
Глава 13

АСИММЕТРИЯ РУК: ЦЕНТРАЛЬНОЕ ИЛИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ?

*Б.И. Гутник, В.И. Кобрин** , Р. Дегабриль****

Введение

Начиная с гениальной догадки П. Брока (Broca, 1961), асимметрия как принцип организации отмечалась у животных и людей на разных уровнях, структурном (Baskerville, 1992; Hellige, 1993; Watkins et al., 2001; Highley et al., 2002; Luders et al., 2005; Sarringhaus et al., 2005), функциональном (Beric et al., 1997), когнитивном (Toga, Thompson, 2005) и поведенческом (Province, Cunliffe, 1972; Annett et al, 1979; Province, Magliaro, 1989, 1993; Gutnik, 1990; Gutnik et al., 1997, 2004). Полагают, что латерализация может быть связана с действием разных факторов, например, эволюционных (McGrew, Marchant, 1997; Rigamonti, 2005; Palmer, 2005.), наследственных (Toga, Thompson, 2005), возникающих в период роста и развития (Geschwind, Galaburda 1981; Thompson et al., 2000), в процессе практической деятельности (Ingram, 1975; Springer, Deutsch, 1981; Roy, Elliott, 1989; Roy et al., 1994; Gutnik, 1990) и в результате патологии (Crow, 1990; Filipek, 1995; Petty, 1999; Sharma et al., 1999; Hendren et al., 2000).

Характерной особенностью моторной активности человека является наличие ведущей руки (handedness), специфический тип асимметрии, характеризующийся тенденцией предпочтения использовать одну из двух рук для выполнения сложных двигательных задач, требующих действия одной рукой (Sainburg, Kalakanis, 2000). Обычно полагают, что праворукость доминирует во всей человеческой популяции, по крайней мере, со времени появления Homo sapiens (Steele, 2000). Очевидно, что степень ручной асимметрии в популяции варьирует, но сравнение данных разных исследований затруднительно из-за методологических разногласий (Marchant, McGrew, 1998). Тем не менее, независимо от разнообразия предлагаемых задач и, следовательно, способов использования ведущей руки

правшами, у людей, несомненно, на популяционном уровне проявляется доминирование правой руки (Elliott, Chua, 1996). Подавляющее большинство людей, как и многие приматы, демонстрируют выраженную асимметрию, обычно с ведущей правой рукой (Annett, Annett, Hudson, Turner, 1979; Todor, Smiley, 1985; Roy, Elliott, 1989; Perelle, Ehrman, 1994; Rigamonti et al., 1998; Sarringhaus et al., 2005). Основанное на анкетировании изучение распределения право- и леворуких пользователей (т.е. распределение ручной асимметрии среди больших выборок, основанное обычно на делении людей по их самооценке, на праворуких, леворуких и использующих в равной мере обе руки) свидетельствует о приблизительно 88-96% праворуких в популяции (Le Roux A, 1979; Springer, Deutsch, 1989; Perelle, Ehrman, 1994). Латерализация функции имеет место у людей во многих парных органах, расположенных в саггитальной плоскости, например, в областях мозга, участвующих в обработке речи и зрительно-пространственной информации. Асимметрия рук, возможно, является побочным продуктом других латерализованных функций больших полушарий (Annett, 1985; Bradshaw, Rogers, 1993; Leask, Crow, 2001). Ведущая рука оценивается по степени предпочтения, с которой предлагаемые действия выполняются, в основном, правой или левой рукой, и является грубым показателем латерализации мозга (Halpern, 1996). Предпочтение руки обычно объясняется с точки зрения влияния корковой асимметрии на различные латеральные проекции двигательной системы, представленные дистальными и, часто, проксимальными отделами конечностей (Gazzaniga, 1970; Di Stephano et al., 1980; Springer, Deutsch, 1981; Bragina, Dobrochotova, 1984; Geschwind, Galaburda, 1987; Lacquaniti, 1989; Kolb, Whishaw, 1995; Velay, Benoit-Dubrocard, 1999). Но некоторые авторы имеют противоположную точку зрения, согласно которой ведущая рука и латерализация определяются до некоторой степени разными механизмами (Bryden et al., 1994). Склонность людей использовать для сложной двигательной активности правую руку в большей степени, чем левую, обнаруживается во всех известных культурах (Hardyck, Petronovich, 1977, Harris, 1980, 1990; Peters, 1995; Holtzen, 2000). Предпочтение правой руки отмечается у людей по ходу всей изученной истории (Coren, Porac, 1977) и, возможно, существует в течение более миллиона лет (Toth, 1985). Кроме того, моторная асимметрия с предпочтением использования правой стороны обнаружена у многих приматов и, вероятно, также у низших животных (Helmkamp, Falk, 1990, Bryden и др., 1997; Rigamonti и др., 1998; Hopkins, Russell, 2004; Sarringhaus и др., 2005). Есть сведения, что у шимпанзе обычно правые вторые пястные кости занимают более значи-

тельную площадь, чем левые, но эти данные статистически недостоверны (Sarringhaus и др., 2005).

Предпочтение определенной руки, по-видимому, связано с асимметрией в той части мозга, которая ее контролирует. White и др. (1994) обнаружили, что области коры большого мозга, регулирующие каждую верхнюю конечность, на самом деле отличаются в объеме примерно на 7%. Так, у праворуких людей левая соматомоторная кора, контролирующая правую верхнюю конечность, примерно на 7% больше, чем соответствующая кора правой стороны мозга (двигательные пути к конечностям пересекаются). Хотя трудно решить, является ли это различие причиной предпочтения или результатом предпочтительного использования одной руки.

Существуют также данные о связи между предпочтением руки и речью: у большинства людей речевой центр расположен в левом полушарии большого мозга, на той же стороне, что и кора, контролирующая предпочитаемую руку (Rasmussen, Milner, 1977; Ponton, 1987; Connor, 1991; McKeever et al., 1995). Но в исследовании Bryden (Bryden et al., 1994) корреляции между сообщениями об индивидуальном предпочтении и преимущественным использованием правого уха позволяют полагать, что при установлении латерализации языка используются иные способы оценки асимметрии рук, чем при обычном определении ведущей руки. Эти данные могли бы стать основой для предположения о том, что ведущая рука и латерализация языка определяются отчасти разными механизмами. Современные теории об индивидуальных различиях ведущей руки у человека предполагают разные причины этих различий. Согласно одним из них, генетические механизмы играют важную, но не исключительную роль (McGee, Cozad, 1980; Annett, 1985; McManus, Bryden, 1992; Corballis et al., 1996; Vogan, Tabin, 1999). Другие выделяют роль обучения, жизненного опыта и тренировки (Perelle et al. 1981; Provins, 1958, 1967a,b, 1997 a,b; Gutnik, 1990) или ранних биологических событий (Yeo et al, 1993).

Определение доминантной руки: исполнение или предпочтение?

Многие исследователи полагают, что по степени преимущественного использования одной руки можно оценить некоторые подлежащие биологические переменные (Annett, 1985). Обычно допускается, что выделение ведущей руки может рассматриваться в двух разных аспектах: а) пред-

почтение пользоваться одной рукой по сравнению с другой в поведенческих реакциях; б) более высокая «сноровка» другой руки по сравнению с первой (Calvert, Bishop, 1998).

Степень преимущественного использования одной руки варьирует в популяции, но сравнение данных различных исследований затруднительно из-за многих методологических различий (Marchant, McGrew, 1998). Очень трудно сказать, какой именно аспект асимметрии рук связывается с наблюдаемой функциональной или анатомической асимметрией, поскольку разные исследователи используют разные способы оценки предпочитаемой руки (Bryden et al., 1996, 1997). Несмотря на длительность исследования этой проблемы, нет четкой договоренности об определении, какую руку считать ведущей, или о точной категоризации участников эксперимента. В исследованиях оценивались оба аспекта, причем при оценке степени праворукости, леворукости или смешанного типа ведущей руки особые задачи или предметы, предлагаемые участникам экспериментов, значительно варьировали от одного исследователя к другому (Annett et al., 1974, 1979; Flannery, Balling, 1979; Mascie-Taylor et al., 1981; Bragina, Dobrochotova, 1984; Saunders, Campbell, 1985; Roy, Elliott, 1989; Hellige, 1993; Roy и др., 1994; Elliott, Chua, 1996; Gutnik, Hyland, 1997; Provins, 1997).

Мануальная «преференция» - общий подход

Давно известно, что люди различаются по устойчивому использованию руки (Lauterbach, 1933; Hildretch, 1949). В клинических исследованиях доминирование руки с точки зрения предпочтения определялось на основе представления человека о ведущей руке (Roy et al, 1994). Но в научных исследованиях чрезвычайно важно использование количественных и предпочтительно стандартизированных форм оценки ведущей руки (Cerpasek, 1990), и уровень предпочтения исследуется с помощью множества вопросов в разных реестрах. Все эти вопросы касаются выполнения некоторых различных действий, обычно требующих участия одной руки, среди которых особенно выделяются письмо и рисование (Raczkowski и др., 1974; White, Ashton, 1976; Levy, Reid, 1976; Roszkowski и др., 1981; Chapman, Chapman, 1987; Peters, Murphy, 1993). Некоторые исследователи демонстрируют, что «ориентироваться лишь на пишущую руку недостаточно для определения ведущей руки, поскольку слишком многие люди говорили о том, что их либо поощряли, или заставляли изменить их пишущую руку» (Bryden et al., 1996). Самоопределение себя строго право-

руким или строго леворуким лучше предсказывало результат категоризации ведущей руки по вопроснику, чем рука, используемая для письма (Chapman, Chapman, 1987). Raczkowski с коллегами (1974) продемонстрировали недостаток достоверности результатов различного анкетирования, связанный с тем, что люди, отвечавшие на вопросы, не обязательно выполняли действия именно так, как об этом заявляли. Например, на вопрос о том, как человек держит иглу при вдевании в нее нитки, ответы могут быть разными из-за того, привычное или непривычное это действие для данного человека. Bryden и др. (1994) показали, что различия между группами по ведущей руке были в определенной степени больше, если ведущая рука определялась по вопросам о предпочтениях, а не на базе самоотчета. Исследования Provins, проведенные в 1997 году, предоставили веские основания для заключения, что в случаях наличия асимметрий, они просто представляют дополнительный пример хорошо документированной активно-специфической природы двигательных навыков и чрезвычайно длительных периодов обучения или жизненного опыта, которые необходимы для их освоения и безукоризненного исполнения. Эта специфичность двигательного навыка и мануальной асимметрии легко объясняет большинство обычно отмечаемых различий между оценками предпочтения руки и «сноровки» разных рук, поскольку эти альтернативные оценки ведущей руки редко использовали один и тот же диапазон или набор задач. В исследовании Steenhuis (1999) была подгруппа испытуемых со смешанным типом использования рук, которые идентифицировали себя леворукими, писали левой рукой и лучше владели левой рукой при выполнении точечных действий, но были праворукими в других отношениях. В целом, литературные данные указывают, что полное описание принадлежности к определенному типу ручной асимметрии может быть обеспечено только при **должном внимании к методам оценок предпочтения и исполнения**, которые используются. Более того, в раннем исследовании Steenhuis с сотрудниками направленность предпочтения руки была более достоверной, нежели степень этого предпочтения. Эти данные поддерживают многоаспектный подход к асимметрии рук, при котором можно достоверно оценивать и направленность, и степень (Steenhuis et al., 1990). Ручное предпочтение для использования инструментов и манипуляций с другими объектами сильно латерализовано у самозаявленных право- и леворуких, тогда как предпочтение для собирания объектов, как очень маленьких, так и относительно тяжелых, гораздо менее латерализовано (Steenhuis, Bryden, 1989). Многие исследования по ручному предпочтению, возможно, мультифакториальны (Healey et al.,

1986; Kang, Harris, 2000; Steenhuis, Bryden, 1989; Bryden et al., 1991; Steenhuis et al., 1993; Singh, Bryden, 1994; Steenhuis et al., 2001). Согласно Geshwind и Galaburda (1987), ручное предпочтение для тонких дистальных движений и предпочтительный выбор руки для выполнения более грубых проксимальных движений (забивание гвоздей, бросание камня, размахивание топором) могут контролироваться не одними и теми же структурами ЦНС, и некоторые результаты опроса отражают эти соображения (Healey et al., 1986). Некоторые люди, которые пишут одной рукой (особенно, левой), бросают противоположной (правой) рукой, и наоборот (но это, по-видимому, бывает реже) (Watson, Kimura, 1989; Peters, Servos, 1989; Peters, 1990; Gilbert, Wisotsky, 1992; Peters, Pang, 1992). Tan (1988, 1992) сообщал, что у женщин в большей степени, чем у мужчин, проявляется тенденция к праворукости в отношении пользования кистью. Также есть сведения о том, что среди мужчин больше процент леворуких и со смешанным предпочтением рук, чем среди женщин (Le Roux, 1979; Saunders, Campbell, 1985; Beric et al., 1997). Разработано много реестров для выявления ручной асимметрии, но исследователи чаще используют: (1) Эдинбургский реестр для оценки этого показателя (Oldfield, 1971; Saunders, Campbell, 1985; Brito et al., 1989; Tan, Kutlu, 1992; Gutnik, Hiland 1997a,b; Akar et al., 2002; Canakci et al., 2002; Orbak et al., 2002; Krommydas et al., 2003; Gentilucci et al., 2001), а также (2) анкету Аннета (Annett, 1970; Tan, 1992; Doyen et al., 2001), (3) модифицированную шкалу по определению ведущей руки Briggs-Nebes (Briggs, Nebes., 1975; Loo, Schneider, 1979; Hicks et al., 1998; Houran et al., 2003) и, (4), содержащую 32 вопроса анкету Waterloo по определению ручной асимметрии (Steenhuis, Bryden, 1989; Obrzut et al., 1992; Tan, 1992; Steenhuis et al., 1990; Mandal et al., 1998; Bryden et al., 2005). Очень часто предпочтение оценивается по шкале Гешвинда (Geschwind) с подсчетом баллов от 0 (нет предпочтения) до ± 100 (максимальная степень предпочтения, где «+» - предпочтение правой руки, а «-» - предпочтение левой руки) (Tan, 1992; Akar et al., 2002; Gumustekin et al., 2004). Главной проблемой является то, что критерий, по которому оценивается любая анкета, остается неопределенным, и невозможно разработать какой-либо критерий для подтверждения категории «рукости», который будет удовлетворять каждого. По-видимому, не требует доказательств, что любой аспект ручного предпочтения в большей степени связан с мозговой организацией, чем что-либо иное (Bryden et al., 1996). Данные Hicks и др. (1998, 1999) подчеркивают необходимость обращать внимание на устойчивость и неустойчивость использования руки. Steenhuis с сотрудниками пришли к заключению, что действие,

которое ассоциируется с ручным предпочтением, давало более достоверные данные, чем степень ручного предпочтения, оцениваемая по совокупному числу вопросов в анкете (Steenhuis et al., 1990). Healey, Liederman и Geschwind (1986) предположили, что степени ручной преференции могут различаться на основе тех движений, которые требуют участия с одной стороны, дистальной мускулатуры (пальцы и кисть) и, с другой стороны, проксимальной мускулатуры.

Согласно Steenhuis и Bryden (1989) предпочтение руки является мультифакториальным с двумя главными факторами и различным числом второстепенных факторов. Первый фактор, о котором они сообщали, связан с «квалифицированными» действиями. Предпочтение пользоваться определенной рукой при работе с инструментами и манипуляциями с другими объектами сильно латерализовано у самозаявленных право- и леворуких. «Менее квалифицированные» действия, такие как поднятие предметов, рассматриваются как второй и третий фактор. Предпочтение для поднятия предметов, включая очень небольшие и относительно тяжелые, гораздо менее латерализовано, хотя, по-видимому, существуют различия между действиями, требующими развития силы и не требующих этого. Четвертый фактор связан с использованием дубин и топоров, бимануальная активность. Турецкие исследователи (Nalscaci et al., 2002), использовали модель анкетирования по Шарман, Шарман, которая требует от исследуемых указывать, какой рукой они обычно пользуются для различных действий, таких как письмо, рисование, бросание, пользование молотком, зубной щеткой, ластиком по бумаге, ножницами, зажигание спички, встряхивание банки с краской, пользование ложкой, отверткой, откручивание крышки банки и использование ножа. Каждый вопрос оценивался как «1» для правой, «2» для любой или «3» для левой, и отнесение субъекта к определенной категории по предпочтению руки оценивалось в баллах от 13 (самые сильные праворукие) до 39 (самые сильные леворукие). В этом исследовании 449 субъектов заполнили вопросник, и 43 субъекта участвовали в повторном тестировании через 3 недели после первого исследования. Для определения валидности опросника, тонкая двигательная активность оценивалась с помощью задачи с постукиванием пальцем. В анализе с использованием бальной оценки для всех вопросов анкеты, самым лучшим вопросом был вопрос об «использовании молотка», тогда как худшим был вопрос об «отвинчивании крышки банки». Факторный анализ выявил два фактора: квалифицированные и неквалифицированные действия.

Выделение ведущей руки на основании этого фактора было менее тенденциозным в отношении латерализации, чем по другим факторам, которые включали такие тонкие моторные действия как письмо или рисование. Эти результаты позволяют предположить, что мануальная преференция обуславливается более чем одной функциональной системой, и что эти системы могут быть независимо латерализованы. Bryden et al. (1997) пришли к заключению, что исследователи асимметрии у человека и животных должны сталкиваться с такими трудными проблемами измерения, как отношение между предпочтением и исполнением, а также влияние позы и требований выполняемой задачи. Кроме того, различные сенсорные и моторные особенности могут быть взаимосвязаны у людей, но не прямым путем. Удивительно, что при опросе почти 2000 случайно выбранных студентов университетов, которых спрашивали о том, какую руку они обычно используют при выполнении 75 видов обычной моторной активности, лишь 7 человек сказали, что они всегда пользуются правой рукой для каждой задачи, и никто не сказал, что пользуется исключительно левой рукой (Province, Milner, Kerr, 1982). Поскольку список из 75 задач обеспечивает лишь неадекватную выборку действий, которыми люди в норме занимаются каждый день, есть причина сомневаться в степени использования привычной руки в этих каждодневных действиях. В этом исследовании примерно 95 студентов сказали, что они всегда используют ту же руку для письма, но примерно 25% сообщили, что они обычно поднимают кнопки, которые уронили на пол, используя только правую руку.

Эти результаты объяснимы, поскольку предпочтение руки может меняться в зависимости от выполняемой задачи: сравнение двух измерений может быть правомерным только в том случае, если они связаны с одними и теми же действиями. Интерпретация результатов, полученных при тестировании разных активностей, очень трудна для исследователя. Например, хотя реестры для исследований, проводимых с целью оценки используемой руки, обычно включают много вопросов, связанных с ежедневным жизненным опытом, например, использование руки при письме, чистке зубов, расчесывании волос, резании ножом, еде ложкой, владении теннисной ракеткой и тесте на сжатие пальцев в кулак.

Но в этой особой активности письмо рассматривается как сложный навык, который требует предварительно запрограммированной последовательной мышечной активности, хорошо развитой и в значительной степени практикуемой одной рукой и редко, или никогда люди не пытаются писать другой рукой. Наоборот, сжимающая сила кисти была выбрана как простая двигательная задача, которая не вовлекает специфически упорядоченной во времени и пространстве (предварительно запрограммиро-

ванной) мышечной активности. Предпочтение руки также базируется на природе каждой задачи, особенно относительно вовлекаемого моторного навыка, который в свою очередь зависит от предыдущей тренировки и жизненного опыта (Province, 1997). Provins и сотрудники (Provins, 1967; Province, Cunliffe, 1972; Provins et al., 1982; Province, 1997) пришли к заключению, что использование руки определяется отчасти жизненным опытом и обучением, независимо, случайным или намеренным. Именно поэтому число изученных характеристик латерализации может быть важно, как и активность, о которой исследуемого спрашивали; 75 вопросов особенно рекомендуются для исследования право- и леворукости (Provins et al., 1982), поскольку они охватывают все основные аспекты двигательной деятельности.

Мануальная асимметрия при двигательной активности

Согласно немногочисленным продолжительным исследованиям, где изучалось развитие двигательной активности доминантной руки при выполнении грубой ручной работы от младенчества до детского возраста, стабильность предпочтения руки с возрастом постепенно увеличивается (Gessell, Ames, 1947; Fennell et al., 1983). Стабильность предпочтения руки увеличивается также с детского возраста до пубертатного (Gutnik, 1990; Harris, 1992 – цит. по Dewey, 1996). В других работах осуществлялась попытка исследовать мануальную асимметрию у младенцев путем наблюдения за спонтанными движениями конечностей (Valentine, Wagner, 1934 – цит. по Dewey, 1996), хватательными движениями (Caplan, Kinsbourne, 1976) и направленными движениями к объекту (Diffranko et al., 1978).

Хотя большинство людей сами себя относят к право- или леворуким, не совсем ясно, должна ли предпочтительная рука определяться на основе реестров предпочтений, по результатам выполнения заданий, связанных с ручной работой, или комбинацией этих методов.

Ведущая рука, или мануальная асимметрия, характеризуется тенденцией предпочтения пользоваться одной из рук при выполнении квалифицированной работы, требующей использования одной руки. Для выяснения вопроса о том, связано ли наличие предпочтения руки с асимметрией двигательного нервного контроля, в прежних исследованиях выявляли асимметрию нервного двигательного контроля и сравнивали работу доминантной и недоминантной рук во время их движений. В ряде исследо-

ваний показано, что преимущество доминантной руки в достижении точности не было очевидным при баллистических движениях (с низкой точностью и высокой скоростью) и выявлялось лишь при увеличении требований к точности при выполнении экспериментальной задачи (Flowers, 1975; Steingruber, 1975; Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993; Elliott и др., 1994). В некоторых работах обнаружена более эффективная коррекция траектории доминантной рукой в фазе замедления (Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993), тогда как другие приписывали это преимущество точности, оцениваемой по исправлению маленьких стрелок, в начальной фазе ускорения (Annett et al., 1979; Roy, Elliott, 1986). В некоторых сообщениях (Flowers, 1975; Steingruber, 1971; Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993; Elliott et al., 1994) предполагалось преимущество доминантной руки для механизмов исправления ошибок, тогда как позже предполагалось, что планирование движений может быть более эффективно и согласуется с доминантной рукой (Carsop et al., 1990; Carson et al., 1990, 1995; Elliott et al., 1993).

Альтернативой реестру предпочтений является проведение определенной формы тестирования, в которой исследуемый должен выполнять простые движения одной рукой. Annett использовала задание по перемещению колышков, согласно которому испытуемый должен переместить ряд маленьких штырьков из одного ряда отверстий в другой ряд как можно быстрее (Annett, Kilshaw, 1983; Annett, 1985). Авторы сообщили, что популяционное распределение подразделяется на две нормальные группы (одна большая, со средним показателем, сдвинутым вправо, и одна небольшая группа, со средним значением близким к нулю). В настоящее время ручные навыки часто оцениваются по результатам теста на перемещение штырьков, особенно, по времени выполнения этого теста (Tan, 1992; Tan, Akgun, 1992; Tan, Kutlu, 1992).

Наоборот, Tapley, Bryden (1985) сообщили данные группового тестирования, при котором испытуемых просили ставить точки в каждый из ряда небольших кружочков как можно быстрее. Их популяционные данные тоже разделились на два нормальных распределения, но в этом случае в одном средняя была сдвинута вправо, в другом влево. Одно из объяснений этого различия состоит в том то, что тест Tapley и Bryden является групповым тестом с использованием бумаги и карандаша, отражая определенные свойства письма, и более четко коррелирует с пишущей рукой, чем с вопросами по реестру предпочтений (Steenhuis, Bryden, 1989). Напротив, тест Annett выполняется индивидуально и имеет мало общего с письмом (Annett, 1985).

Предположено много производственных тестов, основанных на различных двигательных поведенческих актах. Например, Sappington (1980) исследовал взаимосвязи трех широко используемых поведенческих оценок латерального доминирования руки, балансирования штыря, размещения колышков и силу сжатия. Peters и Durdning (1978, 1979) показали, что скорость, с которой человек может нажимать на клавишу указательным пальцем, является надежным тестом и коррелирует с оценками ручного предпочтения. Vогоd и сотрудники (1984) предложили тест, в котором задачей является размещение метки в центре бычьего глаза из четырех концентрических кругов – эта особая задача проводится на скорость, когда измеряется общее время, необходимое для поражения 32 мишеней, или на точность, когда от человека требуют, чтобы он попадал в новую мишень каждые 0,4 секунды. Авторы показали, что этот тест не различается у лево- и праворуких и оценки как по скорости, так и по точности коррелируют с предпочтением руки и скоростью постукивания (tapping speed). Доминирование руки можно определить, используя разнообразные методы (Plato и др., 1980, 1984). Plato и сотрудники (1984), однако, обнаружили, что набор стандартизированных функциональных тестов (например, письмо, работа молотком) мало что добавляет к обычному определению ведущей руки путем простого опроса человека, является ли он право- или леворуким. В связи с этим Roy и др. (1994) определяли доминирующую руку по впечатлению самого субъекта о его ведущей руке.

Целью исследования Doyen and Carlier (2002) было признание обоснованности теста Бишопа по доставанию карт (Bishop et al., 1996) во французской популяции. Тесты Annett с перемещением штырьков (1985) и Пердью с перфорированной дощечкой (Tiffin, 1948) также использовались для оценки мануального предпочтения. Подгруппы право- и леворуких устанавливались согласно мануальному предпочтению, оцененному по опроснику Аннета (1985). Была протестирована выборка из 260 взрослых, включая 158 человек, по их собственной оценке праворуких, 77 леворуких, и 25 владеющих одинаково хорошо обеими руками. Три теста на «ловкость» рук и опрашивание представили хорошие метрические качества (единообразие, надежность, подтверждаемую повторным тестированием). Однако, установление подгрупп латеральности (в особенности леворуких) как функции мануального предпочтения, не может признаваться обоснованными с позиции классических задач или теста Бишопа, которые используют комбинацию свойств и предпочтения и исполнения. Charman, Charman (1987), используя опросник из 13 вопросов, отобранных из опросника Raczkowski с соавторами (1974), обнаружили относи-

тельно высокую корреляцию между ответами на вопросы и непосредственной поведенческой оценкой ведущей руки.

Некоторые авторы (Mikheev et al., 2002) обнаружили, что высоко квалифицированные борцы дзюдо чаще предпочитают выполнять некоторые движения левой рукой, чем в контроле, будучи в целом праворукими. Возможно, это связано с тем, что при овладении навыками моторной и постуральной активности (длительное обучение дзюдо) латеральные предпочтения модифицируются, вероятно, благодаря нейропластичности. Более того, в то время как полученные в настоящее время данные поддерживают многомерную оценку ручного предпочтения и исполнения по Steenhuis, Bryden (1989; Steenhuis et al., 1990), некоторые авторы (Doyen, Carlier, 2002) не нашли тесной связи между исполнением и предпочтением. Они делают вывод, что мануальная двигательная латерализация должна оцениваться как многомерный, а не одномерный континуум (Doyen et al., 2001). Steenhuis (1999) пришел к заключению, что **полное описание ведущей руки** может быть обеспечено только при тщательном рассмотрении **природы способов оценки предпочтения**, используемых исследователем.

Согласно сообщениям Tan (1988, 1992), в отношении ручных навыков тенденция к праворукости у женщин выражена больше, чем у мужчин. Tan исследовал также выраженность взаимосвязи между предпочтением и исполнением для особых навыков у леворуких людей. Отмечена положительная прямая корреляция между степенью предпочтения левой руки (оцениваемой по системе баллов Geshwind) и выполнением тонких работ левой рукой. Для навыков, выполняемых правой рукой, эта корреляция была незначительной (Tan, 1989).

В исследовании Plato, Purifoy (1982) ведущая рука определялась по результатам выполнения участниками восьми задач, вовлекающих разные типы «ловкости» рук: человек считался леворуким, если он выполнял любые семь из восьми задач левой рукой; тот же подход применялся при классификации праворукости.

Некоторые исследователи вначале классифицировали группу участников как праворуких, леворуких и амбидекстров только на основе результатов их силы сжатия (Plato и др., 1980, 1984; Plato, Norris, 1980). Вышеупомянутые авторы использовали критерий исполнения (сила сжатия) для классификации ведущей руки: в их исследовании на основе этого критерия 15% всех людей определялись как леворукие, процент гораздо более высокий, чем тот, о котором сообщают другие исследования. (Garn et al., 1976 – 8.4%; Plato, Purifoy, 1982 – 4.6%; Roy et al., 1994 – 6.6%; Gutnik, 1990 – 6.5%). Интересно мнение Roy с соавторами (1994), согласно кото-

рому, «в то время как почти все из тех, кто по силе сжатия был отнесен к праворуким, оценивали себя как праворукие, многие из отнесенных по этому тесту к леворуким, также считали себя праворукими. Вероятно, это неудивительно, поскольку сила сжатия измеряет лишь один аспект ведущей руки – мышечную силу при сгибании пальцев – и не обязательно отражает сноровку руки или степень нейромышечного контроля в целом» - стр. 208.

В связи с этим Plato и Purifoy в 1992 году для классификации доминирующей руки вместо силы сжатия использовали серии стандартизированных функциональных тестов (включающих тестирование и силы, и ловкости), и получили результаты, более похожие на результаты, демонстрируемые другими исследователями (4,6% леворуких людей).

Некоторые другие авторы выражают мнение, что предпочтение и исполнение должны тестироваться вместе. В специальных экспериментах Rigamonti и сотрудников (1998) десять свинохвостых макак-самок (*Macaca nemestrina*) тестировались на предпочитаемую руку и ловкость рук (т.е. скорость выполнения задания и частоту ошибок). Экспериментальная задача была естественной, связанной с адаптивными ручными навыками и тонкими манипуляциями: обезьяны должны были вытащить небольшую пищевую приманку, помещенную в вертикально, и чтобы вытащить каждый шарик необходимо было точное противопоставление большого и указательного пальцев. Каждая обезьяна тестировалась 10 раз в течение 10 разных дней. Результаты выявили индивидуальное, а не характерное для популяции, ручное предпочтение; однако, была обнаружена тенденция доминированию правой руки. Результаты в отношении более ловкой руки показали связь между частотой ошибок и ручным предпочтением, поскольку предпочитаемая рука делала меньше ошибок. Другое и неожиданное наблюдение было отмечено при оценке сноровки по скорости выполнения задания: у взрослых особей левая рука была быстрее, чем правая. Авторы пришли к заключению, что разные типы двигательных навыков по-разному выполняются с позиции предпочтения руки.

Французские исследователи оценивали двигательную сноровку рук у двух групп право- и леворуких юношей с помощью теста постукивания пальцем, где подсчитывается максимальная частота постукивания (Herve et al., 2005). Используя морфометрический метод, основанный на получении изображения трехмерного пространства (Voxel Based Morphometry method), они оценивали объем серого вещества (GMV) верхнего региона центральной борозды (CS) левого и правого полушарий. Множественный регрессивный анализ показал, что в группе праворуких максимальная

частота нажатий правой рукой коррелировала положительно с объемом серого вещества (GMV) левой центральной борозды, но отрицательно с этим показателем справа. Аналогичный анализ показал, что у леворуких максимальная скорость нажатий недоминантной правой рукой в значительной степени коррелировала с объемом серого вещества (GMV) ипсилатеральной центральной борозды (CS), но незначительно с этими показателями в отношении контрлатеральной CS. Эти результаты могут быть связаны с различиями в организации двигательных систем в этих двух группах, возможно, в отношении специализации левого полушария для быстрых повторных движений у праворуких, что проявляется иначе у леворуких.

В экспериментах Provins, Magliaro (1989) тридцать мужчин, из которых по самооценке 20 были праворукими, а 10 леворукими, тестировались с помощью задач по силе сжатия и письму каждой рукой, в нормальных условиях и на фоне экспериментально вызванного утомления. На основе балльной системы вопросника леворукие были подразделены на две группы, состоящие из 10 наиболее леворуких субъектов и 10 наименее леворуких. Тест на силу сжатия показал небольшое, но важное ухудшение исполнения для обеих рук при утомлении. При выполнении задачи, связанной с письмом, отмечалось аналогичное значимое неблагоприятное влияние утомления для всех групп, как и большое существенное различие при выполнении задачи предпочитаемой и не предпочитаемой руками при нормальных условиях, которое уменьшалось на фоне утомления.

Объяснение этих различных эффектов обсуждалось с точки зрения более высокой эффективности предпочитаемой руки при выполнении высоко развитого навыка письма. В более поздних экспериментах Provins, Magliaro (1993) участники демонстрировали разный характер деятельности, основанной на письме рукой и силе сжатия. Результаты исследования подчеркивают важность использования одних и тех же критериев при осуществлении сравнений между предпочтением и исполнением, и выделяет необходимость распознавать и контролировать влияние предыдущей тренировки или жизненного опыта.

В исследовании Annett (1992) четыре группы тестов, связанных с тонкими ручными навыками (рисование квадратиков, расставление точек между мишенями, проведение линий между мишенями и пробивание дырок через мишени), предъявлялись группам студентов и школьников, большинство из которых также тестировались индивидуально с помощью теста по перемещению штырьков. Каждая новая задача сравнивалась с тестом перемещения штырьков с целью стандартной оценки асимметрии

рук по навыкам (для обеих рук), при этом использовались четыре специфических критерия сравнения. Удивительно, что степень асимметрии более сильно ассоциировалась с балльной оценкой для левой руки, чем с балльной оценкой для правой руки.

Castiello, Bennett, Stelmach (1993) исследовали кинематическую организацию на модели движений доставания и схватывания. Они сделали вывод, что кинематическая параметризация независима для каждой конечности и более очевидна для билатеральных задач, которые требуют функционально независимых действий.

Barral, Debu (2002) исследовали праворуких 5-летних детей, выполняющих пространственно нацеленные движения по предварительному сигналу. Они обнаружили, что точность в пространстве была меньше при нацеливании недоминантной рукой у мальчиков, но не у девочек. Эти результаты позволяют полагать, что множественные стратегии движений уже имеются у ребенка в возрасте пяти лет. Они показали, что функциональное преимущество правой руки во время движения, обычно характерное для праворуких мужчин, не проявляется у мальчиков 5 лет.

Не считая ранней работы Bair (1901), большинство последующих исследований показали, что задачи, которые требуют простых изолированных движений пальцев одной кисти, обычно выполняются одинаково хорошо и на правой и на левой стороне (Parlow, 1978; Jason, 1986; Provins, 1997). Одним из наиболее часто используемых критериев для оценки различий в двигательной сноровке между сторонами является скорость повторяющихся движений пальцев, кисти и руки (Provins, 1956; Kimura, Davidson, 1975; Todor, Kyprie, Price, 1982). Во всех этих исследованиях было обнаружено, что номинально предпочитаемая рука работает быстрее. Сообщали и другие данные, показывающие весьма достоверные подобного рода различия между сторонами для постукивания пальцем (Provins, Cunliffe, 1972). Кроме того, в некоторых исследованиях показано, что при выполнении теста постукивания ведущая рука менее вариабельна, чем недоминантная рука (Provins, 1956; Peters, Durdin, 1979; Todor, Kyprie, 1980). Были проведены ряд экспериментов, которые показали, что тренировка значительно улучшает скорость постукивания недоминантной рукой, и в результате этой тренировки исчезало различие между предпочитаемой и не предпочитаемой руками по скорости постукивания (Province, 1958; Peters, 1976, 1981). Также тренировка влияет на качество выполнения недоминантной рукой теста с перфорированной доской, который вовлекает программирование движений всей руки и пальцев в попытке переместить объекты как можно быстрее из одного места в другое

(Annett et al., 1974, 1979; Annett, 1985). Glencross (1970) исследовал различия между сторонами при выполнении задач, нуждавшихся в последовательной организации движений, которые требовали координированной мышечной активности в окрестности ряда различных суставов – он использовал задачу, в которой испытуемый должен завести (машину) при помощи рукоятки, используя при этом неоднократные движения всей руки в области локтевого и плечевого суставов. Он сообщил, что максимальная скорость вращения рукоятки была значительно выше для предпочитаемой руки.

Таким образом, возможно, что некоторые генетические влияния определяют направление или степень предпочтения и исполнения (Corballis et al., 1980; Gangestad, Yeo, 1994; Janske, Steinmetz, 1995). Однако есть значительные сомнения в том, что только гены ответственны за доминирование руки. Жизненный опыт и обучение выступают в роли совокупного влияния внешней среды на различия между руками в предпочтении и эффективности работы (Provins, 1997). Если все или некоторые из нейромышечных компонентов, участвующих в формировании специфического навыка, имеют программы, совпадающие с другими навыками, например, при удержании карандаша и манипуляциях с ним при рисовании требуются многие из тех же нейромышечных компонентов и действий, как при движении пальцев и кисти при письме, и поэтому выборы предпочтительной руки для двух этих задач высоко коррелируют между собой (Oldfield, 1971, Peters, Murphy et al., 1993). Provins (1997) полагал, что «при освоении таких игр как теннис, бадминтон и сквош, можно ожидать, что постепенное совершенствование владения ракеткой определенной рукой в процессе обучения одной из этих игр приведет к положительному переносу умения обращаться с ракеткой той же рукой при последующем обучении другой игре». Но это также предполагает, что увеличение уверенности в эффективности использования определенной руки для некоторых похожих навыков может иметь другой обобщающий эффект. Когда одна сторона становится более умелой и надежной в выполнении этих привычных задач, может возрасти вера в способность этой стороны справиться с любыми другими действиями, связанными с предыдущими. Следовательно, иногда предпочтение использовать определенную руку для относительно простой или новой задачи может быть выраженным, что не обязательно поддерживается превосходством при исполнении (Provins, 1997).

Несмотря на общепринятое мнение, что наличие ведущей руки связано с различиями в нервном контроле каждой руки, механизмы, ответственные за эти различия, остаются спорными. Некоторые предварительные

исследования, оценивающие ведущую руку, определяли время реакции, время движения, и точность конечного положения быстрых целенаправленных движений рук. Ожидалось, что оценка таких действий позволит дифференцировать механизмы баллистических движений («открытой петли»), которые, по определению, не находятся под влиянием сенсорной обратной связи, от механизмов «замкнутой петли», по определению управляемых сенсорной обратной связью. Это деление появилось под влиянием идей Woodworth (Woodworth, 1899) and Fitts (Fitts, 1966, 1992; Fitts, Radford, 1966) и поддерживается исследованиями контрастных быстрых целенаправленных движений, осуществляемых при разных требованиях к точности (Keele, Posner, 1968; Schmidt, 1969; Schmidt, Russell 1972; Schmidt, 1988; Schmidt, Lee, 1999; Wallace, Newell 1983). Однако, такие попытки дифференцировать эффекты сенсорной обратной связи на работу доминантной и недоминантной руки привели к неоднозначным результатам, оставив открытым вопрос, как еще можно понять нервную основу наличия ведущей руки (Carson et al., 1990, 1992; Elliott et al., 1994, 1995; Flowers 1975; Roy, Elliott, 1986; Roy et al., 1994; Sainburg 2002; Todor, Cisneros, 1985). Недавно полученные данные из Department of Kinesiology of the Pennsylvania State University демонстрируют роль регулирующих влияний межсегментарной динамики в преимуществе доминантной руки при целенаправленных движениях (Sainburg 2002; Sainburg, Kalakanis, 2000). Эти исследования выявили, что вращающие моменты мышц были лучше координированы в локтевом и плечевом суставах доминантной руки. Более того, искривления траектории доминантной руки не зависели от взаимодействия вращающих моментов, воздействующих на один сегмент конечности, при движении соседних сегментов конечности, тогда как искривления траектории недоминантной руки, по-видимому, подчиняются таким взаимодействиям (Sainburg, Kalakanis, 2000). Результаты работы Sainburg и Kalakanis (2000) поддерживают гипотезу, что ручная асимметрия связана с различиями регулирующих влияний на динамику разных конечностей.

Предпочтение и исполнение – применение в клинической практике

Клиническая парадигма стимулировала множество подходов к оценке ведущей руки, обычно эти сообщения касаются «ручного доминирования». В целом, в основе экспериментальных клинических методов лежит

измерение и оценка различных параметров различия между руками согласно индексу шкалы мануальной асимметрии. Это может принимать форму оценки различий максимальной изометрической силы (Brand, Hollister, 1999) или надлежащего факторного анализа на основании данных психометрических тестов и вопросников. Важной в этом отношении является работа (Annett 1970; Annett et al., 1979, Oldfield, 1971), в которой разработан вопросник для выявления ведущей руки с целью оценки ручного доминирования. Использовался традиционный подход к исследованию действий, выполняемых одной рукой, на основе контекстуальной уверенности, что квалифицированные действия человека непременно связаны с особыми способностями так называемой доминантной руки. Однако, согласно сообщению Guiard (Guiard, 1987), в вопросники для выявления ручного предпочтения систематически включаются вопросы, связанные с бимануальными действиями, другими словами, действиями, требующими участия обеих рук. Так, в вопроснике Annett's (Annett, 1967) пять из восьми вопросов относятся к бимануальным действиям, а в популярном Эдинбургском реестре ("Edinburgh Handedness Inventory") (Oldfield, 1971) одиннадцать из двадцати представленных вопросов связаны с бимануальными актами. Композиция из 75 вопросов современного вопросника (Provins et al., 1982) ясно демонстрирует недостаток значимых для изучения мануального предпочтения задач для одной руки, и избытие бимануальных задач. Существует также подход, который основан на оценке объема мышечной массы, поскольку хорошо известно по литературе, что мышечная масса доминирующей конечности выше. Этот феномен обычно объясняют ведущей (связанной с тренировкой) гипертрофией (Епока, 1994).

Время реакции и латерализация двигательной активности

Полушария большого мозга специализируются на разных задачах. Это заставило исследователей думать, что левая рука должна быть быстрее по времени реакции в действиях, вовлекающих пространственные отношения (например, прицеливание в мишень). Результаты Boulinquez и Bartélemy (2000) подтвердили эту идею. Dane and Erzurumluoglu (2003) обнаружили, что среди игроков в ручной мяч, леворукие люди были быстрее, чем праворукие, при тестировании, вовлекающем левую руку, но не было различий между временами реакции право- и леворуких, когда использовалась правая рука. Наконец, хотя среди игроков в ручной мяч по времени реакции праворукие мужчины были быстрее праворуких женщин, та-

ких половых различий не было среди леворуких мужчин и женщин. Авторы сделали вывод, что леворукие люди имеют врожденное преимущество в отношении времени реакции. В давних экспериментах Howes и Boller (1975) у больных с односторонними поражениями любого полушария мозга простое время реакции руки, ипсилатеральной поражению, было значительно увеличенным, но эффект был значительно более выражен, когда поражение касалось недоминантного полушария. Был сделан вывод, что нейроны базальных ганглиев или вблизи них и задней теменной области недоминантного полушария влияют на простое время реакции. В экспериментах с использованием компьютерной мыши Peters и Ivanoff (1999) обнаружили, что у праворуких людей реакция правой руки была, как ожидалось, быстрее, но у леворуких людей быстрота реакции были одинакова для обеих рук. Предпочитаемая рука при выполнении движений обычно была быстрее. Однако преимущество времени реакции предпочитаемой руки по сравнению с не предпочитаемой было таким незначительным, что они рекомендовали менять руки при использовании мыши. Bryden (2002), исследовавший только праворуких людей, обнаружил, что трудность задачи не влияет на различие времени реакции между левой и правой руками.

Было обнаружено, что у испытуемых, которые должны были реагировать на звуковой стимул разгибанием ноги, время реакции было быстрее, если до подачи стимула они осуществляли в течение 3 секунд изометрическое сокращение мышц этой ноги. Можно было ожидать, что мышечное сокращение само по себе должно быть быстрее (поскольку мышца была разогрета и прочее), но удивительно было то, что предсократительная часть времени реакции была тоже короче. Создалось впечатление, что изометрическое сокращение мышцы позволяет мозгу работать быстрее. Gutnik с соавторами (2001) исследовали двадцать четыре обычных студентов политехнического института и 10 типичных игроков регби. Участники исследования должны были реагировать унилатерально простой сенсомоторной реакцией на унифицированный или альтернативный тест. Более короткое время реакции доминантной руки при тестировании простых и сложных звуковых сигналов, независимо от пола и спортивных результатов, объяснялось с позиции специализации левого полушария и разных аспектов механизмов обработки информации.

Возможные физиологические механизмы латерализации мануальных реакций

Кинематический анализ процесса доставания какого-либо предмета позволил предположить, что левое полушарие является доминантным для контроля компонента баллистического движения, который больше зависит от моторных программ; а правое полушарие доминирует в контроле компонента закрытой петли, более зависимого от сенсорной обратной связи (Haaland et al., 2004). Эта гипотеза асимметрии полушарий по типу открытой и закрытой петли предполагает также, что перспективное планирование должно зависеть от левого полушария, а онлайн-модификация ответа, которая определяет процессы закрытой петли, должна зависеть от правого полушария. Французские ученые сообщали, что нормальные праворукие обычно выполняют баллистические целенаправленные движения открытой петли с меньшей систематической ошибкой, при использовании левой, а не правой руки (Guiard et al., 1983). Используя кинематический анализ доставания доминантной рукой у больных с поражением левого или правого полушария, Haaland et al., (2004) обнаружили, что у больных с поражением левого полушария выявлялась снижение начальной максимальной скорости с удлинением фазы замедления и ускорением вторичных максимальных скоростей, а больные с поражением правого полушария проявляли недостатки только в финальном отклонении. Эти различия более совместимы с гипотезой динамического доминирования, которая связывает специализацию левого полушария с регуляцией траектории движения, а специализацию правого полушария с контролем положения, а не с глобальными недостатками обработки информации в системах открытой и закрытой петель.

Различия между конечностями с позиции обработки информации в системе открытой и закрытой петель

Ранее предлагалась идея о том, что недоминантная рука специализируется в отношении механизмов коррекции ошибок по принципу обратной связи, хотя исследования влияния сенсорной обратной связи на деятельность доминантной и недоминантной руки дали противоречивые результаты (Carson et al., 1990, 1992, 1995; Elliott et al., 1994; Flowers, 1975; Roy, Elliott, 1986; Roy et al., 1994; Todor, Cisneros, 1985). Например, Flowers (1975) и другие (Todor, Doane, 1977; Carson et al., 1993; Todor, Cisneros, 1985) предположили, что мануальная асимметрия связана с раз-

личиями в использовании визуальной обратной связи, которая появляется при необходимости высокой точности целенаправленных движений. Однако появились противоречивые объяснения результатов исследований, в которых не удалось изменить различия точности целенаправленных движений между конечностями путем управления условиями визуальной обратной связи (Roy, Elliott, 1986; Carson, 1992; Carson et al., 1990, 1993). В противовес механизмам обратной связи, некоторые авторы предположили преимущество полушария, ответственного за доминантную руку, для планирования, инициации или упорядочения движений (Annett et al., 1979; Todor, Kypric, 1980; Todor, Smiley-Oyen, 1987; Carson et al., 1995). Другие исследования, на основании лучших показателей времени реакции левой руки, позволяют полагать преимущество полушария, связанного с недоминантной рукой, в отношении подготовки движения (Carson et al., 1990; Elliott et al., 1993).

Таким образом, сама идея о дифференцированной регуляции доминантной и недоминантной рук механизмами управления по принципу открытой и закрытой петли остается дискуссионной. Однако в большинстве из этих исследований в качестве зависимых показателей использовались время реакции, максимальная скорость, длительность движения и/или точность конечной позиции. Следует подчеркнуть, что полученные нами в настоящее время результаты свидетельствуют о существенных различиях между конечностями в стратегии движения, что выявляется ранней фазой профилей ускорения, без значимых различий в точности или скорости движений. Следовательно, по-видимому, неопределенные результаты многих предыдущих исследований могут быть связаны с выбранными зависимыми переменными, включая также различия между конечностями. Исследования больных с односторонними поражениями мозга предоставили последовательные и обоснованные доказательства в пользу гипотезы об управляющих механизмах полушарий по принципу открытой и закрытой петли. Naaland с соавторами (Naaland et al., 1977; Naaland, Delaney, 1981; Naaland, Harrington 1989, 1996, 1994; Prestopnik et al., 2003) для исследования нарушений движений руки со стороны поражения у больных с инсультом использовали перцепционные двигательные задачи, которые требуют быстрых реципрокных целенаправленных движений между двумя мишенями, варьирующие по размеру и/или расстоянию. Для исключения помех, связанных с влиянием двигательной слабости, выпадения зрительного поля и выключения зрения, в этих экспериментах больные с инсультом осуществляли горизонтальное движение руки, соответствующей стороне поражения, в половине пространства с той же сто-

роны (например, правая половина пространства и правая рука у больных с поражением правого полушария). Поражения доминантного полушария вызывали нарушения начального, баллистического компонента движения, не затрагивая поздний компонент (Haaland, Delaney, 1981; Haaland, Harrington 1989, 1994, 1996; Haaland et al., 1977; Prestopnik et al., 2003). У больных с поражениями недоминантного полушария никаких нарушений при выполнении этого задания не было. Однако, при повышении требований к точности выполняемой задачи, больные с недоминантными поражениями демонстрировали недостатки в точности конечной позиции (Haaland, Delaney, 1981; Haaland, Harrington, 1989, 1994, 1996; Haaland et al., 1977; Prestopnik et al., 2003; Winstein, Pohl, 1995). Эти результаты позволяют полагать, что доминантное полушарие важно для контроля быстрых, баллистических компонентов движения, которые больше зависят от планирования (открытая петля), а недоминантное полушарие более важно для более позднего компонента, который в большей степени отвечает за модификацию ответа (закрытая петля). С этими данными согласуются результаты исследований Winstein и Pohl (1995), которые показали, что недоминантные поражения приводили к задержке фазы замедления движения, тогда как доминантные поражения вызывали задержку начальной фазы ускорения движения. Проводимые нами исследования подтверждают эти данные, указывая на то, что система доминантная конечность/полушарие опирается на регулирование по амплитуде сигнала в открытой петле (open-loop pulse-height control), а недоминантная система на регулирование по длительности сигнала в закрытой петле (closed-loop pulse-width control). Следует подчеркнуть, что неврологически интактные люди используют оба механизма каждой рукой, но, по-видимому, в большей степени полагаются на один или другой в зависимости от руки, которой пользуются. В прежних исследованиях больных с инсультом специально не изучались механизмы регуляции по амплитуде и длительности сигнала, и, следовательно, следует еще определить, будут ли у этих больных проявляться специфические для стороны поражения нарушения этих механизмов.

С целью изучения, связано ли наличие ведущей руки с асимметрией в нервном контроле, предыдущие исследования сравнивали деятельность доминантной и недоминантной руки во время целенаправленных движений. В ряде работ было показано, что преимущества доминантной руки в достижении точности не были очевидными во время «баллистических» (низкая точность, высокая скорость) движений, и выявлялись только при увеличении требований к точности выполнения экспериментальной задачи (Carson et al., 1993; Elliott et al., 1994; Flowers 1975; Steingruber 1975;

Todor, Cisneros, 1985). Некоторые исследования приписывали более высокую точность доминантной руки во время выполнения движений высокой точности меньшей степени «коррекций» траектории во время фазы замедления (Todor, Cisneros, 1985; Carson et al., 1993), тогда как другие приписывали это преимущество в точности движения меньшему числу ошибок в начальной фазе ускорения движения (Annett, Annett, Hudson, 1979; Roy, Elliott, 1986). Первые сообщения предполагали преимущество доминантной руки в отношении механизмов коррекции ошибок, тогда как последние предполагали, что планирование движения более эффективно и совместимо с доминантной конечностью. Исследования, в которых использовалась информация о мишени до начала движения, сообщали об удлинении времени реакции для доминантной руки, что поддерживает предположение о неравенстве конечностей в подготовке движения (Carson, 1992; Carson et al., 1990, 1995; Elliott et al., 1993). Сейчас постулируется, что левое полушарие у праворуких людей всегда доминирует при различных произвольных действиях, и, возможно, также высоко специфично в отношении контроля произвольных пространственных движений, независимо от того, какая рука действует, правая или левая (Itoh et al., 2001; Boulinguez et al., 2001). Кроме того, левое полушарие поддерживает двигательные программы в течение коротких периодов деятельности (Tremblay и др., 2005). Испанские ученые (Sabate et al., 2004) изучали асимметрию полушарий для планирования движений как причину поведенческой латерализации. Их исследование выполнялось на здоровых добровольцах и больных, страдающих односторонним поражением мозга, вызванным инсультом. Двигательное планирование оценивалось с помощью двигательного образа движения руки, умственного представления о характере движения, включающего внутреннюю стимуляцию, но не реальное исполнение движения. Они показали, что мозговые инсульты увеличивали время исполнения и реального, и виртуального движений. Левосторонние мозговые инсульты уменьшали скорость реальных движений в обеих руках, тогда как правосторонние инсульты главным образом нарушали движения левой руки. Аналогичное влияние отмечалось в отношении виртуальных движений, позволяя говорить о доминировании левого мозга при моторном планировании у людей. Hermsdorfer, Blankenfeld и Goldenberg (2003) предоставили четкие доказательства того, что доминантное полушарие играет специфическую роль в программировании и выполнении ипсилатеральных целенаправленных движений, при этом важность ипсилатерального контроля возрастает с усложнением задачи. Прежде Hermsdorfer и соотрудники (1999) подчеркивали доминант-

ную роль правого полушария в обработке зрительно-пространственных аспектов целенаправленных движений, тогда как левое полушарие содействует непространственным аспектам разработки программы действий (препланирования) при повышении трудности задачи. Ученые Медицинского колледжа во Флориде с помощью теста Вада исследовали разные модели изящных двигательных тестов, включающих тонкие и точные движения и независимые движения пальцев рук. Для типичной группы, во время анестезии левого полушария, кинетические ошибки конечности для правой и левой рук не отличались, но во время анестезии правого полушария левая рука делала больше ошибок, чем правая. Они сделали вывод, что для людей с типичной организацией мозга левое полушарие опосредует двигательную синхронизацию обеих рук, но правое полушарие контролирует, главным образом, ловкость левой руки (Heilman et al., 2000). Три эксперимента по изучению морфологии захвата и использования руки были проведены на выборке шимпанзе. В эксперименте №1 изучалась морфология захвата при схватывании пищевых объектов, и было обнаружено, что животные, которые усваивали точный захват, были более праворукими, чем шимпанзе, использующие другие захваты. В эксперименте №2 оценивалось влияние типа пищи на схватывание. Более мелкие пищевые объекты вызвали более точные захваты для правой руки. В эксперименте №3 сравнивалась частота ошибок для левой и правой рук при схватывании пищи. Левая рука делала значительно больше ошибок по сравнению с правой рукой. Совокупные результаты указывают, что шимпанзе проявляют левополушарную асимметрию в двигательных навыках при использовании точных захватов (Hopkins et al., 2002).

Следует отметить, что преимущества доминантной руки не относятся ко всем задачам или ко всем аспектам задач. Healey et al., (1986) исследовали обширный ряд задач с помощью вопросника и обнаружили, что четыре фактора, или группы задач, отвечают за 80% разногласий относительно предпочитаемой руки. Эти авторы обнаружили, что некоторые задачи выполнялись почти исключительно доминантной рукой, тогда как другие чаще всего выполнялись недоминантной рукой. Это исследование выявило, что ведущая рука не может определяться просто по таким факторам, как использование инструментов, или вовлечение проксимальных вместо дистальных мышц. Задачи доминантной руки почти исключительно ассоциировались с активностью, требующей точности в межсуставной координации и формирования траектории. Например, бросание мяча в мишень зависит от траектории руки до освобождения мяча, а рисование определяется траекторией пишущего прибора. Спецификация критически зависит от межсуставной координации и регуляции межсегментной ди-

намики (Sainburg et al., 1993, 1995, 1999). Наоборот, задачи недоминантной руки связаны с пространственно ориентированным положением сегментов тела. Эти задачи включали расположение руки, при необходимости показать на отдаленный объект, что аналогично другим функциональным задачам, например, держание куска бумаги при резании его ножницами, или ориентация руки в пространстве для того, чтобы поймать бейсбольный мяч. Эти задачи поструральной ориентации менее зависимы от межсегментарной динамики, поскольку траектория, используемая для достижения положения, не критична для успеха задачи.

Нужно напомнить, что различия в координации между конечностями, возможно, отражают пожизненную практику и рабочий опыт, что часто ассоциируется с использованием доминантной руки. Эта идея поддерживается предыдущими исследованиями, указывающими, что точная координация мышечных сил с межсегментарными и силами окружающей среды зависит от проприоцептивной информации (Ghez, Sainburg, 1995; Sainburg et al., 1993, 1995) и обучения (Lackner, Dizio 1994; Sainburg et al., 1999a; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994), и что такая координация развивается на протяжении нескольких первых лет жизни (Thelen et al., 1983, 1993; Zernicke, Schneider, 1993). Согласно этой точке зрения, изученные здесь различия динамического контроля конечностей, могут возникать вторично к асимметричному жизненному опыту пользования каждой рукой. Эта интерпретация предполагает, что более ранний фактор ответственен за начальную асимметрию использования конечностей.

Альтернативно, предполагалось, что влияния поведения на «рукость» определяются физиологическими асимметриями, которые существуют раньше, чем появляется возможность для развития такого жизненного опыта (Annett, 1992; Clark et al., 1996; Coryell 1985; Drea et al., 1995; McManus, 1985; Melsbach et al., 1996; Tan, 1990). Согласно этой идее, ведущая рука возникает в связи с различиями нервных контуров в каждом полушарии, которые специализируются на регуляции разных аспектов движений конечностей (Caplan, Kinsbourne, 1976; Corryel, 1985; Futagi et al., 1995; Hepper et al., 1991, 1998; Konishi et al., 1986, 1997; Ottaviano et al., 1989; Tan et al., 1992). Правдоподобно, что различия таких контуров связаны с легкостью моделирующих и регулирующих влияний на динамику конечностей. Однако на основании современных данных невозможно определить, являются ли различия нервных схем причиной асимметрии динамического контроля рук, или наоборот. Тем не менее, современные данные Bagesteiro и Sainburg (2002) поддерживают гипотезу, что ве-

душая рука у взрослых ассоциируется с существенными «межконечностными» различиями в контроле динамики конечностей.

Недавно проведенные исследования регуляции мультисуставной координации показали важность динамики движений в понимании нервного контроля движений достижения (reaching movements). Для развития желаемой траектории мышечная сила должна быть согласована как с внешними силами со стороны окружающей среды, так и дополнительными внутренними силами, которые возникают в пределах мышечно-скелетной системы (опорно-двигательного аппарата). Внутренние силы включают силы взаимодействия, возникающие в данном сегменте конечности при движении примыкающих сегментов, и силами, связанными с растяжением и сдавливанием несократительных тканей. Силы окружающей среды включают силы, источники которых являются внешними по отношению к мышечно-скелетной системе (например, сила тяжести и контакт с окружающими объектами). Прежние сообщения показали, что с практикой использования доминантной руки субъекты приспосабливаются к кориолисовым силам (Lackner, Dizio, 1994) и силам внутреннего трения, действующим на руку при манипуляциях (Gandolfo et al., 1996; Goodbody, Wolpert, 1998; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994). Использование предварительных механизмов для этой адаптации было очевидным в связи с существованием «последствия», или траекторий пути руки, которые отражали направление и величину предварительно приложенных сил. В последнее время мы расширили эти данные, показав, что регуляция сил взаимодействия также зависит от нервного представительства мышечно-скелетной динамики.

Существует много специфических тестов, используемых для исследования эффективности двигательной деятельности, и некоторые авторы пришли к заключению о наличии специфичности индивидуальных достижений в отношении типа моторной активности (Fleishman, Nempel, 1954; Nempel, Fleishman, 1955; Fleishman, 1962). Provins (1997) подчеркивал, что различие в двигательной деятельности левой и правой рук зависит от природы задачи. Природа мануальной активности, часто используемой в качестве критериев исполнения в разных тестах по оценке ведущей руки (например, письмо, бросание, откручивание), может быть разной и основанной на разных уровнях центральной нервной системы, обеспечивающих субстраты для произвольных движений в соответствующей иерархической взаимосвязи (Morris et al., Summers, 1989).

Для мануального контроля могут быть очень важны кинестетические характеристики движения (Bernstein, 1967; Schmidt, 1988; Latash, 1993; Schmidt, Lee, 1999). Предполагается, что различие тактильных особен-

ностей является функцией правого полушария (Carmon, Benton, 1969; Fontenot, Benton, 1971; Zaidel, Sperry, 1973). Fontenot и Benton (1971) обнаружили, что у больных с поражениями левого полушария было нарушено восприятие направления тактильной стимуляции правой руки, тогда как у больных с поражениями правого полушария выявлялось двустороннее ухудшение восприятия. Эта идея согласуется с предыдущими исследованиями больных с полной церебральной комиссуротомией, которые демонстрировали преимущество леворуких в отношении невербальных тактильных задач (Milner, Taylor, 1972; Kumar, 1977; Dodds, 1978). Используя задачи кросс-модального геометрического согласования, Dodds (1978) обнаружил, что правое полушарие является главным в отношении, как скорости, так и точности. Используя тактильную модификацию теста Memory for Designs, Kumar (1977) обнаружил, что обработка информации в правом полушарии значительно превосходит этот процесс в левом полушарии, свидетельствуя о независимой правополушарной памяти о пространственных конфигурациях. Поскольку эта правополушарное превосходство не очевидно у субъектов с интактным или сохраненным мозолистым телом, межполушарная передача, вероятно, уравнивает исполнение любой рукой. Это значит, что нервные субстраты обработки тактильно-пространственной информации могут быть праволатерализованы, даже если преимущество левой руки не очевидно; более того, возможно, что правосторонняя обработка более необходима, чем левосторонняя, из-за межполушарной передачи.

Работы Peters (1977, 1985), Guiard (1987), Rouselle, Wolff (1991), Byblow, Goodman, 1994, Corcos, 1994, Cassidy, Brown, 2003 представляют экспериментальную основу для исследования асимметрии в контексте бимануальной деятельности человека. В этом комментарии принцип латеральной специализации расширяется до вовлечения комплементарных действий обеих рук в бимануальной деятельности, а также выявления адаптивных преимуществ комплементарности в специализации рук у человека.

На основании повседневного жизненного опыта и экспериментальных исследований мы знаем, что люди могут контролировать почти любую переменную, характеризующую произвольное движение: угол сустава (положение), вращающий момент сустава, скорость и точность движения (Ghes, Gordon, 1987; Gordon, Ghez, 1987; Ghes, 1991; Gordon, 1991). Все эти переменные описывают произвольные движения на уровне исполнения. Каждая из этих контролируемых переменных может быть интерпретирована как сигнал, передаваемый от одного высшего уровня системы

моторного контроля другому (или к исполнительному аппарату) независимо от текущего условия выполнения задачи, которое часто зависит от внешних и, иногда, непредсказуемых факторов. Классический подход к двигательному исполнению представлен N. Bernstein в 1935 (Bernstein, 1967). Он представлял систему двигательного контроля как «черный ящик» с практически неизвестной внутренней структурой, который должен регулировать эффекторный аппарат с множественными связями и степенями свободы. Он пришел к следующему заключению:

а. Система двигательной регуляции должна представлять иерархию нескольких уровней.

б. Должны существовать петли обратной связи, соединяющие нижние уровни с высшими, необходимые для настройки «нисходящих» команд.

в. Число степеней свободы в двигательной системе всегда избыточно и процесс регуляции можно рассматривать как преодоление неопределенности, связанной с избыточностью степеней свободы.

Уровень «принятие решения» ассоциируется с возникновением произвольной или сознательной центральной моторной команды, или моторной программы как прототипа планируемого движения (Bernstein, 1967), и, вероятно, связан с префронтальным или другими взаимодействующими корковыми уровнями планирования движений. Schmidt (1988), Schmidt, Lee (1999) преобразовали эту идею в форму концептуальной модели – «генерализованная двигательная программа».

Уровень «исполнение решения» объединяет две важные функции, осуществление движения и информацию высших регулирующих уровней о ходе движения и изменениях внешних условий. Этот уровень включает мышцы, суставы, сухожилия и кожные структуры со всеми рецепторами, чувствительными к стимулам разных модальностей. Таким образом, этот уровень представляет систему, способную исполнять входящие команды (общий пресинаптический вход к α - и γ -мотонейронам), и состоит из большого количества сложных полисинаптических цепочек со сложными объединениями различных петель. Эти две функции кажутся совсем разными, но некоторые исследования позволяют полагать, что они очень тесно взаимосвязаны и, вероятно, используют одни и те же рецепторы, афферентные пути и центральные связи (Feldman, Latash, 1982; Latash, 1993). Итак, этот уровень включает большинство внутриспинальных структур, но не обязательно полагается на них. Он объединяет моносинаптические и олигосинаптические рефлекторные петли от периферических рецепторов, дуги возвратного и реципрокного торможений.

Согласно подходу Bernstein, важен количественный анализ движений с множеством степеней свободы, чтобы понять определенную кинематическую основу двигательного контроля. В начале 80-ых годов XX века Morasso, Lacquaniti и Soechting опубликовали данные исследований вытягивания руки (arm reaching), в которых были идентифицированы некоторые отдельные кинематические характеристики (Morasso, 1981; Soechting, Lacquaniti, 1981; Lacquaniti, и др., 1982). Morasso отметил (1981), что «общими свойствами разных движений вытягивания руки являются форма тангенциальной скорости руки с одним максимумом и прямая форма траектории руки». Soechting и Lacquaniti (1981), кроме того, отметили, что на эти свойства не влияют изменения нагрузки, удерживаемой в руке, и планируемая скорость движения. Эти свойства прямолинейности и «колоколообразных» профилей скорости стали определяющими свойствами естественных reaching движений у человека, хотя Hollerbach (1982) отметил, что движения в саггитальной плоскости обычно более изогнуты, чем движения в горизонтальной плоскости. Прямые, плавные движения требуют от ЦНС создавать соответствующие вращающие моменты мышц в области суставов. Предлагалось использовать критерии оптимизации силы (Uno et al., 1989), но применимость этого подхода на всем рабочем пространстве не установлена.

Обсуждаемая в настоящее время модель γ -равновесия отчасти основана на состоянии периферических мышц. Эта модель предполагает, что центральные команды из высших нервных центров могут проявляться через переменную γ , которая выражается в единицах длины и является порогом тонического рефлекса растяжения мышц. Различие между γ - и сопутствующей обратной связью от мышечных проприорецепторов определяет положение в пространстве, «точку равновесия» (EP), в которой все мышечные и внешние вращающие моменты сбалансированы. Задачей произвольного движения является смещение этой EP от исходной к финальной позиции и предоставление возможности нервномышечным механизмам нижнего уровня, особенно спинномозговому, направлять мышцы к их новым EPs. γ - Модель Фельдмана-Левина (γ -FL) утверждает, что центральная команда, которая монотонно сдвигается от своего первоначального значения к финальному, «не зависит от текущих внешних условий» и осуществляет регуляцию как отдельных, так и многих мышц и степеней свободы через «позиционные системы координат» (Feldman, Levin, 1995).

Кроме того, осуществляется тщательное планирование движения в показателях вращающих моментов мышц (или точнее, характера активации

мышц). ЭМГ-характеристики истинных мышечных вращающих моментов будут отличаться в некоторой степени от этих планов из-за особенностей податливости периферической нервномышечной системы к выполнению хорошо запланированного движения (соответствия плана движения возможностям его выполнения) (Gottlieb, 1996). Движение является результатом податливого взаимодействия между мышцами и их нагрузкой в соответствии с ньютоновской механикой. Это планирование основано на приобретенной внутренней модели динамики конечности и нагрузки, что требует лишь нескольких параметров для создания двухфазной структуры вращающего момента, которая соответствует задаче (Gottlieb, 1993). Кроме планирования вращающего момента, ЦНС также имеет план траектории, который представляет собой «ожидание», какой траектория должна быть, и по которой мы оцениваем кинематический результат. Это можно описать как траекторию EP (точки равновесия) (которая существует в силу нервномышечной податливости). Если приобретенная модель неверна (Shadmehr et al., 1993), она будет исправляться, при условии достаточной практики, до тех пор, пока траектория не восстановится с помощью нового набора вращающих моментов суставов.

Поскольку кости и мышцы доминантных рук тяжелее и длиннее, чем кости и мышцы недоминантных рук, доминантные верхние конечности могут проявлять более выраженные инерционные силы и вращательные моменты, чем развиваемые недоминантными конечностями.

Liederman (1983) пришел к заключению, что с позиции латерализации, «основная часть действий будет связана с доминированием системы левое полушарие/правая рука, но это совместное влияние многих факторов, которые сами по себе могут действовать относительно независимо, а не одиночного механизма, который проявляется со временем» (стр.35-36). Healey с сотрудниками (1986) сделали открытие на основе 55 вопросов, направленных на изучение разных уровней активности предпочитаемой руки. Они обнаружили, что ручное предпочтение является многомерным качеством и возникает из-за ряда факторов. Первый фактор связан с тонкими сложными движениями высокой точности, которые контролируются постоянно изменяющимися специфическими двигательными программами. Второй фактор представляет движения, управляемые двигательной программой, которая подвергается незначительной модификации после ее возникновения и может вовлекаться как для дистальных, так и для проксимальных мышц. Типичными примерами являются быстрые движения пальцев или указывание на что-то на расстоянии. Третий фактор может рассматриваться как проксимальный/осевой фактор. Например, человек собирает взмахнуть рукой, чтобы ударить по мячу. Эта задача требует

больше силы, чем тонкого двигательного контроля, и не нуждается в непрерывной модификации движения тотчас, как оно начинается. Фактор четвертый, вероятно, действительно представляет баллистические движения (бросание мяча или стрелы в мишень), включающие активность проксимальной и осевой мускулатуры, но, в отличие от третьего фактора, эти активности требуют большей точности, чтобы попасть в специфическую мишень. Интересно, что факторы 1 и 4 представляют, в основном, активности правой руки у праворуких людей, тогда как для факторов 2 и 3 «пристрастие» к правой руке выражено значительно меньше. Различие между факторами, можно, вероятно, объяснить, вслед за Provins, Milner, Kerr (1982), тем, что в отношении разных видов мануального поведения степень латерализации у людей выражена по-разному. Эти авторы также полагают, что некоторые высоко точные и квалифицированные движения, например, метание копья, письмо или рисование (т.е. активности, основанные на факторах 1 и 4), должны быть более латерализованы, чем активности, зависящие от силы рук (например, активность, которая используется, чтобы нести портфель, или размещение рук на опоре перед тем, как делать «колесо» (оба движения, по-видимому, основаны на факторе 3). Аналогичный подход к объяснению латерального поведения использовали Beukelaar и Kroonenberg (1983).

Неравенство верхних конечностей при движении – биомеханический подход

Использование опережающих механизмов для этой адаптации было очевидным в связи с существованием «последствия», или кривизны траектории руки, которая отражает направление и величину предварительно приложенных сил. Кинематический анализ выявил различия в стратегиях регуляции левой и правой рук (Sainburg et al., 1999; Hermsdorfer, Blankenfeld, Goldenberg, 2003). После адаптации к массе, прикрепленной к предплечью, положение массы экспериментально изменялось (с тем, чтобы изменить центр инерции сегмента предплечье/масса) в случайных, «сюрпризных» пробах. Во время этих проб испытуемые продолжали инициировать движения со структурой вращающего момента мышц, соответствовавшей инерционному условию, к которому они предварительно адаптировались. Ошибки начального направления движения, таким образом, точно предсказывались опережающей стимуляцией по принципу открытой петли. Эти исследования наглядно продемонстриро-

вали, что успешная координация мультисегментарных движений зависит от точных нервных представлений динамики мышечно-скелетной системы и специфических задач. Sainburg and Kalakanis (2000) исследовали различия доминантной и недоминантной рук в межсуставной координации при выполнении движений по достижению мишени. Используя 6 сильных неврологически интактных праворуких участников, они сравнивали различия деятельности доминантной и недоминантной рук во время быстрых целенаправленных движений. Обе руки удерживались в горизонтальной плоскости воздушно-струйной системой, которая исключала влияния силы тяжести и трения. Поскольку на движение руки влияли как мышечные, так и межсегментарные силы, авторы анализировали эти эффекты отдельно как вращающий момент мышцы и вращающий момент взаимодействия (Sainburg et al., 1999). Для экспериментального управления вкладом межсегментарной динамики в движение конечности, они предлагали три мишени, расположенные по разным направлениям и на разных расстояниях, с тем расчетом, чтобы обеспечить одинаковое по величине движение локтевого сустава (20°), но разную амплитуду движения плеча (5, 10 и 15°). Таким образом, авторы могли исследовать влияния вращающих моментов взаимодействия на регуляцию произвольного вытягивания доминантной и недоминантной рук. Авторы обнаружили, что траектории левой и правой рук существенно различались с противоположно направленными изгибами. Эти изгибы прямо указывали на разный характер межсуставной координации, используемой каждой рукой. По сравнению с правой рукой движения левой руки систематически начинались с большим разгибанием для данной величины сгибания плеча. Разная кривизна траектории отражает разную структуру координации локтевого и плечевого суставов. В целом, *общие* вращающие моменты правого и левого локтевых суставов были аналогичными, тогда как общий вращающий момент правого плеча был больше, чем общий вращающий момент левого плеча. Примечательно, что для левой руки вращающий момент мышц локтевого сустава вносил более значимый вклад в движение в обоих суставах. Наоборот, для правой руки ускорение в локтевом или плечевом суставах определялось в большей степени вращающим моментом мышц плеча. Как показано предварительно, адаптация к динамике специфического по задаче движения осуществляется путем развития внутренних представлений о действовавших нагрузках. Во время практической деятельности в особых условиях в отношении вязкости, ускорения поворота (кориолисово ускорение) и инерционной нагрузки (Gandolfo et al., 1996; Goodbody, Wolpert 1998; Lackner, Dizio, 1994; Sainburg et al., 1999; Shadmehr, Mussa-Ivaldi, 1994), ЦНС создает внутренние модели

действовавших сил, которые используются в качестве информации об ожидаемой динамике мышечно-скелетной системы и окружающей среды для планирования последующих движений. Ногге и др. (1996) продемонстрировали, что преимущества доминантной руки в точности бросания связаны с более адекватным распределением во времени разгибания пальцев относительно движения проксимальной части конечности. Это указывает на различия между конечностями в координации проксимальных и дистальных суставов. Эти сведения расширили данные Ногге (1996), позволяя полагать, что преимущества доминантной руки для межсуставной координации являются результатом более точных предсказаний эффектов межсегментной динамики во время планирования движений. Результаты Sainburg и Kalakanis (2000) также показывают, что доминантная рука может достигать более дифференцированного и гибкого контроля траекторий движений, что необходимо для таких точных движений, как рисование, письмо и бросание мяча.

Кажется противоречивым, что две конечности достигают **одинаковой точности** конечной позиции, несмотря на то, что левая рука демонстрировала менее эффективный контроль межсегментной динамики. Однако уже высказывалось предположение, что контроль траектории конечности и позы обеспечивается разными механизмами (Gottlieb, 1996; Hirayama et al., 1993). Hirayama et al. (1993) продемонстрировали возможность такого контроля, используя двухфазную модель для создания ситуации, в которой движение инициировалось с помощью опережающего динамического регулятора (по принципу открытой петли), тогда как окончательная позиция достигалась путем увеличения жесткости сустава у положения равновесия (коактивация мышц-антагонистов). Gottlieb (1996) разработал аналогичную модель из трех элементов, в которой каждый компонент контроля может дифференцированно утяжеляться, в зависимости от текущих потребностей задачи. Согласно этой модели, свойства начальной траектории являются результатом механизмов открытой петли, основанных на внутренних представлениях о динамике задачи. Второй элемент определяет контроль, опосредованный обратной связью, в основном, воздействующий на податливость конечности. Третий элемент описывает активную модуляцию элементов обратной связи. Если динамика задачи неполно или неточно смоделирована регулятором, эффекты обратной связи могут усиливаться с помощью команд, тем самым, увеличивая вязкость и жесткость сустава в степени, необходимой для желаемой траектории. Это снижает потенциальные отклонения траектории, связанные с неточностью предсказаний о предстоящих механических взаимодействиях. В

этом особом случае контроль должен использовать представления о точке равновесия, поскольку суставной вращающий момент есть, в основном, функция различия между длинами мышц для текущей и желаемой позициями конечностей (Bizzi, 1987; Bizzi, Abend, 1983; Bizzi et al., 1976, 1982; Feldman, 1986; Flash, 1987; Poli, Bizzi, 1979). При таких условиях можно ожидать, что траектория отклонится в соответствии со специфической для задачи инерционной динамикой, например, вращающими моментами взаимодействия. Когда конечность замедляется при приближении к конечной позиции, команда становится доминантной, и опосредованные обратной связью увеличение жесткости и вязкости сустава существенно снижают возможные отклонения траектории и ошибки в финальной позиции. Механизм этого типа может объяснить поведение недоминантной руки, отклонения траектории которой, но **не ошибки конечной позиции**, варьировали в зависимости от величины вращающих моментов взаимодействия.

На кинематику правой руки может влиять сокращение мышц, связанных со ртом. Было высказано предположение, что область Брока филогенетически происходит от премоторных областей, где контролируются движения рук и кистей (Rizzolatti, Arbib, 1998). В поддержку этой гипотезы говорит тот факт, что область Брока также активизируется во время воображаемого движения руки (Decety et al., 1994). Более того, было обнаружено, что автоматическое чтение слов влияет на контроль движений достижения-схватывания (reaching-grasping movements) правой доминантной руки (Gentilucci, Gangitano, 1998; Gentilucci et al., 2000, 2001). Если гипотеза о жесткой связи между контролем речи и регуляции кисти верна, встает вопрос об их функциональном взаимоотношении. Хотя и спекулятивным, но возможным объяснением является то, что во время эволюции первичная форма коммуникации использовала жестикулирование руками. Постепенно, жестикулирование руками, вероятно, трансформировалось в речь посредством использования множества моторных программ к рукам и рту (Armstrong et al., 1995). Премоторные нейроны, вовлеченные в генерацию множества сигналов, управляющих руками и ртом, могли использоваться для трансформации моторных программ от рук ко рту. Гипотеза об общем субстрате, используемом для жестов руками и произнесения речи, поддерживается исследованием, показавшем, что глухие дети при обучении Американскому Языку Жестов, проходят через стадию «ручного детского лепета», в течение которой они манипулируют сублексическими элементами жестов, во многом похожую на стадию детского лепета слышащих детей (Petitto, Marentette, 1991).

Мануальное доминирование и структурная асимметрия рук, предплечий и их костных структур: минеральный состав и плотность костей как отражение общей роли механических факторов в возникновении направленной латерализации

В основе наличия билатеральной асимметрии с позиции усиленной структуры и (или) функции на одной стороне тела лежат несколько врожденных преимуществ, включая контроль над общим размером тела, системное физиологическое окружение (например, диета, гормональный статус) и различные переменные истории жизни (например, возраст, общий уровень активности, стресс после заболеваний и прочее). (Roy et al., 1994). Если продвинутый уровень функции на одной стороне тела обычно приписывается корковому уровню центральной нервной системы (Anett et al., 1979, 1983; Bragina, Dobrochotova, 1984; Springer, Deutsch, 1989; Kolb, Whishaw, 1995; Elliott, Chua, 1996), структурная асимметрия может определяться предположением об асимметрии в связи с механическим использованием конечностей (Roy и др., 1994). Тем не менее, причина ассиметричного развития разных антропометрических особенностей не ясна (Schell et al., 1985). Асимметрии антропометрических размеров развиваются пренатально (Schultz, 1926; Livshits et al., 1988.), продолжают развиваться в детский и юношеский периоды (Van Dusen, 1939; Baer, Djrkatz, 1957; Gutnik, 1990) и обнаруживаются у взрослых (Laubach, McConville, 1967; Malina, Buschang, 1984). Хотя человеческое тело на глаз билатерально симметрично, существуют отдельные структурные асимметрии верхних конечностей, обнаруживаемые у детей и взрослых (Van Dusen, 1939; Wolansky, 1972 - цитировано по Dewey, 1996). Согласно результатам давней работы Ingelmark (1947, цитировано по Peters, 1988), где проводилось сопоставление относительной длины обеих рук и ног в связи с ведущей рукой, у всех праворуких субъектов в возрасте между 6 и 20 годами правая рука была длиннее, а у всех леворуких левая рука была длиннее. Plato и др. (1980) обнаружили, что во всех возрастных группах от 25 до 90 лет у праворуких общая ширина правых рук была значительно выше, чем левых. В исследованиях, в которых специально изучались латеральные асимметрии в размере рук, также сообщалось, что правая рука у праворуких значительно больше левой руки (Purves et al., 1994; White et al., 1994). Однако для леворуких результаты исследований асимметрий наружного диаметра рук и кистей были противоречивы (Dewey, 1996). Kimura и Konishi (1981, цитировано по Dewey, 1996) сообщали лишь о незначительных лево-правых различиях рентгенологических размеров

кистей у леворуких, тогда как Carn с сотрудниками (1976) обнаружили более крупные радиометрические размеры второй пястной кости правой руки у леворуких индивидуумов. Colburne с соавторами, используя компьютерную систему Automated Metacarpophalangeal Profile с точной квантификацией асимметрии человеческой руки (McLeod, Coupland, 1992), обнаружили, что кисти левых рук у крайней степени леворуких значительно больше правых кистей, в то время как у крайних праворуких правые кисти значительно больше левых кистей.

Peters (1983) предположил, что небольшие структурные асимметрии взаимодействуют с текущей практической деятельностью, приводя к выраженным функциональным и структурным различиям. Возможно, есть некоторые основания считать это предположение обоснованным, однако, все же природа структурных различий неясна.

Билатеральная асимметрия разных признаков скелета человека является общим явлением и, обычно, ее связывают в основном с действием факторов внешней среды (Trinkaus, 1978). Одна из наиболее известных асимметрий скелета – большой размер, как правило, правой верхней конечности, преимущественно, из-за преобладания праворуких индивидуумов и связанной с этим большей механической нагрузкой, приходящейся на эту сторону в течение жизни (Ruff, Jones, 1981).

Согласно философскому подходу Lazenby (2002), поведение является проводником комплементарных процессов геометрического моделирования (изменения размера и формы) и гистологического ремоделирования (остеопения из-за неупотребления; восстановление микропереломов). Следовательно, направленная асимметрия особенностей моделирования и ремоделирования скелета является предполагаемым сигналом латерализованной активности. Хорошо известно, что адаптационные процессы, связанные со спортивной тренировкой, влияют не только на мышцы и сухожилия, но также на скелетную систему спортсмена (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994; Kanus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002).

В большинстве научных исследований, посвященных структурным асимметриям рук у детей и взрослых, изучаются так называемые направленные асимметрии, то есть, является ли одна рука больше другой (Aram et al., 1986; White et al., 1994; Dewey, 1996). Однако существует специфический тип ручной асимметрии, называемый *перемежающейся* асимметрией, отражающая неспособность организма к развитию совершенной асимметрии. Ее можно определить как меру различий в костных парах (McLeod, Coupland, 1992). Так в случае рук, высокая степень перемежающейся асимметрии будет отражать большое различие в размерах ме-

жду костными парами, но не привязанное к одной стороне (т. е. правая или левая будет постоянно больше, чем другая). В генетической литературе предполагается, что выраженность перемежающейся асимметрии в популяции является индикатором различных стрессов, генетических, имевших место в процессе развития или в результате воздействий внешней среды (Malina, Buschang, 1984; Livshits et al., 1988; Willems et al., 1993; Dewey, 1996; Tan et al., 1993). Эти авторы сообщали, что у детей с органическими нарушениями, связанными с развитием, перемежающаяся асимметрия рук выявляется чаще, чем у нормальных детей.

Обычно данные по асимметрии преобразуются в проценты направленных асимметрий (%DA) (Steele, Mays, 1995; Mays, 2002; Auerbach, 2005) и рассчитываются по формуле:

$$\%DA = 100 (D_{\text{правая}} - D_{\text{левая}}) / 0,5 (D_{\text{правая}} + D_{\text{левая}}),$$

где %DA = процент направленной асимметрии; $D_{\text{правая}}$ – длина (или диаметр) правой кости, $D_{\text{левая}}$ – длина (или диаметр) левой кости.

Некоторые авторы (Livshits et al., 1998) предпочитают выражать асимметрию, используя формулу

$$\%DA = (D_{\text{правая}} - D_{\text{левая}}) / (D_{\text{правая}} + D_{\text{левая}})$$

Функциональная адаптация кости проявляется увеличением толщины коры, частым развитием костных шпор в месте прикрепления сухожилий и суставных капсул, увеличением плотности костного вещества, и изменениями костей, развивающимися в ответ на увеличенную подвижность костных соединений (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994). Люди уникальны среди приматов по величине направленной билатеральной асимметрии верхних конечностей, проявляемой и в отношении использования, и размера, в пользу размера правой (Schultz, 1937, 1973; McGrew, Marchant, 1997; Auerbach, Ruff, 2005). Существует определенная тенденция, называемая феноменом «перекрестной симметрии» между контралатеральными конечностями (Schaeffer, 1928; Plochocki, 2004), когда длина левой нижней конечности (бедр) больше длины бедра на правой стороне, тогда как длинные кости (плечевая кость) справа больше, чем на левой стороне (Schultz, 1937; Latimer, Lowrance, 1960, 1965; Ruff, Jones, 1981; Naarasalo, 2000). Некоторые авторы сообщали о наличии контралатерального доминирования размера стопы (Mascie-Taylor et al., 1981). Парное билатеральное сравнение в одной и той же популяции постоянно выявляет более высокие значения размера и массы кости в правой руке независимо от ручного доминирования (Plato, Purifoy, 1982). Величина этих различий значительна среди праворуких участников, но не среди леворуких (Plato et al., 1980). Эти результаты позволяют предпола-

гать врожденную тенденцию к большему количеству костной ткани для правой второй пястной кости по сравнению с левой. Более того, дифференциальное напряжение, связанное с наличием ведущей руки, будет увеличивать билатеральное различие среди праворуких, и уменьшать его среди леворуких (Plato et al., 1980; Plato, Purifoy, 1982). Об аналогичных связях между доминированием руки и размерами кости сообщали также Buskirk и др. (1956), которые обнаружили значительное увеличение длины лучевой и локтевой костей доминантной руки игроков в теннис.

Многие исследования предполагают прямую связь между поведенческой и морфологической асимметрией, через механически стимулированное напряжение костей, покрытие поверхности костей желобками и канавками, и их ремоделирование (Iuliano-Burns et al., 2003; Steele, 2000; Lazenby, 2002). Полагают, что кости изменяют свою форму и архитектуру в ответ на растяжение тканей, возникающее при физической активности, и целью исследования Biewener и Bertram было изучить, являются ли моделирующие реакции растущей кости на изменение физической активности приспособлениями для поддержания одинакового распределения функциональных нагрузок (Biewener, Bertram, 1993). Многие авторы утверждали, что увеличенные уровни нагрузки, возникающие при возрастании интенсивности физической активности, будут вызывать специфический адаптивный моделирующий ответ, ведущий к увеличению массы, длины и плотности используемых костей с изменениями геометрии и формы их коры, соответствующими потребностям физической активности (Rubin, Lanyon, 1982, 1984, 1985; Frost, 1983; Lanyon, Rubin, 1984; Cowin и др., 1985; Biewener, Taylor, 1986; Ayalon et al., 1987; Carter, 1987; Carter et al., 1987; Dalsky et al., 1988; Brown et al., 1990; McCulloch et al., 1990; Biewener, Bertram, 1993, 1994; Conroy et al., 1993; Kannus et al., 1994, 1995; Calbet et al., 1998, 1999). Было доказано, что весовая и другая модель тренировки, по-видимому, обеспечивает более эффективный остеогенный стимул в отношении увеличения минеральной плотности тела, чем тренировка на выносливость (Heinonen et al., 1993). Известно, что физическая нагрузка, в зависимости от ее типа и длительности, увеличивает силу мышц и минеральную плотность костей в прямых экспериментальных моделях на животных (Yao et al., 2000) и клинических исследованиях на людях (Dupre et al., 1997; Wolff et al., 1999). Эта широко распространенная точка зрения также сильно поддерживается наблюдениями, в которых отмечается значительное увеличение асимметрии по длине и минеральному составу костей между нагружаемой и ненагружаемой физической рукой среди игроков в ракетбол, волейбол, теннис и гольф (Priest et al., 1977; Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994;

Kannus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002; Sanchis-Moysi et al., 2004). Однако, хотя главная роль механических факторов в возникновении направленной билатеральной асимметрии кажется хорошо установленной (Krahl et al., 1994; Ruff et al., 1994; Roy et al., 1994; Kannus et al., 1995; Kontulainen et al., 1999, 2001, 2002; Dorado, 2002), ясно также, что разные части скелета проявляют разную степень асимметрии в ответ на одну и ту же физическую нагрузку. В частности, в нескольких исследованиях обнаружена меньшая асимметрия длины и размеров суставов, чем ширины диафизов или размеров поперечного сечения тех же элементов скелета (Ruff, Jones, 1981; Trinkaus et al., 1994; Sakaue, 1998). Эти данные, по-видимому, согласуются с экспериментальными данными о меньшей пластичности длины или размера эпифизов кости при воздействиях окружающей среды по сравнению с морфологией поперечного сечения и диафизов (Buskirk et al., 1956; Lanion, 1980; Lieberman et al., 2001).

В недавних экспериментах Daly с соавторами (2004) было непосредственно показано, что при сравнении двухсторонних различий особенности мышц и костей были на 6-13% больше в играющей руке у препубертатных девушек, играющих в теннис. Также была четко описана анатомическая симметрия между нормальными и механически поврежденными (парализованными или механически ограниченными) конечностями (Biewener, Bertram, 1993).

Если костные асимметрии являются, по сути, результатом влияния предварительных механических воздействий, тогда вариации таких асимметрий среди отдельных людей или выборок должны отражать различия в механическом использовании конечностей (Roy et al., 1994). Интересные наблюдения сформировали основу для использования особенностей билатеральной скелетной асимметрии для оценки нагрузки, связанной со специфическим поведением, в случаях, когда невозможно зарегистрировать историю латерализации индивидуальной жизни (в археологических образцах) (Trinkaus, Churchill, 1988; Mays, 2002). Несколько исследований дают специфическую поддержку идее, согласно которой начальная физическая нагрузка, особенно в юном препубертатном возрасте, не только стимулирует развитие костей, но также увеличивает их размер (Kannus et al., 1995; Haapsalo et al., 1998; Bradney, et al., 1998; Kontulainen et al., 2002; Sanchis-Moysi et al., 2004). Наоборот, уменьшение тренировок может снизить массу и плотность костей (Kontulainen et al., 1999). По-видимому, эти особенности, связанные с нагрузкой на руки, могут возникать из-за развития морфологических и биомеханических характеристик доминантной и недоминантной рук. Обычно у молодых активных людей

доминантная рука имеет на 1-2% большую минеральную плотность костей, чем контралатеральная рука (Sievanen et al., 2003; Sanchis-Moysi et al., 2004). Сейчас ясно, что упражнения с переносом тяжести прямо стимулируют костный метаболизм и увеличивают плотность костной массы (Ozdurak и др., 2003). Увеличение мышечной силы, с другой стороны, вызывает напряжение и в определенной степени компрессию костей и увеличивает минеральную плотность кости опосредованно. Место специфического увеличения минеральной плотности кости при упражнениях, в основном, связано с прямым действием веса на кость, а не с влиянием мышечной силы (Sandler et al., 1987; Grimston et al., 1993). Минеральная плотность костей позвоночника и бедра в сравнении с костями предплечья выше, поскольку они подвергаются большей нагрузке при переносе тяжестей (Karlsson et al., 1999; Ozdurak et al., 2003). Так более высокие показатели минеральной плотности костей в руках и предплечьях у тяжелоатлетов может быть связаны с упражнениями по подъему тяжести (Karlsson et al., 1993). Ozdurak и др. (2003) наблюдали, что у здоровых людей и больных с остеопорозом только в доминантном предплечье была умеренно положительная корреляция между плотностью костной массы и величинами мышечной силы. Различия в отношении плотности костной массы и мышечной силы в доминантной и недоминантной руках было результатом различий мышечной силы в обеих руках каждого субъекта, хотя, как было обнаружено, реакция лучевой кости рук на разный тип физической активности в общих (не спортивных) группах не была выраженной (Gardsell et al., 1989; Slemenda et al., 1991; Fehily et al., 1992; Duppe et al., 1997). Таким образом, к доминантной и недоминантной рукам можно было бы применить гипотезу о том, что сильные мышцы обычно создают сильные кости, а хронически слабые мышцы обычно приводят к формированию слабых костей.

В поведенческой приматологии широко обсуждается также вопрос о ведущей руке на популяционном уровне у шимпанзе. Наличие или отсутствие функциональной латерализации у высших приматов может пролить свет на происхождение «рукости» у людей или на эволюцию асимметрии мозга. У шимпанзе существует тенденция к большей площади правой второй пястной кости по сравнению с левой (Sarringhaus et al., 2005). Ruff (2000) представил заслуживающие внимания данные сравнения между предположительно более физически активными (pre-industrial) и менее физически активными (industrial) группами, позволившие полагать, что у более активных людей должна проявляться более высокая степень асимметрии, по крайней мере, в отношении особенностей, которые более подвержены влияниям механических факторов в течение жизни. Auerbach и

др. (2005) обнаружили на объединенных выборках, что в верхних конечностях все размеры имеют значительную тенденцию к смещению вправо, с медианой асимметрии, варьирующей от 0,4% (диаметр головки плеча) до 3% (ширина диафиза плеча). Интересный факт увеличения уровня асимметрии внешней ширины диафизов костей верхних конечностей на протяжении жизни (Garn et al., 1967; Lasenby, 1990; Heaney et al., 1997; Ahlborg et al., 2003; Auerbach et al., 2005), возможно, связан с непрерывным наднадкостничным увеличением компактного вещества длинных костей в течение жизни после прекращения роста в длину.

Самым простым подходом к оценке различий минеральной плотности костей правой и левой рук может быть вычисление комбинированной толщины компактного вещества второй пястной кости по рентгенограммам кисти-запястья (Plato, Purifoy, 1982). Garn с сотрудниками (Garn et al., 1976) использовали измерение по рентгенографическим изображениям с помощью микрометра и измерили общие и кортикальные площади второй пястной кости у 208 праворуких и 19 леворуких хронических почечных больных. Они обнаружили, что у праворуких больных общая площадь кости была значительно больше с правой стороны, чем с левой. Аналогично, кортикальная область также достоверно была больше в доминантной (правой) руке в этой группе праворуких. В отношении 19 леворуких больных были обнаружены те же тенденции: у леворуких людей костные области были больше *справа*, и кортикальные области были больше *справа* также. Но в выборку Garn вошли больные с хронической почечной болезнью, а это состояние, как известно, влияет на костную массу.

Поскольку на костные характеристики более сильно влияют механические факторы, действующие в течение жизни (Auerbach, Ruff, 2005), наиболее общими критериями для определения ведущей руки были асимметрия длины длинных костей рук, асимметрия границы между местом прикрепления мышц и началом этих костей, и дорсальным скосом на суставной ямке лопатки. Но в исследовании Roy и соавторов (1994) были получены результаты, которые служили доказательством в пользу превосходства (механических) влияний внешней среды в определении билатеральной асимметрии. В этом исследовании структурные свойства билатеральной асимметрии изучались по структуре второй пястной кости в связи с функциональным доминированием руки в большой клинически неселективной выборке из здоровой популяции. Билатеральные измерения костей делались по переднезадним рентгенограммам кисти группы из 992 человек, 609 мужчин и 383 женщин, в возрастном диапазоне 19-94 лет. Общая ширина и ширина мозгового вещества в середине оси второй

пястной кости измерялись с точностью до 0,05 мм с помощью Helios кронциркуля. Эти два измерения использовались для вычисления толщины кортикального вещества, кортикальной области кости, области общей надкостницы, области мозгового вещества, процента кортикальной области, и момента инерции сечения в медиолатеральной плоскости. И у право-, и у леворуких людей в расчетных показателях костных областей и момента инерции сечения были обнаружены статистически значимые различия, с большими величинами на доминантной стороне. В отношении толщины компактного вещества костей связанных со стороной значимых различий не выявлено для любой ведущей руки. Эти результаты показывают, что функциональная ведущая рука ведет к надкостничному (периостальному) и внутрикостному (эндостальному) увеличению коры второй пястной кости на доминантной стороне, увеличивая силу кости без увеличения толщины кортикального вещества. Это первый случай, когда сообщается о такой особенности асимметрии у леворуких, как и у праворуких.

Больше 70 лет назад Schultz (1926, 1937) высказал сомнение, что предпочтительное использование одной руки по сравнению с другой может быть непосредственно ответственно за общую частоту асимметрии длинных костей руки у взрослых. Его заключение основывалось на выявлении асимметрии длинных костей у человеческих плодов. На основании исследования выборки из 100 плодов Schultz (1926) выявил процентное отношение асимметрии для плечевой кости, которое выражалось в 52% доминирования на правой стороне, 27 % симметрии и 21% левостороннего доминирования. Кроме того, как это показано Plato с соавторами (Plato, Norris, 1980; Plato, Wood, Norris, 1980; Fox et al., 1995), увеличение костной массы было обнаружено в правой руке людей с доминантной правой рукой. Plato и Purifoy, 1982, Fox и соавторы (1995) также показали, что существует значимое билатеральное различие общей ширины, длины, общей площади и кортикальной площади среди доминантных праворуких и незначимое различие среди доминантных леворуких. Они продемонстрировали, что вторая пястная кость праворуких была длиннее и больше для правых рук в сравнении с левыми и для мужчин в сравнении с женщинами. Доминирование правой руки дополнительно усиливает рост правой второй пястной кости, так что билатеральные различия общей ширины, ширины мозгового вещества и комбинированной толщины и длины кортикального вещества становятся статистически значимыми. Наоборот, доминирование левой руки способствует росту левой пястной кости, так что ни один из изученных показателей не выявил значимых билатеральных различий.

Была показана также тенденция к большей длине и толщине второй пястной кости с правой стороны относительно левой, независимо от доминантной руки (Garn et al., 1979; Plato et al., 1980). Доминантная (более длинные, более крепкие, более скошенные длинные кости) сторона не всегда считается возможным показателем ручного предпочтения (Glassman, Bass, 1986). Эти авторы пришли к заключению, что сильная корреляция между скелетной морфологией и поведением, например, ведущей рукой, должны документироваться как значимые для идентификации человека; хотя билатеральная асимметрия длинных костей может быть связана в некоторой степени с ведущей рукой.

Многие исследования предполагают прямую связь между поведенческой и морфологической асимметрией из-за большей механической нагрузки на кости и заметное изменение размера и формы скелета (Naapasalo et al., 1994, 1998, 2000; Ashizawa et al., 1999). Влияние интенсивной физической тренировки и мышечной активности на плотность кости, содержание минеральных веществ и структуру мягких тканей показано в ряде исследований (Donaldson et al., 1970; Aloia et al., 1978; Huddleston et al., 1980; Aloia, 1981; Jacobson et al., 1984; Smith, Raab, 1986; Poehlman, 1987; Block et al., 1989). Авторы объясняли это влиянием увеличенной механической нагрузки. Например, положительный эффект повышенной механической нагрузки на минеральный состав и плотность костей у людей хорошо документировано измерениями, проведенными с помощью современных методов, таких как удвоенной энергии протонная абсорбциометрия (Watson, 1973; Pocock et al., 1986; Coletti et al., 1989); удвоенной энергии рентгенографическая абсорбциометрия (Sievanen et al., 1992; 1993; Bass et al., 1998; Bradney et al., 1998; Dorado et al., 2002; Sanchis-Moysi, 2004; Karlsson et al., 1993; Sievanen et al., 1993; Naapasalo et al., 1994; Taaffe et al., 1994; Tanaka et al., 1997; Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001); простая рентгенография (Baer, Djrkatz, 1957; Plato, Purifoy, 1982; Fox et al., 1995; Schuind et al., 1996; Livshitz et al., 1998); цифровая рентгенографическая радиограмметрия (Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001) или компьютерная томография высокого разрешения (Ashizawa et al., 1999; MacIntyre et al., 1999).

Показано, что ручное предпочтение ведет к различиям в содержании минеральных веществ и плотности костей между доминантной и недоминантной руками (Baer, Djrkatz, 1957; Kannus et al., 1994; Ashhizawa et al., 1999). В некоторых из этих исследований сообщалось о значительных различиях между доминантной и недоминантной руками у спортсменов: вся их физическая активность подвергала чрезмерной механической на-

грузке преимущественно только доминантную руку. Эта особенность продемонстрирована для некоторых костей верхних конечностей праворуких теннисистов (Calbet et al., 1998; Наарпасало et al., 1998, 2000; Kannus et al., 1994, 1995; Ashhizawa et al., 1999; Kontulainen et al., 1999), игроков в сквош (Наарпасало et al., 1994) баскетболистов (Watson, 1973), волейболистов (Alferdson et al., 1998). Watson (1973) обнаружил у баскетболистов значительно более высокую концентрацию минеральных веществ в плечевой кости доминантной руки, но не в локтевой или лучевой костях, что объясняется более высокими напряжениями, которым подвергается плечевая кость по сравнению с костями предплечья. Но для спортсменов и людей малоподвижного образа жизни результаты асимметрии менее выражены при рассмотрении их лишь с позиции доминантной и недоминантной руки (Akar et al., 2002). В некоторых из этих исследований сообщалось о значительных различиях в содержании минеральных веществ (Ashhizawa et al., 1999; Наарпасало et al., 1994; Kannus et al., 1994; Tanaka et al., 1997) или минеральной плотности костей (Наарпасало et al. 1994; 1998; Kannus et al., 1994; Taaffe et al., 1994) между доминантной и недоминантной руками, но эти различия были значительно меньше по сравнению с различиями, обнаруженными у игроков в теннис. Сообщалось также, что содержание минеральных веществ в дистальной части правого луча было выше, чем в левом луче у праворуких субъектов, согласно данным, полученным методом компьютерной томографии (MacIntyre et al., 1999). Однако другие сообщали об отсутствии значимых право-левых различий в руках в отношении минеральной структуры (Alferdson et al., 1998) и минеральной плотности костей (Tanaka et al., 1977; Alferdson et al., 1998; Ashhizawa et al., 1999; Trivitayaratana, Trivitayaratana, 2001). Таким образом, большой объем физической работы доминантной правой рукой может стимулировать формирование кости и увеличивать ее плотность, обеспечивая стойкость кости к воздействующей на нее нагрузке (Akar et al., 2002).

Поразительные результаты были недавно получены Dane et al., (2001) и Gumustekin с соавторами (2004). Они показали, что у праворуких мужчин средняя минеральная плотность костей левого бедра значительно выше, чем правого бедра; у леворуких средняя минеральная плотность костей правого бедра значительно превышала этот показатель в левом бедре. Эти исследования обеспечили замечательный пример в пользу структурной функциональной связи даже вне мозга. Греческие ученые (Vrahoriti et al., 2004) обнаружили, что из 260 людей 155 здоровых праворуких субъектов имели значительно большую скорость распространения звука (SOS) в правой лучевой кости, 102 имели более высокую SOS в ле-

вой лучевой кости, и у 3 человек скорости звука были равными в обеих костях. Поскольку скорость звука имеет умеренный уровень корреляции с минеральной плотностью кости, был сделан вывод, что большинство людей имеют более высокую плотность правой лучевой кости.

В исследовании Watson (Watson, 1973), который с помощью метода прямой протонной абсорбциометрии доказал, что ширина и костная масса лучевой кости на доминантной стороне больше. К аналогичному заключению пришли исследователи из Chinese University of Hong-Kong (Griffith et al., 2001): они обнаружили, что средняя ширина дистальной части луча на правой стороне была значительно больше, чем на левой. Однако в этом случае не было точной идентификации ведущей руки. В недавнем исследовании MacIntyre и соавторы (1999) с помощью компьютерной томографии изучали доминантные и недоминантные предплечья 106 праворуких и 10 леворуких взрослых добровольцев. Они обнаружили, что у праворуких доминантная конечность имела значительно большую массу (общую и содержание минеральных веществ в кортикальном слое кости) и более высокую общую объёмную плотность. Но не было значимых различий между конечностями для группы леворуких субъектов. Авторы пришли к выводу, что различия в показателях связаны со структурными особенностями левой и правой лучевых костей, и можно полагать, что характерная нагрузка на доминантную конечность сохраняет силу кости.

У людей выявляется выраженная асимметрия в бедренных костях, при этом большинство имеют более высокую диафизарную устойчивость с правой стороны (Ruff, Jones, 1981). Trinkaus и др. (1994) недавно выявили тенденцию к более длинным правым бедренным костям в выборках людей, но величина этой асимметрии была незначительной по сравнению с размерами диафизов. Plato, Purifoy (1982) получили билатеральные рентгенограммы запястья кисти от 176 женщин и 448 мужчин. Для праворуких индивидуумов в целом вторая пястная кость была длиннее и больше для правых рук в сравнении с левыми и для мужчин по сравнению с женщинами. Доминирование правой руки дополнительно увеличивает рост второй пястной кости, так что билатеральное различие для общей ширины, ширины мозгового вещества, толщины и длины кортикального слоя становится статистически значимым. Наоборот, доминирование левой руки не способствует значительному росту левой второй пястной кости. Эти результаты подтверждают логику гипотезы о том, что правые руки имеют более длинные и крупные вторые пястные кости, чем левые, независимо от ведущей руки. Правая ведущая рука будет усиливать это билатеральное различие, а левая рука будет устранять ее, способствуя разви-

тия костей доминантной руки. Но Agram с соавторами (1986) получили противоречивые результаты в их измерениях длины стоп и кистей у 15 неврологически здоровых детей – никаких значимых различий стоп и кистей не было обнаружено.

С другой стороны, не следует считать, что все скелетные билатеральные асимметрии, даже костей конечностей, можно объяснить на основе только различий их механического использования. Helmkamp и Falk (1992) проанализировали скелеты 61 самок и 76 самцов макак-резус для выявления вариаций, связанных с возрастом и /или полом, в десяти измерениях костей передней конечности. Обнаружено, что все значимые направленные асимметрии поддерживают правую сторону. Хотя некоторые из этих асимметрий совместимы с представлением о мышечной гипертрофии, связанной с предпочтительным использованием правой передней конечности, их общая структура позволяет полагать, что онтогенетические факторы, связанные с возрастом и полом в равной степени достойны рассмотрения. Значительные половые различия средних значений асимметрий имеют место в пределах возрастных групп и между ними (подростки, юноши и взрослые). Характерное снижение степени асимметрии с возрастом было обнаружено у мужчин. Так, у подростков асимметричными были 40% из десяти измерений, у юношей 30%, у взрослых 20%. Среди женщин, система изменения асимметрии носила противоположный характер: не было выявлено каких-либо асимметрий для подростков и девушек, тогда как у взрослых женщин 40% измерений были асимметричными. Авторы сделали выводы, что необходимо большее внимание к факторам, связанным с возрастом и полом, при извлечении выборок с целью исследования асимметрий, а также необходимо учитывать характерные для пола и возраста особенности асимметрий в случае привлечения данных об асимметриях передних конечностей в качестве доказательства наличия ведущей руки или других поведенческих асимметрий в демографически нерепрезентативных популяциях. Baskerville (1992) обсуждал также другие возможные механизмы, которые могут вносить вклад в направленные асимметрии костей конечностей.

Имеются строго документированные данные о том, что среди мужчин более высокий процент лево- и смешанной «рукости», чем среди женщин (Le Roux, 1979; Saunders, Campbell, 1985; Beric et al., 1997), и у женщин более выражена тенденция к праворукости по сравнению с мужчинами в отношении ручного предпочтения и исполнения (Tan, 1988, 1992). Akar и сотрудники (2002) предполагают, что праворукие женщины преимущественно используют правые, а не левые руки в повседневной двигательной активности, и следовательно, подвергают правую руку механической на-

грузке чаще, чем левую. Однако они обнаружили, что содержание минеральных веществ в правых лучевых костях было значительно выше, чем в левых (для всех изученных регионов костей), но удивительно, что не было обнаружено **никакого влияния половых гормонов** на минеральный состав и минеральную плотность костей справа по сравнению с левой стороной. Результаты исследований также поддерживают эти данные об отсутствии какого-либо влияния пола на различие между минеральным составом и плотностью слева и справа в дистальных отделах предплечья (Sievanen et al., 1993; Naapasalo et al., 1994, 2000; Kannus et al., 1994; 1995; Alfredson et al., 1998; Kontulainen et al., 2001), при этом имеются данные о том, что на асимметрию минеральной плотности бедренной кости влияют половые различия (Dane et al., 2001).

Периферическая асимметрия также выявлялась в виде различия между шириной ладьевидно-полулунного интервала на левой и правой кистях у 100 мужчин и женщин в возрастном диапазоне 18 – 83 года (Griffith et al., 2001). Ширина ладьевидно-полулунного интервала на правой стороне была больше, чем на левой стороне у большинства исследуемых (к сожалению, ведущая рука субъектов точно не исследовалась). Карпорадимальное отношение, полученное на основании измерений, сделанных по право- и левосторонним рентгенограммам, было статистически выше на правой стороне у здоровых людей обоих полов (Schuind et al., 1996).

В другой работе, выполненной Schell с сотрудниками (1985), асимметрия парных измерений рассматривается как методологическая проблема антропометрии, а позже как индикатор внешней нагрузки. В этом исследовании предпринята попытка определить степень направленной асимметрии для некоторых из измерений, обычно осуществляемых в антропометрии. Окружность плеча, межнадмышечковая ширина, кожные складки над трехглавой мышцей также измерялись на правой и левой сторонах среди 135 белых молодых людей из пригорода Филадельфии. Их ведущая рука (правая или левая) оценивалась субъективно. Было обнаружено, что все измерения рук значительно асимметричны в пользу правой стороны. Так, среди выборки из праворуких субъектов ($n = 116$), окружность плеча и межнадмышечковая ширина были значительно больше на правой стороне, и среди мужчин этой части выборки кожные складки над трехглавой мышцей были также больше. У леворуких субъектов ($n = 19$) статистически значимой асимметрии не показано. Эти результаты позволяют полагать, что небольшая, но систематическая асимметрия существует для некоторых из наиболее часто измеряемых направлений в антропометрии, особенно тех, которые связаны с рукой. О более крупных кожных склад-

ках над трехглавой мышцей у праворуких людей раньше сообщалось также в исследовании Damon, проведенном на взрослых мужчинах (Damon, 1965), а также о значительно большей окружности плеча сообщали Laubach, McConville (1967) и Malina, Buschang, (1984). Очень раннее развитие асимметрии (пренатальная фаза), вероятно, возникает без влияния предпочтения одной стороны тела при движении. Некоторые авторы предполагают, что у молодых ведущая рука может вносить вклад в развитие асимметрий в плече (Schell и др., 1995; Gutnik, 1990). Поскольку предпочитаемая рука чаще используется, мускулатура здесь лучше развивается. Это объясняет большую окружность плеча с правой стороны у праворуких людей. Кроме того, более значительная ширина надмыщелка у праворуких субъектов, возможно, связана с использованием мышц предпочитаемой правой руки, поскольку некоторые движения предплечья регулируются частично мышцами и их связками, которые прикреплены к латеральным и медиальным надмыщелкам.

Объемные измерения Purves и соавт. (1994) показали, что праворукие индивидуумы имеют большие размеры правых кистей по сравнению с левыми. Наоборот, кисти леворуких гораздо более близки к симметрии. Эти данные указывают на возможность соответствующей асимметрии значимых частей сенсомоторной системы у праворуких. Потеря асимметрии в противоположных руках среди леворуких дает дополнительное основание полагать, что право- и леворукие фенотипы не возникают согласно одним и тем же правилам развития.

В некоторых исследованиях, в которых используются измерения по рентгенограммам, не обнаружено значительных различий в отношении других костей, связанных с кистью, и в общем размере правой и левой кистей. (Tsuge, Nakamura, 1993; Schuind и др., 1996). Goto, Kobayashi (1992) не удалось найти значительного различия между длиной и отклонением (variance) локтевой кости в связи с правым и левым запястьем. Nakamura et al., (1989) сообщили о близком сходстве запястных углов в обеих кистях у одно и того же человека. Некоторые клиницисты сходятся во мнении, что особые показатели, например, наклон лучевой кости, наклон ладони и отклонение локтевой кости, могут использоваться в качестве эталона при травме контралатеральной руки, поскольку нет существенных различий между ними в правой и левой руках (Schuind и др., 1996). Hollevoett et al., (2000), с помощью цифрового подхода Baratz, Larsen (1996) к стандартным рентгенограммам обоих запястий у 50 здоровых добровольцев (мужчин и женщин), исследовали возможные различия между левой и правой руками в отношении наклона лучевой кости (Di Benedetto et al., 1991), наклона ладони (Tsuge, Nakamura, 1993) и отклоне-

ния локтевой кости (Gelberman et al., 1975). Средние различия между правым и левым запястьями составляли 1,5 градуса для наклона лучевой кости, 0,5 мм для отклонения локтевой кости и 2,5 градуса для наклона ладони. Следовательно, они не нашли значительного различия между руками по этим показателям и считали, что контралатеральное запястье может служить надежным эталоном, если одна из рук травмирована.

Koff с сотрудниками (1983) исследовали асимметрии в структуре (размере) и функции (использование или подвижность) кистей рук и стоп у 42 студентов колледжа, лево- и праворуких мужчин и женщин. Измерения размеров делались с фотографий, подвижность оценивалась по видеоопленкам, а использование определялось с помощью вопросника. Асимметрии размеров не зависели от «рукости» и не были согласованы в разных частях тела; в то же время асимметрии использования варьировали как функция ведущей руки. Не было обнаружено никаких закономерных отношений между структурой и функцией.

Было проведено несколько исследований по анатомической асимметрии костей предплечья приматов. Dhall и Singh (1977) обнаружили асимметрии у 9 из 12 макак-резусов в отношении веса мышц и костей. При изучении 150 макак-резусов значительная асимметрия со смещением вправо была обнаружена в 4 из 11 измерений, осуществленных на костях предплечья (Falk et al., 1988). Измерение поперечного сечения общей поднадкостничной площади костей позволило осуществить латеральное сравнение пластических свойств второй пястной кости, плечевой кости и бедра (Sarringhause et al., 2005). Но некоторые исследователи не исключают возможности, что асимметрия плечевой кости не связана с реальной ведущей рукой, а скорее отражает различия, связанные с процессом развития, или патологией, вызвавшей ремоделирование, что имитирует поведенческую асимметрию (Helmkamp и Falk, 1990; Lazenby, 2002). С другой стороны, Healey и др. (1986) исследовали 180 праворуких и 110 леворуких взрослых, оценив их ручное предпочтение для 55 активностей по шкале из 5 вопросов. Вариационный факторный анализ выявил 4 фактора, ответственные за 80% отклонения. Особый интерес представил фактор 3, поскольку он представлял типы поведения, которые зависят от осевой мускулатуры и вовлекают силу в большей степени, чем от ловкости (сноровки).

Symons и Henneberg (1992), Kulaksiz и Gozil (2002) продемонстрировали значительный уровень корреляции асимметрии в межмышечковой и других показателях ширины плечевой кости с результатами анкетирования по выявлению ведущей руки, или между специфическим характером

«праводоминированного» поведения и антропометрических измерений. Американские ученые, которые исследовали сто здоровых, добровольцев, со сформированным скелетом, которые подверглись стандартизированной билатеральной заднепередней рентгенографии в ненагруженном (статическом) и нагруженном (динамическом) условиях с целью определения симметрии локтевого отклонения, обнаружили более высокое среднее статическое локтевое отклонение на правой руке (Freedman et al., 1998). Индийские исследователи измерили 200 подходящих непарных взрослых плечевых костей (100 правых и 100 левых), которые были использованы для измерения четырех параметров межбугорковой борозды, а именно, ширины, глубины, угла медиальной стенки и угла латеральных стенок: параметры борозды были выше на правой руке (Selvaraj et al., 1998). Канадские ученые с помощью периферической количественной компьютерной томографии выявили билатеральные различия в структуре дистальной части губчатого вещества лучевой кости, связанные с особенностями привычной нагрузки верхних конечностей. Они обнаружили, что для всех праворуких субъектов максимальный диаметр отверстия (плотность кости) был значительно меньше в лучевой кости доминантной руки (MacIntyre et al., 1999).

Необходимо отметить, что, несмотря на многочисленные накопленные факты, представленные в современной литературе, большое количество предыдущих исследований трактуют билатеральные различия длины идентичных сегментов левой и правой конечностей как незначительные (Bloomfield et al., 1994; Enoka, 1994; Deschodt et al., 1996; Sanders 1996a, b и другие).

Заключение

В основе классической концепции доминантности, лежат, как правило, двигательное предпочтение и двигательные достижения в сложных поведенческих реакциях. Механизм, благодаря которому большинство людей предпочитают использовать правую руку, остается неизвестным, но он не может полностью базироваться на корковом уровне (de la Fuente-Fernandez et al., 2000). В нашем обзоре мы попытались привлечь внимание исследователей на значение периферических факторов в мануальной асимметрии, поскольку кортикальный фактор недостаточен для объяснения периферического феномена моторной асимметрии.