

# 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 снопоподобная 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 снопоподобной 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 фронто-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 познавательных 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 (М. 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.

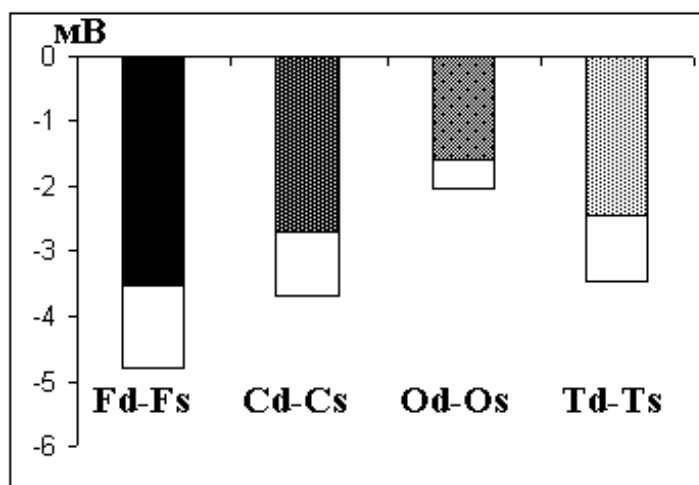


Рис. 1. Разность УПП между симметричными областями головы у здоровых правшей среднего возраста

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 правшей, это свидетельствует об эквивалентности монополярного и биполярного методов отведения УПП при анализе межполушарной разности потенциалов.

Таким образом, у взрослых правшей 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 правшей 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 правшей.

### **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.

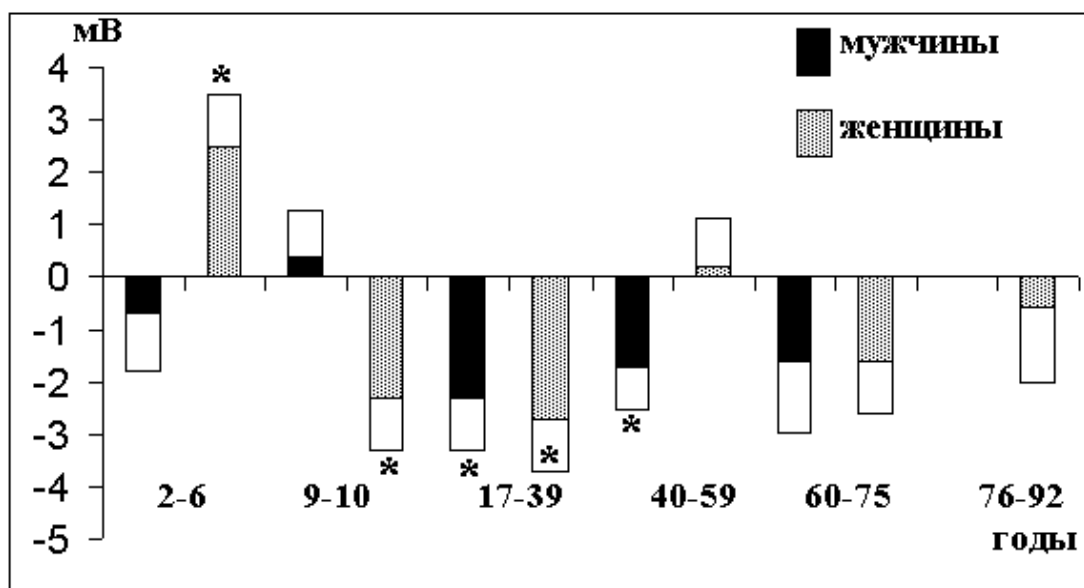


Рис 2. Средние значения межполушарной разности УПП в височных отведениях у правшей мужчин и женщин различного возраста

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 правой 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).

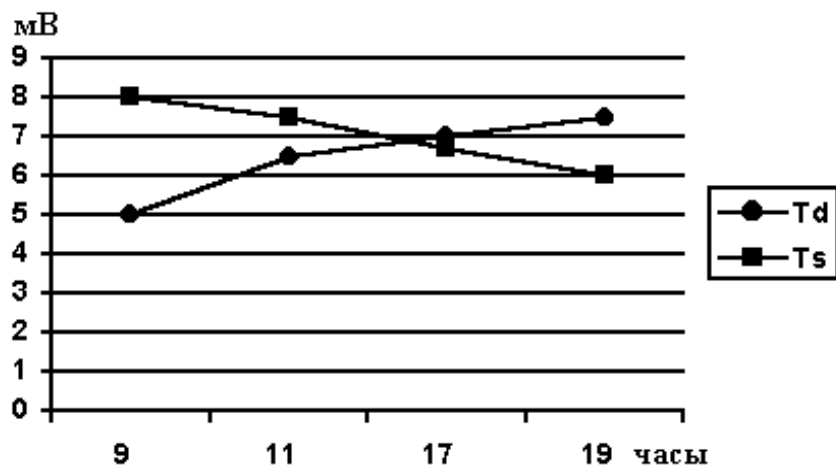


Рис. 3. Динамика УПП в правой и левой височных областях в разное время у операторов с суточным ритмом труда

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 правой и левой

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 правой в молодом и среднем возрасте УПП достоверно выше в левой височной области, чем в правой, то у левой того же возраста имеют место обратные соотношения уровня потенциала в височных областях. У левой, 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).

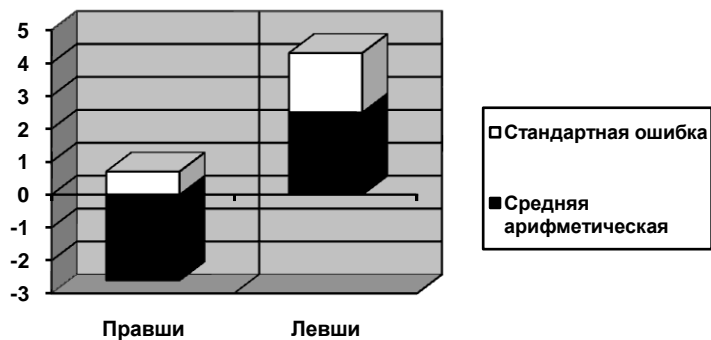


Рис 4. Разность потенциалов между правой и левой височными областями (Td-Ts) у правшей и левшей молодого и среднего возраста.

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 влияния, 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 доминирующей 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. Grabow 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 ( $T_d - T_s$ ) 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 диэнцефальными 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 двигательного-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-гребцов 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 сохранился 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).

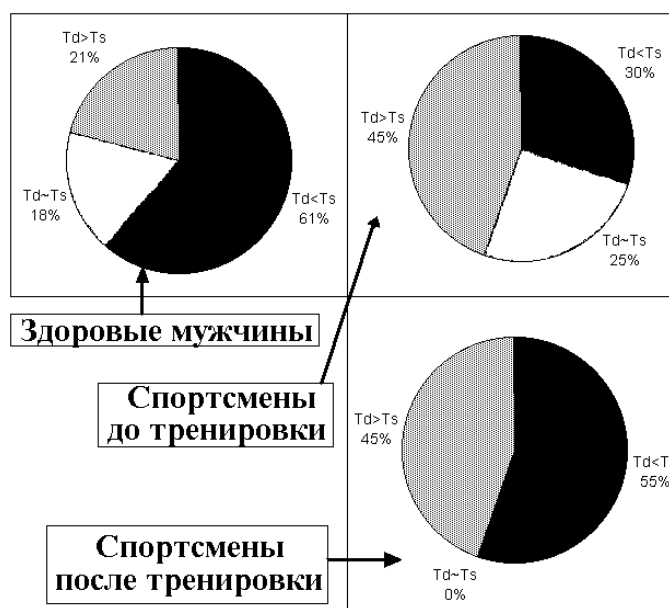


Рис. 5. Доли обследуемых с преобладанием УПП в левом (Td < Ts), правом (Td > Ts) полушариях или без преобладания (Td ~ Ts) в контрольной группе здоровых людей и у спортсменов до и после тяжелой физической тренировки.

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 правой полушарии и возрастает количество людей с более высокими значениями УПП в левой 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 левой полушарии.

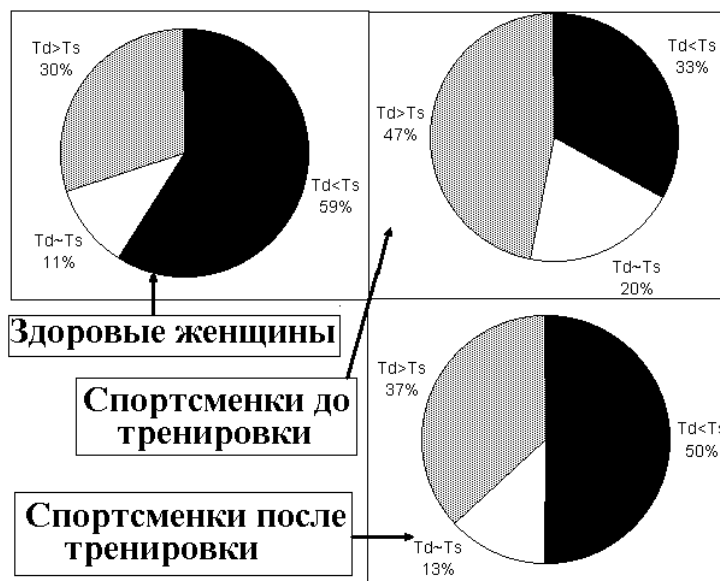


Рис. 6. Доли обследуемых с преобладанием УПП в левом ( $T_d < T_s$ ), правом ( $T_d > T_s$ ) полушариях или без преобладания ( $T_d \sim T_s$ ) в контрольной группе здоровых женщин и у спортсменок до и после тяжелой физической тренировки.

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 милливольта. 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, имелась 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 правой и левой, 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 групп асимметрий**

Рассмотрим характеристики зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) в указанных выше трех группах испытуемых. Регистрация УПП и ЗВП осуществлялась у 28 здоровых мужчин правой (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.

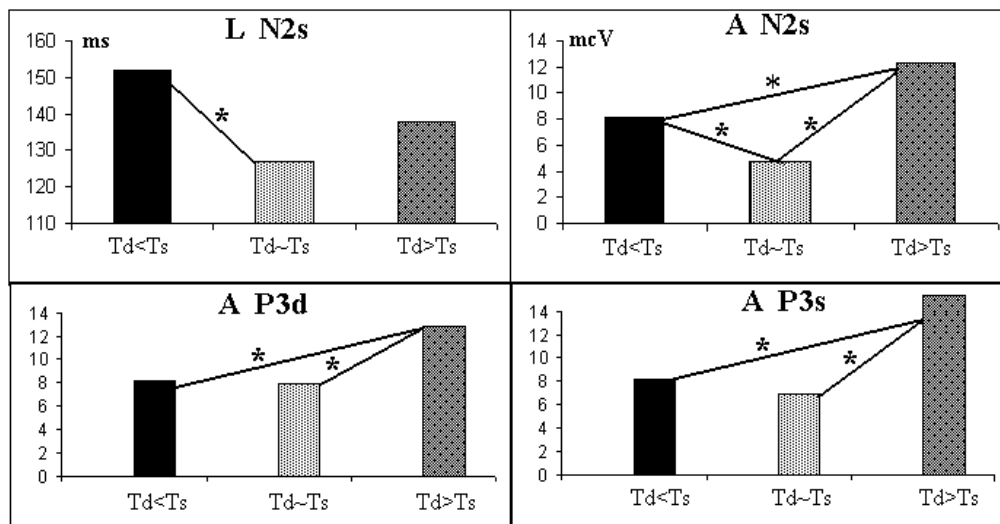


Рис. 7. Амплитудные и временные характеристики ЗВП в трех группах испытуемых.

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 P3 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).

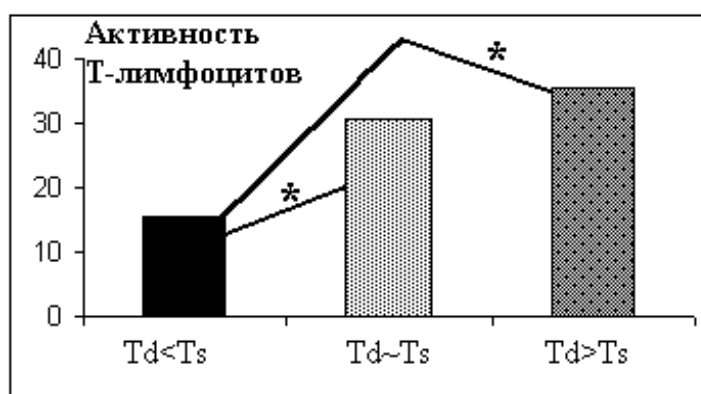


Рис. 8 Пролиферативная активность Т-лимфоцитов под влиянием фитогемагглютинаина (FGA) в трех группах испытуемых с различными характеристиками ФМА.

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.

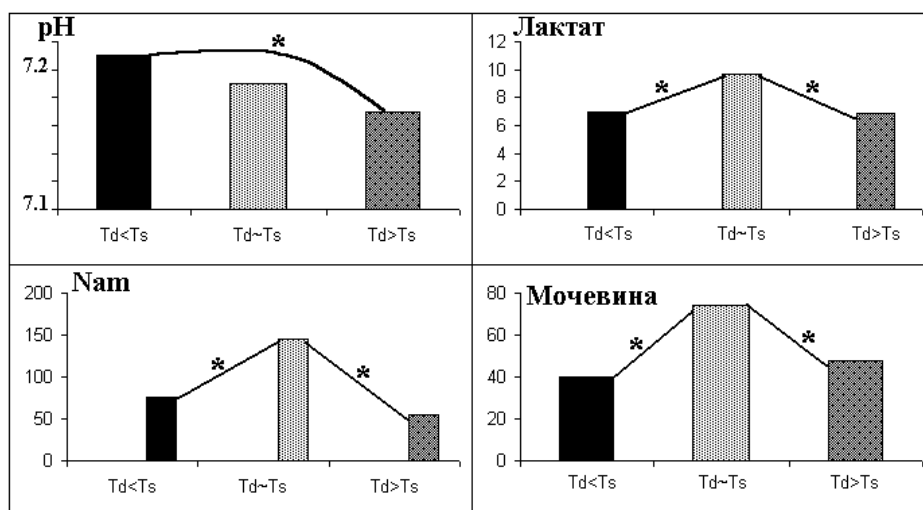


Рис. 9. Некоторые биохимические показатели крови и мочи после тяжелой физической нагрузки в трех группах спортсменов с различными характеристиками ФМА.

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.* Центральное-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. *Jrabow 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.