

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Елецкий государственный университет им. И.А. Бунина»

В.Г. Каменская

ЛЕКЦИИ ПО ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

**ЧАСТЬ 1. ОБЩАЯ И СИСТЕМНАЯ
ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Елец – 2017

УДК 159.91

ББК 88.7

К 18

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Елецкого государственного университета имени И.А. Бунина
от 31.01.2017 г., протокол № 1

Рецензенты:

Зверева С.В., доктор психологических наук, старший научный сотрудник
ФГК ВОУ «Военный учебно-научный центр Военно-морского флота
«Военно-морская академия имени Адмирала Флота Советского Союза
Н.Г.Кузнецова»;

Алексеева Е.Е., кандидат психологических наук, доцент кафедры возрастной
психологии и педагогики семьи БГОУ ВО «Российский государственный
педагогический университет им. А.И. Герцена»

Каменская В.Г.

К 18 Лекции по психофизиологии. Часть 1. Общая и системная психофизиология: учебное пособие. – Елец: Елецкий государственный университет им. И.А. Бунина, 2017. – 46 с.

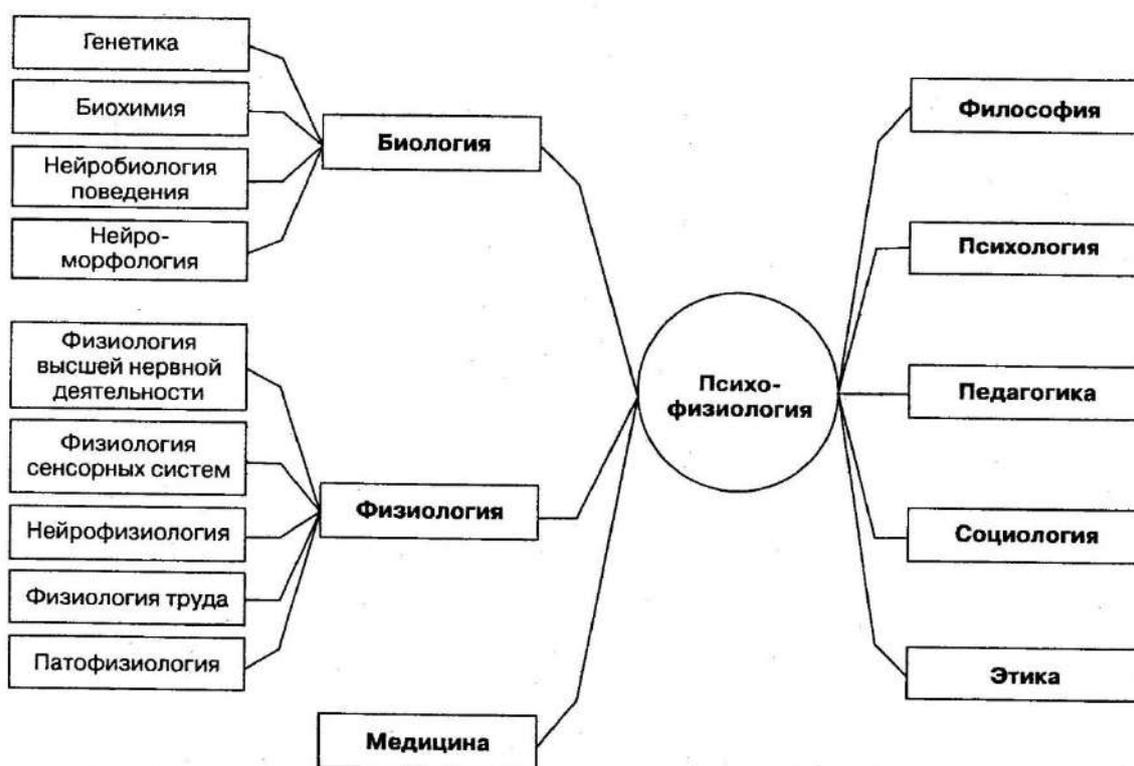
Лекции по психофизиологии (часть 1. Общая и системная психофизиология) для бакалавров направления «психология» посвящены вводным и важнейшим понятиям и категориям, которые определяют основу современной психофизиологии. Рассмотрены межпредметные связи психофизиологии с естественными и гуманитарными науками. Дан подробный анализ основным методическим приемам психофизиологии. Лекции включают морфо-функциональный анализ строения нервной системы и мозга, материал, посвященный строению и функциям нейронов и глиальных элементов как основы структуры и функции нервной системы. Представлены принципы электрической активности нервной ткани: возбудимость, генерация потенциала действий, распространение импульсного разряда по аксону без затухания. Отдельные главы посвящены базовым понятиям системной психофизиологии – функциональному состоянию, адаптационному ресурсу и адаптации, которые содержат экспериментальные материалы, позволяющие понять место этим системных процессов в организации поведения человека.

Для бакалавров направления «Психология».

© Елецкий государственный
университет им. И.А. Бунина, 2017

ЛЕКЦИЯ 1. ПРЕДМЕТ, МЕТОДЫ И МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ СВЯЗИ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Психофизиология является интегративной научной дисциплиной, объединяющей знания гуманитарных и естественных наук. Основным предметом психофизиологии является изучение биологических в широком смысле слова причин психических явлений и поведения человека и животных. Важнейшая задача психофизиологии человека – это исследование физиологических и биохимических механизмов организации психических функций и их проявлений в поведении. В связи с предметом психофизиологии она имеет широкие межпредметные связи, показанные на рис. 1. Слева показаны связи с медициной и естественными научными дисциплинами, справа – с гуманитарными науками.



Остановимся более подробно на взаимоотношениях физиологии и психофизиологии как на наиболее существенных, исходя из названия научной области знаний «психофизиология». Наиболее близкие отношения и сильные связи с психофизиологией имеет физиология высшей нервной деятельности, которая изучает механизмы поведения высших млекопитающих и человека с точки зрения формирования и торможения системы условных рефлексов и вклада в поведение безусловных рефлексов (ориентировочного и оборонительного). В России создана научная школа И.П. Павлова, имеющая международный авторитет и нашедшая свое продолжение в учении о обусловливании Конорского. Основные идеи этих научных школ заключаются в представлении о цепных условно-рефлекторных ассоциациях, ответственных за формирование новых адаптивных форм поведения. Основные точки соприкосновения физиологии высшей

нервной деятельности и психофизиологии – это изучение процесса научения как целостного организма, так и нервных сетей, например, в актах распознавания сложных зрительных и слуховых образов.

С психофизиологией восприятия теснейшие связи имеет физиология сенсорных (анализаторных) систем на сновании общего предмета изучения: обнаружения и распознавания образов. Физиология сенсорных систем в своих исследованиях ставит акцент на морфо-функциональных системах, определяющих процесс восприятия. Психофизиологические работы в этой области знаний в большей степени заняты процессуальной динамической стороной восприятия, а также индивидуально-психологическими особенностями восприятия сенсорной информации. Этот аспект психофизиологии выводит на обширную область исследовательских работ – изучение типологии человека и биологической конституции.

Нейрофизиология, изучающая нейронные системные механизмы отдельных перцептивных и когнитивных актов, а также интимные механизмы функционирования мозга, вносит существенный вклад в психофизиологию когнитивных процессов, которую можно считать одной из наиболее сложных областей знаний. Эксперименты, имеющие целью изучение мозговых нейронных процессов и когнитивных функций, требуют высоко точного и сложного оборудования и высокой профессиональной компетентности исследователя. В то же время результаты психофизиологии когнитивных процессов вносят большой вклад в разработку современных технологий автоматических систем слежения и распознавания сложных зрительных и акустических образов, в частности распознавание речи конкретных людей.

Нейрофизиология вносит определенный вклад в разработку важнейшей в практическом отношении проблемы формирования адаптационного ресурса и регуляции адаптационных процессов, которые в значительной степени определяют здоровье и болезни человека.

Важная в практическом отношении область физиологии – физиология труда тесно связана с психофизиологией профессиональной деятельности, цель которой – это создание объективных методов профессиональной диагностики, профессионального отбора и адаптации к разным видам профессиональной деятельности. Особое место в этой предметной области занимает психофизиология спорта высших достижений. Данная предметная область имеет тесные связи с генетикой и психогенетикой, так как способности к определенным видам спорта в значительной степени генетически детерминированы.

Патофизиология как связующее звено с медицинскими специальностями определяет такую новую область знаний как клиническая психофизиология, задачи которой можно сформулировать как обнаружение индивидуальных и конституциональных предикторов определенных психопатологических состояний и процессов. Таким образом можно обнаружить связи между патофизиологией и клинической психофизиологией, которая определяет участие патофизиологических процессов в клинике патопсихологических расстройств, начиная от форм

аддикций (зависимостей) и заканчивая широким спектром шизофренических расстройств.

Не менее тесные взаимодействия психофизиология имеет с гуманитарными дисциплинами, в первую очередь с психологией, так как само ее название свидетельствует о различных психических феноменах, изучаемых разными отраслями психологии. Явные связи психофизиология имеет с психологией развития, с когнитивной психологией, с психологией познания, то есть с теми отраслями психологии, в которых изучаются психологические явления, зависящие от состояния мозга и его отдельных систем. Психология индивидуально-психологических отличий, изучаемых в дифференциальной психологии использует информацию о природе конституциональных детерминант и их влиянии на индивидуально-психологические особенности разных людей и отдельных групп, этносов к примеру. Эта предметная область близко соприкасается с социологией и этикой, определяя участие психофизиологических процессов в особенности поведения человека как социального субъекта, задавая законы нормального социального бытия. Наиболее сложные проблемы психофизиологии, такие как: соотношение психики и тела, природа сознания и бессознательных процессов, имеют безусловную связь с философией, теорией познания. Еще одна практически важная отрасль гуманитарного знания – педагогика использует накопленные в психофизиологии знания для организации оптимальных условий образования и профессиональной деятельности. Примером таких соотношений могут быть психофизиологические знания возрастных особенностей организации психики ребенка, определяющие степень его зрелости и готовности к организованному обучению в школе. Психофизиология является развивающейся предметной областью и по мере накопления знаний в ней появляются новые межпредметные связи и взаимные влияния естественных и гуманитарных наук.

Методы психофизиологии

Анализ и классификация методов психофизиологии полностью определяется представлением о ее предмете и содержании. Если под основным предметом психофизиологии понимать изучение биологических и физиологических механизмов и причин психологических явлений и поведения, то основные методы – это методы объективной регистрации любых физиологических функций и процессов, коррелирующих с психологическими проявлениями. Методологический подход в данном случае – это разработка и проведение системного психофизиологического эксперимента с обязательной фиксацией как психологических, так и физиологических явлений. Психофизиологический эксперимент относится к типу лабораторного эксперимента, проводимого в четко фиксируемых условиях с минимальным общением по ходу эксперимента экспериментатора и испытуемого, с аппаратурной регистрацией психологических и физиологических показателей.

Конкретные методы регистрации физиологических параметров определяются задачей, целями и возрастом испытуемых. В истории психофизиологии первыми психическими явлениями были субъективные оценки силы ощущения

и обнаружение стимулов, выполняемых в лабораториях Вундта и Фехнера. Ими же были теоретически описаны основные законы психофизики, раздела психофизиологии, изучающей законы перцепции и распознавания образов как конкретных примеров информационных процессов. В этом случае в качестве физиологических проявлений изучались системные реакции обнаружения сигналов в виде латентного периода двигательных действий.

Регистрация сенсомоторных реакций. Первичными методами психофизиологии были регистрация и расчет закона распределения отдельных моторных ответов на сенсорные сигналы при изменении их физических характеристик. Г. Айзенк и его ученики доказали, что степень развития интеллекта четко связана с ВР выбора стимула из их набора. В настоящее время этот подход не потерял свою актуальность и значимость, позволяя статистически оценивать время моторных реакции и закон их распределения на стохастически организованные сенсорные потоки, которые прямо моделируют информационные динамические явления. Обнаружено, что скорость и точность восприятия сигнала в вероятностно организованной среде определяется числом, сложностью и вероятностью появления конкретного стимула в сенсорном потоке. Численные характеристики распределения отдельных моторных реакций на динамически организованные сенсорные стимулы тесно коррелируют со степенью развития невербального и вербального интеллекта [5].

Регистрация вегетативных показателей. Относятся также к относительно проверенным и известным методам, которые позволяют изучать вклад вегетативной нервной системы и отдельных систем организма (дыхательной, сердечно-сосудистой) в протекание психологических процессов и организацию психических явлений.

Кардиографический. Наиболее информативным для исследования функционального состояния считается метод регистрации пульса и статистическая оценка распределения междударных интервалов, с помощью которого можно оценить вклад в любой вид деятельности затрат симпато-адреналового и парасимпатического звеньев вегетативной нервной системы, по методу Баевского Р.М. [2]. Современным вариантом пульсографии является нелинейная стохастическая кардиоинтервалометрия (НСК) с пакетом компьютерных программ обработки Урицкого В.М. [11]. Использование этого метода, который основан на идее неустойчивого равновесия больших интерактивных систем, включающего разные динамические режимы пульсограммы, в том числе фрактального, обеспечивающего устойчивую оптимальную работу сердца в покое и под нагрузкой [10], показало его высокую информативность в решении проблемы физиологических механизмов обеспечения интеллектуальной деятельности, адаптационного ресурса как на детских выборках, так и на взрослых людях [Музалевская Н.И., Каменская В.Г., 7]. Психофизиологический эксперимент позволяет прямо усмотреть изменения спектра кардиоинтервалов во время выполнения вербальных заданий, прослушивания музыки подростками [8].

Регистрация электрической активности кожи (ЭАК)

Имеются разные способы регистрации электрической активности кожи (ЭАК). Один предполагает пропускание слабого электрического тока через электроды и измерение электрической проводимости (метод Тарханова). Проводимость кожи измеряется в мкВ на разных участках кожи, как правило, на правой и левой руке. Второй способ предполагает приложение напряжения к двум разным участкам тела и замер сопротивления кожи (метод Ферре). В современных исследованиях чаще используется первый способ, который часто называют кожно-гальванической реакцией (КГР). Под этим названием в литературе этот способ и известен. Его можно считать достаточно эффективным для исследования межполушарной организации эмоционально-мотивационной сферы. Вероятно, изучение КГР полезно при исследовании относительно новой интеллектуальной системы – эмоционального интеллекта.

Регистрация электрической активности мозга.

Наиболее ранними способами изучения динамической активности мозга при выполнении разных когнитивных задач было сопоставление фоновой электроэнцефалограммы (ЭЭГ) с той, которая регистрировалась во время выполнения тех или иных заданий. ЭЭГ оценивалась с точки зрения ее частотного состава и локализации фокусов максимальной активности в разных частотных диапазонах. С помощью автоматизированного анализа спектра мощности в разных частотных диапазонах получено много интересных и полезных сведений о динамической перестройке нейрональных систем коры больших полушарий во время разных видов интеллектуальной деятельности: обнаружении, восприятии разных сенсорных стимулов, выполнении лингвистических заданий. Особую задачу представляет исследования межполушарных отношений во время выполнения тех или иных психологических тестов и заданий. Этот метод является прямым так же, как и регистрация кардиоинтервалов для изучения физиологических механизмов обеспечения когнитивных функций.

Регистрация локальных во времени электрических реакций коры больших полушарий

Это относительно новый и высоко информативный методический подход, который стал возможным для практической реализации благодаря компьютерным средствам обработки определенных отрезков ЭЭГ во время поступления сенсорных сигналов и выполнения конкретных с ними действий (подсчета числа прошедших сигналов определенного типа, осуществление моторной реакции на те или иные сигналы, запоминание сложных образов с целью их воспроизведения). Методической особенностью этого подхода является жесткая привязка отрезка ЭЭГ к началу стимула и повторение регистрации этих отрезков определенное число раз (от 8 до 128). Этим способом производится усреднение отрезков ЭЭГ, которое снижает вклад шума и способствует выделению потенциалов определенной формы и амплитуды. Разработана классификация этих потенциалов:

1. коротколатентные вызванные потенциалы, которые отражают активность подкорковых структур сенсорных систем в ЭЭГ коры, характеристики

этих потенциалов связаны с анализом физических параметров сенсорных стимулов;

2. среднелатентные вызванные потенциалы, отражающие активность таламических ядер, сопряжены с интеграцией результатов анализа физических параметров стимулов;

3. длиннолатентные вызванные потенциалы, чьи характеристики связаны с активностью корковых нейрональных сетей, а также лимбических структур, эти поздние фазы высоко коррелируют с такими психологическими процессами как субъективная оценка стимула, принятие решения по поводу стимула, запись стимула в оперативную и долгосрочную память.

Экспресс-методы

До настоящего времени широко применяются экспресс-методы оценки системных процессов организма, которые не требуют инструментальных средств. К такому популярному методу относят пробы Штанге и Генчи, которые оценивают толерантность организма к гипоксии. Проба Штанге оценивает устойчивость организма к гипоксии при полном вдохе по длительности задержки дыхания. Имеются возрастные нормативы этой пробы, с которыми сопоставляются результаты каждого человека. С длительностью задержки дыхания на вдохе высоко коррелирует не только физическое состояние и здоровье, но и функциональные резервы (уровень адаптационного ресурса), которые требуются для выполнения какой-либо деятельности как физической, так и интеллектуальной. Корреляции обнаружены и у детей, и у взрослых: чем длиннее задержка дыхания, тем лучше выполняется задание. Пробе Генчи используется реже и в целях оценки нормативности функционирования дыхательной системы. Ее сущность заключается в оценке задержки дыхания на полном выдохе, то есть измеряется остаточный кислород (его напряжение) в легких при выдохе. Обычно длительность задержки дыхания на вдохе в 1.5-2.0 раза больше по сравнению с длительностью задержки на выдохе. Если это соотношение существенно больше, то это может быть признаком бронхо-легочных патологий. Эти экспресс-методы широко используются в спортивной физиологии, но в последнее время находят свое применение и в работах по психофизиологии как способы оценки функциональных состояний организма и его адаптационного ресурса.

На методический арсенал психофизиологии имеется иной взгляд с другой классификацией ведущих и эффективных подходов. Такой подход описан у Даниловой Н.Н. [4].

Автор считает, что основная задача психофизиологии – это исследование информационных процессов и механизмов их обеспечения. С точки зрения значимости разных методов для изучения информационных процессов, протекающих в мозге человека и животных все методы разделяются на прямые, позволяющие находить непосредственное их участие в осуществлении информационных процессов, и непрямые, косвенные, к которым Данилова Н.Н. относит большинство исторически ранних методов. С момента появления психофизиологических исследований при их проведении широко применялись и продолжают использоваться вегетативные реакции: изменения проводимости кожи,

сосудистые реакции, частота сердечных сокращений, артериальное давление и др. Однако регистрация вегетативных реакций не относится к прямым методам измерения информационных процессов мозга. Скорее всего, они представляют некоторую суммарную и неспецифическую характеристику информационных процессов и характеризуются невысокой специфичностью. Например, одна и та же вегетативная реакция (кожно-гальванический рефлекс — КГР) может быть связана с информационными процессами самого различного содержания. Появление КГР можно наблюдать как при усилении внимания, так и при оборонительной реакции.

Существует несколько причин, по которым вегетативные реакции могут быть использованы только в качестве непрямого метода изучения информационных процессов:

- они слишком медленны и протекают с задержкой;
- слишком тесно связаны с изменением функционального состояния и эмоциями;
- они неспецифичны в отношении стимулов и задач.

Некоторое преимущество перед вегетативными реакциями имеет регистрация электрической активности мышц — электромиограмма (ЭМГ), которую отличает высокая подвижность. Кроме того, по некоторым специфическим паттернам ЭМГ, зарегистрированным от мышц лица, с высокой степенью точности можно идентифицировать различные эмоциональные состояния. Регистрация движений глаз (окулограмма) находит применение в эргономике. В целях безопасности этот показатель используется для контроля за состоянием водителей, долго находящихся за рулем автомашины или локомотива. Вместе с тем, эти работы подчеркивают значения регистрации ЭМГ в работах, не связанных с информационной активностью мозга, а скорее с активностью лимбической и вегетативной систем.

К прямым методам относится регистрация электроэнцефалограммы. В традиционной психофизиологии широко используется этот метод, так как спонтанная электрическая активность мозга характеризуется специфическими ритмами определенной частоты и амплитуды и одновременно может быть записана от многих участков черепа. Это позволяет изучать пространственные специфические паттерны ЭЭГ и их корреляцию с высшими психическими функциями.

Выделяют следующие основные ритмы мозга. Альфа-ритм с частотой 10–13 Гц регистрируется преимущественно в затылочной и теменной областях. Бета-ритм имеет частоту 18–30 Гц с локализацией в прецентральной и фронтальной коре. Гамма-колебания охватывают частоты от 30 до 120–170 Гц, а по данным некоторых авторов — до 500 Гц. Их можно наблюдать в прецентральной, фронтальной, височной, теменной и специфических зонах коры. Дельта-волны возникают в диапазоне 0,5–4,0 Гц с неопределенной зоной максимальной активности. Тета-волны имеют частоту 4–7 Гц, чаще наблюдаются во фронтальных зонах. С развитием компьютерной техники широкое распространение получили методы спектрального и корреляционного анализа ЭЭГ [4]. Рисунокфо-

новой ЭЭГ меняется с переходом ко сну и с изменениями функционального состояния в бодрствовании, во время эпилептического припадка. ЭЭГ удобно использовать для выявления случаев с потерей сознания.

Таким образом, независимо от конкретных представлений о предмете психофизиологии с широким его пониманием или более специфическим, связанным только с изучением мозговых процессов и функций, электрическую активность мозга большинство исследователей рассматривают как наиболее информативную для изучения мозгового обеспечения психических функций и функционального состояния.

ЛЕКЦИЯ 2. НЕРВНАЯ СИСТЕМА: ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ И СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ

Нервная система является основным морфо-структурным субстратом, обеспечивающим формирование и функционирование психических процессов человека и животных. Основными ее функциями являются: получение информации из внешней и внутренней среды организма, ее хранение и переработка, осуществление адаптивных реакций организма на внешние воздействия и изменения внутреннего состояния организма. Важнейшая функция нервной системы заключается в интеграции отдельных органов в системы (кровеносную, лимфатическую, пищеварительную и т.д.), интеграция систем в единое целое для поддержания постоянства внутренней среды (гомеостаза) за счет подвижного равновесия основных жизненно важных параметров: химического состава тканей, крови и лимфы, частоты сердечных сокращений, кровяного давления и тому подобного. Стоит отметить, что абсолютно все жизненно важные параметры внутренней среды отличаются вариативностью в определенных диапазонах. Так известно, что частота пульса человека в течение дня изменяется на 10-25%, подобные изменения в психофизиологии носят название флуктуаций. Регуляция этих флуктуаций – важнейшая функция нервной системы в содружестве с гормональной.

Нервная система может быть рассмотрена как состоящая из двух относительно самостоятельных компонентов: центральной нервной системы и периферической нервной системы. Центральная нервная система состоит из нейронных сетей, пространственно организованных в локальные структуры: ядра и кору, связанных между собой проводящими путями. Анатомическими отделами центральной нервной системы являются головной и спинной мозг. На срезах головного и спинного мозга нейроны, их тела, имеют серый цвет, проводящие пути имеют белый цвет из-за цвета оболочек, покрывающих каждый нервный ствол, миелина.

Периферическая нервная система составлена скоплением нервных проводящих путей – нервами, объединенных вместе и покрытых общей оболочкой, и телами нейронов, расположенных вне головного и спинного мозга в отдельных органах (кишечнике, сердце, легких в крупных сосудах и т.д.).

Существует три вида нервных пучков или отдельных нервов: афферентные нервы, которые проводят импульсы от органов чувств к мозговым структурам – ядрам, эфферентные, передающие информацию в виде нервных импульсов от ядер центральной нервной системы к исполнительным органам: мышцам, железам внутренней секреции и т.д. Однако большая часть нервных стволов и нервов являются смешанными, включающими как афферентные, так и эфферентные нервы.

Нейронный состав мозга. Отдельной дискретной единицей нервной системы является нейроны, которые объединяются в ансамбли и сети. Нейроны имеют большое разнообразие формы и размеров, которые варьируют от 1 мкм у клеток фоторецепторов и 5 мкм у малых зернистых клеток до 100-150 мкм у гигантских пирамид Беца, дающих начало пирамидному тракту в прецентральной борозде коры больших полушарий. Форма клеток бывает и простой, и очень сложной с бороздами на поверхности сомы, что увеличивает площадь активной поверхности нейрона в 5-7 раз. Нейрон имеет довольно сложное строение, схематически показанное на рис. 2. Нейрон обладает важнейшими функциями, свойственными в целом центральной нервной системе, а именно: прием и обработку, хранение информации, ее интеграции и передачи на другие нейроны или на исполнительный (эффекторный) орган. Эта высоко дифференцированная клетка состоит из тела (сомы) с ядром и всеми органеллами и из отростков двух типов: дендритов и аксона. Тело (сома) нейрона выполняет важнейшую функцию синтеза специфических макромолекул – медиаторов, с помощью которых осуществляется взаимодействие нейронов друг с другом. В теле нейронов вырабатывается энергия в митохондриях (энергетических органеллах), которая необходима нейрону и мозгу в целом для полноценного функционирования. Разрушение сомы нейрона приводит к гибели нейрона. Аксон у нейрона практически всегда один, это длинный и относительно толстый, как правило, покрытый миелином отросток, и множество коротких сильно ветвящихся дендритов. Дендриты образуют дендритное дерево и именно они получают информацию от других нейронов или рецепторных клеток органов чувств.

Как показано на рис. 2 информация поступает на дендриты от аксонов других клеток, суммируется на них, в теле нейрона происходит интеграция импульсов от всех дендритов, в определенной части сомы в месте, где начинается аксон, происходит генерация электрических импульсов, так называемых потенциалов действия, которые распространяются по аксону и поступают на дендриты других нейронов-мишеней или на исполнительные органы-мишени. Таким образом, импульсы, передающие информацию, перемещаются в нейронах от дендритов к аксону.

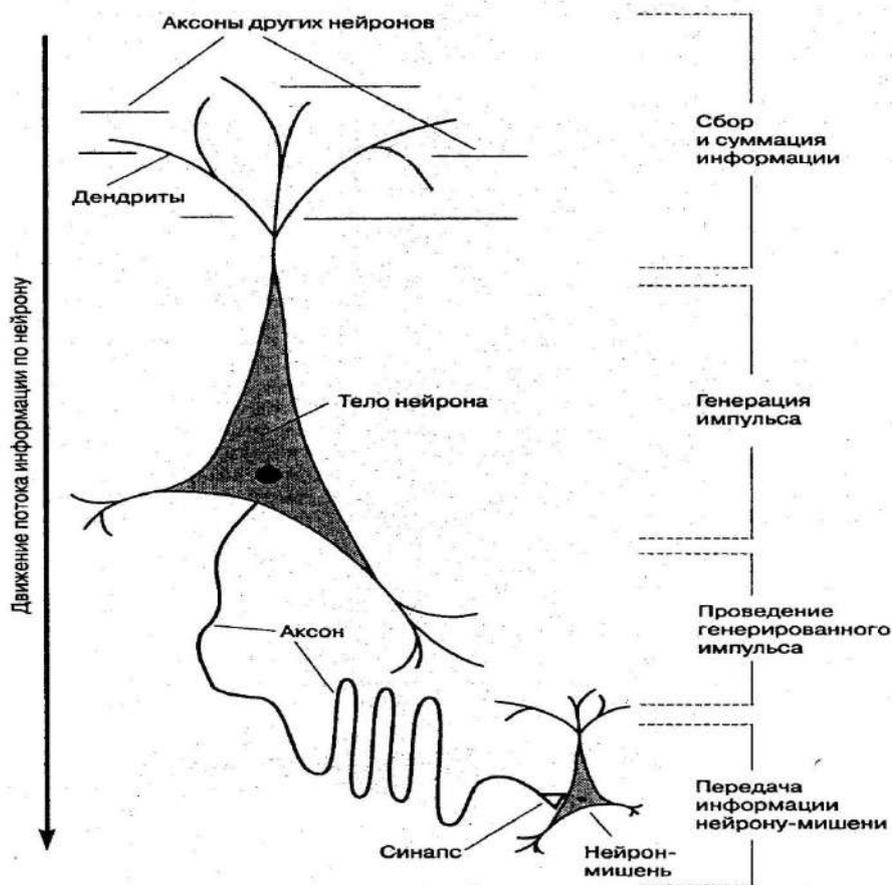


Рис. 2. Схема строения нейрона

Аксоны нейронов подходят к другим нейронам, формируя большое количество разветвлений или коллатералей, коллатерали образуют многочисленные контакты на теле и дендритах нейронов-мишеней. Эти контакты называются синапсами. Синапсы имеют определенные функции и строение, показанное на рис. 3. На рис. 3 схематически показаны три части синапса: пресинапс – это конечная структура коллатералей аксона, постсинапс – структура дендрита нейрона-мишени. Наконец, важнейшая часть синапса – синаптическая щель, в которую выделяются медиаторы из пресинапса. В управлении синтеза медиаторов и электрической проводимости мембран пресинапса и постсинапса участвуют химические вещества – модуляторы. Медиатора влияют на специфические рецепторы мембраны постсинапса, которые характеризуются высокой химической чувствительностью (чувствительностью) к определенным медиаторам.

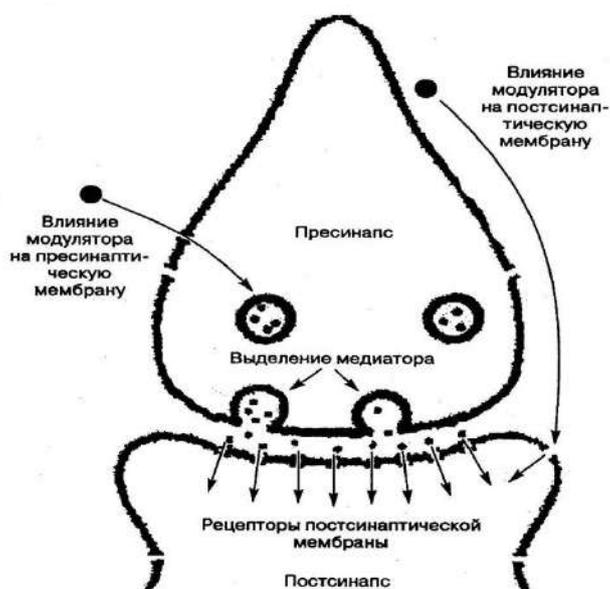


Рис. 3. Сема строения синапса

Таким образом, синапс обладает чувствительностью только к определенным химическим агентам – медиаторам. Различают разные типы нейронов, имеющих специфические особенности строения и локализацию в центральной нервной системе. Классификация нейронов осуществляется по трем признакам: морфологическим, функциональным и биохимическим.

Морфологическая классификация нейронов учитывает количество отростков и их общую форму. По числу отростков различают униполярные нейроны (см. рис. 4, УН) с одним отростком, в центральной нервной системе таких клеток очень мало, встречаются они, в частности, в сенсорном ядре тройничного нерва в среднем мозге;

Биполярные нейроны (рис. 4, БН) имеют два отростка (аксон и дендрит) и также составляют ничтожный процент от общего числа нервных элементов мозга человека, они встречаются в сетчатке глаза и кроме этого рецептивном отделе слуховой и вестибулярной систем (в Кортиевом органе). Представители этих типов нейронов являются чувствительными элементами сенсорных систем, они преобразуют физические характеристики внешних стимулов в электрические стимулы, которые являются основным кодом в мозге человека и животных.

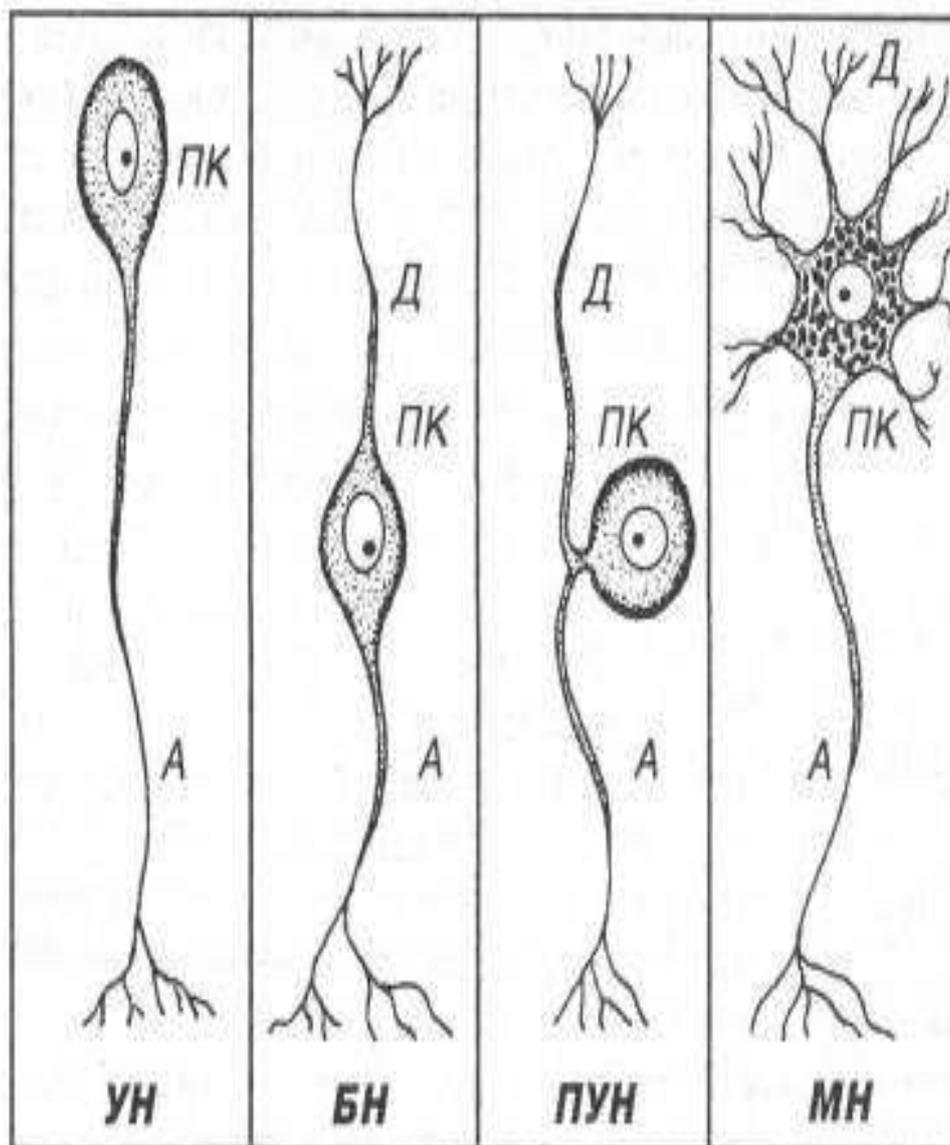


Рис. 4. Морфологическая классификация нейронов. УН – униполярный нейрон, БН – биполярный нейрон, ПУН – псевдоуниполярный нейрон, МН – мультиполярный нейрон, ПК – перикарион, А – аксон, Д – дендрит.

Псевдоуниполярные клетки (рис. 4, ПУН) характеризуются общим местом выхода аксона и дендрита из сомы нейрона, затем отростки расходятся и формируют полноценный аксон и один дендрит. Псевдоуниполярные нейроны — являются уникальными в своём роде. От тела отходит один отросток, который сразу же Т-образно делится. Весь этот единый тракт покрыт миелиновой оболочкой и структурно представляет собой аксон, хотя по одной из ветвей возбуждение идёт не от, а к телу нейрона. Структурно дендритами являются разветвления на конце этого (периферического) отростка. Триггерной зоной запуска формирования импульсных разрядов является начало этого разветвления (то есть находится вне тела клетки). Такие нейроны встречаются в спинальных ганглиях, то есть в сером веществе спинного мозга [20].

Мультиполярные нейроны (рис.4, МН) – самая распространенная группа нейронов, их общая численность превышает 97% всех нервных элементов мозга. Они выполняют важнейшие функции: сбор информации, ее хранение и обработку. Называют эту группу вставочными или ассоциативными нейронами. Эти нейроны имеют один аксон и несколько дендритов. Иногда число дендритов достигает десятков единиц. Описано до 80 вариантов этих клеток: веретенообразные, звездчатые, грушевидные, пирамидные, корзинчатые и др. По длине аксона выделяют клетки Гольджи I типа (с длинным аксоном) и клетки Гольджи II типа (с коротким аксоном).

Мультиполярные нейроны по их функции разделяют на афферентные нейроны, участвующие в обработке сенсорной информации. Они локализируются в основном в ядрах сенсорных систем. Второй тип мультиполярных нейронов – эфферентные нейроны, передают управляющие сигналы из центральных структур (двигательных ядер, ядер гипоталамо-гипофизарной системы, коры головного мозга и мозжечка) к исполнительным органам: мышцам и секреторным клеткам. Наконец, максимальное число мультиполярных нейронов – это вставочные или ассоциативные нейроны, составляющие основной массив нейронных сетей и ансамблей.

Биохимические характеристики нейронов связаны с основным медиатором, который выделяется из пресинаптической мембраны в синаптическую щель. Большинство медиаторов, которые встречаются в мозге животных и человека – это медиаторы возбуждения. Под их влиянием нейрон, на постсинаптической мембране которого рецепторы оказались чувствительными к возбуждающим медиаторам, генерируется потенциалы действия, клетка передает эти сигналы дальше. К возбуждающим медиаторам относят адреналин, норадреналин, дофамин, серотонин, ацетилхолин. Каждый из этих медиаторов маркирует нейронную сеть с определенной биохимической чувствительностью. Мозг человека и животных имеет существенно меньше тормозных медиаторов, которые «запирают» нейрон, в синаптическую щель которого выделяются тормозные медиаторы. Тормозными медиаторами являются глицин и гаммааминомасляная кислота (ГАМК). Стоит отметить, что тормозные нейроны локализируются в коре и некоторых крупных подкорковых ядрах.

Глиальные элементы нервной системы.

Нейроглия, или просто глия, как обязательный компонент мозга человека и животных была открыта великим немецким ученым-патологоанатомом Рудольфом Вирховым. Этим термином сейчас обозначают совокупное количество всех клеток в мозге, за исключением нейронов, которые своими отростками заполняют пространство между нервными клетками (нейронами) и мозговыми капиллярами. Клетки глии занимают 50% объема всей центральной нервной системы, а количество их превышает количество нейронов в десять раз. Однако глиальные клетки по своему размеру намного меньше клеток-нейронов.

Нейроглия и нейроны, находясь в одном пространстве, имеют принципиальные различия. В отличие от нейронов, глиальные клетки способны делиться, но не обладают возбудимостью и поэтому не могут передавать и генерировать

импульсы. Вместе с тем, нейроглия состоит в тесном контакте с нейронами, поэтому процессы возбуждения нервных волокон сказываются на электрических функциях глиальных элементов. Нейроглия выполняет ряд функций, которые обеспечивают нормальную деятельность нейронов.

К основным **функциям нейроглии** относятся: опорная и защитная функции. Помимо этого, глиальные клетки обеспечивает разнообразные обменные процессы в нервной ткани и способствует ее быстрому восстановлению после травм и инфекций

В нейроглии различают макроглию и микроглию. В состав макроглии входят астроглия, олигодендроглия и эпендима. Астроглия (около 60% от общего числа клеток нейроглии) построена из звездчатых клеток — астроцитов, выполняющих трофическую и опорную функции. Их отростки формируют сеть, в петлях которой лежат нейроны (см. рис. 5 а)

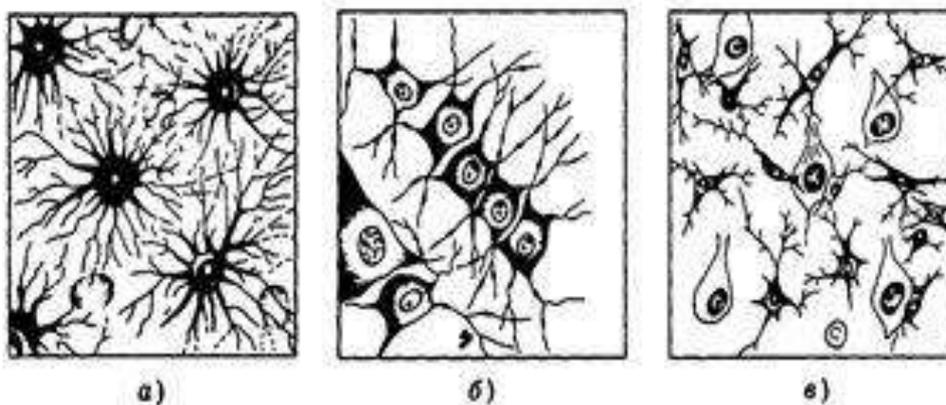


Рис. 1.20. Виды нейроглии: *а* — астроциты; *б* — олигодендроциты; *в* — клетки микроглии среди более крупных нейронов

Рис. 5. Типы глиальных клеток мозга человека и животных

Концевые отростки астроцитов подходят к капиллярам, изолируя их от нейронов, формируя гемато-энцефалический барьер, необходимый как для защиты нейронов, так и главным образом для регуляции поступления веществ в ЦНС и их выведения в кровь. Эпендимная глия выстилает центральный канал спинного мозга и полости мозговых желудочков. Олигоглия (около 25-30%) — более мелкие, округлые клетки с короткими отростками. Окружают тела нейронов и нервные проводники — аксоны. Отличаются высоким уровнем белкового и нуклеинового обмена; ответственны за транспорт веществ в нейроны. Олигоглия построена из клеток олигодендроцитов, имеющих слабо ветвящиеся отростки (см. рис. 5б). Олигодендроциты секретируют миелин, входящий в состав миелиновой оболочки аксонов. Кроме этого, олигодендроциты участвуют в обмене веществ нейронов, обеспечивая их необходимыми компонентами, имеют отношение к водному обмену нервной ткани. Участвует в происхождении медленной спонтанной биоэлектрической активности, к которой относят а-волны электроэнцефалограммы. Система "нейрон — нейроглия" — единый

функционально-метаболический комплекс, отличающийся цикличностью работы, адаптивностью реакций, способностью переключения определённых обменных процессов преимущественно в нейроны или в нейроглии в зависимости от характера и интенсивности физиологических и патологических воздействий на ЦНС. Пространственно-функциональные соотношения нейронов и глии определяется следующими морфофизиологическими особенностями:

- а) между глиальными и нервными клетками имеется очень небольшой ширины межклеточный промежуток (около 15 нм);
- б) между отдельными глиальными клетками имеются плотные контакты;
- в) мембрана глии легко проницаема для ионов калия.

Поэтому, когда в нейронах возникают ПД, в межклеточной жидкости повышается концентрация K (выходящий калиев ток обеспечивает реполяризацию мембраны). В результате K диффундирует внутрь глиальных клеток и их мембрана деполяризуется. Поэтому между деполяризованными и соседними глиальными клетками возникает электрический ток. Этот ток, в свою очередь, дополнительно повышает вход K в деполяризованные клетки.

Микроглия представлена микроглиоцитами — клетками с короткими отростками, на которых имеются мелкие выросты (см. рис.5в). Клетки микроглии выполняют фагоцитарную функцию, уничтожая распавшиеся нейроны.

ЛЕКЦИЯ 3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В НЕЙРОНАХ, ГЕНЕРАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ

Передача информации в центральной нервной системе происходит с помощью нервных импульсов, которые возникают в каждой нервной клетке (в аксонном холмике тела нейрона) и распространяются по аксону в сторону дендритов соседних нейронов. Распространение электрических импульсов является возможным благодаря физиологическому свойству нервной ткани – возбудимости. Под возбудимостью понимают способность к срочному электрическому ответу нейрона или его частей (аксона, например) на внешнее раздражение. Мерой возбудимости нейрона или их скопления является минимальная величина действующего раздражителя, в ответ на который возникает электрический импульс. Эта минимальная величина раздражителя называется порогом возбуждения.

Возбуждение характеризуется комплексом электрохимических, химических, физиологических явлений. Возбуждение возникает и распространяется по мембране клеток и аксонов. Процесс возбуждения мембраны сопровождается изменений электрического состояния поверхности клеточной мембраны.

Если нейрон подвергнуть сверхпороговому и достаточно сильному воздействию, то на мембране нейрона возникает заметное колебание мембранного потенциала за счет разности потенциалов на внешней и внутренней стороне мембраны. Это колебание мембранного потенциала называется потенциалом действия (ПД) нейрона. Причина генерации ПД – изменение ионной проницае-

мости мембраны для разных катионов (частиц, имеющих положительный заряд), прежде всего калия и натрия. ПД, возникший на одном участке аксона, становится раздражителем для соседнего участка, который через короткое время генерирует аналогичный потенциал действия. Сформированные ПД распространяются от тела нейрона к пресинаптической мембране, которая выделяет в синаптическую щель медиатор (нейротрансмиттер) [14].

Накопленный в нейрофизиологии массив экспериментальных результатов позволил доказать, что ПД возникают благодаря избыточному накоплению ионов натрия снаружи мембраны и ионов калия внутри аксона. Во время генерации ПД ионы натрия входят из внешней по отношению к аксону среды внутрь волокна, что быстро формирует негативный заряд на этой части поверхности мембраны по отношению к соседним, имеющим положительный заряд. Через определенное время в этой части мембраны формируется обратный ток ионов калия из внутренней части аксона наружу, за счет этого тока происходит восстановление положительного заряда мембраны аксона. В период выхода ионов калия и восстановления положительного заряда поверхности мембраны мембрана электрически не активна. Потенциал действия нейрона возникает согласно принципу «все-или-ничего», который определяет то, что мембрана клетки нервной ткани (нейрона и некоторых глиальных клеток) либо не отвечает на стимул совсем, либо отвечает с максимально возможной для нее на данное время силой. Если стимул слишком слаб (то есть амплитуда локальных потенциалов мала), и порог не достигнут, ПД не генерируется, тогда как при достижении порога ПД возникает такой же амплитуды, как и стимул сверхпороговой величины. Однако в разных ситуациях состояние мембраны аксона может быть различным и тогда амплитуда ПД может быть то большей, то меньшей величины.

Важно то, что после возникновения ПД мембрана аксона находится в состоянии абсолютной рефрактерности, когда никакие сигналы не могут ее возбудить снова, затем наступает фаза относительной рефрактерности, когда мембрана будет отвечать только на сверхсильные раздражители. В этой фазе амплитуда ПД существенно ниже по сравнению с ее обычной величиной.

Наличие обязательного рефрактерного периода, который «запирает» мембрану, не дает ПД распространяться по мембране в обратном направлении, к телу нейрона.

Распространение ПД вдоль аксона возможно благодаря локальным электрическим токам меньшей амплитуды по сравнению с ПД, циркулирующим между возбужденным и соседним невозбужденным участком аксона. В состоянии покоя поверхностная мембрана имеет положительный заряд, а внутренняя – отрицательный. В момент генерации ПД заряды мембран меняются знаками, внешняя заряжается отрицательно, а внутренняя – положительно (см. рис.5).

В результате этого между возбужденным и невозбужденным участком аксона (или тела нейрона) возникает разность потенциалов, что приводит к появлению локальных токов действия. На поверхности мембраны ток течет от невозбужденного участка к возбужденному, внутри – направление обратное: от возбужденного участка мембраны к невозбужденному. Эти токи служат раз-

дражителями для соседних участков мембраны, снижая ее потенциал покоя [15].

Электрохимическим механизмом возникновения потенциала покоя мембраны нейрона служит существующая стабильная разность потенциалов внешней и внутренней стороны мембраны. Его величина находится в диапазоне от -70 до -90 мВ и она определяется тем, что суммарный заряд на внутренней стороне мембраны существенно меньше по сравнению с зарядом на внешней ее стороне. Эта разница в величине заряда зависит от концентрации ионов натрия, кальция и хлора, которая выше во внешней среде по отношению к аксону, чем внутри аксона. На внутренней стороне мембраны присутствуют положительно заряженные ионы калия и белковые молекулы, аминокислоты. Суммарный отрицательный заряд на внутренней стороне мембраны на $70-90$ мВ меньше, чем на внешней.

Чтобы возник ПД, который распространяется по аксону от тела нейрона к синаптической щели, необходимо снижение величины потенциала покоя до порогового значения, которое порождает генерацию ПД. Под влиянием локальных токов волна возбуждения распространяется вдоль мембраны аксона без затухания, то есть с сохранением амплитуды локальных токов. Это связано с тем, что локальные токи действия только снижают величину потенциала покоя мембраны до критического уровня, ПД поддерживается в каждом участке мембраны аксона перпендикулярно текущими ионными потоками, приводящими к возникновению ПД [15].

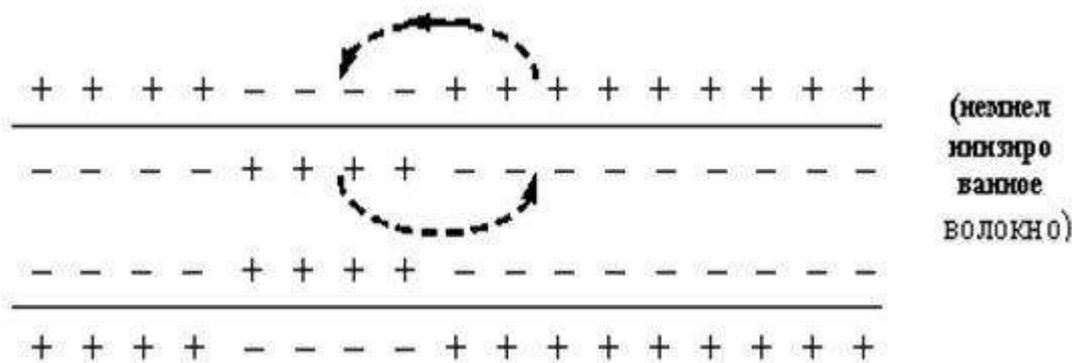


Рис. 5. Изменение знака заряда мембраны при возникновении локальных потенциалов

Известно, что в нервной системе имеется два вида нервных волокон: без покрытия миелином и миелинизированных, имеющих оболочку из фосфолипидов, которую в онтогенезе до 21 года создают клетки олигодендроглии. Процесс проведения потенциалов действия по этим двум типам волокон различается, как различается и скорость проведения.

По немиелинизированным волокнам распространение ПД начинается с возникновения локальных токов, которые градуальным образом изменяют разность потенциалов между сторонами (внешней и внутренней) аксона. При достижении порога возбуждения генерируется ПД, который деполяризует мембра-

ну соседнего участка волокна до критического (порогового) уровня. В результате этого на соседнем участке мембраны возникает также ПД. В этом случае ПД не перемещается по мембране, а служит пусковым стимулом для возбуждения и деполяризации внешней стороны мембраны. Благодаря рефрактерности на месте ПД, ближнего к телу нейрона участке мембраны формируется своего рода «замок», закрывающий движение ПД в обратном направлении – к телу клетки. Скорость распространения возбуждения по немиелизированным волокнам определяется диаметром волокна: чем оно толще, тем быстрее оно распространяется. У человека скорость распространения возбуждения по немиелизированным волокнам находится в диапазоне от 1 м/с до 5 м/с.

Миелинизация аксонов происходит в онтогенезе до 21 года жизни, когда завершается формирование самых длинных и быстрых проводящих путей пирамидного тракта, который принимает участие в организации произвольных движений. Миелин формируется клеткой олигодендроглии, специализирующейся на окутывании нервного волокна слоями своей мембраны с большим содержанием фосфолипидов. Длинные проводящие пути двигательной системы (в том числе пирамидный тракт) покрыты миелином за счет клеток Шванна. На рис. 6 приведена схема такого нейрона, аксон которого покрыт миелиновой оболочкой, состоящей из слоев жироподобного вещества белого цвета. Миелин не покрывает аксон непрерывным слоем, равномерно по его длине размещаются узлы с открытой мембраной аксона по всей его окружности, так что образуется кольцо без миелина или с небольшим его количеством. Эти узлы называются перехватами Ранвье. Их общая площадь составляет всего 1% от общей площади аксона.

Перехваты Ранвье служат для организации скачкообразного типа распространения потенциалов действия (ПД) по аксону. В этих узлах без изолирующей миелиновой оболочки сконцентрированы ионные каналы, которые пропускают ионы натрия извне внутрь аксона и вслед за ними через 1-2 мкс. Из внутренней части аксона в этих же узлах наружу выходят ионы калия, формируя рефрактерный период длительностью от 1 мс. до 10 мс.

Типичная структура нейрона

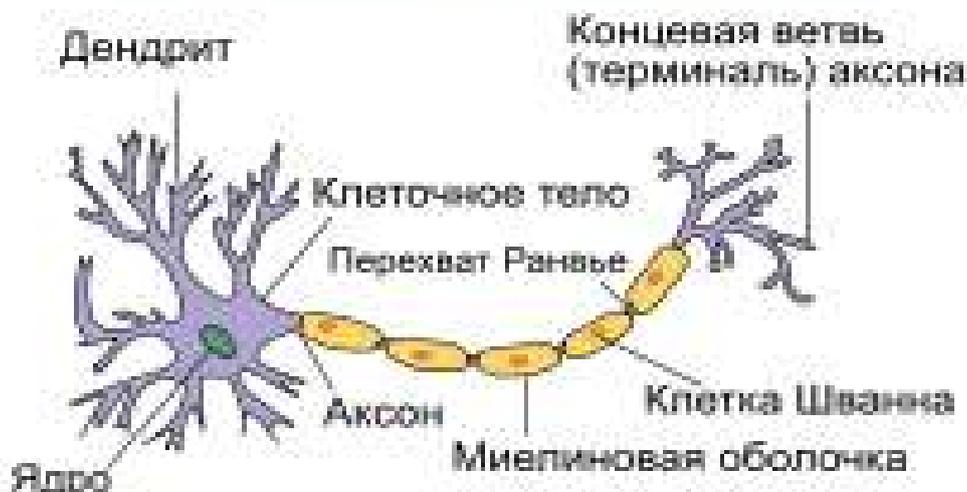


Рис. 6. Схема распределения покрытых миелином участков аксона и перехватов Ранвье

В перехватах Ранвье плотность ионных каналов в 100 раз превышает их плотность в безмиелинизированных волокнах. В миелиновых муфтах у аксона практически нет ионных каналов, способных проводить ионы натрия и калия. ПД, возникший в одном перехвате Ранвье поляризует мембрану следующего перехвата до порогового уровня, что служит причиной генерации в этом соседнем перехвате подобного же ПД. Таким образом происходит скачкообразное распространение ПД по аксону с большой скоростью. Скорость распространения ПД увеличивается за счет уменьшения общего сопротивления волокна, которое за счет миелина приобретает большую толщину. При равной толщине аксонов скорость распространения ПД в миелинизированных аксонах в 15-20 раз выше по сравнению с волокнами, лишенными миелина. В толстых волокнах, например, пирамидного тракта спинного мозга скорость распространения ПД достигает 100-120 м/сек.

Миелинизация аксонов имеет еще одно существенное преимущество: процесс распространения ПД скачкообразно экономит биохимическую энергию окислительно-восстановительных реакций, так как она тратится только в местах перехватов Ранвье, а не по всей длине аксона, лишенного миелина [16].

ЛЕКЦИЯ 4. ОБЩИЙ ПЛАН МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Единая нервная система для удобства изучения подразделяется на *центральную нервную систему, состоящую из головного и спинного мозга* и *пе-*

риферическую, включающую черепно- и спинномозговые нервы, их сплетения и узлы [16].

Головной мозг размещается в черепной коробке, спинной расположен внутри позвоночного канала. Спинной мозг является самым древним отделом центральной нервной системы и устроен строго по сегментарному принципу: отдельные сегменты, соответствующие телам позвонков, повторяют свое строение. На рис. 7 приведены схемы спинного мозга. На рис. 7 слева приведен общий план строения, справа — поперечные разрезы разных его отделов.

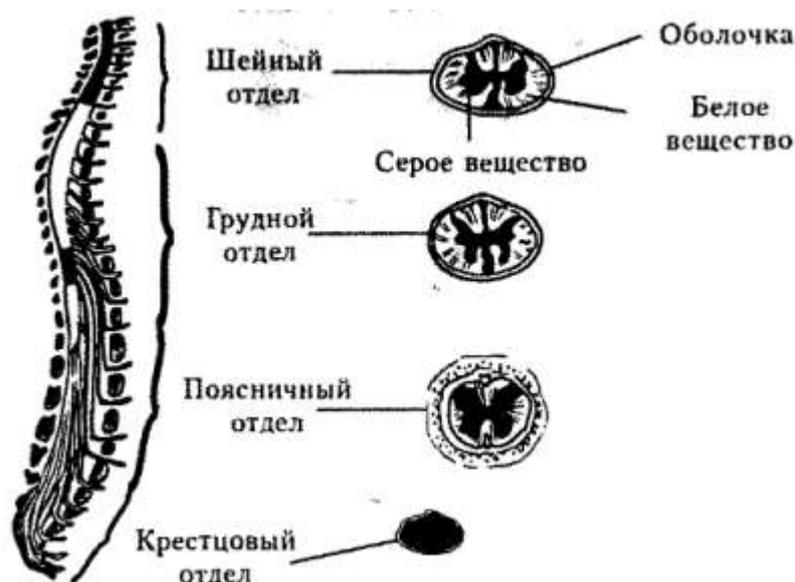


Рис. 7. Общий план строения спинного мозга

Спинной мозг имеет вид белого тяжа, протянувшегося от затылочного отверстия до поясницы. На поперечном разрезе видно, что спинной мозг состоит из белого вещества, которое находится снаружи, и серого вещества, располагающегося внутри сегмента. Серое вещество состоит из тел нервных клеток и имеет на поперечном слое форму бабочки, от расправленных «крыльев» которой отходят два передних и два задних рога. В передних рогах находятся центробежные нейроны, от которых отходят двигательные нервы. Задние рога включают нервные клетки, к которым подходят отростки чувствительных нейронов, лежащих в утолщениях задних корешков. Соединяясь между собой, передние и задние корешки образуют 31 пару смешанных (двигательных и чувствительных) спинномозговых нервов. При этом каждая пара нервов иннервирует определенную группу мышц и соответствующий участок кожи.

Белое вещество образовано аксонами нейронов нервными волокнами, объединенными в проводящие пути, которые тянутся вдоль спинного мозга» соединяя как отдельные его сегменты друг с другом, так и спинной мозг с головным. Одни проводящие пути называются восходящими, или афферентными, передающими возбуждение в головной мозг, другие — нисходящими, или двигательными, которые проводят импульсы от головного мозга к определенным

сегментам спинного мозга. Спинной мозг выполняет две функции: *рефлекторную* и *проводниковую*. Деятельность спинного мозга находится под контролем головного мозга.

Головной мозг расположен в мозговом отделе черепа. Средняя его масса 1300–1400 г. После рождения человека рост мозга продолжается до 20 лет. Составляет из пяти отделов; переднего мозга, состоящего из больших полушарий, промежуточного, среднего, заднего и продолговатого мозга.

На рис. 8 показан общий план строения головного мозга с медиальной (внутренней его стороны, то есть план строения вдоль разреза между полушариями).

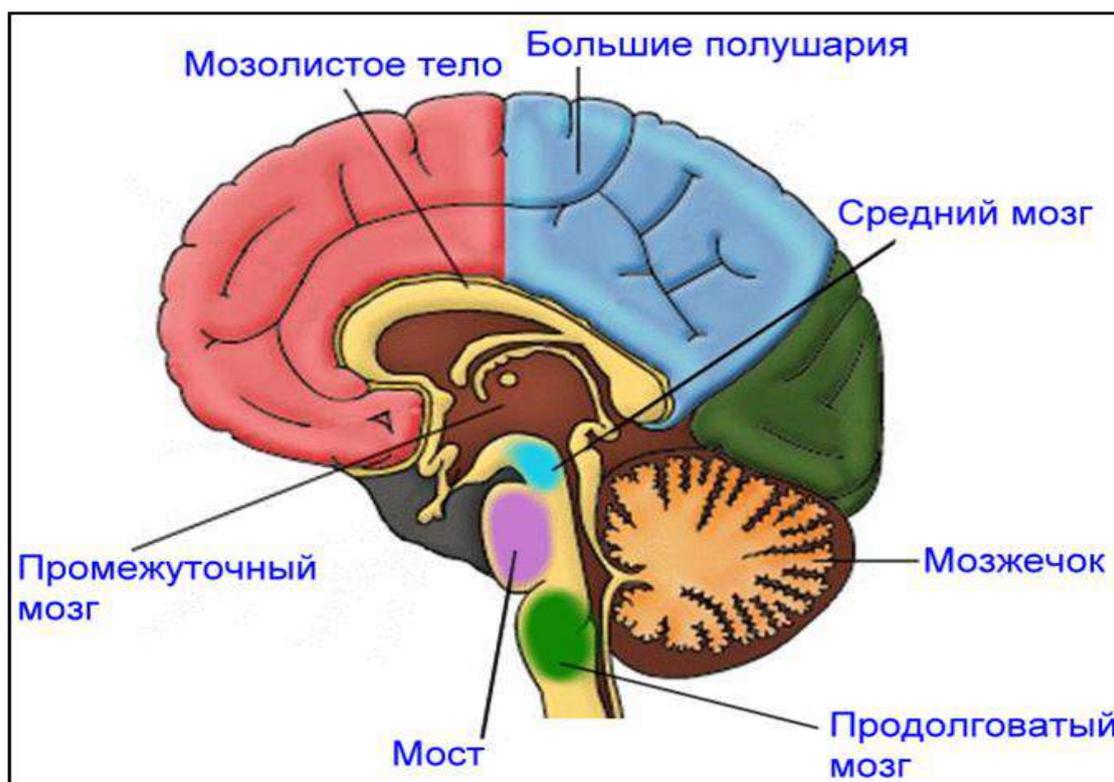


Рис. 8. Строение головного мозга – медиальный план

Условно головной мозг можно разделить на два крупных отдела, имеющих разный эволюционный возраст. Большие полушария – это эволюционно молодая часть головного мозга достигают у человека высокого развития, составляя 80% массы мозга. Эволюционно более древняя часть — ствол головного мозга. Ствол включает продолговатый мозг, Варолиев мост, средний и промежуточный мозг. В белом веществе ствола залегают многочисленные ядра серого вещества. Ядра 12-ти пар черепно-мозговых нервов также лежат в стволе мозга. Стволовая часть мозга покрыта полушариями головного мозга.

Продолговатый мозг — продолжение спинного и повторяет его строение: на передней и задней поверхности здесь также залегают борозды. Сверху и с боков почти весь продолговатый мозг покрыт большими полушариями и мозжечком. Он состоит из белого вещества (проводящих пучков), который покрыва-

вает продолговатый мозг снаружи. В белом веществе расположены скопления серого вещества – тел нейронов, сконцентрированных в отдельные скопления – ядра, от которых берут начало черепно-мозговые нервы. В сером веществе продолговатого мозга залегают жизненно важные центры, регулирующие сердечную деятельность, дыхание, глотание, осуществляющие защитные рефлексы (чихание, кашель, рвота, слезоотделение), секрецию слюны, желудочного и поджелудочного сока и др. Повреждение продолговатого мозга может быть причиной смерти вследствие прекращения сердечной деятельности и дыхания.

Задний мозг включает варолиев мост и мозжечок. В веществе варолиева моста находятся ядра тройничного, отводящего, лицевого и слухового нервов.

Мозжечок является важнейшим органом управления автоматизированными двигательными актами (ходьбой, бегом, удержанием равновесия). Основная функция мозжечка — координация движений, определяющая их четкость, плавность и сохранение равновесия тела, а также поддержание тонуса мышц. В мозжечке происходит интеграция от различных мышечных, вестибулярных, слуховых и зрительных рецепторов, дающих информацию о положении тела в пространстве, о динамике и характере двигательного акта, что обеспечивает реализацию плавного скоординированного движения при обязательном участии вышележащих ядер и коры больших полушарий.

Поверхность мозжечка покрыта серым веществом, под ним находится белое вещество, в котором имеются ядра — скопления тел нейронов, то есть серого вещества. Эти ядра также, как и кора его полушарий участвуют в организации многих сенсорных и познавательных функций. Контролирует деятельность мозжечка кора больших полушарий.

Средний мозг расположен впереди варолиева моста и представлен четверохолмием и ножками мозга. В ножках мозга продолжают проводящие пути от продолговатого мозга и варолиева моста к большим полушариям. Четверохолмия участвуют в организации восприятия зрительной и слуховой информации. Кроме этого в глубине залегают ядра, участвующие в формировании функционального состояния мозга человека, в чередовании сна и бодрствования. Средний мозг играет важную роль в регуляции мышечного тонуса и в осуществлении рефлексов, благодаря которым возможны стояние и ходьба.

Промежуточный мозг занимает в стволе самое высокое положение. Состоит из зрительных бугров (таламус) и подбугровой области (гипоталамус). Зрительные бугры являются важнейшими центрами восприятия зрительной, слуховой тактильной информации, регулируют ритм корковой активности и участвуют в образовании условных рефлексов, эмоций и т.д.

Подбугровая область связана со всеми отделами центральной нервной системы и с железами внутренней секреции. Она является регулятором обмена веществ и температуры тела, постоянства внутренней среды организма и функций пищеварительной, сердечнососудистой, мочеполовой систем, а также желез внутренней секреции. Гипоталамус связан с организацией и контролем вегетативных функций организма, осуществляет координационно-интегративную деятельность двух отделов вегетативной нервной системы (симпато-

адреналовой и парасимпатической). Аксоны нейронов гипоталамуса идут к среднему, продолговатому и спинному мозгу. Разные отделы гипоталамуса реализуют различные вегетативные функции. Функциональная активность задних отделов гипоталамуса приводит возникновению эффектов симпатoadреналового типа, передние отделы – парасимпатического типа. Влияния на кору больших полушарий характеризуются аналогичными проявлениями. Восходящие влияния задних отделов оказывают на кору возбуждающее воздействие, передних – тормозящее. Ядра гипоталамуса тесно связаны с гипофизом, важнейшей железой эндокринной системы, что отражается в нейрогуморальных актах, регулирующимися гипоталамо-гипофизарной системой.

Большие полушария головного мозга

Передний мозг у человека состоит из сильно развитых полушарий и соединяющей их средней части. Правое и левое полушария отделены друг от друга глубокой щелью, на дне которой лежит мозолистое тело, состоящее из белого вещества, аксонов нейронов, которые соединяют гомологичные участки коры больших полушарий. Мозолистое тело – это важнейшая комиссура, объединяющая полушария в функционально единую систему. Поверхность больших полушарий образована серым веществом — *корой*, под которой находится белое вещество с подкорковыми ядрами. Общая поверхность коры больших полушарий составляет 2000-2500 см², толщина ее 2,5-3 мм. В ней насчитывается от 12 до 18 млрд. нейронов, расположенных в шести слоях. Больше 2/3 поверхности коры скрыто в глубоких бороздах между выпуклыми извилинами. Три главные борозды — центральная, боковая и теменно-затылочная — делят каждое полушарие на четыре доли: лобную, теменную, затылочную и височную. На рис. 9 приведена схема латеральной (наружной) поверхности больших полушарий.



Рис. 9. Большие полушария головного мозга

Нижняя поверхность полушарий и стволовая часть мозга называется основанием мозга. Кора больших полушарий функционирует, прежде всего, как интегратор сенсорной информации, поступающей из многочисленных рецепторов органов чувств. В организме человека имеется большое количество разнообразных рецепторов, способных улавливать самые незначительные изменения во внешней и внутренней среде.

Рецепторы, расположенные в коже, реагируют на изменения во внешней среде. В мышцах и сухожилиях находятся рецепторы, сигнализирующие в мозг о степени натяжения мышц, движениях суставов. Имеются рецепторы, реагирующие на изменения химического и газового состава крови, осмотического давления, температуры. Важнейшими рецепторами, обеспечивающими адекватное поведение человека в природной и социальной среде, являются рецепторы зрения и слуха. В рецепторе раздражение преобразуется в нервные импульсы. По чувствительным нервным волокнам, аксонам, импульсы проводятся к соответствующим чувствительным зонам коры головного мозга, где и формируется специфическое ощущение — зрительное, обонятельное и др., на основании которых возможным становится образное восприятие.

Функциональную систему, состоящую из рецептора, чувствительного проводящего пути и зоны коры, куда проецируется данный вид чувствительности, И.П. Павлов назвал анализатором. В современной психологии и психофизиологии эти системы имеют название «сенсорные системы».

Анализ и синтез полученной информации осуществляется в строго определенном участке — зоне коры больших полушарий. Важнейшие зоны коры — двигательная, чувствительная, зрительная, слуховая, обонятельная.

Двигательная зона расположена в передней центральной извилине впереди центральной борозды лобной доли, зона кожно-мышечной чувствительности — позади центральной борозды, в задней центральной извилине теменной доли. Зрительная зона сосредоточена в затылочной зоне, слуховая — в верхней височной извилине височной доли, обонятельная и вкусовая — в переднем отделе височной доли.

Деятельность сенсорных систем отражает в нашем сознании внешний материальный мир. Это дает возможность млекопитающим и человеку приспосабливаться к условиям путем изменения поведения. Человек, познавая природные явления, законы природы и создавая орудия труда, активно изменяет внешнюю среду, приспособляя ее к своим потребностям.

Кора больших полушарий выполняет функцию высшего анализатора сигналов от всех рецепторов тела и синтеза ответных реакций в биологически целесообразный акт. Она является высшим органом координации рефлекторной деятельности и органом приобретения временных связей — условных рефлексов. Кора выполняет ассоциативную функцию и является материальной основой психологической деятельности человека — памяти, мышления, эмоций, речи и регуляции поведения.

Проводящие пути головного мозга связывают его части между собой, а также со спинным мозгом (восходящие и нисходящие нервные пути), так что вся центральная нервная система функционирует как единое целое.

Кора больших полушарий имеет 6-7 слоев, в которых нейроны имеют различную форму, величину и расположение. Самый поверхностный слой образован сетью дендритов ниже располагающихся тел нейронов. Между нервными клетками всех слоев в процессе их активности возникают как постоянные, так и временные связи. По особенностям клеточного состава и специфике отдельных слоев кору больших полушарий разделяют на отдельные участки – кортикальные поля.

В определенных участках коры больших полушарий расположены сенсорные, моторные и ассоциативные зоны коры. Сенсорные зоны локализованы в определенных участках коры: зрительная сенсорная кора расположена в затылочной области, слуховая – в височной области, зона вкусовых ощущений – в нижней части теменных долей, соматосенсорная кора, которая участвует в анализе информации от рецепторов мышц, суставов, сухожилий и поверхности кожи располагается в районе задней центральной извилины.

Существуют кортикальные зоны, стимуляция которых электрическими стимулами приводит к определенным простейшим двигательным актам. Эти зоны коры в области передней центральной извилины называют моторными (двигательными) полями. Моторная зона коры имеет двусторонние связи со всеми сенсорными полями, прежде всего зрительными и слуховыми. Эта система кортикальных и сенсорных полей с прямыми и обратными связями служит для интеграции сенсорной информации на нейронах прецентральной коры и формировании на основе этой интеграции адекватного моторного акта.

Поверхность больших полушарий человека имеет обширные области, которые не имеют прямых афферентных и эфферентных связей с периферией. Эти «молчащие» поля получили название ассоциативных или третичных корковых зон, так как они имеют выраженные связи с сенсорными и двигательными полями коры, осуществляя ассоциации этих зон друг с другом. В задних отделах коры ассоциативные поля занимают примерно 50% всей коры и располагается между затылочными, височными и теменными полями. Спереди в лобных отделах располагается эволюционно самая молодая кора-префронтальная, занимающая 25% от площади всей кортикальной поверхности. Эта передняя ассоциативная кора имеет тесные связи не только с сенсорными полями и задней ассоциативной корой, но и с системой структур, отвечающих за генерацию и восприятие эмоций и мотиваций человека. Анатомические особенности ассоциативных зон коры больших полушарий является развитие верхних слоев коры, в которых расположены дендритные деревья крупных нейронов, тела которых занимают 5 и 6 слои коры. Эти нейроны отличаются яркой полисенсорностью, то есть способностью возбуждаться в ответ на многие сенсорные стимулы. Кроме этого нейроны этих полей характеризуются длинными миелинизированными аксонами, соединяющими задние и передние ассоциативные поля.

ЛЕКЦИЯ 5. РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ, СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Ретикулярная формация – совокупность нейронов, отростки которых образуют своеобразную сеть в пределах центральной нервной системы. Ретикулярная формация была открыта немецким анатомом и неврологом Дейтерсом в конце 19 в., изучалась В. Бехтеревым, позднее ее изучал Г. Мэгун [17]. Ретикулярная система обнаружена в стволе мозга и спинном мозге. Ретикулярная формация занимает центральную часть на уровне продолговатого мозга, варолиевого моста, среднего и промежуточного мозга. Нейроны ретикулярной формации – это клетки разнообразной формы, они имеют длинные ветвящиеся аксоны и длинные неветвящиеся дендриты. Дендриты образуют синапсы на нервных клетках в выше и ниже расположенных отделах. Некоторые дендриты выходят за пределы ствола мозга и доходят до поясничного отдела спинного мозга – они образуют нисходящий ретикулоспинальный путь. (<http://medichelp.ru/uchebnik/phiziologiya/5766-stroenie-i-funkcii-retikulyarnoy-formacii.html>)

Общепризнанной точкой зрения является представление о том, что ретикулярная формация мозга ствола мозга, принимает непосредственное участие в основном в регуляции вегетативных функций организма. Однако еще в 1946 г. американский нейрофизиолог Н.В. Мегун и его сотрудники обнаружили, что ретикулярная формация (РФ) имеет непосредственное отношение к регуляции рефлекторной деятельности человека и животных. Было доказано, что РФ оказывает диффузное неспецифическое, нисходящее и восходящее влияние на многие мозговые структуры [18]. Ретикулярная формация представляет собой диффузное скопление клеток разной величины, которые разделены многими миелинизированными волокнами. В стволе мозга насчитывается более 40 ядер разного размера. Нейроны РФ имеют широко разветвленные дендриты и относительно длинные аксоны, которые Т-образно разветвляются: при этом один отросток аксона идет вверх в выше лежащие отделы мозга, а другой отправляется вниз, формируя нисходящий ретикуло-спинной тракт.

В настоящее время ретикулярная формация (РФ) ствола мозга считается одной из важнейших интегративных систем нервной системы. К ее интегративным функциям относится следующее:

1. регуляция функционального состояния мозга;
2. контроль над состояниями сна и бодрствования: стимуляция одних ее структур приводит к развитию сна, стимуляция других — вызывает пробуждение.
3. контроль над фазными и тоническими мышечными реакциями;
4. обработка информационных сигналов внешней и внутренней среды организма, которые поступают по разным сенсорным каналам.

Нейроны РФ обладают специфическими особенностями, которые позволяют объединять их в единую систему, несмотря на их точную локализацию.

Нейроны ретикулярной формации характеризуются устойчивой фоновой импульсной активностью, частота импульсов которой укладывается в диапазон от 5Гц до 10 Гц. Происходит это из-за массивной конвергенции (схождения) афферентных потоков из рецепторов кожной, мышечной, зрительной, слуховой и висцеральной систем. Кроме этого к нейронам РФ подходят волокна из других отделов мозга. На рис. 10 приведена схема связей ретикулярной формации мозга человека [13].

Отметим массивные связи РФ с моторной коры и ядрами двигательной системы (базальными ганглиями), с сенсорными системами, лимбической системой, ответственной за эмоциональные реакции, с ядрами спинного мозга. В ответ на эти афферентные влияния нейроны РФ отвечают, как правило, возбуждением. Кроме этого, нейроны РФ высоко чувствительны к гуморальным факторам и изменениям химического состава крови. Эти непрерывные воздействия и химические вещества, содержащиеся в крови, поддерживают деполяризацию мембран нейронов РФ и способствуют их постоянной импульсной активности. В то же время, в ретикулярной формации среднего мозга и моста имеются нейроны, которые в норме молчат, т.е. не генерируют импульсы, но возбуждаются при стимуляции зрительных или слуховых рецепторов. Это так называемые специфические нейроны, они обеспечивают быструю реакцию на внезапные, неопознанные сигналы. Эти нейроны и их реакции играют важную роль в процессе появления ориентировочной реакции на новые стимулы или на существенные изменения физических характеристик уже поступавших на рецепторы сенсорных систем. Таким образом, РФ встроена в систему адаптации человека и животных к изменениям внешней среды обитания.

Известно, что стабильная импульсная активность нейронов РФ оказывает влияние на связанные с РФ структуры (см. рис. 10). Наиболее значимые в функциональном отношении возбуждающие тонические влияния нейронов РФ оказывают на все отделы коры, структуры лимбической системы и ядра спинного мозга.

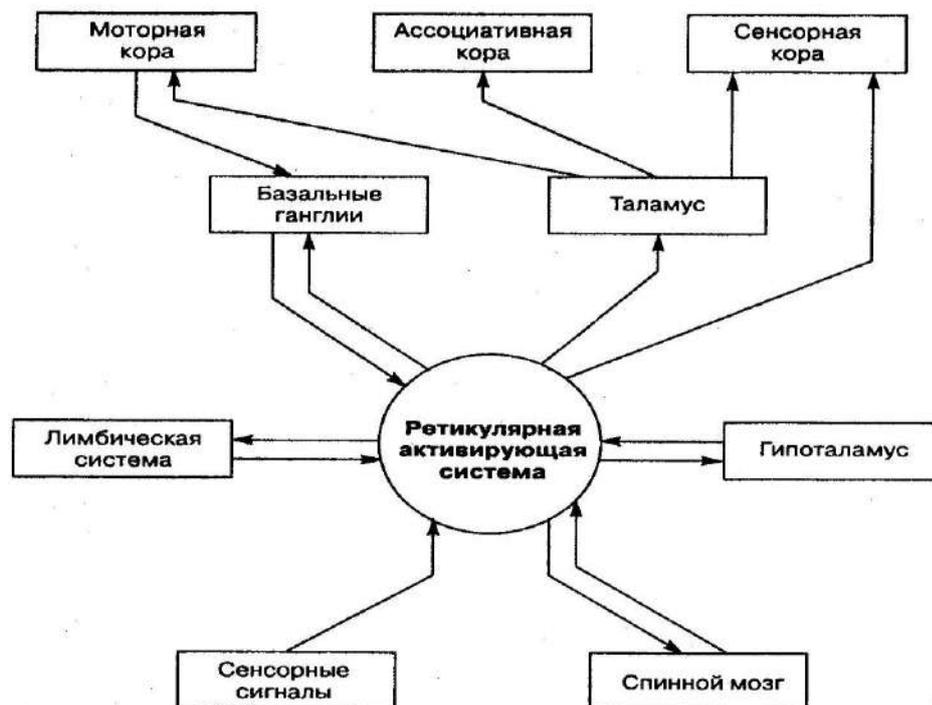


Рис. 10. Основные связи РФ со структурами нервной системы

Благодаря обширным прямым и обратным связям РФ с разными структурами мозга, ретикулярная формация выполняет функции интеграции влияний различных образований и способна в свою очередь влиять как возбуждающим, так и тормозящим образом на них, определяя общий уровень активности многих структур мозга, то есть определять функциональное состояние мозга и функциональную активность целых систем мозга. Генерализованный характер влияния ретикулярной формации на многие структуры мозга позволяет рассматривать ее как *неспецифическую систему*. Однако, она может избирательно активизировать или тормозить моторные, сенсорные, висцеральные, поведенческие системы мозга. Существенно то, что ее сетевое строение обеспечивает высокую надежность функционирования РФ, устойчивость к вредящим воздействиям. Определяется это тем, что локальные повреждения одного участка РФ всегда компенсируются за счет сохранившихся элементов сети. Важным принципом функционирования ретикулярной формации, обеспечивающим ее надежность, является еще одно свойство этой сетевой структуры. Раздражение любой из ее частей за счет диффузности связей охватывает всю ее структуру и РФ действует при этом как единое целое [19].

Рассматривают нисходящие и восходящие влияния РФ. **Нисходящее влияние.** Установлено, что при раздражении ретикулярной формации заднего мозга (особенно гигантоклеточной ядра продолговатого мозга и ретикулярного ядра моста, где начинается ретикулоспинальный тракт), возникает торможение всех спинальных двигательных центров (сгибательных и разгибательных). Это

торможение очень глубокое и продолжительное. Такое положение в естественных условиях может наблюдаться при глубоком сне. От ретикулярной формации к мотонейронам спинного мозга и черепно-мозговых ядер поступают сигналы, организующие положение головы и туловища. Ретикулярные пути, облегчающие активность моторных систем спинного мозга, берут начало от всех отделов ретикулярной формации. Раздражение ретикулярной формации приводит к тремору, повышению тонуса мышц. После прекращения раздражения эффект, вызванный им, сохраняется длительно, видимо за счет циркуляции возбуждения в сети нейронов.

Наряду с диффузными тормозящими влияниями, при раздражении определенных участков ретикулярной формации выявляется диффузное возбуждающее влияние, которое облегчает деятельность спинальной двигательной системы. Ретикулярная формация играет важную роль в регуляции деятельности мышечных веретен – рецепторных элементов мышечной системы, изменяя частоту их разрядов, меняя пороги этих рецепторов.

Восходящий влияние. Исследования Н.В. Мегуна, G. Moruzzi (1949) показали, что раздражение ретикулярной формации (заднего, среднего и промежуточного мозга) сказывается на деятельности высших отделов головного мозга, в частности коры больших полушарий, обеспечивая переход ее в активное состояние. Это положение позднее было подтверждено в многочисленных нейрофизиологических и клинических исследованиях. Так, если животное находится в состоянии сна, то прямое раздражение ретикулярной формации через введенные в ядра РФ электроды вызывает поведенческую реакцию пробуждения животного. При этом на электроэнцефалограмме (ЭЭГ) возникает характерная реакция – уменьшение выраженности альфа-ритма и усиление бета-ритма, т.е. фиксируется, так называемая, реакция десинхронизации. Указанная реакция не ограничивается определенным участком коры большого мозга, а охватывает большие ее массивы, т.е. имеет генерализованный характер. Более поздние работы показали, что возбуждение ретикулярной формации продолговатого мозга или моста вызывает синхронизацию активности коры мозга, появление медленных ритмов в ее электрических показателях, сонное торможение. Возбуждение ретикулярной формации среднего мозга вызывает противоположный эффект пробуждения; десинхронизацию активности коры, появление быстрых низкоамплитудных ритмов электрических показателей.

При разрушении ретикулярной формации или выключении ее восходящих связей с корой большого мозга животное впадает в снопоподобное состояние, не реагирует на световые и обонятельные раздражители, фактически не вступает в контакт с внешним миром. Создается впечатление, что конечный мозг с его обширной корой перестает функционировать. Таким образом, ретикулярная формация ствола головного мозга выполняет функции восходящей активирующей системы мозга, которая поддерживает на определенном уровне возбудимость нейронов коры большого мозга [18].

Разные отделы РФ имеют определенную сенсорную специфичность. Так, в ретикулярную формацию ствола мозга конвергируют сигналы разных сенсор-

ных входов. На нейронах моста чаще конвергируют сигналы соматосенсорных систем, чем зрительной и слуховой, в то же время, на нейроны ретикулярной формации среднего мозга, в основном, приходят сигналы от зрительной и слуховой систем. Важно и то, что ретикулярная формация контролирует также передачу сенсорной информации, идущей через ядра таламуса. Это происходит за счет того, что при интенсивном внешнем раздражении нейроны неспецифических ядер таламуса затормаживаются, тем самым снимается их тормозящее влияние с релейных ядер того же таламуса и облегчается передача сенсорной информации в кору.

В ретикулярной формации моста, продолговатого, среднего мозга встречаются нейроны, которые реагируют на болевые раздражения, идущие от мышц или внутренних органов. Последнее создает общее диффузное, дискомфортное, не всегда четко локализуемое болевое ощущение. У нейронов ретикулярной формации описано явление «привыкания» к повторяющимся стимулам. Повторение любого вида стимуляции приводит к снижению импульсной активности нейронов, т.е. наступает адаптация, привыкание, присущее клеткам ретикулярной формации ствола мозга. Таким образом, ядра РФ характеризуются как ответной реакцией на новые стимулы разной модальности (зрительной и слуховой в первую очередь) и участием в развитии ориентировочной реакции, так и снижением импульсной активности в ситуации повторения одних и тех же стимулов, то есть угасанием ориентировочной реакции.

У человека одним из основных проявлений повреждения ретикулярных структур является потеря сознания. Она бывает при черепно-мозговых травмах, нарушении мозгового кровообращения, опухолях и инфекционных процессах в стволе мозга. Длительность состояния обморока зависит от характера и выраженности нарушений функции ретикулярной активизирующей системы и колеблется от нескольких секунд до многих месяцев. Дисфункция восходящих ретикулярных влияний проявляется тоже потерей бодрости, постоянной патологической сонливостью или частыми приступами засыпания (пароксизмальная гиперсомния), беспокойным ночным сном. Наблюдаются также нарушения (чаще повышение) мышечного тонуса, различные вегетативные изменения, эмоционально-психические расстройства и др. Регуляция висцеральных функций организма со стороны ретикулярной формации наиболее четко проявляется на примере деятельности дыхательного и сердечно-сосудистых центров, расположенных в разных отделах ствола мозга.

ЛЕКЦИЯ 6. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ

Учение о функциональных состояниях (ФС) имеет свою историю развития, сформулированы разные подходы к его определению, диагностике и управления ими [15]. В физиологии и психологии состояния могут быть противопоставлены процессам, динамическим компонентам психических функций и поведенческих реакций. Если опираться на это противопоставление, то под со-

стояниями можно понимать что-то стабильное и устойчивое во времени, что может служить фоном для реализации функций и протекания процессов. Идеи о фоне и устойчивости во времени типичны для большинства концепций функционального состояния. Однако в каждой конкретной области наук о человеке эти идеи реализуются по-своему.

Можно рассмотреть пять относительно самостоятельных направлений, которые рассматривают ФС в разных контекстах [3].

Энергетический подход

В рамках этого подхода определенное ФС рассматривается как характеристика протекания процессов жизнеобеспечения на уровне, как отдельных физиологических систем, так и всего организма в целом в конкретных временных рамках и конкретных жизненных ситуациях. ФС описывается и анализируется в терминах интенсивности и эффективности энергозатрат со стороны физиологических систем, привлекаемых для решения поведенческих задач. В этом подходе широко используется категория функциональных или адаптационных резервов (ресурсов) и их адекватных трат. Чем выше уровень ресурсов и лучшее качество их использования, тем лучше и выше по уровню ФС. Как правило, научные работы этого направления фокусируются на анализе определенных физиологических механизмов, обеспечивающих протекание метаболических, нервнотуморальных, церебральных, вегетативных и других процессов в разных условиях и режимах действий и поведения. Основная задача этих исследований состоит в нахождении таких физиологических коррелятов, которые позволяли бы дифференцировать разные типы психофизиологических состояний по специфическим "паттернам активации", т.е. по устойчивым конфигурациям физиологических реакций, характерных для разных ситуаций и типов реакций.

Этот подход позволяет осуществить некоторую ориентировочную классификацию ФС, начиная от полного отсутствия поведения, через адекватные формы поведения и заканчивая паническими формами поведения при сверхсильном стрессе.

Феноменологический подход

ФС рассматривается через призму субъективного мира человека, как характеристика переживаемого человеком личного опыта, в том числе в аффективно-окрашенной сфере в виде чувств, эмоции, мыслей и оценок, представленных в наблюдениях или самонаблюдениях. В исследованиях, выполненных в рамках феноменологического подхода, подчеркивается многоплановый характер личного психического состояния, а также осуществляются попытки выявления структурно-функциональных связей между рефлексивными оценками состояния и "запуском" поведенческих программ, соответствующих особенностям субъективного отношения или "видения себя" в конкретной ситуации. Этот подход оказался продуктивным в описании и исследовании психологических состояний в процессе творческого процесса и принятия нестандартных решений в сложных жизненных ситуациях. Слабость феноменологического подхода заключается в сложности объективации субъективных переживаний и различные способности к рефлексии у разных участников исследований.

Поведенческий подход

Этот теоретико-практический подход нашел свое преимущественную реализацию в инженерной психологии, психологии профессиональной деятельности, профессиональной ориентации, в сфере высоких спортивных достижений. Разные ФС рассматриваются как характеристика результатов и способов выполнения различных видов деятельности или решения конкретных практических задач при условии внешне представленного поведения. Важным элементом в рамках этого подхода являются фиксация и изучение качественной стороны реализации поведенческих актов, изменения в которых приводят к сдвигам результативности деятельности. Развитие поведенческого подхода стимулировало создание и разработку более совершенных поведенческих и психометрических методов оценки ФС в виде тестовых испытаний, моделирующих решение определенных фрагментов поведенческих задач. Определенным достижением этого подхода является формулировка определения ФС. Функциональное состояние рассматривается как интегративный комплекс проявленных качеств и свойств организма, которые прямо или косвенно определяют работоспособность и эффективность деятельности в конкретных условиях деятельности и среды. Конкретизация и расширение определения ФС позволяет добавить, что ФС – это системная реакция организма, обеспечивающая степень его адекватности требованиям деятельности или изменениям среды. Ее сущность заключается в характере интеграции функций и особенности регулирующих механизмов. В контексте этого подходы выделяют два класса ФС.

1. Состояния адекватной мобилизации, которая обеспечивает соответствие параметров всего организма и отдельных его уровней требованиям деятельности или изменений в среде.

2. Состояния динамического рассогласования, при котором система не может полностью обеспечить ресурсами в соответствии с требованиями деятельности или организм функционирует при излишне высоком уровне напряженности.

Таким образом, и в этом подходе косвенно ставится акцент на мобилизации ресурсов организма на решение определенных задач и обеспечение определенной деятельности.

В качестве исходного эталона любых других ФС принимают состояние оперативного покоя, под которым понимается психофизиологическое состояние готовности к деятельности. Его важна черта – способность за короткий отрезок времени перейти в различные формы физиологической и психической активности, необходимой для осуществления определенной деятельности. Конкретные ФС отражаются в сознании человека в виде эмоциональных переживаний и ощущений. Несоответствие ФС требованиям выполняемой деятельности приводит к развитию утомления, который взрослый человек осознает и поэтому заканчивает работу. Эта способность формируется в онтогенезе с приобретением опыта. Дети и многие подростки не умеют контролировать адекватность затрат ресурса и функциональных резервов и не прекращают деятельность (в том числе спортивную), когда мобилизация ресурсов выходит за адекватный диапа-

зон и испытывают состояние переутомления. Известно, что часто переживаемое состояние переутомления приводит к патологическим формам ФС и, в конечном счете, к болезням психосоматического регистра.

Комплексный подход

ФС рассматривается как целостная многокомпонентная характеристика проявлений изучаемых психических явлений и функций. На основе многочисленных исследований, проводимых в рамках комплексного подхода, были разработаны новые теоретические конструкты и методические инструменты, подготовившие базу для реализации принципов системного анализа ФС. Однако в целом комплексный подход выступает главным образом как стратегия сбора данных о многоуровневых проявлениях ФС, но не предлагает обоснованной концептуальной схемы для его анализа, интеграции и содержательной интерпретации этих многомерных данных. Решение актуальных для практики проблем, связанных с полноценной диагностикой и оптимизацией ФС как сложного системного объекта, было обосновано при разработке структурно-интегративного подхода к анализу ФС.

Системный подход

ФС рассматривается как относительно устойчивая (для определенного периода времени) структура используемых субъектом психических и физических средств, которая характеризует сложившуюся в конкретной ситуации систему механизмов регуляции деятельности и обуславливает эффективность решения поведенческих задач. Важно подчеркнуть, что в данном случае ФС рассматривается как результат включения человека в процесс активной и целенаправленной деятельности, ведущую роль в которой играют его мотивационные установки и доступные ему в конкретный период времени функциональные ресурсы для выполнения решаемых задач. В этом подходе под системой понимают совокупность взаимодействующих между собой элементарных структур и процессов, объединенных в целое целью решаемой задачи, которая не может быть выполнена ни одним из компонентов системы в отдельности. Важным понятием в этом подходе является представление о системообразующем факторе. Это главный фактор, интегрирующий в единое целое работу разнокачественных элементов и определяющий её динамику во времени. Как правило таким системообразующим фактором является мотиваций и мотив, понимаемые как отнесенная в будущее и осознаваемая цель деятельности, которая и формирует конкретную систему для достижения этой цели.

Понятие функционального состояния (ФС) широко используется в психологии и физиологии, популярно оно и в психофизиологии. Связана эта популярность с тем, что в этих областях знаний категория ФС имеет практический смысл и рассматривается в структуре любых видов деятельности как база ее эффективности [4].

Функциональное состояние сопрягается также с физическим и психическим здоровьем, с отклонением от них и формированием болезней и нервно-психической патологии. В нормальной жизнедеятельности контроль и управление ФС обеспечивает оптимизацию затрат функциональных ресурсов (адапта-

ционных резервов) через адекватность мобилизации ресурсов и процесса их восстановления. В конечном счете, управление своими ресурсами и функциональным состоянием помогает сформировать необходимую устойчивость к стрессу. Все эти полезные навыки могут быть сформированы только в условии способности диагностировать ФС и отображать его качественные характеристики в знаниях и самочувствии. В последние десятилетия интенсивно развивается познание особых ФС, возникающих в необычных условиях среды или экстремальных жизненных обстоятельствах.

Это ставит дополнительные задачи перед психофизиологией ФС. Наиболее старым и классическим определением ФС является через физиологические характеристики ФС, а именно: через фоновую активность нервных центров, при которой и реализуется та или иная конкретная деятельность человека. В исследованиях И.П. Павлова и его учеников функциональные состояния связывались с возбудимостью, лабильностью и реактивностью, то есть с определенными свойствами нервной системы. Дальнейшие разработки содержания понятия ФС связываются с формированием двух относительно самостоятельных направлений работ: физиологического и психологического [3].

Сторонники психологического направления, исходят из существующих экспериментальных данных о том, что имеется определенная зависимость эффективности деятельности от ФС. На этом основании они и предлагают определять ФС через деятельность. При этом главным критерием, на основании которого предлагается судить об изменениях ФС, является снижение или повышение эффективности выполнения отдельных трудовых операций или всего трудового процесса. Эффективность выполнения задач или трудовых операций (их качество и эффективность, число ошибок, темп, объем произведенной продукции), согласно этой точке зрения, является такой же мерой ФС, как и другие группы показателей: показатели изменения функционирования физиологических систем организма: сердечно-сосудистой, дыхательной, а также показатели изменений субъективных переживаний: появление чувства усталости, раздражительности, скуки или, наоборот, ощущение мобилизованности. Однако эффективность труда как мера ФС, в отличие от перечисленных двух последних групп показателей, с точки зрения сторонников этой концепции, обладает свойством интегративности и в этом имеет преимущество по сравнению с отдельными физиологическими реакциями организма и изменениями в субъективных переживаниях.

Рассмотренные выше определения ФС через комплексы физиологических реакций или через успешность производственных операций, выполняемых человеком, имеют общий существенный недостаток. С таких позиций можно обнаруживать лишь изменения в состояниях человека, но ничего нельзя сказать о том, что представляет собой само функциональное состояние, так как нейрофизиологические механизмы его регуляции остаются вне поля зрения. При этом, по существу, происходит подмена определения содержания понятия «состояния» регистрацией изменений, происходящих при динамике физиологических или психологических показателей.

Однако определенные нейрофизиологические и морфо-функциональные данные противоречат такому представлению. Исследование ретикулярной формации с ее активирующими и инактивирующими отделами, а также лимбической системы, от которой зависит эмоциональные переживания и мотивационное возбуждение, дает основание связывать их с особым классом морфо-функциональных систем, определяющих и модулирующих состояния определенных систем в центральной нервной системе. ФС мозга и человека является тем результатом, который достигается в результате взаимодействия таких морфо-функциональных систем. Поэтому функциональное состояние можно рассматривать как особое психофизиологическое явление со своими закономерностями, которое заложено в архитектуре этих модулирующих систем и которое проявляется на биохимическом, физиологическом, поведенческом и психологическом (субъективном) уровнях [4]. Такой взгляд на функциональное состояние подчеркивает важность изучения его собственных механизмов формирования и изменения. Представление о ФС как о самостоятельном психофизиологическом явлении ставит перед исследователями задачу изучения собственных нейрофизиологических механизмов обеспечения и регуляции ФС.

Если рассматривать ФС как результат активности определенных модулирующих систем и признавать ведущую роль в этих процессах РФ и структурам лимбической системы, то можно создать определенную классификацию уровней ФС с конкретным участием коры головного мозга, ядер РФ и структур лимбической системы.

Первым уровнем ФС с минимальным участием коры головного мозга и ведущей активностью гипоталамо-гипофизарной системы, характеризующимся отсутствием осознанного поведения является сон. Противостоит этому уровню континуум ФС бодрствования, который обеспечивается возбуждающей активностью РФ и активацией коры больших полушарий. В континууме бодрствования выделяют состояние оперативного покоя, на фоне которого формируются морфо-функциональные системы того или иного вида деятельности и поведения. В состоянии оперативного покоя задействованы не только РФ, но и сенсорные системы, обрабатывающие информацию, создающие образ внешней среды и состояния двигательных и вегетативных систем, отвечающих за мобилизацию адаптационного ресурса и эффективность поведения. Осуществление деятельности как физической, так и интеллектуальной природы всегда затратны и требуют более высокого уровня ФС. Если деятельность осуществляется в штатном режиме, то она продолжается до фазы достижения цели. Обычно такая деятельность не требует дополнительной мобилизации адаптационного ресурса. Более напряженное и высокого уровня ФС формируется в ситуации неожиданных изменений в среде, к которым человек не был готов, то есть в ситуации стресса [9]. Стресс включает в систему обеспечения ФС ряд структур, которые обычно не участвуют в формировании системы штатной деятельности. К таким структурам относится гипоталамо-гипофизарная система, ядра лимбической системы (миндалевидный комплекс, в частности), гормональная система с включением надпочечников и щитовидной железы.

Известно, что в ситуации резкого изменения условий среды быстро развивается стресс-реакция и формируется психоэмоциональное состояние напряжения, соответствующее мобилизационному режиму и срочной мобилизации адаптационного ресурса. Если мобилизация прошла успешно, напряжение быстро спадает; если же она была неэффективной или недостаточной, то формируется ФС динамического рассогласования, эмоционально выражающееся в тревоге или страхе.

Под стрессом понимают совокупность всех реакций и неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием любых сильных воздействий и сопровождающихся перестройкой всех защитных систем организма. Стресс выражается общим адаптационным синдромом, проявляющимся вне зависимости от качества патогенного фактора и имеющим определенные стадии развития.

- стадия тревоги, во время которой защитные силы организма понижаются (стадия шока), а затем включаются защитные механизмы (фаза противошока)
- стадия устойчивости (резистентности), во время которой за счет напряжения защитных систем достигается приспособление организма к новым условиям
- стадия истощения, в которой выявляются несостоятельность защитных систем и нарастает нарушение согласованности жизненных функций.

В последней стадии проявляются не только функциональные принципиально обратимые, но и морфологические необратимые изменения, приводящие к заболеваниям. В стрессовом состоянии в организме вырабатывается гормон стресса – кортизол, который способствует появлению дополнительной энергии за счет расщепления белков и поддерживается определенный уровень кровяного давления. Кортизол ослабляет иммунитет, невосприимчивость к инфекциям, что приводит к инфекционным заболеваниям. В последнее время в работах все чаще проявляются факты, доказывающие большую роль психологических факторов в развитии стресс-реакций. Вместе с тем, во многих исследованиях спортивных достижений признается положительная роль стресса для увеличения адаптационного ресурса и тренировки механизмов мобилизации. В контексте этого учения физические и эмоциональные нагрузки во время тренировки должны быть более высокими, чем те, к которым уже адаптирован спортсмен. В этом случае преодоление этого барьера дает высокий эффект от таких перегрузок.

ЛЕКЦИЯ 7. ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ

Термин «адаптация» прочно вошел в научный и бытовой обиход, однако его содержание многозначно и недостаточно определено. Сложность и многоаспектность содержания понятия адаптации свидетельствует о том, что необходимо выполнить анализ существующих в научной литературе взглядов и под-

ходов к ее пониманию. В психологии под адаптацией понимают приспособление организма и/или личности, их систем к характеру отдельных воздействий или к изменившимся условиям жизни в целом.

Несмотря на наличие многочисленных определений феномена адаптации, объективно существует несколько основных ее проявлений, которые позволяют утверждать, что адаптация – это, во-первых, свойство организма, во-вторых, процесс приспособления к изменяющимся условиям среды, в-третьих, результат взаимодействия в системе «человек – среда», в-четвертых, состояние, к которому стремится организм.

Специфика процесса адаптации личности состоит в том, что в ходе своей жизнедеятельности она сталкивается с необходимостью активного приспособления к разным элементам социальной и природной среды, а именно: ее природным (средовым), социально-психологическим, культурным, профессиональным, бытовым и другим характеристикам. Обобщая основные теоретические положения, высказанные в трудах отечественных исследователей проблемы адаптации, можно заключить, что:

- адаптация это целостный, системный процесс, характеризующий взаимодействие человека с природной и социальной средой. Выделение разных видов и уровней адаптации в известной мере искусственно и служит целям научного анализа и описания этого явления;

- особенности процесса адаптации определяются психологическими свойствами человека, уровнем его личностного развития, характеризующегося совершенством механизмов личностной регуляции поведения и деятельности.

Очевидно, что отечественные психологи рассматривали и часто еще рассматривают адаптацию, прежде всего, как социокультурный процесс, результатом которого является более или менее успешное приспособление к своей социальной среде [12]. К. Бернар адаптацию рассматривает как совокупность динамических образований, как соотношение между неравновесными системами. Таким образом, в основе его представления об адаптации лежит системный подход, который предполагает рассмотрение «субсистем» и «метасистем» несоответствий, которые существуют относительно автономно. Так, если мы говорим об адаптации к деятельности в особых условиях, то основным противоречием может являться, например, как несоответствие требований деятельности возможностям и состоянию субъекта, так и несогласованности активности основных систем организма. Если речь идет об адаптации к новым социальным условиям жизнедеятельности субъекта, то фиксируется противоречие специфики и содержания деятельности субъекта требованиям социума. Структура и динамика адаптации при разрушении первого, либо второго противоречия будет, очевидно, различной.

Впервые представление об адаптационном процессе было сформулировано патологом Г. Селье в 1935-1936 гг. [9]. Г. Селье и его сотрудники изучили неспецифическую биологическую реакцию защиты, вызываемую разнообразными воздействиями на организм, включая психологические. Согласно Г. Селье, все воздействующие на организм повреждающие факторы вызывают эф-

фекты двоякого рода: специфические, вызванные непосредственными особенностями повреждающего фактора и неспецифические, не имеющие к характеру повреждающего фактора непосредственного отношения. Неспецифические реакции были названы общим адаптационным синдромом, характеризующимся вовлечением в процесс всех или большинства органов и физиологических систем организма, которые встречаются в любом ответе на стрессирующий стимул или воздействие.

Организм человека обладает скрытыми резервами, которые проявляются и мобилизуются во время любого адаптационного процесса, обеспечивая его результат. Адаптационные резервы в общем виде представляют собой интегративные возможности отдельных клеток, тканей, органов, систем органов и целостного организма противостоять воздействию различного вида нагрузок, адаптироваться к этим нагрузкам, минимизируя их отрицательное воздействие на организм и обеспечивая должный уровень эффективности деятельности человека. Основой адаптивных реакций являются функциональные резервы. Функциональные резервы представляют собой возможности изменения функциональной активности структурных элементов организма, возможности взаимодействия их, используемые организмом для достижения результата деятельности человека, для адаптации к физическим, психоэмоциональным нагрузкам и воздействию на организм различных факторов внешней среды. Эти возможности проявляются в изменении интенсивности и объема протекания энергетических и пластических процессов обмена на клеточном и тканевом уровнях, в изменении интенсивности протекания физиологических процессов на уровне органов, систем органов и организма в целом, в повышении физических (сила, быстрота, выносливость) и улучшении психических (осознание цели, готовность бороться за ее достижение и т.д.) качеств, в способности к выработке новых и совершенствованию уже имеющихся двигательных и тактических навыков. Функциональные резервы организма включают три относительно самостоятельных вида резервов: биохимические, физиологические и психические, интегрирующиеся в систему резервов адаптации организма. Функциональные резервы, таким образом, это мобилизованные адаптационные ресурсы как биологическая и психологическая основа, заложенная в организме и личности человека, качественные и количественные характеристики которой относительно постоянны.

Физиологические резервы представляют собой возможности органов и систем органов изменять свою функциональную активность и взаимодействовать между собой с целью достижения оптимального функционирования организма в конкретных условиях. Материальными носителями физиологических резервов являются органы и системы органов, а также механизмы, обеспечивающие поддержание гомеостаза, переработку информации и координацию вегетативных функций и двигательных актов. Это обычные механизмы регуляции физиологических функций, которые используются организмом при мобилизации адаптационных ресурсов в процессе приспособления его к изменяю-

щимся условиям внешней среды, а также для нивелирования опасных сдвигов во внутренней среде.

Психические резервы могут быть представлены как возможности психики, связанные с проявлением таких качеств, как память, внимание, мышление, воля и мотивации деятельности человека и определяющие тактику его поведения, особенности психологической и социальной адаптации. Психические резервы можно рассматривать как связующее звено функциональных возможностей человека, которое соединяет организм с окружающей средой. Это дает основание рассматривать психические резервы человека как фактор, определяющий надежность деятельности, под которой понимается интегральное качество эффективности и стабильности выполнения поставленных задач в экстремальных условиях.

Согласно теории функциональных систем П.К. Анохина отдельное проявление скрытых возможностей организма человека не может быть оценено как резерв [1]. Только отношение данного функционального проявления к результату целостной деятельности позволяет говорить о собственно адаптационных ресурсах. Из этого следует, что под адаптационными ресурсами организма понимаются такие изменения функциональной активности органов и систем органов, которые вносят определенный и существенный вклад в достижение приспособительного результата. Результат адаптации не может быть сведен к результатам функционирования отдельных органов, а выступает как интегративное образование, определяющее и формирующее ту своеобразную организацию физиолого-биохимических процессов, которая необходима для его достижения. В процессе адаптации (например, к мышечной деятельности) в организме формируется и совершенствуется система адаптационных ресурсов, специфические черты которой определяются уровнем и характером адаптированности организма, его половыми, возрастными и конституциональными особенностями.

Отдельные части формирующейся сложной системы адаптационных ресурсов взаимодействуют между собой. Некоторые из них обуславливают взаимные (двусторонние) положительные и отрицательные, т.е. стимулирующие и угнетающие, воздействия, а некоторые оказывают односторонние влияния (только положительные или только отрицательные). Как отмечает Ц.П. Короленко [6], адаптация человека к сложным или экстремальным условиям во многом определяется существующими у него высшими адаптивными психофизиологическими уровнями. Применение тех или иных адаптационных стратегий обусловлено в большой мере особенностями психического склада человека.

Эмоциональное реагирование на ситуацию является важным компонентом адаптации человека. Эмоции, прежде всего, обуславливают особенность адаптации как состояния, и она оказывается адекватной не только объективным характеристикам взаимодействия со средой, но и сформированному в сознании человека концептуальному образу этого взаимодействия. С точки зрения современной психологии можно выделить две функции эмоций в обеспечении адаптивных реакций, во-первых, сознательное обеспечение мобилизации адаптационных ресурсов (функциональных резервов) организма в процессе дея-

тельности, во-вторых, бессознательное обеспечение адаптации к любому фактору, действие которого является неадекватным и выходит за рамки нормального жизненного процесса. Эмоции способствуют поиску новой информации за счет повышения чувствительности сенсорных систем, что приводит к реагированию на расширенный диапазон внешних сигналов и улучшает извлечение из памяти информации. Это и определяет роль эмоций в мобилизации адаптационного ресурса при обеспечении любого вида деятельности. В подготовке эмоционально-мотивационного поведения, которая связана с процессом адаптации, большую роль играет лимбическая система. Особое место в эмоциональном сопровождении эмоциональных реакций имеет наличие в гиппокампе внутренних циклических связей, связанных с активным процессом запоминания наиболее субъективно значимых маркеров ситуации и реакций на них субъекта деятельности.

С психоэмоциональными изменениями тесно коррелируют вегетативные сдвиги и симптомы. В первую очередь с развитием ряда вегетативных симптомов тесно связано состояние тревожности и возникновение тревоги как плохо осознаваемой эмоции страха. Причина этого заключена в том, что при тревоге происходит увеличение функциональной активности симпатoadреналовой системы, сочетающееся с вегетативными сдвигами и симптомами. Стабильная тревога сопровождается более высоким уровнем тонического напряжения сосудов и более резкой сосудистой реакцией на нагрузки, тенденцией к повышению ЧСС, повышением АД, замедлением угашения ориентировочной реакции по вегетативному ответу, что в свою очередь формирует устойчивые вегетативные проявления психоэмоциональных сдвигов при стрессе.

Существует и обратная взаимосвязь между состоянием вегетативной регуляции и психологическими (эмоциональными, поведенческими) характеристиками. Так, для симпатикотоников при эмоциональном стрессе характерно стенически – агрессивное поведение, для ваготоников – пассивные формы поведения, сопровождающиеся депрессивными проявлениями. Симпатическое доминирование положительно коррелирует с эмоционально-волевой неустойчивостью, конфликтностью, агрессивностью. Как правило, отрицательные эмоции сопровождаются симпатической активацией, положительные эмоции – парасимпатической.

С точки зрения психологии адаптационного процесса можно рассмотреть два основных типа ответов личности на воздействие социальной среды [3]:

1. принятием изменений и эффективным ответом на социальные ожидания, с которыми все встречается в соответствии со своим возрастом и полом;
2. гибкостью и адекватной эффективностью при встрече с новыми и потенциально опасными условиями, а также способностью придавать событиям субъективно желательное течение.

В этих двух реакциях отображается либо пассивность личности в адаптационном процессе, либо высокая активность с вовлечением прогнозирования последствий опасных событий и принятие нужного решения для адекватного выхода из ситуации. Активная личностная позиция второго типа ответа на не-

ожиданные требования социальной среды относительно затратна и требует достаточного знания своих возможностей в такого рода ситуациях. Стоит отметить, что существующие в настоящее время психологические психофизиологические знания позволяют включить в функциональную систему мобилизации адаптационных ресурсов два необходимых компонента: социальный и общий интеллект как высший уровень адаптационной системы и эмоционально-волевою сферу управления своими импульсивными реакциями (гневом и страхом в первую очередь). Морфо-функциональная система обеспечения второго типа адаптационного поведения включает в себя помимо обычных компонентов нейронные сети лобных долей, ответственных за прогнозирование событий, планирование поведения с торможением импульсивных реакций, так и лобно-лимбические связи, принимающие участие в оценке субъективной значимости событий и своих ответных реакций на эти события.

Рассмотренные типы адаптационных реакций приводят к различающимся последствиям.

1. адаптация с сохранением создавшейся ситуации;
2. адаптация с преобразованием ситуации и фактическим устранением проблемной или конфликтной ситуации.

В первом случае личность имеет глубокие изменения, не заметные непосредственно в процессе разрешения проблемы или противоречия, которые не приводят к ее личностному развитию и совершенствованию. Такой тип адаптации является по существу приспособлением к неизменной ситуации.

Во втором случае происходит мобилизация адаптационных ресурсов с целью реконструкции социальной ситуации ради стабильного социального или личностного развития и изменения среды в пользу личности.

Стоит отметить, что анализ второго типа адаптационной реакции имеет схематичный характер из-за постулирования обязательного положительного тренда для личности. Личность может и не добиться искомого положительного результата, несмотря на свои интеллектуальные и эмоционально-волевые усилия. Фиксируется проигрыш в конкретной жизненной ситуации. Исход такого проигрыша, иногда достаточно болезненного, зависит от степени субъективной значимости ситуации. В случае высокой и особенно сверхвысокой субъективной значимости ситуации проигрыш приводит вначале к стрессу, а затем к дистрессу и развитию патологических симптомов, вследствие чего формируются различные психосоматические заболевания.

Таким образом, как сама ситуация и внешние воздействия, приводящие к необходимости мобилизации адаптационного ресурса и формированию системы функциональных ресурсов, так и результат адаптационного процесса могут иметь для личности как позитивное, так и негативное значения и последствия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохин П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. Принципы системной организации функций. – М.: Наука, 1973.
2. Баевский Р.М. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. – М.: Медицина, 1979.
3. Бичеев М.А. Психофизиология профессиональной деятельности: Учебное пособие. – 2-е издание. – Новосибирск: изд-во «Сибирская академия государственной службы», 2007. – 168 с.
4. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для ВУЗов. – М.: Аспект Пресс, 2012. – 368 с.
5. Каменская В.Г., Томанов Л.В. Компьютерные и инструментальные методы в психофизиологии. – 2016. [Электронное издание]. Режим доступа URL: www.Elsu.ru/kaf/kppp/science
6. Короленко Ц.П. Аддиктивное поведение. Общая характеристика и закономерности развития // Обозрение психиатрии и медицинской психологии им. В.М. Бехтерева. – СПб.: Санкт-Петербургский научно-исследовательский психоневрологический институт, 1991. – № 1.
7. Музалевская Н.И., Каменская В.Г., Оценка адаптационного ресурса и состояния здоровья старшеклассников методом нелинейной стохастической кардиоинтервалометрии // Журнал «Физиология человека». – 2007. – Т. 33. – № 2. – С. 60-68.
8. Леер Е.И., Зверева С.В. Влияние динамических и частотно-спектральных характеристик музыкальных произведений разных направлений на психофизиологические параметры активности сердца подростков 7-8 лет // Научный журнал "Globus". Сборник научных публикаций XII международной научно-практической конференции: «Достижения и проблемы современной науки». – 2016. – С. 61-71. [Электронный ресурс]. Режим доступа http://globus-science.ru/Archive/new/Globus_Multi_October_2016.pdf
9. Селье Г. На уровне целого организма. – М.: Наука, 1972.
10. Урицкий В.М., Музалевская Н.И. Фрактальные структуры и процессы в биологии (обзор). Биомедицинская информатика. – Ст. Петербург: СПИИ-РАН, 1995. – С. 84-129.
11. Урицкий В.М. Пакет программного обеспечения для выделения и анализа флюктуаций RR-кадиоинтервала (1999-2001). Urisky @ pop600.gsec.nasa.gov.
12. Человек. Анатомия. Физиология. Психология. Энциклопедический иллюстрированный словарь. – СПб.: Питер, 2007. – 670 с.
13. Черенкова Л.В., Краснощекова Е.И., Соколова Л.В. Психофизиология в схемах и комментариях: Учебное пособие. – СПб.: Питер, 2006. – С. 235.
14. <http://www.bioxplorer.ru/bilers-1482-1.html>. Дата обращения 15.06.2017
15. <https://ru.wikipedia.org/wiki>. Потенциал действия. Дата обращения 20.06.2017

16. <http://shkolo.ru/stroenie-nervnoy-sistemy/> Дата обращения 20.06.2017
17. <http://medichelp.ru/uchebnik/phiziologiya/5766-stroenie-i-funkcii-retikulyarnoy-formacii.html>. Дата обращения 1.07.2017
18. <http://fiziologija.vse-zabolevaniya.ru/mehanizm-reguljicii-fiziologicheskikh-processov/funkcii-retikuljarnoj-formacii.html>. Дата обращения 20.07.2017
19. <http://doctor-v.ru/med/the-functions-reticular-formation-brain/>. Дата обращения 20.07.2017
20. <http://medbiol.ru/medbiol/mozg/0002bf8b.htm>. Дата обращения 01.08.2017

СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1. Предмет, методы и междисциплинарные связи психофизиологии	3
Лекция 2. Нервная система: основные функции и структурные компоненты	10
Лекция 3. Физиологические процессы в нейронах, генерация потенциалов действия	17
Лекция 4. Общий план морфо-функциональной структуры центральной нервной системы	21
Лекция 5. Ретикулярная формация, строение и функции	28
Лекция 6. Функциональные состояния	32
Лекция 7. Психофизиология адаптации	38
Список литературы	44

Учебное издание

Каменская Валентина Георгиевна

ЛЕКЦИИ ПО ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

ЧАСТЬ 1. ОБЩАЯ И СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

*Технический редактор – Н. П. Безногих
Техническое исполнение – В. М. Гришин
Печатается в авторской редакции*

Лицензия на издательскую деятельность
ИД № 06146. Дата выдачи 26.10.01.
Формат 60 x 84 /16. Гарнитура Times. Печать трафаретная.
Печ.л. 2,8 Уч.-изд.л. 2,3
Тираж 300 экз. (1-й завод 1-20 экз.). Заказ 124

Отпечатано с готового оригинал-макета на участке оперативной полиграфии
Елецкого государственного университета им. И. А. Бунина

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Елецкий государственный университет им. И.А. Бунина»
399770, г. Елец, ул. Коммунаров, 28,1