

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. Агранофф, 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 межучного 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 n. rotundus, входящему в состав тектофугальной зрительной системы, визуальная информация поступает примерно в равном объеме от обоих глаз, тогда как к правому – преимущественно от левого глаза (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. Jakovlev, 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 левшей 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 (Е.М. 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 правшей и левшей, родители которых были только правшами или только левшами, и не обнаружил наследования предпочтения 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. Зальшкин, 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 предпочтения обеспечивается двумя различными генетическими факторами (S. Butler et al., 1977).

Окружающая среда играет существенную роль в формировании ФМА уже в антенатальный 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 правшей, левшей 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 правшей 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 правшей и левшей 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 правшей и левшей 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 хомячков особи, которые предпочитают правую сторону, встречаются в 3-4 раза чаще, чем предпочитающие левую (Т. Gierl, Н. 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 поднятие 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 «левой» было примерно в два раза больше, чем «правой», 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 правой $P_0=0,56$, у кошек левой $P_0=0,57$).

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 мясосухарным 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 рефлексах 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 гиппокампальная 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 межкокулярного 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, промежуточного 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, межучного 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 спаяк 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 полушарью, 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 сохраненным мозолистым телом животные выполняли инструментальные реакции при раздражении симметричных участков обоих 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 не выполнимой. 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 неспособности 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 рефлексорные 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 коммсуротомированными животными, которые неспособны выработать дифференцировку при последовательном предъявлении некоторых зрительных стимулов. Хотя эта дифференцировка вырабатывалась при одновременной демонстрации изображений, комиссуротомированным животным для пространственной или яркостной дифференцировки требуется намного больше времени, чем интактным (M.A. 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 раздельном 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 возрастала 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, межучного 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 правшей и левшей не было обнаружено значимого ухудшения показателей сохранения. Наибольшим изменениям подвергался процесс воспроизведения знака моторной асимметрии. У кошек правшей и левшей 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, подвергавшемуся 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 амитал-натрия, 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 предпочтения только у взрослых крыс с несформированным моторным навыком. У молодых крыс аналогичное поражение не препятствовало направленному формированию предпочтения 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 нигростриального 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 левшей 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 правшей; у левшей 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 левшей 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 значительно менялась в левом полушарии при решении задач, требующих от испытуемых речевой активности (W. Haynes, 1980). У детей уровень межполушарной асимметрии, определяемой по тета-ритму, значительно 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 (H. Erlichman, M. 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 правой 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 фронтоокипитальная и билатеральная асимметрия, определяемые по показателям ЭЭГ. Асимметрия ЭЭГ коррелирует с устойчивыми психологическими характеристиками 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 правой 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 внутриволновые 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 левшей 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 левшей. 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 двигательной 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 неправоруких 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 неправоруких – 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

- Абрамов В.В.* Интеграция иммунной и нервной систем. - Новосибирск, 1991.- 167 С.
- Абуладзе К.С.* К вопросу о функциях парных органов. – Л., Медгиз, 1961. – 104 с.
- 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.
- Бианки В.Л.* Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных//Ж. высш. нервн. деят. – 1979. – Т.29, №2. – С. 295-304.
- 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.
- Бианки В.Л., Филиппова Е.Б.* Топография функциональной межполушарной асимметрии в зрительной коре//Ж. высш. нервн. деят.- 1976.- Т.14, №5.- С.163-170.
- 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.

Болотов А.В. Функциональная асимметрия поля 21 у кошки//Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Матер.конф. – М., 2001. – С. 26-27.

Вейн А.М., Голубев В.Л., Берзиньш Ю.А. Паркинсонизм. Клиника, этиология, патогенез, лечение. – Рига, Зинанте, 1981ю – 325 С.

Вигнер Е. Этюды о симметрии. Пер с англ. – М., Мир, 1971 – 318 с.

Газзанига М. Расщепленный человеческий мозг. Пер с англ.//Восприятие. Механизмы и модели.- М., Мир, 1974. - С. 47-57.

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.

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.

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.

Деглин В.Л. О латерализации механизма эмоциональной окраски поведения//Фармакологические основы антидепрессивного эффекта. – Л., Изд-во МЗ РСФСР, 1970. – с.158-162.

Дзугаева С.Б. Проводящие пути головного мозга человека (в онтогенезе) – М. Медицина,1975.–255с.

Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Функциональная асимметрия и психопатология очаговых поражений мозга. – М., Медицина. – 1977. – 359 с.

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.

Залышкин А.М. Анализ цитоплазматической наследуемости морфологической асимметрии//Тр. Московского НИИ психиатрии МЗ РСФСР, М.- 1976.- Т.78.- С.72-74.

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.

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.

Клименко Л.Л. Многоуровневая организация межполушарной моторной асимметрии и закономерности ее изменения в позднем онтогенезе. – Дис. к. биол. наук. – М., 1987. – 155с.

Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. – М., Изд-во МГУ, 1973. – 376с.

- Любимов Н.Н.* Многоканальная организация афферентного проведения в анализаторных системах головного мозга. – Дис. докт. мед. наук. – М., 1969. – 660с.
- Макаров Ф.Н.* Морфологическая конструкция каллозальных связей корковых полей головного мозга млекопитающих//Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Матер. конф. –М., 2001. – С. 102-103.
- Макашвили М.А.* Зрительное обучение и межполушарное взаимодействие//Сообщ. ГрузССР. – 1979. – Т.96, №3. –С.685-687.
- Мосидзе В.М., Рижинашвили Р.С., Самадашвили З.В. и др.* Функциональная асимметрия мозга. – Тбилиси, Мецниереба, 1977. – 120 с.
- Мухаметов Л.М., Полякова И.Г.* Электроэнцефалографическое исследование сна у дельфинов-азовок// Ж. высш. нервн. деят.- 1981.- Т.31, №2.- С.333-339.
- 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.
- 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.
- Павлова Л.П.* Моторная и сенсорная асимметрия у кроликов//Ж. Высш, нервн. деят. – 1998. – Т.48, №5. – с. 902-904.
- 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.
- 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.
- Симерницкая Э.Г.* Доминантность полушарий. – М. Изд-во МГУ, 1978. –94с.
- Таммару Ю.В.* Симметрия и антиномичность классических представлений о пространстве и времени// Принцип симметрии. Историко-методологические проблемы. – М., Наука, 1978 – с.155-162.
- Тараканов П.В.* Эмоциональные влияния на межполушарную асимметрию тета-активности мозга детей 5-7 лет//Ж. высш. нервн. деят-сти. – 1980. – Т.30, №4. – С.844-847.
- 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.
- Удалова Г.П.* Функциональная межполушарная асимметрия и помехоустойчивость зрительной системы кошек//Научн. докл. высш. школы. Биол. н. – 1979. - №9. – с.48-54.
- Фейнман Р., Лейтон Р., Сэндс М.* Фейнмановские лекции по физике. Пер с англ. – М., Мир. 1966, Вып.4. – С. 250-258.
- Флорес Ц.* Память// Экспериментальная психология. Пер. с англ. - М., Прогресс, 1973. - Вып. 17. - с. 209-342.

- Фокин В.Ф. Централно-периферическая организация функциональной моторной асимметрии. Дис. докт. биол. наук. – М., 1982. – 470с.
- Фокин В.Ф., Пономарева Н.В. Энергетическая физиология мозга – М., 2002. – 287 с.
- Фолсом К. Происхождение жизни. Пер. с англ. –М., Мир, 1982. – 157 с.
- Хомская Е.Д. Общие и локальные изменения биоэлектрической активности мозга во время психической деятельности//Физиол. человека. – 1976. – Т.2, №3. – с.372-385.
- Шургая Г.Г., Королева И.В. Асимметрия вызванных потенциалов в слуховой коре кошек//Вестн. Ленинг. Ун-та. – 1979. - №21. – с.75-84.
- Annett M. A model of the inheritance of handedness and cerebral dominance//Nature, 1964, Vol.204, N 4953. - P. 59-60.
- Annett M. Distribution of manual asymmetry//Brit.J. Psychol, 1972, Vol.63, N 3. - P.343-358.
- Annett M. A single gene explanation of brainedness and handedness//Neurosci Lett.- 1978, Supp. N1. – P.253.
- Annett M. Predicting combinations of left and right asymmetries//Cortex. – 2000. – Vol.36, N4. – p.485-505.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Butler S., Francis F. Specialisation of the left hemisphere in baboon - evidence from directional preferences//Neuropsychologia. – 1973. – Vol.16, N3. – P.351-354.
- Butler S., Glass A. Asymmetries in the electroencephalogram associated with cerebral dominance// Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol.- 1974. – Vol.36, N5. - P. 481-492.
- Cain D.P., Wada J.A. Anatomical asymmetry in the baboon brain//Brain, Behav. and Evolut.- 1979.- Vol.104, N.3. – P. 473-511.
- Cantalupo C., Hopkins W.D. Asymmetric Broca's area in great apes//Nature. - 2001. – Vol.414,

N6863. – p.505

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.

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

Collins R.L. On the inheritance of handedness. I Laterality in inbred mice//*J. Heredity*, 1968. - Vol.59, N1. - P.9-12.

Collins R.L. On the inheritance of handedness. II. Selection for sinistrality in mice// *J. Heredity.* - 1969. - Vol.60, N3.- P.117-119.

Collins R.L. When Left-handed mice live in Right-handed world//*Science.*- 1975.- Vol.87, N.4171.- P.181-184.

Concha M.L., Wilson S.W. Asymmetry in the epithalamus of vertebrates//*J. Anat.* - 2001. – Vol.199, Pt 1-2. – p.63-84.

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.

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.

Davis A.E., Wada J.A. Hemispheric asymmetry of visual and auditory information processing *Neuropsychologia.* – 1977. - Vol.15, N6. - P.799-806.

Deliagina 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.

Denenberg V.H. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience//*Behav. and Brain Sci.*- 1981.- Vol.4, N1. - P.1-49.

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.

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.

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.

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.

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.

Doty R.V., Negro N. Forebrain commissures and vision//*Handb. of Sens. Physiol.* - 1973. - Vol.8. - P.543-576.

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.

Erlichman H., Winner M. Consistency of task-related EEG asymmetries// *Psychophysiol.* – 1979. – Vol.16, N3. - P.247-252.

Erlichman H., Winner M. EEG asymmetry during covert mental activity// *Psychophysiol.* – 1980. – Vol.17, N3. - P.228-235.

Freeman R.D., Pettigrew J.D. Alteration of visual cortex from environmental asymmetries//*Nature.* –1973. - Vol.26, N.5432.- P.359-360.

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.

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.

Galin A., Ornstein R. Lateral specialization of cognitive mode: an EEG study//*Psychophysiology.* – 1972. – Vol.9, N4. - P.412-418.

Garrick C. Field dependence and Hemispheric specialization//*Percept. and Mot. Skills.* – 1978. - Vol.47, N5. - P.631-639.

Gazzaniga M.S. Effects of commissurotomy on a preoperatively learned visual discrimination// *Exp. Neurol.* – 1963. - Vol.8, N1. - P.14-19.

Gazzaniga M. Interhemispheric communication of visual learning//*Neuropsychologia.*- 1966. - Vol.4, N2. - P.183-189.

Gerendai I, Halasz B. Asymmetry of the neuroendocrine system//*News Physiol. Sci.* – 2001. – Vol.16. – p.92-95.

Geschwind N., Levitsky W. Human brain: left-right asymmetry in temporal speech region//*Science.* – 1968.- Vol.161, N.3837, - P.186-187.

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.

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.

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.

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.

Goldstein L., Stolzfus N., Gardocki J.P. Changes in interhemispheric amplitude relationships in the EEG during sleep. - Physiol. and Behav. - 1972. – Vol.8, N5. - P.811-815.

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.

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.

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.

Heacock H., Agranoff B. Clockwise growth of neuritis from retinal explants// Science. – 1977. – Vol.198, N 4312. – P.64-66.

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.

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.

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.

Levy J.K. The origins of lateral asymmetry. - Lateralisation in the Nervous system. - N.Y. Academic Press, 1977. – P.195-212.

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.

Lolas F. Interhemispheric and sex: differences in the visual evoked response recovery cycle//Neuropsychology. – 1979. - Vol.5, N6. – P.301-308.

Morgan M. Embriology and inheritance of asymmetry// Lateralisation in the Nervous system. - N.Y. Academic Press, 1977. – P.173-194.

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

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.

Nottebohm F. Asymmetries in neural control of vocalisation in the canary//Lateralization in the nervous system. - N.Y. Academic press, 1977. - P.23-44

Nottebohm F. Origins and mechanisms in the establishment of cerebral dominance//Handbook Behavioral Neurobiol., N.Y. – 1979.- Vol.2. – P.295-344.

Osborne K., Gale A. Bilateral EEG differentiation of stimuli// Biol. Psychol. – 1976 – Vol.4, N3 – P.185-196.

Pearson G.D., Robinson R. Suction lesions of the frontal cerebral cortex in the rat induce asymmetrical behavioral and catecholaminergic responses// Brain Res. – 1981. – Vol.218, N1-2. – P.233-242.

Penfield W., Roberts L. Speech and brain mechanisms.- Princeton, Univ. Press, 1959. – 286p.

Robbins K.J., MacAdam D.W. Interhemispheric alfa asymmetry and imagery mode//Brain and Lang. – 1974. – Vol.1, N1. – P.189-193.

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.

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.

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.

Trevarthen C.B. double visual learning in split-brain monkeys//Science. – 1962. - Vol.136, N3512. - P.250-259.

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.

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.

Voneida T.J. Performance of a visual conditioned response in split-brain cats//Exp. Neurol. – 1963. - Vol.3, N6. – P.493-504.

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.

Walker S.F. Lateralization of function in the vertebrate brain: a review//Brit. J. Psychol. – 1980. - Vol.71, N3. - P.329-367.

- Warren J.M.* Handedness and laterality in humans and other animals//*Physiol. Psychol.* – 1980. - Vol.8, N3. - P.351-359.
- Warrington E.* Constructional apraxia. - Handbook of clinical neurol. Amsterdam, North-Holland Publish. 1969. - Vol.4 - P.67-84.
- Webster W.G.* Functional asymmetry between the cerebral hemispheres of the cat//*Neuropsychologia.* – 1972.- Vol.10, N1. - P.75-87.
- Webster W.G.* Brain asymmetry in the rat: a new look at the old date//*Neuropsychologia.* – 1977. - Vol.15, N4. - P.621-823.
- Zangwill C.* Cerebral dominance and its relation to psycholog. function.– London,1960.– 31p.
- Zeidel D. Sperry R.* Memory impairment after commissurotomy in man// *Brain.* – 1974. - Vol.97, N2. - P.263-272.
- 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.