

УДК 612.821:612

Н.В. Вольф, О.М. Разумникова, А.О. Брызгалов, А.В. Машукова, И.В. Тарасова

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ПОЛУШАРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СЕЛЕКТИВНОГО ВНИМАНИЯ И ВЕРБАЛЬНОЙ ПАМЯТИ*

ГУ НИИ физиологии СО РАМН, Новосибирск

В статье представлены результаты изучения ЭЭГ-коррелятов процессов селекции и запоминания вербальной информации у мужчин и женщин. Данные получены методами картирования мощности и когерентности биопотенциалов. Показано, что в основе половых различий лежат особенности частотно-пространственной организации ЭЭГ в направлении “лоб–затылок” и качественные различия межполушарных когерентных взаимодействий. Полученные результаты рассматриваются с точки зрения предложенной авторами гипотезы полушарных различий в организации когнитивных функций у мужчин и женщин.

Ключевые слова: мощность и когерентность ЭЭГ, дихотическое и монауральное предъявление, латентное торможение, память, внимание, половые различия

Проблема половых различий в мозговой организации поведения и когнитивных функций в последнее время приобрела особую актуальность. Причина такого интереса в том, что к настоящему времени документировано не только существование у особей разного пола специфических форм поведения, но и тот факт, что при одинаковых формах поведения и результатах когнитивной деятельности их мозговая организация как на нейрофизиологическом, так и на нейрохимическом и даже структурном уровнях может иметь принципиальные половые различия. Результаты этих исследований кратко резюмированы в редакционной статье под названием “Половой диморфизм мозга: хуже, чем Вы думали” [29].

В течение многих лет в качестве основной гипотезы относительно половых различий в полушарной органи-

зации вербальных функций рассматривалась гипотеза, утверждавшая, что специализация полушарий мозга у женщин менее выражена по сравнению с мужчинами. Такой взгляд базировался на данных о том, что поражения левого полушария вызывают более значительные нарушения речевых функций у мужчин, чем у женщин [33], и сообщениях – что область *planum temporale* у мужчин больше, чем у женщин [23, 44]. Кроме этого, исследования последнего десятилетия показывают, что задняя часть мозолистого тела у женщин больше, чем у мужчин [16, 22, 38, 47]. Существует точка зрения, что более развитое мозолистое тело необходимо для обеспечения функций менее латерализованного мозга [20, 44]. Однако ряд клинических данных не подтверждает более выраженное нарушение речевых функций у мужчин при

поражениях левого полушария [14]. Также было обнаружено, что только у мужчин большая асимметрия речевых областей мозга отрицательно коррелирует с размерами мозолистого тела [21, 49]. Таким образом, вопрос о половых различиях в латерализации речевых функций далек от разрешения.

Новые представления о половых различиях в организации полушарий мозга возникли благодаря работам Д. Кимура [27, 28], которая показала, что речевые и двигательные функции более диффузно представлены в левом полушарии мужчин по сравнению с женщинами. Эти данные нашли подтверждение в клинических исследованиях со стимуляцией коры мозга [17, 32] и в исследованиях здоровых испытуемых с применением метода мануально-вербальной интерференции [31]. Эти результаты позволяют предполагать глубокие различия в функциональной корковой геометрии и закладывают новое направление в изучении полового диморфизма полушарной организации вербальных функций.

Существуют данные о половых различиях в речевой памяти. Обычно женщины запоминают речевую информацию лучше, чем мужчины [26, 36], однако нейрофизиологическая основа этого явления не изучена. В то же время в электрофизиологических [45] и томографических [15] исследованиях показано, что запоминание вербальной информации сопровождается взаимодействием широко распространенных нейронных ансамблей. Половые различия в этих экспериментах не учитывались, хотя структурно-функциональные взаимосвязи в мнемических процессах, исходя из приведенных выше данных, могут быть принципиально различны у мужчин и женщин.

В психофизиологических исследованиях, проведенных в предыдущие годы в нашей лаборатории, показаны половые различия в полушарной эффективности воспроизведения и скорости извлечения из памяти вербальной информации, полушарной организации селекции речевых сигналов [1, 2, 4, 8, 13]. Таким образом, на поведенческом уровне нами продемонстрированы половые различия в вовлечении полушарий в процессы селективного внимания и мнемические вербальные функции. В настоящей работе основное внимание было уделено результатам, полученным при изучении нейрофизиологических основ обнаруженных полушарных эффектов в электрофизиологических экспериментах с использованием картирования показателей мощности и когерентности ЭЭГ. В основу планируемого исследования положена выдвигаемая нами гипотеза, согласно которой у мужчин вербальные функции осуществляются преимущественно с опорой на аналитические стратегии левого полушария, а у женщин – с использованием правополушарных помехоустойчивых образно-пространственных представлений и подкоркового аппарата эмоций, тесно взаимодействующего с правым полушарием. На наш взгляд, показанное в настоящее время диффузное представительство речевых функций в левом полушарии у мужчин должно способствовать глобальному подавлению контралатерального правого полушария при осуществлении вербальной деятельности. Как следствие, обработка речевой информации должна происхо-

дить на основе аналитических стратегий левого полушария.

В свою очередь, локальное представительство речевых функций в левом полушарии у женщин может приводить к ограничению межполушарных тормозных влияний, создавая возможность для использования как левополушарных, так и правополушарных стратегий в обработке речевых сигналов на основе тесных межполушарных взаимодействий. Схематически данная гипотеза представлена на рис. 1. Работа носит обзорный характер и обобщает результаты, полученные коллективом авторов за последние 5 лет. Данные, уже опубликованные в статьях, будут приведены в тезисной форме со ссылками на соответствующие работы. Иллюстрации демонстрируют в основном новые, еще не опубликованные данные.

Целью статьи является обобщенный анализ полученных экспериментальных результатов с точки зрения их сопоставимости с основными положениями гипотезы, разрабатываемой нами.

Экспериментальные данные получены в моделях дихотического и монаурального предъявления списков слов и латентного торможения. Методы исследования подробно описаны нами ранее [2, 3, 5–8]. Все исследования проведены на студентах-правшах обоего пола в возрасте от 18 до 23 лет. Каждый испытуемый дал информированное согласие на участие в исследованиях, которые были одобрены этическим комитетом Института физиологии СО РАМН. В работе использованы показатели реактивности мощности и когерентности ЭЭГ, которые демонстрируют изменения рассматриваемого показателя при выполнении задания по сравнению с фоном (из показателей фона вычитали соответствующие показатели, полученные в ходе выполнения задания). Для статистического анализа данных использовали ANOVA. Последующий анализ достоверных взаимодействий проводили методом плановых сравнений. В ряде случаев использовали Т-тесты для зависимых и независимых переменных.

Полученные нами экспериментальные результаты свидетельствуют, что нейрофизиологические механизмы процессов селекции и запоминания информации имеют принципиальные различия у мужчин и женщин. При исследовании внутриполушарных корковых когерентных взаимодействий, лежащих в основе запоминания конкурентно (дихотически) предъявляемой информации в условиях распределенного внимания, установлено, что у мужчин выполнение задания связано с усилением когерентных связей преимущественно в левом, а у женщин – и в правом полушарии [43]. Эти данные свидетельствуют об использовании мужчинами функциональных ресурсов левого, а женщинами – обоих полушарий в процессах вербальной мнемической деятельности.

При сравнении запоминания дихотически и монаурально предъявленных слов у мужчин обнаружено сходство изменений когерентности при дихотическом предъявлении с монауральным правосторонним, а у женщин – с монауральным левосторонним предъявлением слов (рис. 2). Эти данные можно интерпретировать

* – работа выполнена при поддержке грантами Министерства образования РФ Е 02-6.0=36 и программы “Университеты России” УР 11.01.008.

как электрофизиологическое подтверждение доминирования правополушарных стратегий при запоминании словесной информации у женщин и левополушарных – у мужчин не только в ситуациях преимущественной подачи информации в соответствующее полушарие, но и при дихотической стимуляции. Такое заключение согласуется с результатами наших поведенческих исследований, показавших, что при запоминании дихотически предъявляемых конкретных существительных для женщин преобладающей стратегией является объединение слов в пространственно-симультанные образы и далее в логико-грамматические структуры, а для мужчин – автоматическое запечатление предъявленной информации [1, 3].

Качественные различия в функциональной полушарной организации процессов селекции и запоминания речевой информации у мужчин и женщин выявлены также при анализе межполушарных взаимодействий в ситуации запоминания дихотически предъявляемых слов. Они проявляются в количестве, направлении изменений и топографии перестроившихся в результате деятельности межполушарных когерентных связей. Изменения межполушарной когерентности при запоминании конкурентно предъявляемых слов характеризуются диффузным возрастанием множества когерентных связей у женщин и лишь единичных – у мужчин. Показана положительная корреляция возрастания межполушарной когерентности с продуктивностью мнестических процессов у женщин и обратная зависимость – у мужчин [43], что свидетельствует о разном биологическом значении межполушарных когерентных связей у мужчин и женщин, позволяя предполагать конкурентное взаимодействие полушарий у мужчин и кооперативное – у женщин.

В этой связи особого внимания заслуживает тот факт, что по сравнению с дихотическим при монауральном предъявлении запоминаемых слов у мужчин происходит усиление, а у женщин – преимущественно ослабление когерентных взаимодействий. Согласно современным представлениям, возрастание и снижение когерентности биопотенциалов корковых зон рассматривают как свидетельства соответственно усиления или ослабления вероятности их функциональной интеграции [10–12].

Если, согласно нашей гипотезе, у мужчин межполушарные когерентные взаимодействия лежат в основе функции диффузного торможения, являясь физиологическим механизмом усиления функциональной специализации полушарий, то более высокие показатели межполушарной когерентности при предъявлении словесной информации в левое ухо, по сравнению с дихотическим предъявлением, могут быть обусловлены необходимостью более сильного подавления обработки речевой информации в правом полушарии в условиях его преимущественной стимуляции при контралатеральном, левостороннем, предъявлении слов. В отличие от мужчин, у женщин когерентность при дихоти-

ческом предъявлении слов была выше, чем при их адресации преимущественно левому полушарию, что может быть связано с преобладанием процессов собственно вербальной памяти при афферентной стимуляции речевого левого полушария и необходимости объединения двух полушарий в связи с привлечением правополушарных стратегий при запоминании дихотически предъявляемой речевой информации.

При сравнении мощности биопотенциалов ЭЭГ в условиях дихотического предъявления (при наличии интерференции между поступающими сигналами) и монаурального (при ее отсутствии) показано, что изменения мощности тета-ритма дифференцируют у мужчин ситуации разной направленности внимания, а у женщин отражают изменения объема запоминаемой информации [7]. Эти данные показывают, что в процессах взаимодействия внимания и памяти у мужчин доминируют процессы внимания, а у женщин – мнестические процессы, связанные со сложностью задачи.

Обнаружено, что при запоминании монауральной речевой информации значения реактивности мощности альфа1- и альфа2-ритмов для фронтальных отведений были выше у мужчин в правом, а у женщин – в левом полушарии. Связь процессов семантической памяти запоминания с активацией фронтальных отделов левого полушария показана в электрофизиологических [40] и томографических [25, 34, 35] исследованиях. Таким образом, десинхронизация высокочастотного альфа-ритма во фронтальных отделах левого полушария у женщин согласуется с данными об использовании ими преимущественно семантической памяти. В свою очередь у мужчин преобладание стратегии запечатления [2, 3] может приводить к функциональной блокаде фронтальных отделов левого полушария, связанных с семантической памятью, что отражается в синхронизации альфа2-ритма в этих областях мозга.

Исследование ЭЭГ-коррелятов воспроизведения дихотически предъявляемых слов подтверждает факт использования разных способов запоминания словесной информации мужчинами и женщинами. При воспроизведении латеральные различия в реактивности когерентности наблюдались только у женщин, тогда как у мужчин они были незначительными (рис. 3). Эта асимметрия была обусловлена снижением по сравнению с фоном когерентных взаимодействий в правом и повыше-

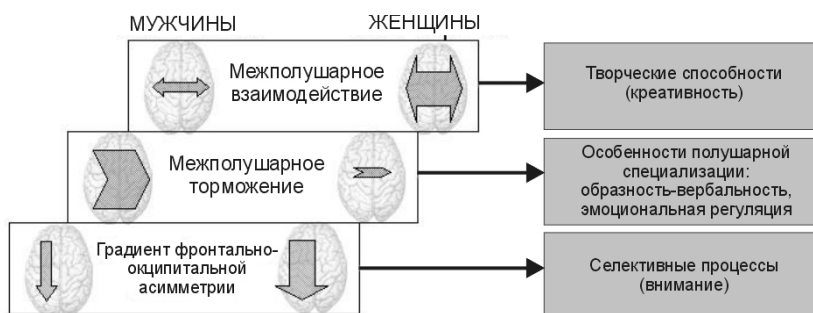


Рис. 1. Схематическое представление основных положений гипотезы половых различий в полушарной организации функций (слева) и когнитивные процессы, для которых в соответствии с гипотезой можно прогнозировать разную нейрофизиологическую организацию у мужчин и женщин (справа)

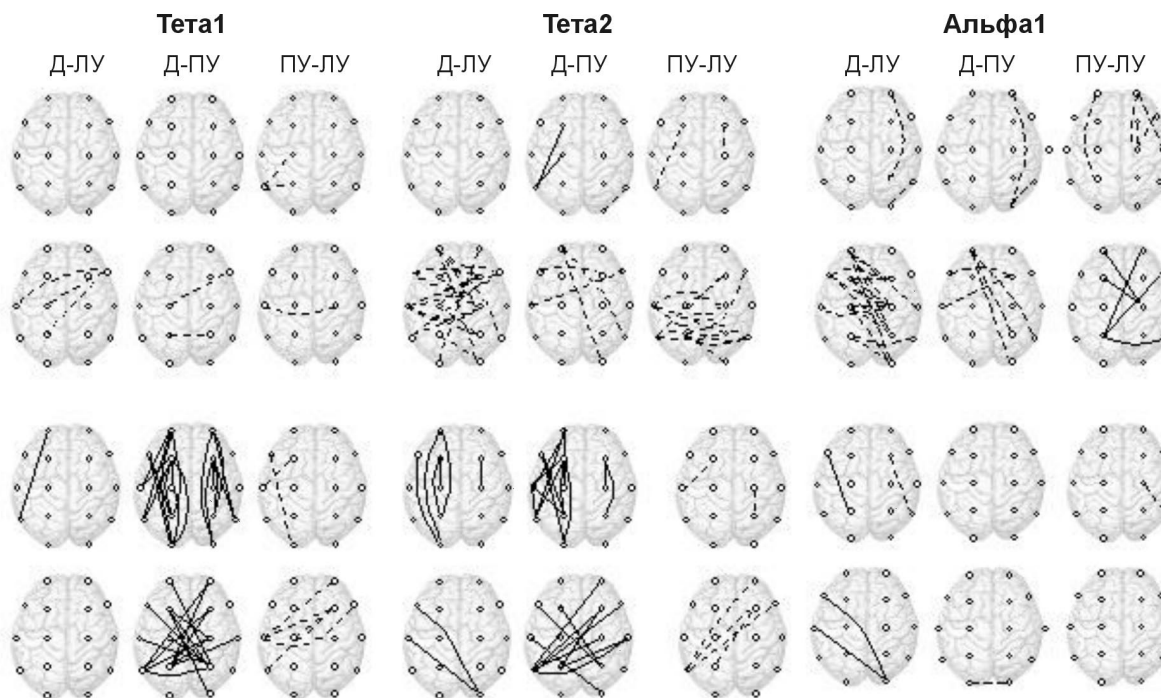


Рис. 2. Карты различий когерентных связей при сравнении различных вариантов предъявления слов у мужчин (1) и женщин (2).

Сравнение дихотического предъявления с моноaurальным в левое ухо – Д-ЛУ; с моноaurальным в правое ухо – Д-ПУ; двух ситуаций моноaurального предъявления – ПУ-ЛУ.

Сплошными линиями соединены отведения, для которых значения когерентности в первой из сравниваемых ситуаций были выше, чем во второй; пунктирными – наоборот

нием в левом полушариях. В томографических исследованиях показано, что воспроизведение из семантической памяти в большей степени связано с левым, а из эпизодической – с правым полушарием [15, 25, 35]. Таким образом, сдвиг баланса внутрикорковых взаимодействий в сторону левого полушария у женщин может указывать на преобладание семантического воспроизведения над эпизодическим.

Обнаружена частотная специфика выявленных половых различий. В диапазоне тета2-ритма половые различия были характерны для правого полушария за счет разнонаправленных изменений когерентности у мужчин и женщин: снижения когерентных связей у женщин и возрастания – у мужчин. Связь тета2-ритма с процессами внимания [9] позволяет предположить, что синхронизация тета2-ритма в правом полушарии у мужчин может быть отражением доминирования воспроизведения из эпизодической памяти, для которого необходима постоянная связь воспроизведения с маркерами предшествующего эпизода запоминания. Половые различия в реактивности когерентности биопотенциалов альфа1- и альфа2-диапазонов в левом полушарии были обусловлены усилением когерентных взаимодействий при воспроизведении у женщин и снижением – у мужчин. Показано, что изменения когерентности биопотенциалов альфа1 частотного диапазона позволяют дифференцировать обработку информации различной сенсорной модальности [45], а изменения альфа2-ритма отражают особенности семантической обработки информации [9, 46]. В соответствии с этим, приведенные данные позволяют заключить, что у женщин воспроизведение конкретных

существительных обеспечивается за счет формирования в левом полушарии динамических функциональных систем, возможно, связанных с процессами сознательной реконструкции сенсорных и семантических характеристик запомненной информации.

В целом, полученные результаты свидетельствуют, что связанная с фиксацией и воспроизведением вербальной информации динамика электрической активности мозга согласуется с основными положениями предложенной нами гипотезы половых различий в организации полушарных функций и может быть одним из биологических факторов, лежащих в основе половых различий в эффективности речевой памяти.

Данные о разном вкладе полушарий мозга в селективные процессы, а также наличие фронтальной и парietальной корковых систем внимания позволяют, в соответствии с нашей гипотезой, предполагать половые различия в организации этих процессов. Для исследования внимания была использована модель латентного торможения, позволяющая оценить роль произвольных и непроизвольных процессов в селекции информации. При анализе тормозной функции внимания в модели латентного торможения выявлено ослабление латентного торможения у женщин по сравнению с мужчинами при применении процедуры оперантного кондиционирования на стадии обучения-тестирования.

Разность в скорости решения задачи между испытуемыми контрольной группы и группы с применением презэкспозиции у мужчин была в 11 раз больше, чем у женщин. По сравнению с контрольной группой у мужчин из группы с презэкспозицией наблюдался достовер-

ный эффект ЛТ. У женщин различия между группами отсутствовали, свидетельствуя о редукции ЛТ [5]. Установлено, что половые различия в поведенческих показателях латентного торможения исчезают при использовании классического кондиционирования (рис. 4).

Поскольку условия презэкспозиции были одинаковыми и во время презэкспозиции у испытуемых не было информации об условиях предстоящей процедуры обучения-тестирования, то половые различия в ЛТ, вероятно, связаны не с фазой презэкспозиции, а с особенностями обучения. При классическом кондиционировании обучение является неявным; отсутствуют различия мотивационно-эмоционального состояния между стадиями презэкспозиции и обучения. В отличие от этого при инструментальном обучении перед испытуемым ставится цель найти решение задачи. При этом обучение становится явным, более контролируемым и мотивированным. Установлено, что влияние изменения эмоционально-мотивационного статуса на обучение зависит от пола [48]. Изменения мотивационно-эмоционального состояния, осознание задания, происходящие в фазе инструментального обучения-тестирования, могут лежать в основе ослабления ЛТ и свидетельствовать об особом значении мотивационно-эмоционального состояния и осознанности процедуры обучения для формирования латентного торможения у женщин.

Данные анализа изменений мощности ЭЭГ при тестировании латентного торможения в модели классического кондиционирования указывают, что половые различия связаны с особенностями тета-активности во фронтальных отделах полушарий, а также особенностями латерализации по показателям мощности альфа-ритма [6]. У женщин экспериментальной группы мощность тета-ритма на начальном этапе тестирования была выше по сравнению как с мужчинами, так и с контролем. Это увеличение мощности тета-ритма можно интерпретировать как показатель формирования временной связи. С формированием навыка связывают как изменения низкочастотной составляющей ритма [30], так и полного тета-ритма [10]. В то же время сниженная мощность тета-ритма у мужчин и всех контрольных испытуемых на начальном этапе тестирования может быть обусловлена изменением экспериментальной ситуации, требующей новых целевых установок.

Половые различия выявлены при анализе связанных с презэкспозицией изменений мощности ритмов в альфа-диапазоне. Эти различия обусловлены разнонаправленными изменениями мощности альфа-ритма в группе с презэкспозицией по сравнению с контролем у мужчин и женщин: баланс полушарной активации по сравнению с контролем у мужчин экспериментальной группы сдвигается в правое, а у женщин – в левое полушарие. В совокупности полученные ЭЭГ-данные свидетельствуют, что половые различия в ЛТ связаны с особенностями активности фронтальных отделов мозга, а также правого и левого полушарий. Отсутствие половых различий в формировании ЛТ на поведенческом уровне позволяет считать, что половые различия в его ЭЭГ-коррелятах связаны не с успешностью выработки навыка, а с реализацией разных стратегий в ходе его формирования.

Все приведенные результаты были получены без учета влияния циклических гормональных изменений, связанных с фазой менструального цикла у женщин и

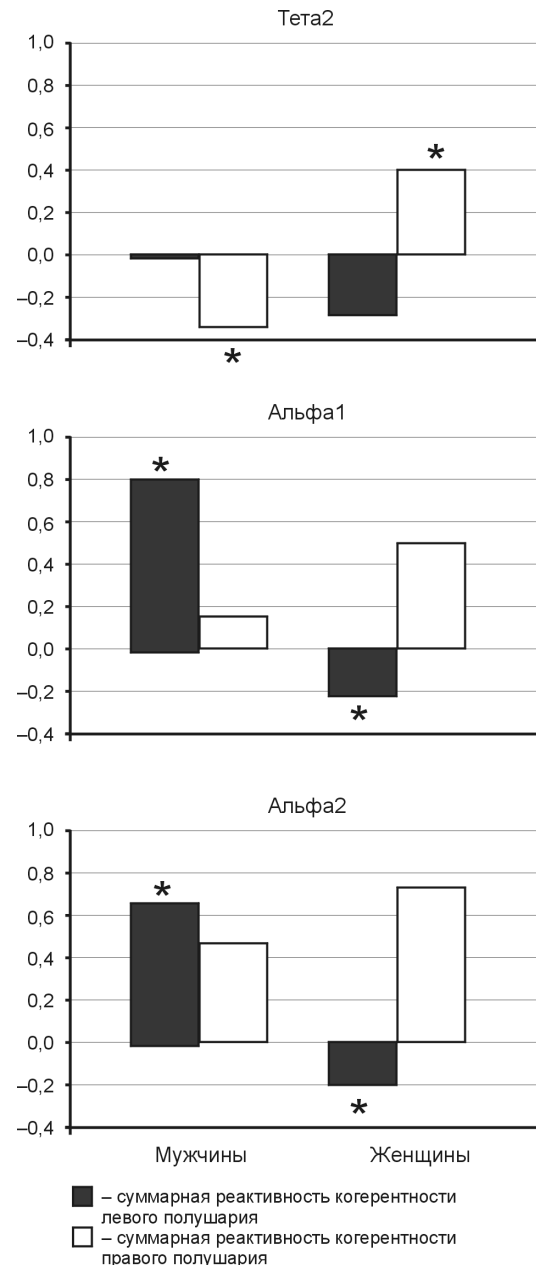


Рис. 3. Латеральные различия связанной с воспроизведением реактивности когерентности у мужчин и женщин.

* – $p < 0,05$ между помеченными значениями в данном частотном диапазоне

являются усредненными относительно этого параметра. Тем не менее представлялось целесообразным рассмотреть влияние изменений гормонального уровня на когнитивные функции и электрографические показатели активности полушарий мозга женщин.

Установлено, что воспроизведение дихотически предъявленных слов снижалось в секреторной фазе цикла по сравнению с менструальной (рис. 5А). На первый взгляд, такое снижение воспроизведения вербальной информации представляется парадоксальным, так как входит в противоречие с данными, свидетельствующими преимущественно об улучшении вербальных функций у женщин при повышении эндогенного уровня эс-

рогенов [19, 24]. Однако в наших предыдущих исследованиях, проведенных без учета фазы менструального цикла, было показано, что при выполнении применявшейся в нашем исследовании задачи запоминания конкретных существительных женщины показывают отсутствие латеральных различий в эффективности воспроизведения за счет высокого воспроизведения слов, адресованных правому полушарию, и использования правополушарных стратегий образного опосредования [1, 3]. Таким образом, полученные данные могут быть следствием снижения эффективности деятельности, связанной с правым полушарием мозга, что совпадает с данными других исследователей [37]. Результаты также свидетельствуют о том, что наблюдаемые в ходе менструального цикла изменения когнитивных функций зависят не только от характера предъявляемого материала, но и от стратегий решения задачи.

При решении образной творческой задачи не выявлено различий в эффективности ее выполнения в зависимости от фазы менструального цикла.

В ходе анализа изменений фоновой электрической активности мозга нами установлено снижение мощности ритмов альфа и бета частотных диапазонов в секреторной по сравнению с менструальной фазой цикла (рис. 5Б). Данные литературы по этому вопросу довольно противоречивы, что в значительной степени связано со сравнением между собой изменений ЭЭГ на разных стадиях цикла в разных исследованиях. Тем не менее в большинстве более ранних работ с регистрацией частоты ритмов отмечено увеличение частоты альфа-ритма в секреторной фазе цикла [2, 39, 42], что согласуется с результатами нашего исследования. Снижение мощности фоновой ЭЭГ в этот период обнаружено нами и для биопотенциалов бета-диапазона, что совпадает с данными [18]. Таким образом, наибольшая вариативность фоновой ЭЭГ в зависимости от циклических гормональных изменений в организме молодых женщин проявляется в диапазонах альфа- и бета-ритмов.

Различия мощности ЭЭГ, дифференцирующие менструальную и секреторную фазы цикла, исчезали при регистрации ЭЭГ в процессе мнестической деятельности и решения креативной задачи. Аналогичный эффект наблюдали Р. Круг с соавт. [41]. Эти данные позволяют заключить, что влияние фазы цикла в большей степени сказывается в период умственной релаксации и ослабляется на фоне деятельности. Отсутствие связанных с циклом изменений ЭЭГ-коррелятов деятельности позволяет предполагать стабильность используемых когнитивных стратегий.

В совокупности приведенные данные показывают качественные различия ЭЭГ-коррелятов процессов фиксации, воспроизведения и селекции информации у мужчин и женщин не только при разной продуктивности деятельности, но и в условиях отсутствия половых различий на поведенческом уровне. В соответствии с развиваемой нами гипотезой эти различия появляются в особенностях как фронтоокипитальной, так и латеральной организации коры полушарий и обусловлены принципиальными различиями в характере межполушарных взаимодействий у мужчин и женщин.

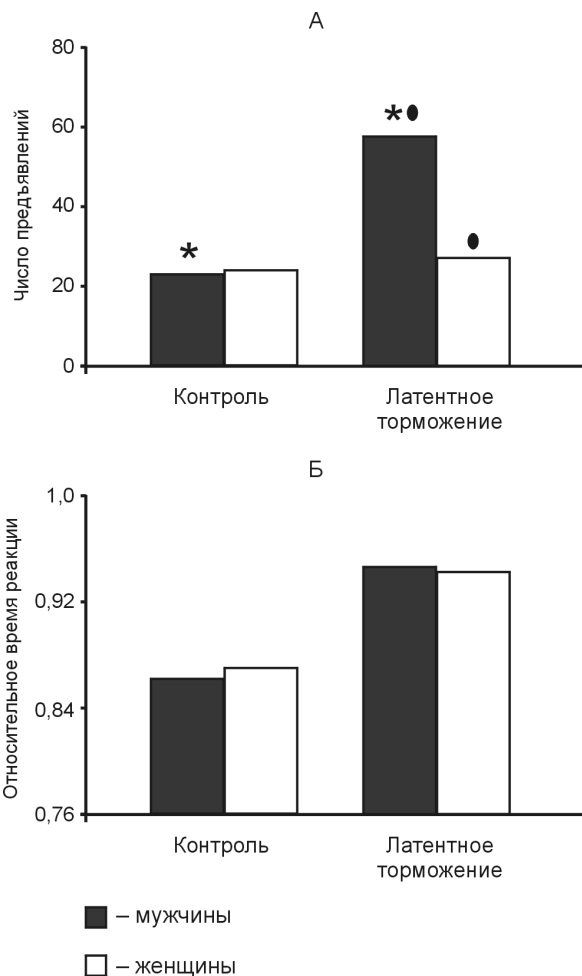


Рис. 4. Выраженность латентного торможения у мужчин и женщин в моделях оперантного обучения (А) и классического кондиционирования (Б).

* и • — $p < 0,01$ для обозначенных одинаковыми значками показателей

NEUROPHYSIOLOGICAL BASES OF GENDER DIFFERENCES IN HEMISPHERIC ORGANIZATION OF SELECTIVE ATTENTION AND VERBAL MEMORY

N.V. Volf, O.M. Razumnikova, A.O. Bryzgalov, A.V. Mashukova, I.V. Tarasova

The article presents the results of a study aimed on EEG-correlates in processing of information selection and verbal memory in men and women. Data of power and coherence were obtained using EEG-mapping. It has been shown that gender differences are based on the special organization in "frontal-occipital" direction and qualitative differences of hemispheric interactions. Obtained results are considered in line with our proposed hypothesis of hemispheric differences in organization of cognition functions in men and women.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вольф Н.В. Половые различия при запоминании дихотически предъявленных списков слов / Н.В. Вольф // Журн. высш. нервн. деят. 1994. Т. 44. Вып. 1. С. 18–24.
2. Вольф Н.В. Полушарная латерализация процесса сканирования кратковременной памяти / Н.В. Вольф // Физиология человека. 1996. Т. 22. № 3. С. 1–4.

3. Вольф Н.В. Половой диморфизм функциональной организации полушарий мозга при запоминании речевой информации / Н.В. Вольф // Вестник РАМН. 1998. № 9. С. 30–35.
4. Вольф Н.В. Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации / Н.В. Вольф. Ростов-на-Дону, 2000. 238 с.
5. Вольф Н.В. Различия латентного торможения у мужчин и женщин при использовании образно-пространственной маскирующей задачи / Н.В. Вольф, О.М. Разумникова, О.В. Васильев // Журн. высш. нервн. деят. 2001. Т. 51. № 5. С. 558–562.
6. Вольф Н.В. ЭЭГ-корреляты латентного торможения / Н.В. Вольф, А.В. Машукова // Бюл. СО РАМН. 2003.
7. Вольф Н.В. Половые различия изменений мощности ЭЭГ при запоминании дихотически и моноаурально предъявляемых словесных стимулов / Н.В. Вольф, О.М. Разумникова, А.О. Брызгалов // Журн. высш. нервн. деят. 2003. Т. 53. № 5. С. 552–559.
8. Голошейкин С.А. Значение факторов латеральности и пола в процессах селективного внимания / С.А. Голошейкин, Н.В. Вольф, О.М. Разумникова // Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 4. С. 740–742.
9. Денисова З.В. Механизмы эмоционального поведения ребенка / З.В. Денисова. Л., 1978. 256 с.
10. Ливанов М.Н. Пространственная синхронизация процессов головного мозга / М.Н. Ливанов. М., 1972. 182 с.
11. Ливанов М.Н. Нейрофизиологические аспекты исследования системной организации деятельности головного мозга / М.Н. Ливанов, В.Л. Думенко // Успехи физиолог. наук. 1987. Т. 18. № 3. С. 6–15.
12. Мачинская Р.И. Функциональная специализация полушарий головного мозга в норме и при глубоком нарушении слуха / Р.И. Мачинская // Функциональная ассиметрия мозга при нарушениях слухового и речевого развития. М.: Наука, 1992. С. 89–93.
13. Разумникова О.М. Половые различия временной динамики межполушарной асимметрии восприятия речевой информации / О.М. Разумникова, Н.В. Вольф // Бюл. СО РАМН. 1997. № 5. С. 62–65.
14. Aphasia in men and women / H. Damasio, D. Tranel, J. Spradling et al. // Galaburda, A.M. (Ed.), From Reading to Neurons. MA: MIT Press, Cambridge. 1989. P. 307–325.
15. Buckner R.L. Neuroimaging studies of memory: theory and recent PET results / R.L. Buckner, E. Tulving // Handbook of Neuropsychology. 1995. Vol. 10. P. 439–449.
16. Cognition and the corpus callosum: verbal fluency, visuospatial ability, and language lateralization related to mid-sagittal surface areas of callosal subregions / M. Hines, L. Chiu, L.A. McAdams et al. // Behav. Neurosci. 1992. Vol. 106. № 1. P. 3–14.
17. Cortical language lateralization in left, dominant hemisphere. An electrical stimulation mapping investigation in 117 patients / G.A. Ojemann, O.J. Ojemann, E. Lettich et al. // J. Neurosurg. 1989. Vol. 71. P. 316–326.
18. EEG oscillations during menstrual cycle / S. Solis-Ortiz, J. Ramos, C. Arce et al. // Int. J. Neurosci. 1994. Vol. 76. № 3–4. P. 279–292.
19. Effects of estrogen replacement therapy on PET cerebral blood flow and neuropsychological performance / C.M. Resnick, P.M. Maki, S. Golski et al. // Hormones and Behavior. 1998. Vol. 34. P. 171–182.
20. Effects of handedness and sex on the morphology of the corpus callosum: a study with brain magnetic resonance imaging / M. Habib, D. Gayraud, A. Oliva et al. // Brain Cogn. 1991. Vol. 16. P. 41–46.

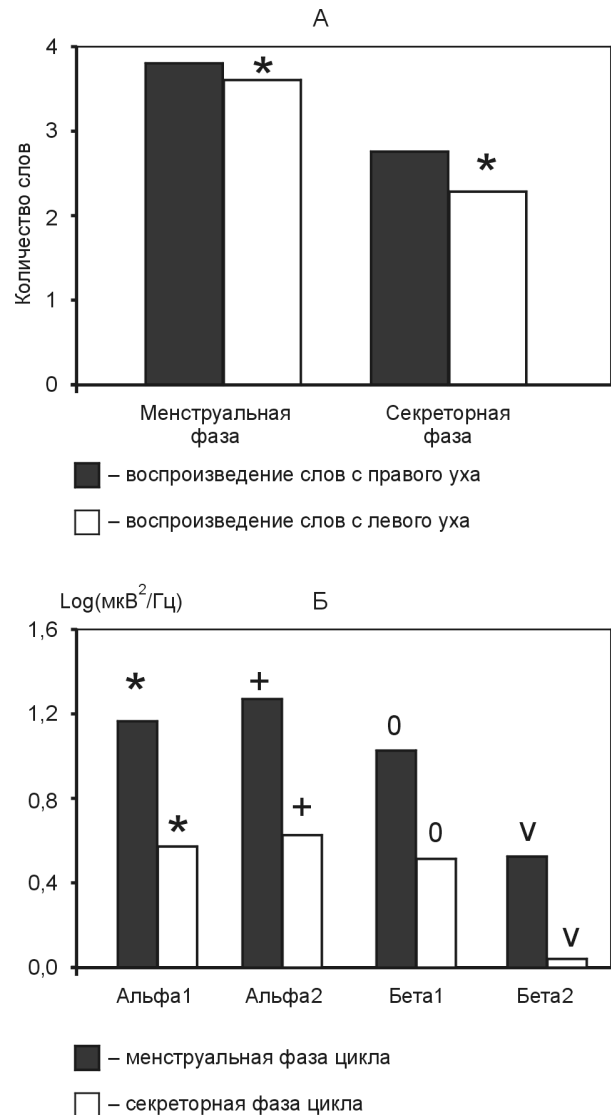


Рис. 5. Изменения воспроизведений дихотически предъявляемых слов (А) и мощности ритмов ЭЭГ (Б) у женщин в зависимости от фазы менструального цикла.

*, +, v, o – $p < 0,05$ для обозначенных одинаковыми значками показателей (А) или (Б)

21. Fiber composition of the human corpus callosum / F. Aboitiz, A.B. Sheibel, R.S. Fisher et al. // Brain Behav. Evol. 1992. Vol. 598. P. 143–15.
22. Forms and measures of adult and developing human corpus callosum: Is there sex dimorphism? / S. Clarke, R. Kraftsik, H. Van der Loos et al. // J. Comp. Neurol. 1989. Vol. 280. P. 213–230.
23. Gender differences in the normal lateralization of the supratemporal cortex: MRI surface-rendering morphometry of Herschl's gyrus and planum temporale / J.J. Kulinich, K. Vadar, D.W. Jones et al. // Cereb. Cortex. 1994. Vol. 4. P. 107–118.
24. Hampson E. Variations in sex-related cognitive abilities across the menstrual cycle / E. Hampson // Brain and Cognition. 1990. Vol. 14. P. 26–43.
25. Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: Positron emission tomography findings / E. Tulving,

- S. Kapur, F.I.M. Craik et al. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. № 6. P. 2016–2020.
26. *Herlitz A.* Gender differences in episodic memory / A. Herlitz, L.D. Nilsson, D.S. Cohen // *Memory Cognition*. 1997. Vol. 25. P. 801–811.
27. *Kimura D.* Sex differences in intrahemispheric organization of speech / D. Kimura // *Behavior. Brain Sciences*. 1980. Vol. 3. P. 240–241.
28. *Kimura D.* Are men's and women's brains really different? / D. Kimura // *Can. Psychol.* 1987. Vol. 28. P. 133–147.
29. *Kirkpatrick B.* Sexual dimorphism in the brain: it's worse than you thought / B. Kirkpatrick, N.L. Bryant // *Biol Psychiatry*. 1995. Vol. 38. № 6. P. 347–348.
30. *Klimesch W.* EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis / W. Klimesch // *Brain Research Reviews*. 1999. Vol. 29. № 2–3. P. 169.
31. *Lewis R.S.* Intrahemispheric sex differences in the functional representation of language and praxic functions in normal individuals / R.S. Lewis, L. Christiansen // *Brain Cogn.* 1989. Vol. 9. P. 238–243.
32. *Mateer C.* Sexual variation in cortical localization of naming as determined by stimulation mapping / C. Mateer, S.B. Polen, G.A. Ojemann // *Behav. Brain Sci.* 1982. Vol. 5. P. 310–311.
33. *McGlone J.* Sex differences in human brain asymmetry: a critical survey / J. McGlone // *Behavior. Brain Sci.* 1980. Vol. 3. P. 215–227.
34. Neural correlates of semantic associative encoding in episodic memory / M. Lepage, R. Habib, H. Cormier et al. // *Cognitive Brain Res.* 2000. Vol. 9. № 3. P. 271–280.
35. Neuroanatomical correlates of retrieval in episodic memory: auditory sentence recognition / E. Tulving, S. Kapur, H.J. Markowitsch et al. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. № 6. P. 2012–2015.
36. Neuropsychological test performance and MEG-based brain lateralization: sex differences / M. Reit, C.M. Cullum, J. Storcker et al. // *Brain Res. Bull.* 1993. Vol. 32. P. 325–328.
37. *Sanders G.* Verbal and music dichotic listening tasks reveal variations in functional cerebral asymmetry across the menstrual cycle that are phase and task dependent / G. Sanders, D. Wenmoth // *Neuropsychologia*. 1998. Vol. 36. № 9. P. 869–874.
38. Sex but no hand difference in the isthmus of the corpus callosum / H. Steinmetz, L. Jancke, A. Kleinschmidt et al. // *Neurology*. 1992. Vol. 42. № 4. P. 749–752.
39. *Sugerman A.A.* Quantitative EEG changes in the human menstrual cycle / A.A. Sugerman, A.T. DeBruin, C.W. Roth // *Res Commun Chem Pathol Pharmacol*. 1970. Vol. 1. № 4. P. 526–534.
40. Theta synchronization and alpha desynchronization in a memory task / W. Klimesch, M. Doppelmayr, H. Schimke et al. // *Psychophysiology*. 1997. Vol. 34. № 2. P. 169–176.
41. Variation across the menstrual cycle in EEG activity during thinking and mental relaxation / R. Krug, M. Molle, H.L. Fehm et al. // *Int. J. Psychophys.* 1999. Vol. 3. № 3. P. 163–172.
42. Visual evoked potential and electroencephalogram of healthy females during the menstrual cycle / Y. Kaneda, T. Ikuta, H. Nakayama et al. // *J. Med. Invest.* 1997. Vol. 44. № 1–2. P. 41–46.
43. *Volf N.V.* Sex differences in EEG coherence during a verbal memory task in normal adults / N.V. Volf, O.M. Razumnikova // *Int. J. Psychophysiol.* 1999. Vol. 34. P. 113–122.
44. *Weinberger D.R.* Gender differences in the normal lateralization of the supratemporal cortex - MRI surface-rendering morphometry of Heschl's / D.R. Weinberger // *Cereb. Cortex*. 1994. Vol. 4. № 2. P. 107–108.
45. *Weiss S.* EEG coherence within the 13–18 Hz band as a correlate of a distinct lexical organization of concrete and abstract nouns in humans / S. Weiss, P. Rappelsberger // *Neurosci. Lett.* 1996. Vol. 209. P. 17–20.
46. *Weiss S.* Longrange EEG synchronization during word encoding correlates with successful memory performance / S. Weiss, P. Rappelsberger // *Cognit. Brain Res.* 2000. Vol. 9. № 3. P. 299–312.
47. *Witelson S.F.* Hand and sex differences in the isthmus and genu of the human corpus callosum / S. F. Witelson // *Brain*. 1989. Vol. 112. P. 799–835.
48. *Wood G.E.* Stress facilitates classical conditioning in males, but impairs classical conditioning in females through activation effects of ovarian hormones / G.E. Wood, T.J. Shors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. Vol. 95. P. 4066–4071.
49. *Zaidel E.* Sexual dimorphism in interhemispheric relations: anatomical-behavioral convergence / E. Zaidel, F. Aboitiz, J. Clark // *Biol. Res.* 1995. Vol. 28. P. 27–43.