ведущих конечностей ([П.Н.Ермаков, 1988](#)) Активизация неведущей стороны создает препятствия для обучения ведущей. На этапе стабилизации навыка (во время второго – четвертого лет обучения) моторная асимметрия сглаживается, симметричные двигательные структуры облегчают друг друга. На этапе высокого технического мастерства вновь усиливается роль ведущей руки. При этом тормозно-облегчающие межполушарные отношения способствуют концентрации процесса управления движением, что повышает результативность действий.

Учет ИПА особенно важен при организации тренировочного процесса в асимметричных видах спорта, где при большом спортивном стаже и ранней специализации преимущество имеют спортсмены с выраженной асимметрией двигательных действий ([К.Д.Чермит, 1992](#)). Правую ногу как маховую

(ведущую) используют до 90% прыгунов в высоту, около 60% прыгунов в длину.

В соревновательных условиях футболисты выполняют ведущей ногой до 88% асимметричных технических приемов ([В.М.Лебедев, 1992](#)). Исследование частоты использования ног для выполнения технических действий, проведенные у 236 высококвалифицированных футболистов на чемпионате мира (Франция, 1998 г.), показали, что у 79% доминировала правая нога, у большинства остальных – левая, но лишь отдельные игроки равноценно использовали обе ноги ([D.P.Carey et al., 2001](#)). Качество игры ведущей ногой было квалифицированной по сравнению с неведущей, используемой в редких ситуациях. Степень асимметрии зависела от структуры технических действий. Пас, дриблинг и прием мяча редко выполнялись неведущей ногой. Учет явления симметрии-асимметрии в методике тренировки положительно влияет на результат в гребле на байдарках. Вдох должен координироваться с греблей сильнейшей рукой, выдох – слабейшей. Это имеет принципиальное значение для мощного и симметричного гребка с обеих сторон и равномерного хода лодки (К.Н.Смирницкий, В.И.Кебало, 1983).

Примером асимметричной активности спортсмена является борцовская стойка. Она представляет собой комплекс сложновыработанных позных рефлексов.

Факторный анализ моторного профиля у борцов показал, что в отдельный фактор выделяются инструментальные тесты, специфика выполнения которых коррелирует с борцовской стойкой ([Н.Н.Николаенко с соавт., 2001](#)). Несмотря на преобладание правого полушария в обработке речевой и зрительно-пространственной информации, спортивная результативность исследуемых при левосторонней стойке оказалась связанной с доминированием левого полушария по восприятию речи (в дихотическом тесте). Противоречивость полученных данных авторы объясняют

билатеральной организацией моторного контроля у борцов и вовлечением регулирующих механизмов межполушарного взаимодействия.

В тяжелой атлетике наиболее высокого уровня спортивного мастерства достигают атлеты, имеющие наименьшие величины асимметрии мышц рук, особенно при подъеме штанги с околопредельным и предельным весом (В.С.Степанов, 1985). Аналогичные наблюдения, проведенные на спортсменах других видов спорта (гандбол, баскетбол, горнолыжный, парашютный спорт и др.), показывают, что влияние характера и величины асимметрии на спортивный результат нельзя рассматривать в отрыве от индивидуальных особенностей организма и вида спорта. Так, в асимметричных упражнениях (прыжках, метаниях) надежность соревновательной деятельности повышается при увеличении асимметрии с акцентом на ведущую конечность в предсоревновательный период ([И.В.Вээнэнэн, 1992](#)).

Наибольшего успеха добиваются спортсмены – фехтовальщики с адекватным выбором «вооруженной» ведущей руки ([Н.В.Поликарпова, 1998](#)). К сожалению, у правшей он присутствует лишь в 40% случаев, тогда как у левшей - в 80%. Для максимальной реализации врожденных способностей имеет значение правильный выбор право - или левосторонней стойки в борьбе или боксе ([К.Д.Чермит, 1992](#)), право – или левостороннего хвата клюшки у хоккеиста, стороны вдоха при плавании кролем.

При систематическом выполнении преимущественно односторонних упражнений происходит преобладающее развитие ведущей конечности и усиление асимметрии до определенного, генетически обусловленного уровня. Различия в функциях правой и левой конечности нарастают, способствуя росту достижений спортсмена.

Неравномерное морфологическое развитие, одностороннее преобладание физических качеств, асимметрия двигательных действий особенно выражены при большом стаже и ранней специализации в спорте. Так, у взрослых теннисистов, имеющих стаж занятий теннисом более 15 лет, ведущая рука на 2-3 см длиннее и значительно толще неведущей, еще более существенна разница в показателях силы и мышечного тонуса. У занимающихся легкоатлетическими прыжками нагружаемая нога под влиянием 10-15 лет тренировки удлиняется на 2-3 см и отличается большой силой. Удар правой ведущей ноги у футболистов более чем в два раза точнее, чем левой, выше температура над мышцами правой ноги, больше тонус и сенсомоторная чувствительность (Р.Н.Медников, 1975).

Среди квалифицированных стрелков все праворукие спортсмены имеют ведущий правый глаз ([П.Н.Ермаков, 1988](#)). В данном случае зрительная асимметрия связана с особенностями монокулярного прицеливания, а отсюда активным развитием ведущего глаза и подавлением неведущего на фоне естественной асимметрии.

Таким образом, представляется необходимым формирование стиля соревновательной деятельности, адекватного специфике восприятия,

стратегии мышления и другим индивидуальным особенностям, сопутствующим профилю межполушарной асимметрии спортсмена ([В.А.Таймазов, 1997](#)).

Попытки регулирования врожденных асимметрий могут привести к задержке роста спортивного результата вследствие отрицательного переноса двигательного навыка и нерационального использования лимита времени ([Н.В.Карягина, 1996](#)). Вероятность переориентации выраженных правой и левой на другую латеральную доминанту невелика по сравнению с амбидекстрами. Это важно в плане выбора стратегии планирования и организации тренировочного процесса в различных видах спорта (баскетболе, гандболе, плавании, лыжном спорте, дзюдо, боксе, тяжелой атлетике). Автор считает, что изменение функциональной асимметрии на противоположную в условиях срочной адаптации приводит к ее увеличению в процессе длительной адаптации и, наоборот, усиление исходной асимметрии в условиях срочной адаптации – к симметрии физического развития при длительной адаптации.

Целесообразность попыток регулирования морфо-функциональных асимметрий связана с взаимодействием двух блоков переменных: индивидуальными особенностями спортсмена, проявляющимися в исходном уровне асимметрий, и потребностью вида спорта в разностороннем развитии организма спортсмена. Так, на начальном этапе подготовки рекомендуется разделение гандболистов на две группы и осуществление групповой индивидуализации латерального воздействия. Правши должны выполнять 30% объема нагрузки в субдоминантную сторону, а левши и амбидекстры – по 50% в обе стороны. Это обеспечивает качественное усвоение двигательных действий, активный отдых и профилактику нарушений осанки ([Н.В.Карягина, 1996](#)).

Против попыток изменить степень асимметрии глаз в остроте зрения или соотношения доминирования «глаз-рука» у профессиональных бейсболистов выступают [J.M.Portal и P.E.Romano \(1998\)](#). Они обосновывают свое мнение генетическим происхождением специфики межполушарных взаимоотношений и опасностью возникновения психологических или физических травм, в том числе нарушений бинокулярного зрения.

Таким образом, многочисленные данные об изменении функциональных врожденных асимметрий под влиянием многолетних систематических тренировочных воздействий дают возможность предположить возможность и целесообразность осознанного управления тренировочным процессом с учетом фактора симметрии-асимметрии ([К.Д.Чермит, 1992](#)).

Такой подход представляет существенный резерв повышения специальной работоспособности спортсменов. Тем более что одним из принципов, лежащих в основе теоретической модели тренировочной двигательной деятельности, признана динамическая асимметрия цикловых волн тренировочных нагрузок по качеству движений ([В.В.Бойко, 1989](#)). Она обеспечивает развивающееся, а не стабилизированное состояние

функциональной двигательной системы. Этот принцип основан на общенаучном положении неравновесности элементов системы как источнике ее развития и адаптации.

[В.М.Лебедевым \(1992\)](#) предложены следующие методические положения учебно-тренировочного процесса, составленные с учетом функциональных асимметрий:

- началу двигательного изучения должно предшествовать определение функциональных асимметрий;
- обучение сложным по координации движениям следует начинать через ведущую сторону независимо от возраста занимающегося;
- эффективнее перенос навыков с ведущей на неведущую сторону;
- направленная тренирующая стимуляция неведущей стороны менее результативна.

Учет явления латерализации признан одним из важных положений тренировки координационных способностей (В.И.Лях, Е.Садовски, 1999). Авторы предлагают на начальном этапе обучения технике движений предоставлять детям, специализирующимся в спортивных играх и единоборствах, возможность свободного выбора ведущей конечности (правой или левой). Затем, принимая во внимание функциональную асимметрию ребенка, желательно, чтобы новый элемент техники он усвоил вначале ведущей конечностью в сильнейшую (удобную) сторону, а затем, последовательно, неведущей конечностью или в слабейшую сторону. В этом плане зеркальное выполнение двигательных действий является одним из важнейших методических приемов, одновременно расширяющих координационные возможности, технические и технико-тактические умения.

В то же время необходимо учитывать, что при адаптации к изменению веса принимаемого мяча перенос умения на другую руку наблюдается реже (у 58% исследуемых), чем при изменении положения обученной руки (у 100%) (S.M.Morton et al., 2001). Это подтверждает существующие представления о центральном хранении сенсомоторного образа отдельно для каждой руки и необходимости начального обучения выполнения технических элементов ведущей рукой.

Для праворуких исследуемых характерно лучшее сохранение в памяти образа ритма движения, который сформировался во время работы левого голеностопного сустава (О.А.Кроткова с соавт., 2002). Специфика взаимодействия полушарий мозга на разных стадиях следовых процессов, неравнозначное участие полушарий в процессах восприятия и переработки информации, «физиологичность» право-левой передачи сигнала – эти факты,

по мнению авторов, позволяют говорить о существовании базисной последовательности перераспределения функциональной активности полушарий в ходе овладения новыми действиями.

Целенаправленные влияния рекомендуют планировать на протяжении круглогодичной подготовки с основным объемом нагрузок в подготовительном периоде (В.Ю.Целищев, 1984; В.С.Степанов, 1985 и др.). Для сглаживания функциональной асимметрии в недельный микроцикл следует включать 3-4 занятия с дополнительной нагрузкой на ведущую конечность при выполнении основных и вспомогательных упражнений. Дополнительный объем работы должен превышать нагрузку на ведущую конечность (на 10% - у спортсменов низкой квалификации, на 15% - у мастеров спорта). После снижения асимметрии до оптимального уровня следует ее поддерживать на достигнутом уровне, включая в тренировочный микроцикл одно занятие с дополнительной нагрузкой на неведущую конечность.

Иная направленность тренировок рекомендуется при необходимости усиления асимметрии ([В.М.Лебедев, 1992](#)). В этих случаях неведущую конечность целесообразно использовать лишь для «разгрузки» ведущей.

В игровых видах спорта, единоборствах методика воздействия в аспекте формирования двигательной асимметрии сложна. Причина заключается в том, что основы двигательной двусторонности, желательные в этих видах спорта, закладываются на ранних этапах тренировки (В.М.Зациорский, 1979), а проявляется она на уровне высокого спортивного мастерства ([К.Д.Чермит, 1992](#)).

Все же, учитывая, что симметричная подготовка спортсмена в игровых видах спорта (обеих рук, ног и сторон тела) является существенным резервом повышения спортивной подготовки (W.Ljash, 1995), признано оптимальным симметричное развитие с самых ранних этапов тренировки, а не попытки перевода асимметричных движений в симметричные на более высоких ступенях спортивного совершенствования ([W.Starosta, 1993](#)). Симметризация движений, как проявление двигательной универсальности и специфической всесторонности, становится одним из существенных элементов эстетики движений, более благоприятного восприятия зрителей и судей и, по мнению автора, неотъемлемой частью физического и спортивно-технического развития молодых спортсменов.

Еще более детальный подход к управлению симметрией-асимметрией необходим при учете индивидуально-типологических различий спортсменов различного амплуа с разной манерой ведения соревновательной деятельности (защитники-нападающие, атакующие - контратакующие). Так, для боксеров с атакующей манерой ведения боя по мере роста спортивного мастерства характерно уменьшение асимметрии в применении ударов правой и левой

рукой, для контратакующих – увеличение (В.В.Федоров, 1987). Соответственно рекомендуется индивидуальная технико-тактическая подготовка, направленная на устранение неадекватных форм двигательных асимметрий путем коррекции латеральных предпочтений. Для атак боксеров целесообразно уделять особое внимание левой руке, что ускорит сглаживание асимметрии у правшей. Для контратак необходимо совершенствование движений правой руки.

Немаловажно учитывать, что тренер, имея собственную латеральную доминанту, может создать лучшее представление о двигательном действии в эту сторону, лучше понимая и более точно подмечая ошибки в механизме движения, его ритмической структуре ([К.Д.Чермит, 1992](#)). При обучении двигательным действиям в субдоминантную сторону тренер упускает тонкие координационные структуры элементов движения, упрощает адаптацию техники к индивидуальным особенностям ученика. Благодаря этому легче довести совершенствование движения ученика до индивидуальной техники в доминантную сторону, чем даже сформировать типовую технику - в субдоминантную.

Не является ли стандартизация обучения очевидной причиной низких спортивных результатов начинающих и, возможно, талантливых спортсменов с необычным для вида спорта профилем асимметрии и их отчисления в связи с нереализованностью индивидуальных резервов моторики?

Ожидаемое положительное действие оказывают тренировки, направленные не на изменение латеральных предпочтений, а на оптимизацию их. При правильном построении начального обучения дзюдоистов, сообразно склонностям к тому или иному стилю борьбы и имеющемуся уровню двигательной асимметрии, последняя сглаживается ([Г.Г.Поторока, 1986](#)).

Индивидуальное снижение асимметрии под воздействием симметрирующих нагрузок, а тем более переучивание, по мнению [К.Д.Чермита \(1992\)](#), возможно только при наличии определенных способностей у спортсмена. Поэтому целесообразность временных затрат должна определяться для каждого отдельного спортсмена и в соответствии с особенностями вида спорта. Только низкий начальный уровень асимметрии и возможности симметричной ответной реакции могут позволить спортсмену достичь высокого уровня владения движениями в обе стороны. Совершенный уровень техники, обеспечивающий технико-тактическое преимущество в ситуационных видах спорта, достижим лишь особо одаренными в координационном и интеллектуальном отношении спортсменами. Норму асимметрии определяет вид спорта, а способы и возможности ее достижения - индивидуальные особенности спортсмена и грамотное планирование тренировочного процесса.

Таким образом, учет факторов асимметрии-симметрии человека представляет значительный резерв в повышении эффективности тренировочного процесса в спорте. Сегодня еще нет исчерпывающих экспериментальных данных о том, сколько времени необходимо посвящать

упражнению ведущей и сколько неведущей конечности или стороне тела. Это зависит от разных факторов и, прежде всего, от этапа спортивной тренировки, уровня мастерства и индивидуальных особенностей спортсмена.

Вопрос о симметричной или асимметричной подготовке на разных этапах спортивной подготовки и в разных видах спорта требует дальнейших исследований и обсуждений (В.И.Лях, Е.Садовски, 1999). Несомненно одно - учет профиля межполушарной организации мозга позволит научно обосновать адекватные педагогические воздействия на двигательную и психическую сферу спортсмена в процессе учебно-тренировочных занятий, внесет коррекцию в формулировку принципов профессионального и спортивного отбора.

Подводя итоги современного состояния проблемы «функциональная межполушарная асимметрия и спорт», можно сформулировать следующие выводы:

- проблема функциональных симметрий – асимметрий разнообразных проявлений жизнедеятельности человека, являясь одной из фундаментальных в биологии, физиологии, медицине, психологии, привлекает все большее внимание физиологов спорта и специалистов по теории и методике физического воспитания;

- в эпицентре исследований асимметрии в спорте должен находиться феномен межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия, понимание механизмов которого позволит сделать существенный шаг в раскрытии принципов парной деятельности отделов центральной нервной системы в организации различных составляющих успешности спортивной работы;

- в последние годы происходит пересмотр ранее существовавших тенденций использовать в качестве периферических критериев асимметрии мозга отдельные признаки право - или леводоминирования. Основные усилия должны быть направлены на изучение роли функционального профиля латеральной организации мозга в целом и индивидуального сенсомоторного профиля как его отражения. Становится общепризнанным, что профиль асимметрии – понятие динамичное, но систематические наблюдения за его формированием на отдельных этапах спортивного совершенствования единичны;

- одним из важнейших факторов успешности спортивной деятельности является совершенство спортивной техники. Изучению деталей двигательного онтогенеза вообще и при занятиях спортом, в частности, посвящено множество работ междисциплинарного характера, однако среди них весьма ограничены исследования, специально направленные на поиск взаимосвязей профиля межполушарной асимметрии и специфики характеристик двигательной деятельности. Данные авторов, которые либо учитывают право - или леворукость, либо не учитывают вовсе, противоречивы, так как среди

обследуемых, несомненно, находятся лица с широким спектром вариантов межполушарной асимметрии;

- проблема центральной организации моторики человека в зависимости от индивидуального профиля межполушарной асимметрии практически не изучена. Сведения о влиянии право - или леворукости на характер участия отдельных зон коры головного мозга в организации спортивных поз и локомоций в зависимости от модальности, величины усилия, латерализации активной конечности, стадии становления спортивной техники не раскрывают всей многогранной роли механизмов латеральной организации мозга, особенно в возрастном ракурсе, с учетом вида спорта, спортивного стажа и квалификации. В этом плане наиболее информативными параметрами могут служить ЭЭГ - и ЭМГ –корреляты спортивных движений.

- поскольку важным и неотъемлемым элементом двигательной деятельности человека является вертикальная поза, все вышесказанное может быть отнесено к ее особенностям и механизмам поддержания при выполнении спортивных действий. Компьютерная стабิโลграфия может явиться решающим условием в объективизации и документации искомых закономерностей.

Знание ИПА спортсмена (не менее чем по четырем сенсомоторным признакам) необходимо использовать для осуществления дифференцированного подхода в процессе обучения и физического воспитания, при исследовании физической и умственной работоспособности, физических качеств, а также создании нормативов соответствующих параметров изолированно для правых и левых конечностей. В перспективе аналогичные исследования позволят выявить и дифференцировать основные этапы развития видов функциональных асимметрий, установить их возрастные нормы и использовать последние в качестве критериев развития моторики в разные возрастные периоды.

Учитывая специфику распределения латеральных признаков у представителей различных видов спорта по сравнению с другими группами населения, для объективизации анализа структуры ИПА необходимо принимать во внимание профессиональные занятия обследуемого контингента, в частности спортивную специализацию, амплуа, стиль деятельности.

Неоднозначность зависимости различных параметров моторики от латерального фенотипа позволяет сделать вывод о необходимости дальнейшего накопления сведений для создания комплексных “двигательных портретов” представителей различных типов ИПА с учетом фактора латерализации в различных видах спорта в зависимости от спортивного стажа и квалификации.

Изложенные факты, методологические подходы и комплексный многоуровневый принцип исследования рекомендуется использовать при спортивном отборе и в процессе индивидуализации тренировочного процесса, при выборе стиля, толчковой или маховой ноги для более

адекватного соответствия их у каждого спортсмена врожденным предпочтениям и особенностям центральной регуляции произвольных движений. Обязательное тестирование характеристик моторики для обеих симметричных конечностей является необходимым условием формирования индивидуальной спортивной техники согласно требованиям к симметрии-асимметрии двигательной деятельности, предъявляемым конкретным видом спорта.