

ВОЗРАСНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

ГЕНОТИП-СРЕДОВЫЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ МОЩНОСТИ РИТМИЧЕСКИХ СОСТАВЛЯЮЩИХ ЭЭГ ПРИ ВЕРБАЛЬНО- АССОЦИАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Е.В. Воробьева¹, И.Ю. Харитонова

Кафедра психофизиологии и клинической психологии факультета психологии Южного
федерального университета, Ростов-на-Дону, Россия

В работе рассмотрены особенности спектральной мощности ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности, а также проведена оценка вклада генотип-средовых факторов в показатели спектральной мощности ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности и особенности индивидуальной профильной асимметрии моторных, сенсорных и психических функций. С применением классического близнецового метода получены данные о том, что для южно-российского региона факторы генотипа вносят существенный вклад в фенотипическую вариативность моторной асимметрии (рукости) ($h^2=0,48$), сенсорной асимметрии (асимметрии зрения $h^2=0,46$, асимметрии слуха $h^2=0,32$). Оценка наследуемости индивидуальной профильной асимметрии составила 0,26, при этом существенный вклад в фенотипическую вариативность данного показателя вносит индивидуальная среда ($e^2=0,74$). Выполнение заданий на продуцирование вербальных ассоциаций вызвало активизацию лобных, центральных и височных областей коры обоих полушарий мозга с преимуществом левой гемисферы. В условиях выполнения вербально-ассоциативной деятельности происходит изменение соотношения генотип-средовых факторов, детерминирующих межиндивидуальную вариативность спектральной мощности ЭЭГ в тета и бета1 диапазоне.

Ключевые слова: индивидуальная профильная асимметрия, ЭЭГ, спектральная мощность, близнецы, вербально-ассоциативная деятельность, наследственные и средовые влияния.

Genotype-environmental determinants Of EEG rhythmic components power In verbally-associative activity. The work studies the peculiarities of EEG spectral power during the performance of verbally-associative activity. The article also estimates the contribution of genotype-environmental factors to the EEG spectral power during verbally-associative activity and presents the characteristics of individual profile asymmetry in motor, sensory and mental functions. The classical twin method was used. It was found out that in the South Russian region genotype factors contribute much to the phenotypic variability of motor asymmetry (handedness) ($h^2=0,48$) and sensory asymmetry (asymmetry of sight $h^2=0,46$, asymmetry of hearing $h^2=0,32$). The hereditability rate of individual profile asymmetry was found to be 0,26. A large contribution to the phenotypic variability

Контакты: ¹ Воробьева Е.В. – E-mail: pflab@psyf.rsu.ru

ty of this factor is made by the individual environment ($e^2=0,74$). The performance of verbal association tasks activated frontal, central and temporal areas of both hemispheres, predominantly of the left one. The performance of verbally-associative activity produces a correlation change in genotype-environmental factors determining interpersonal variability in EEG spectral power of theta and beta1 rhythms.

Key words: individual profile asymmetry, EEG, spectral power, twins, verbally-associative activity, hereditary and environmental influences.

Изменение параметров ЭЭГ при выполнении когнитивной деятельности, в частности, продуцировании вербальных ассоциаций, привлекает внимание психофизиологов [8], однако особый интерес, на наш взгляд, представляют работы, совмещающие электрофизиологические и психогенетические методы исследования, что позволяет оценить соотношение генотип-средовых факторов.

В последние годы находит эмпирическое подтверждение селекционная теория научения, согласно которой активация одних генов и подавление экспрессии других после научения в определенном количестве нейронов позволяет сложиться системам для обеспечения нового поведения [9].

В настоящее время остается неизученным соотношение генотип-средовых факторов в детерминации показателей электрической активности мозга при решении когнитивных задач (в частности, вербально-ассоциативной деятельности) и особенностей индивидуальной профильной асимметрии.

Цель исследования: изучение отражения в параметрах электроэнцефалограммы близнецов выполнения вербально-ассоциативной деятельности, оценка вклада генотип-средовых факторов в показатели спектральной мощности ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности, а также в особенности индивидуальной профильной асимметрии моторных, сенсорных и психических функций.

ОРГАНИЗАЦИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выборку составили 91 пара МЗ близнецов в возрасте от 15 до 20 лет (из них мужского пола – 44 пары, женского – 47 пар), 87 пар ДЗ близнецов (мужского пола – 41 пар, женского – 46 пар). Средний возраст испытуемых – 18,3 года. Все испытуемые без отклонений в состоянии здоровья, участвовали в исследовании добровольно. Для определения зиготности близнецов использовался метод полисимптомного сходства [10]; пары с неясной диагностикой в исследование не включались.

Для записи ЭЭГ использовался сертифицированный электроэнцефалограф «Энцефалан», версия «Элитная-М» 5.4-10-2.0 (13.02.2004) производства МТБ «Медиком» г. Таганрог. Регистрация осуществлялась в изолированной комнате. Запись ЭЭГ проводилась по международному стандарту установки электродов по схеме 10%–20%. Для регистрации электрической активности мозга устанавливался 21 электрод (Fpz, Fz, Cz, Pz, Oz, Fp1, Fp2, F7, F3, F4, F8, T3, C3, C4, T4, T5, P3, P4, T6, O1, O2), применялась монополярная схема с ипсилатеральными ушными референтами. Сопротивление электродов не превышало 10 кОм. Фильтрация

ЭЭГ осуществлялась в диапазоне 0,5–70 Гц. Последовательность функциональных проб при записи ЭЭГ: «фон», «открыть глаза» (ОГ), «закрыть глаза» (ЗГ), проба «вербальные ассоциации» (придумывание слов на букву «а»). Пробы ОГ и ЗГ использовались для оценки соответствия ЭЭГ параметрам нормы (последующая обработка данных проводилась только по испытуемым с ЭЭГ I типа по классификации Е.А. Жирмунской) [2].

Для отслеживания и подавления артефактов использовались регистрация электромиограммы (ЭМГ), электроокулограммы (ЭОГ), электрокардиограммы (ЭКГ), кожно-гальванической реакции (КГР) и фотоплетизмограммы (ФПГ). Выбирались 10 секундные безартефактные участки фоновой ЭЭГ, а также ЭЭГ в пробе «вербальные ассоциации», которые подвергались обработке в режиме постреального времени с оценкой абсолютной спектральной мощности в частотных диапазонах дельта (0,5–2 Гц), тета-1 (2–4 Гц), тета-2 (4–8 Гц), альфа (8–13 Гц), бета-1 (13–24 Гц), бета-2 (24–35 Гц).

Для оценки профиля латеральной организации использовалась компьютерная программа «Профиль» (НИИ Валеологии, Россия), позволяющая оценить моторную, сенсорную, психическую и общую функциональную асимметрию. Моторная асимметрия оценивалась с использованием тестов, направленных на оценку моторной асимметрии рук и ног. Для оценки моторной асимметрии рук использовался блок тестов, включающий опросник Аннет для определения ведущей руки, теннинг-тест, для оценки показателей зрительно-моторной координации — трек-тест, для определения силы кисти правой и левой руки — динамометрия. Результаты опросника Аннет оценивались по шкале: от +24 до +13 баллов — правша; от +13 до -13 баллов — амбидекстр; от -13 до -24 баллов — левша. В остальных тестах для определения ведущей руки использовалась констатация абсолютного преимущества одной из рук. Для определения ведущей ноги использовались следующие тесты: «закидывание ноги на ногу», «толчковая нога при прыжках», «удар по мячу», «направления поворота». Сенсорная асимметрия оценивалась с применением проб на определение ведущего глаза (тест «подзорная труба», проба Розенбаха в модификации Брагиной-Доброхотовой), ведущего уха (тест «часы», тест «телефон», дихотический тест), тактильной асимметрии (распознавание предметов при их ощупывании пальцами с закрытыми глазами — доски Сегена). Психическая асимметрия оценивалась с помощью теста Г. Айзенка, направленного на оценку образного и вербального мышления. По результатам тестирования формировалось заключение о типе профиля латеральной организации: правом, правом парциальном, парциальном сбалансированном (равнораспределенном), левом парциальном, левом [7].

Для оценки вклада генетических и средовых факторов в фенотипическую вариативность мощности ритмических составляющих ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности и показатели индивидуальной профильной асимметрии использовался коэффициент наследуемости Игнатьева и следующие уравнения:

$$h^2 = 2(r(M3) - r(D3)); \quad c^2 = r(M3) - h^2; \quad e^2 = 1 - h^2 - c^2, \quad \text{где}$$

$$r(M3) - \text{внутрипарная корреляция монозиготных близнецов; } r(D3) - \text{вну-}$$

трипарная корреляция однополых дизиготных близнецов; c^2 – общесемейная среда; e^2 – индивидуальная среда [1]. Полученные оценки вклада генотип-средовых факторов в показатели мощности ритмических составляющих ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности сравнивались с таковыми для фоновой ЭЭГ (проба «ЗГ»).

Математическая обработка данных осуществлялась с помощью методов математической статистики: Т-критерия Стьюдента и корреляционного анализа по Spearman. Компьютерная обработка результатов проводилась по программе Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке 1 приведены результаты оценки значимости различий по Т-критерию Стьюдента спектральной мощности фоновой ЭЭГ и ЭЭГ в пробе «вербальные ассоциации».

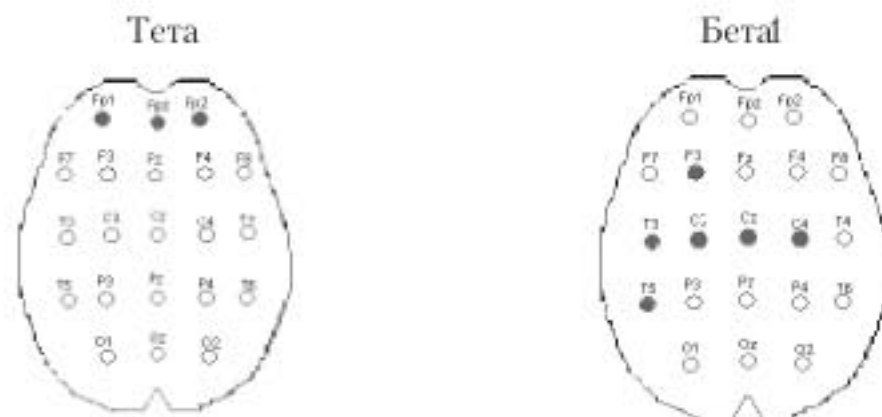


Рис. 1. Увеличение спектральной мощности ЭЭГ в процессе вербально-ассоциативной деятельности

На рисунке 1 видно, что в процессе продуцирования вербальных ассоциаций происходит значимое увеличение спектральной мощности: бета1-ритма – билатерально в центральных отделах коры, в левом лобном отведении, а также в левых височных отведениях ($p < 0,05$) и тета-ритма – билатерально в передне-фронтальной области коры ($p < 0,05$).

В таблице 1 приведены статистические данные о частотном распределении показателей асимметрии моторных и сенсорных и функций в выборке близнецов.

Доминирование образного мышления (по тесту Г.Айзенка) констатировалось у 86,8% обследуемых, вербального – у 13,2 %.

В таблице 2 представлены результаты корреляционного анализа внутрипарного сходства МЗ и ДЗ близнецов по показателям асимметрии моторных, сенсорных и психических функций и оценка компонентов фенотипической дисперсии.

Таблица 1

Распределение асимметрии моторных и сенсорных функций у близнецов (в %)

Оцениваемые параметры	Доминирование		
	Справа	Слева	Не выражено
Моторика руки	71,1	0	28,9
Моторика ноги	78,9	5,3	15,8
«Ведущий глаз»	50,0	10,5	39,5
«Ведущее ухо»	60,5	18,4	21,1

Таблица 2

Внутрипарные корреляции показателей асимметрии моторных, сенсорных и психических функций у МЗ и ДЗ близнецов, вклад генетической (h^2), общесемейной (c^2) и индивидуально-средовой (e^2) составляющих фенотипической дисперсии (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$) *

Показатели	R(МЗ)	t(N-2)	p-level	R(ДЗ)	t(N-2)	p-level	h^2	c^2	e^2
Тест Аннет	-0,05	-0,14908	0,88	0,03	0,08443	0,93	—	—	—
Теплинг тест (правая рука)	0,55*	1,10629	0,04	-0,12	-0,39699	0,70	0,55	0	0,45
Теплинг тест (левая рука)	0,61**	1,51006	0,009	0,50*	1,83001	0,03	0,22	0,39	0,39
Трек тест (правая рука)	0,35*	1,04335	0,04	0,53*	1,97234	0,03	0	0,35	0,65
Трек тест (левая рука)	0,79**	3,64789	0,01	0,21	0,66915	0,05	0,79	0	0,21
Ведущая рука	0,76**	3,34664	0,01	0,52*	1,93649	0,03	0,48	0,28	0,24
Ведущая нога	—	—	—	-0,09	-0,29319	0,77	—	—	—
Ведущий глаз	0,46*	1,45095	0,03	-0,54*	-2,03370	0,03	0,46	0	0,54
Ведущее ухо	0,32*	0,96449	0,04	0,11	0,36507	0,72	0,32	0	0,68
Тест на образное мышление	-0,16	-0,45689	0,55	0,08	0,25105	0,81	—	—	—
Тест на вербальное мышление	-0,12	-0,35279	0,56	0,43*	1,50086	0,03	—	—	—
Коэффициент асимметрии	0,29	0,84650	0,05	-0,15	-0,49074	0,63	0,29	0	0,71
Профиль латеральной организации	0,26	0,75827	0,05	0,05	0,16290	0,87	0,26	0	0,74

Примечание: Примечание: если $r(ДЗ) < 0$ или $r(МЗ) > 2r(ДЗ)$, h^2 приравнивается $r(МЗ)$; если $r(МЗ) < r(ДЗ)$, $h^2 = 0$; если $r(МЗ) < 0$, h^2 не вычисляется [1, с.288].

Анализ таблицы 2 позволяет сделать вывод о том, что существенный вклад факторов генотипа обнаруживается для моторной асимметрии (рукость) ($h^2=0,48$), сенсорной асимметрии (ведущий глаз $h^2=0,46$, ведущее ухо $h^2=0,32$). Оценка наследуемости профиля латеральной организации составила 0,26, при этом существенный вклад в фенотипическую вариативность данного показателя вносит индивидуальная среда ($e^2=0,74$).

На рисунках 2–3 представлено соотношение вклада факторов генотипа (h^2), общей (c^2) и индивидуальной (e^2) среды в межиндивидуальную вариативность спектральной мощности ЭЭГ тета и бета1 диапазонов в фоне и в пробе «Вербальные ассоциации».

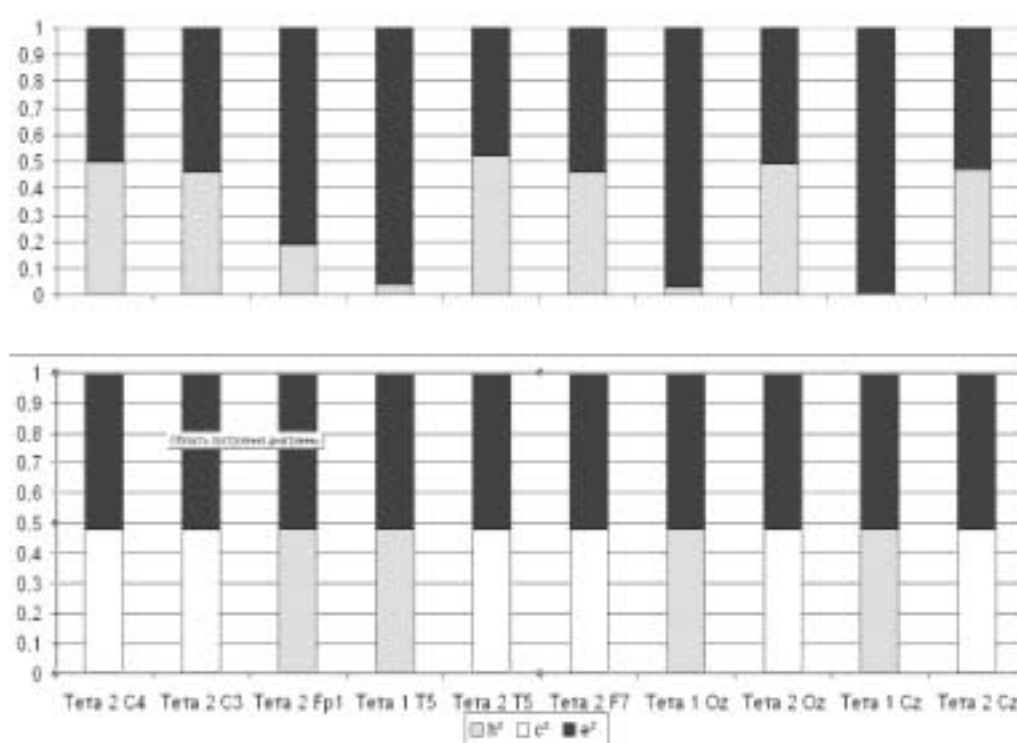


Рис. 2. Показатели вклада факторов генотипа (h^2), общей (c^2) и индивидуальной (e^2) среды в межиндивидуальную вариативность спектральной мощности тета-ритма в фоновой ЭЭГ (нижний рисунок) и ЭЭГ в пробе «Вербальные ассоциации» (верхний рисунок)

В тета-1 диапазоне при выполнении вербально-ассоциативной деятельности по сравнению с фоновыми происходит значимое уменьшение показателей наследуемости мощности в левом передне-височном отведении T5 (в фоне $h^2=0,48$; $c^2=0$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,04$; $c^2=0$; $e^2=0,96$) ($p<0,01$), в центральном затылочном отведении Oz (в фоне $h^2=0,48$; $c^2=0$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,03$; $c^2=0$; $e^2=0,97$) ($p<0,01$), в центральном отведении Cz (в фоне $h^2=0,48$; $c^2=0$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,01$; $c^2=0$; $e^2=0,99$) ($p<0,01$).

В тета-2 диапазоне при выполнении вербально-ассоциативной деятельности по сравнению с фоновыми происходит значимое увеличение показателей наследуемости мощности в левом задне-лобном отведении F7 (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,46$; $c^2=0$; $e^2=0,54$) ($p<0,01$), в левом передне-височном отведении T5 (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,52$; $c^2=0$; $e^2=0,48$) ($p<0,001$), в центральном затылочном отведении Oz (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,49$; $c^2=0$; $e^2=0,51$) ($p<0,01$), в центральном отведении Cz (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,47$; $c^2=0$; $e^2=0,53$) ($p<0,01$). В центральных отведениях C3 и C4 также отмечается рост влияния наследственных факторов. Так, в левом центральном отведении отмечалась следующая динамика вклада генотип-средовых факторов (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,46$; $c^2=0$; $e^2=0,54$) ($p<0,01$); в правом центральном отведении (в фоне $h^2=0$; $c^2=0,48$; $e^2=0,52$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,5$; $c^2=0$; $e^2=0,5$) ($p<0,001$).

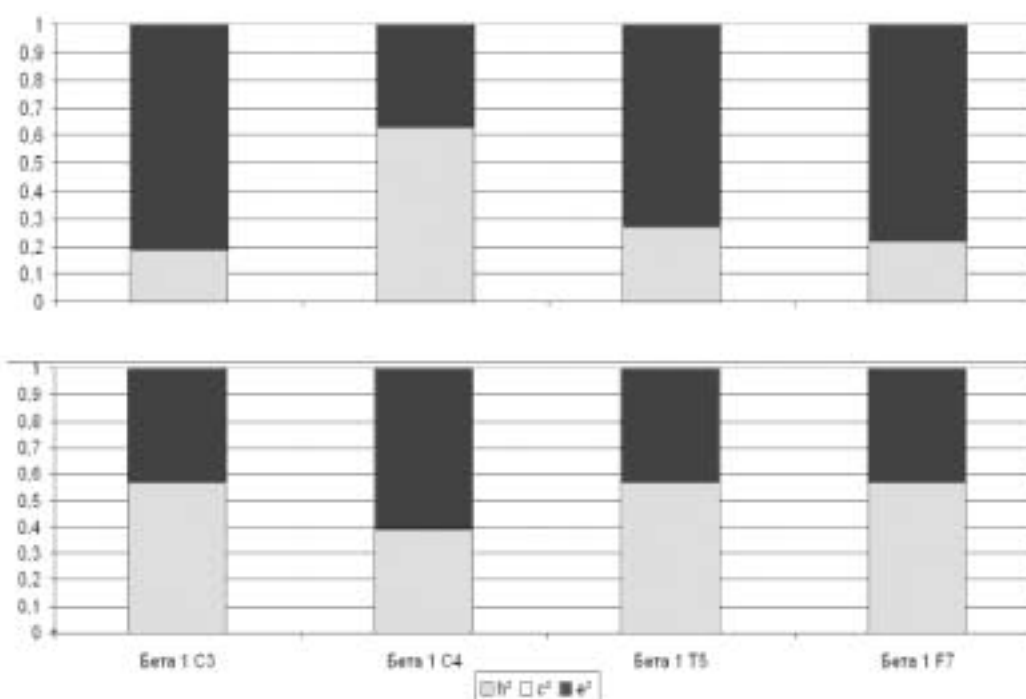


Рис. 3. Показатели вклада факторов генотипа (h^2), общей (c^2) и индивидуальной (e^2) среды в межиндивидуальную вариативность спектральной мощности бета1-ритма в фоновой ЭЭГ (нижний рисунок) и ЭЭГ в пробе «Вербальные ассоциации» (верхний рисунок)

Анализ полученных данных о вкладе генотип-средовых факторов в параметры мощности бета-ритма показал, что значимые изменения происходят только в бета-1 диапазоне. Так, в бета-1 диапазоне в условиях выполнения вербально-ассоциативной деятельности уменьшение влияния генотипических факторов и

возрастание роли факторов индивидуальной среды отмечается для левого задне-лобного отведения F7 (в фоне $h^2=0,57$; $c^2=0$; $e^2=0,43$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,22$; $c^2=0$; $e^2=0,78$) ($p<0,01$); левого височного отведения T5 (в фоне $h^2=0,37$; $c^2=0$; $e^2=0,63$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,11$; $c^2=0$; $e^2=0,89$) ($p<0,05$), а также левого центрального отведения C3 (в фоне $h^2=0,57$; $c^2=0$; $e^2=0,43$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,19$; $c^2=0$; $e^2=0,81$) ($p<0,01$). В правом центральном отведении C4, напротив, происходит достоверное увеличение влияния генотипических факторов (в фоне $h^2=0,39$; $c^2=0$; $e^2=0,61$; в пробе «вербальные ассоциации» $h^2=0,63$; $c^2=0$; $e^2=0,37$) ($p<0,05$).

Интерпретация полученных данных. Анализ спектральной мощности ЭЭГ, проведенный по Т-критерию Стьюдента, показал, что в процессе придумывания вербальных ассоциаций происходит значимое увеличение мощности бета1-ритма – билатерально в центральных отделах коры, левых височных отведениях и в левом лобном отведении, а также тета-ритма – билатерально в передне-фронтальной области коры. В целом можно отметить, что выполнение заданий на продуцирование вербальных ассоциаций вызвало активизацию лобных, центральных и височных областей коры обеих полушарий мозга с преимуществом левой гемисферы.

К источникам тета-ритма относят гипоталамус, гиппокамп, ретикулярную формацию и стволовые структуры [24; 4; 20]. Показана роль тета-ритма как активного фильтра в процессах отбора и регистрации информации [4]. В работе В.Ф. Кичигиной установлено, что серотонинергическое медианное ядро шва и норадренергическое синее пятно являются функциональными антагонистами в регуляции тета-ритма: первое ограничивает генерацию тета-активности, а второе усиливает ее [4]. Увеличение выраженности тета-активности при выполнении задач, связанных с работой вербальной памяти, получено в ряде работ [13; 18]. Отмечается участие фронтальных и темпоро-париетальных областей в выполнении вербальных задач [3]. Повышение спектральной мощности в тета-диапазоне, возможно, отражает активность «передней системы внимания» [17]. Согласно существующим представлениям, подкрепленным эмпирическим материалом, данная система локализована в лобных корковых областях, связанных с лимбической и фронтальной мотивационными системами; она выполняет функции произвольного внимания [17]. Современные исследования показывают, что мощность тета коррелирует с познавательной обработкой, вовлеченной в кодирование и поиск вербальных стимулов [14]. Полученные нами данные соотносятся с результатами работ О.М. Разумниковой, в которых получено, что в ситуации генерации слов на заданную букву отмечено увеличение мощности биопотенциалов тета1-диапазона [8]. По данным клинических исследований увеличение выраженности θ -диапазона связано с активизацией стволовых структур, β -диапазона – подкорково-базальных структур [11].

В последнее время было показано, что бета-ритм усиливается во время ситуаций, требующих активации произвольного внимания [27] или познавательных процессов [8]. Показано наличие различной локализации источников для бета-1 и бета-2 ритмов [15]. Так, бета-1 имеет локализацию, сходную с альфа-ритмом в

задних отделах полушарий. Бета-2 имеет более глубинную и более фронтальную локализацию, близкую к локализации тета-активности [15]. В работе Ray W., Cole H. [19] отмечается, что бета1 – активность усиливается в правом полушарии при решении задач пространственного типа и в левом полушарии при решении аналитических задач, при этом если задачи эмоционально окрашены, отмечается большая выраженность бета1-активности в теменных и височных областях мозга [19].

Анализ полученных нами психогенетических данных позволил установить, что выполнение вербально-ассоциативной деятельности связано с изменением значений показателя наследуемости спектральной мощности ЭЭГ преимущественно левого полушария. В бета1-диапазоне при выполнении вербально-ассоциативной деятельности происходит изменение соотношения генотип-средовых факторов, при этом отмечается уменьшение показателя наследуемости спектральной мощности ЭЭГ бета1 диапазона в центральной фронтальной и темпоральной области слева, а также увеличение соответствующего показателя в центральной области справа. При выполнении вербально-ассоциативной деятельности наблюдается увеличение показателя наследуемости спектральной мощности ЭЭГ тета2 диапазона, а также уменьшение соответствующего показателя для тета1 диапазона в височных, лобных и центральных, затылочных областях с преимуществом левой гемисферы. Полученные данные могут отражать увеличение либо уменьшение экспрессии генов в нейронах соответствующих областей коры, а также подкорковых генераторов, что может быть соотнесено с «селекционной теорией научения». Согласно данной теории активация одних генов и подавление экспрессии других после научения в большом количестве нейронов позволяет подобрать оптимально согласованные по своей активности нейроны с соответствующими друг другу метаболическими «потребностями», в системы для обеспечения нового поведения [9]. В работах, выполненных на животных, получены данные о связи экспрессии генов ГАМК-эргической нейромедиаторной системы мозга с мощностью дельта-ритма в условиях депривации сна [26].

В психогенетических исследованиях также отмечается наличие возрастной динамики соотношения генотип-средовых показателей в фенотипической вариативности спектральных характеристик ЭЭГ, при этом отмечается рост показателя наследуемости с увеличением возраста респондентов и при возрастании степени стрессогенности ситуации [5]. Полученные в работе Tang Y. и др. [22] оценки наследуемости спектральной мощности ЭЭГ располагались в диапазоне между 0.22 и 0.65 и имели высокие значения для всех отведений и частотных диапазонов (от тета (3–7 Гц) до высокочастотного бета-диапазона (20–28 Гц)). При этом в диапазоне тета-частот более высокие показатели наследуемости были получены для фронтально-центральных отведений. Оценки наследуемости в низко- и высокочастотном альфа диапазоне, а также низкочастотном бета диапазоне были относительно высоки в фронтально-центральных областях с увеличением показателя наследуемости от центрального к париетальным и затылочным областям. В средне- и высокочастотном бета диапазоне в центральной области коры оценка наследуемости выше, чем в той же области на периферии [22].

Использование близнецового метода в исследовании асимметрии сенсомоторных функций позволяет приблизиться к пониманию природы этого феномена [12]. Показано, что наибольший вклад в различия по мануальной асимметрии, например, вносит индивидуальная (неразделенная) среда, при этом вклад наследственных факторов увеличивается с увеличением возраста респондентов [25; 16; 23]. В качестве причин латерализации моторных функций выделяются наряду с наследственными (генетическими) причинами также и культурно-средовые (принадлежность к определенной популяции) [6; 21]. Последнее обстоятельство широко известно и проявляется в различной частоте встречаемости разных типов профилей латеральной организации сенсомоторных функций в разных популяциях.

ВЫВОДЫ

1. С применением классического близнецового метода получены данные о том, что для южно-российского региона факторы генотипа вносят существенный вклад в фенотипическую вариативность моторной асимметрии (рукости) ($h^2=0,48$), сенсорной асимметрии (асимметрии зрения $h^2=0,46$, асимметрии слуха $h^2=0,32$). Оценка наследуемости индивидуальной профильной асимметрии составила 0,26, при этом существенный вклад в фенотипическую вариативность данного показателя вносит индивидуальная среда ($c^2=0,74$).

2. Выполнение заданий на продуцирование вербальных ассоциаций вызвало активизацию лобных, центральных и височных областей коры обоих полушарий мозга с преимуществом левой гемисферы.

3. В условиях выполнения вербально-ассоциативной деятельности происходит изменение соотношения генотип-средовых факторов, детерминирующих межиндивидуальную вариативность спектральной мощности ЭЭГ в тета и бета1 диапазоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Егорова М.С., Зырянова Н.М., Паршикова О.В., Пьянкова С.Д., Черткова Ю.Д. Генотип. Среда. Развитие. М.: ОГИ, 2004. 576 с.
2. Жирмунская Е.А. В поисках объяснения феноменов ЭЭГ. 1992. 117 с.
3. Иваницкий Г.А., Николаев А.Р., Иваницкий А.М. Взаимодействие лобной и левой теменно-височной коры при вербальном мышлении // Физиология человека. 2002. № 1. С. 5–11.
4. Кичигина В.Ф. Механизмы регуляции и функциональное значение тета-ритма: роль серотонинергической и норадренергической систем // Журнал высшей нервной деятельности. 2004. т. 54. № 1. С. 101–119.
5. Малых С.Б., Егорова М.С., Мешкова Т.А. Основы психогенетики. М.: «Эпидавр», 1998. 742 с.
6. Москвин В.А. Межполушарная асимметрия и индивидуальные стили эмоционального реагирования // Вопросы психологии. 1988. №6. С.116–120.
7. Практикум по валеологии для высших учебных заведений / Под ред. Г.А. Кураева. Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР», 2001. С. 156–160.

8. Разумникова О.М. Мышление и функциональная асимметрия мозга. «Новосибирск», 2004. 272 с.
9. Сварник О.Е., Фадеева Т.А., Анохин К.В., Александров Ю.И. Этапы формирования индивидуального опыта: поведенческие и нейрогенетические особенности // Тенденции развития современной психологической науки. Тезисы юбилейной научной конференции. М.: ИП РАН, 2007. С. 340–342.
10. Талызина Н.Ф., Кривцова С.В., Мухаматулина Е.А. Природа индивидуальных различий: опыт исследования близнецовым методом. М.: МГУ, 1991. 192 с.
11. Шарова Е.В. Асимметрия когерентности ЭЭГ при посткоматозных бессознательных состояниях после тяжелой черепно-мозговой травмы // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / Под ред. Н.Н. Боголенова, В.Ф. Фокина. М.: Научный мир. 2004. С. 578–586.
12. Gurd J.M., J. Schulz, L. Cherkas, G.C. Ebers Hand preference and performance in 20 pairs of monozygotic twins with discordant handedness // *Cortex*. Volume 42, Issue 6, 2006, P. 934–945.
13. Jensen O., Tesche C.D. Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task // *Eur. J. Neurosci*. 2002. 15:1395–1399.
14. Kahana M.J. The Cognitive Correlates of Human Brain Oscillations // *The Journal of Neuroscience*. February 8, 2006. 26(6):1669–1672.
15. Lehmann D., Michel C.M. Intracerebral dipole source localization for FFT power maps // *EEG Clin. Neurophysiol*. 1990. 76. P. 271–276.
16. Medland S.E., D.L. Duffy, M.J. Wright, G.M. Geffen, D.A. Hay, F. Levy, C.E.M. van-Beijsterveldt, G. Willemsen, G.C. Townsend, V. White, A.W. Hewitt, D.A. Mackey, J.M. Bailey, W.S. Slutske, D.R. Nyholt, S.A. Treloar, N.G. Martin, D.I. Boomsma Genetic influences on handedness: Data from 25,732 Australian and Dutch twin families // *Neuropsychologia*. 2009. V.47. P. 330–337.
17. Posner M., Petersen S. The attention system of the human brain // *Annual Review of Neuroscience*. 1990. V. 13. P. 25–42.
18. Raghavachari S., J. E. Lisman, M. Tully, J. R. Madsen, E. B. Bromfield, M. J. Kahana Theta Oscillations in Human Cortex During a Working-Memory Task: Evidence for Local Generators // *J. Neurophysiol*. 2006. 95: 1630–1638.
19. Ray W., Cole H. EEG alpha activity reflects attention demands and beta activity reflects emotional and cognitive processes // *Science*. 1985. 228. P. 750–752.
20. Sauseng P., Klimesch W. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. Volume 32. Issue 5. July 2008. Pages 1001–1013.
21. Sommer I.E., A. Aleman, M. Somers, M.P. Boks, R.S. Kahn Sex differences in handedness, asymmetry of the Planum Temporale and functional language lateralization // *Brain research*. 2008. V. 1206. P. 76–88.
22. Tang Y., D.B. Chorlian, M. Rangaswamy, B. Porjesz, L. Bauer, S. Kuperman, S. O'Connor, J. Rohrbaugh, M. Schuckit, A. Stimus, H. Begleiter Genetic influences on bipolar EEG power spectra // *International Journal of Psychophysiology*. 2007. V. 65. P. 2–9.
23. Teixeira Luis A. Categories of manual asymmetry and their variation with advancing age // *Cortex*. 2008. V.44. P. 707–716.

24. Vinogradova O.S. Expression, control and probable functional significance of the neuronal theta-rhythm // Progr. Neurobiol. 1995. V. 45. P. 523–583.

25. Vuoksima E., M. Koskenvuo, R.J. Rose, J. Kaprio Origins of handedness: A nationwide study of 30 161 adults // Neuropsychologia. 2009. V.47. P. 1294–1301.

26. Wisor J.P., Morairty S.R., Huynh N.T., Steininger T.L., Kilduff T.S. Gene expression in the rat cerebral cortex: comparison of recovery sleep and hypnotic-induced sleep // Neuroscience. 2006. V. 141. P.371–378.

27. Wrybel A., Ghazaryan A., Bekisz M., Bogdan W., Kaminski J. Two streams of attention-dependent beta activity in the striate recipient zone of cat's lateral posterior-pulvinar complex // J. Neurosci. 2007. 27. P. 2230–2240.

Работа выполнена при поддержке аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2010 годы)» (проект № 1351).