

МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИЙ В ОРГАНИЗМЕ

1. Общие механизмы и принципы регуляции функций в организме
2. Нервный механизм регуляции поведения.
3. Гуморальный механизм регуляции поведения.

Вопрос_1

Общие принципы регуляции функций в организме

Регуляция (управление) той или иной функции в организме определяется изменением интенсивности работы структур организма направленным на достижение полезного результата согласно потребности организма. Способы регуляции предусматривают инициацию, коррекцию и координацию физиологических функций. Инициация представляет собой процесс управления, вызывающий переход функции органа из состояния покоя к состоянию активной деятельности. Коррекция (модуляция) позволяет изменять характер активной деятельности. Координация предусматривает согласование работы нескольких органов или систем одновременно для получения полезного приспособительного результата.

Определение_1

Физиологический механизм – это совокупность процессов, обеспечивающих формирование определенной функции структур организма

Механизмы регуляции функций в организме принято подразделять на:

- нервный механизм,
- гуморальный механизм,
- миогенный механизм.

Они имеют многочисленные системы связей на разных уровнях системной и функциональной интеграции, поэтому зачастую объединяются в единую регуляторную систему организма. Более ранним механизмом регуляции является гуморальный механизм, который появился еще у одноклеточных организмов и приобрел большое разнообразие у многоклеточных животных.

Нервный механизм регуляции появился в филогенезе значительно позже и постепенно формируется в онтогенезе человека и животных. Нервный механизм регуляции возможен только в организме многоклеточных

животных, у которых имеются нервные клетки, организующиеся в нервные центры и сложные нервные цепи.

Миогенный механизм регуляции связан с развитием мышечной системы в процессе эволюции. Сущность этого механизма состоит в том, что предварительное умеренное растяжение скелетной или сердечной мышцы увеличивает силу их сокращений. Сократительная способность гладкой мускулатуры полых органов зависит от степени наполнения этого органа, а значит его растяжения. При увеличении наполнения органа вначале происходит увеличение тонуса гладкой мышцы, которое затем возвращается к исходному уровню. Таким образом, и поперечная и гладкая мышечная ткани обладают способностью регулировать свой тонус.

Основными принципами регуляции функций в организме являются:

- принцип саморегуляции;
- системный принцип.

Саморегуляция изменяет интенсивность (скорость) функционирования органов и систем согласно своим потребностям в различных условиях, обеспечивает необходимый режим работы органов и тканей организма, охватывает все уровни организации:

- субклеточный (мембраны, органеллы, структуры ядра);
- клеточный;
- органный;
- системный;
- организменный.

Принцип саморегуляции заключается в том, что организм с помощью собственных механизмов изменяет интенсивность функционирования органов и систем согласно своим потребностям в различных условиях жизнедеятельности. Например, при беге активируется деятельность ЦНС, мышечной, дыхательной и сердечно-сосудистой системы. Саморегуляция обеспечивает поддержание равновесия внутренней среды организма (гомеостаза) и является важнейшим фактором, обеспечивающим свободное поведение живого организма.

Определение_2

Гомеостаз – это относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивости физиологических функций организма.

Параметры внутренней среды организма непрерывно изменяются, но всегда находятся в пределах некоторого среднего значения, которое называют константа организма. Значения этих констант отражают потребность клеток в необходимом количестве исходных продуктов обмена. Незначительные отклонения одних констант могут привести к существенным

нарушениям обменных процессов – это так называемые *жесткие константы*. К ним относятся, например, осмотическое давление, рН крови, содержание глюкозы. Другие константы могут изменяться в более широких пределах без существенных нарушений физиологических функций. Эти константы называют *пластичные константы*. К их числу относятся количество форменных элементов крови, скорость оседания эритроцитов, артериальное давление.

Процессы саморегуляции основаны на использовании *прямых и обратных связей*. Прямая связь предусматривает выработку управляющих воздействий на основании информации об отклонении константы или действия возмущающего фактора. Например, раздражение холодным воздухом терморецепторов кожи приводит к увеличению процессов теплопродукции. Механизм обратной связи заключается в том, что выходящий сигнал об отклонении системы от нормального значения той или иной физиологической константы мобилизует организм к восстановлению ее прежнего уровня. Рассматривают положительную и отрицательную обратную связь. *Положительная обратная связь* усиливает управляющие воздействия, она связана с правлением потоками энергии и потреблением энергетических ресурсов. Примером такой связи является усиление начавшейся секреции пищеварительных соков в желудке после приема пищи.

Отрицательная обратная связь усиливает стимулирующие механизмы в случае ослабления того или иного показателя процесса, или ослабляет стимулирующее влияние в случае чрезмерного усиления физиологического процесса. Например, при избыточном напряжении сухожилия скелетной мышцы, приходящий от сухожильных рецепторов к мотонейронам спинного мозга сигнал ослабляет степень возбуждения нервного центра и снимает это избыточное напряжение. Отрицательная обратная связь повышает устойчивость биологической системы – способность возвращаться к первоначальному состоянию после прекращения возмущающего воздействия.

Системный принцип регуляции обусловлен взаимодействием различных функциональных систем организма. Относительная стабильность гомеостаза является результатом согласованной деятельности этих систем. Изменение величины одной константы может привести к изменению параметров других констант. Например, избыточное поступление воды в организм сопровождается увеличением объема крови, повышением АД и снижением осмотического давления крови. Помимо гомеостатического уровня регуляции существуют компоненты ориентированные на достижение некоторых поведенческих результатов – поведенческое звено регуляции, которое способно поддерживать всю совокупность показателей внутренней среды организма.

Формирование целостной функциональной системы в онтогенезе включает в себя определенные стадии и имеет свои закономерности. Для отражения этих закономерностей П.К. Анохин ввел понятие системогенез.

Определение_3

Системогенез – избирательное созревание и развитие функциональных систем в онтогенезе.

Системогенез подчиняется некоторым принципам, среди которых П.К. Анохин выделил следующие:

1. Системообразующим фактором образования функциональной системы является полезный приспособительный результат.

2. Принцип изоморфной (одинаковой) организации систем разного уровня.

3. Принцип консолидации (объединения или подчинения) компонентов под руководством ЦНС.

4. Принцип гетерохронной закладки и созревания различных структур нервной и других систем организма. Так, нервные центры группируются и созревают раньше, чем иннервируемый ими субстрат.

5. Принцип фрагментации органов в процессе внутриутробного развития: даже в пределах одного и того же органа отдельные его фрагменты развиваются неравномерно.

6. Принцип минимального обеспечения: функциональная система начинает играть приспособительную роль еще до того, как все ее звенья достигают своего окончательного развития.

Вопрос_2

Нервный механизм регуляции поведения

Нервная регуляция осуществляется с помощью нейронов, проводящих структур – нервных волокон и терминальных окончаний, она отличается высокой точностью и скоростью передачи сигнала относительно гуморальной регуляции. Сигнал передается от нервных центров к строго определенным структурам, например конкретной группе мышц.

Определение_4

Нервный центр – это совокупность структур ЦНС, которые обеспечивают регуляцию определенной функции в организме

Например, нейроны дыхательного центра локализуются в спинном мозге, продолговатом мозге и в мосту заднего мозга. Главная часть

дыхательного центра, состоящая из центра вдоха и центра выдоха, находится в продолговатом мозге.

Кроме того, нервный механизм регуляции обеспечивается системой управления, в которую включены:

- нейроны детекторы (датчики);
- командные в том числе моторные нейроны;
- модулирующие (корректирующие) нейроны;
- каналы связи (проводящие пути).

Командные нейроны – это нейроны, возбуждение которых запускает поведенческую реакцию. Нейроны детекторы – это нейроны, настроенные на восприятие определенных раздражителей, выполняющих функцию сенсорного анализа. Модулирующие нейроны – это нейроны, при раздражении которых осуществляется изменение тонуса рефлекторной деятельности командных нейронов или нервной системы в целом. Каналы связи – это совокупность передающих структур, способных проводить потенциал действия от нервного центра к органу мишени и обратно.

Регуляция функций осуществляется с использованием 2-х принципов:

- принципа управления по отклонению;
- принципа управления по опережению.

1. Управление по отклонению предусматривает включение механизма регуляции в случае понижения/повышения того или иного жизненно важного показателя от его физиологической нормы. Например, падение уровня глюкозы в плазме (ниже 3,3 ммоль/л) вызывает резкое увеличение выработки вначале АКТГ в гипофизе, под действием которого усиливается выработка кортизола в надпочечниках. Кортизол стимулирует в печени образование глюкозы и восстановлению нормального уровня глюкозы в диапазоне 3,5-5,6 ммоль/л. Увеличение уровня глюкозы в крови, выше 5,6 ммоль/л, стимулирует образование инсулина эндокринными клетками поджелудочной железы, который усиливает процесс депонирования глюкозы в эритроцитах.

2. Управление по опережению предусматривает включение механизма регуляции при появлении сигналов о предстоящем изменении внешних или внутренних воздействия. Например, вид и запах пищи служат сигналом о предстоящем ее поступлении и запускают выделение «запального» желудочного сока, что способствует эффективному перевариванию пищи.

Особенностью нервной регуляции является высокая скорость передачи сигнала, который реализуется в форме нервного импульса и вызывает практически мгновенный ответ. Нервный механизм имеет преимущественное значение в регуляции восприятия сигналов, регуляции тонуса и сокращения скелетных мышц, которые поддерживают позу или участвуют в перемещении тела в пространстве. Кроме того, нервные механизмы

регуляции обуславливают проявление психических функций, таких как ощущение, эмоции, мотивации, память, мышление.

Нервная система может оказывать два вида влияний на органы:

- пусковое;
- корригирующие (моделирующие).

Пусковое влияние – это влияние, которое вызывает изменение деятельности органа, находящегося в покое. Например, сокращение мышцы при раздражении нервных волокон или мотонейронов, которые их иннервируют.

Корригирующее влияние – это влияние, которое изменяет интенсивность деятельности органа. Например, усиление или ослабление силы мышечного сокращения, увеличение или уменьшение секреции пищеварительных желез, изменение тону кровеносных сосудов и работы сердца и т.д.

Корригирующее влияние осуществляется с помощью нескольких механизмов:

- с помощью изменения электрохимического градиента на мембране возбудимых клеток, иннервирующих орган;
- с помощью изменения уровня кровотока в органе (сосудодвигательный эффект);
- с помощью изменения интенсивности обмена веществ в клетках органа (трофический эффект).

В функциональном отношении нервную систему целесообразно разделить на:

- соматическую нервную систему;
- автономную¹ нервную систему.

Определение_5

Соматическая нервная система – это часть нервной системы, иннервирующая скелетную мускулатуру и формирующая сенсорные структуры, направленные на восприятие внешних сигналов

Определение_6

Автономная нервная система – это отдел нервной системы, иннервирующий гладкую мускулатуру внутренних органов, кровеносных сосудов и желез и формирующая сенсорные структуры, направленные на восприятие внутренних сигналов

¹ - старое название вегетативная нервная система

И соматическая и автономная нервная система могут оказывать как пусковое, так и корректирующее влияние. Однако пусковое влияние для скелетной мускулатуры осуществляется только с помощью соматических нервных клеток, а корректирующие влияния с помощью обеих систем. Примером служит феномен Орбели-Гинецинского, который заключается в том, что раздражение симпатических волокон АНС, иннервирующих утомленную скелетную мышцу вызывает усиление ее сокращения.

Основным принципом функционирования соматической и автономной нервной системы является принцип рефлекторной регуляции. В случае соматической регуляции рефлекторные дуги рефлексов замыкаются в головном или спинном мозге, а в случае АНС рефлекторная дуга замыкается вне центральной нервной системы в вне- или внутриорганных узлах (ганглиях).

Пусковое и корректирующее влияние на внутренние органы, железы внутренней и внешней секреции, а также лимфатические и кровеносные сосуды оказывает только АНС.

В ней выделяют две структурно-функциональные части:

- симпатическая часть автономной нервной системы (САНС);
- парасимпатическая часть автономной нервной системы (ПАНС).

Симпатические волокна образуют сплетения вокруг сосудов и вместе с ними достигают органа, а парасимпатические волокна, как правило, идут внутри оболочки соматических нервов. Симпатические ганглии расположены ближе к центру (пара- и превертебральные), а парасимпатические – ближе к органу (пара- и внутриорганные).

Симпатические центры находятся от последнего шейного до второго поясничного сегмента спинного мозга.

Шейный отдел представлен тремя парами узлов. Они образуют сплетения вокруг сонной и подключичной артерии, а также участвуют в образовании сердечного сплетения.

Грудной отдел содержит 11-12 узлов:

- волокна от 1-5-го симпатических узлов направляются к грудной аорте и образуют около нее симпатическое сплетение;
- волокна от 6-9-го грудных узлов объединяются и образуют большой внутренностный нерв, п. *splanchnicus major*;
- волокна от 10-го и 11-го узлов формируют малый внутренностный нерв, п. *splanchnicus minor*. Оба внутренностных нерва, большой и малый, участвуют в образовании чревного (солнечного) сплетения, *plexus coeliacus*.

Брюшной отдел симпатического ствола составляют четыре пары поясничных симпатических узлов. Часть волокон от верхних двух узлов идет на образование чревного сплетения. От чревного (солнечного) сплетения волокна идут к желудку, печени, селезенке, поджелудочной железе, тонкому

и толстому кишечнику, почкам, надпочечникам и половым железам. Нижняя пара волокон, отходящих от поясничных симпатических узлов, образуют сплетение брюшной аорты, и иннервирует органы брюшной полости.

В крестцовом отделе симпатического ствола имеется четыре пары крестцовых симпатических узлов, иннервирующие органы таза.

Основным нейромедиатором симпатических нервных окончаний является *норадреналин*. Рецептором для молекул норадреналина служат *альфа*- и *бета*-рецепторы, встроенные в мембрану клетки мишени (эффектора). В результате взаимодействия норадреналина и рецептора образующийся комплекс, который запускает каскад реакций изменяющих ионную проницаемость клеточной мембраны. Активация *альфа* 1-, *альфа* 2- и бета 1 рецепторов ведет к открытию ионных каналов и входу ионов Na^+ или Ca^{2+} . В случае взаимодействия с *альфа*- и *бета* 1 рецепторами происходит *деполяризация* мембраны и последующее сужение сосудов, сокращение сфинктеров и угнетение секреции желез. В случае взаимодействия с *бета* 2-рецепторами, которые входят в состав гладких мышечных клеток, происходит *гиперполяризация мембраны*, которая сопровождается расширением сосудов и бронхи, а также усиливается расщепление углеводов и жиров. Возбуждение САНС является пусковым звеном стрессовых эмоционально окрашенных реакций.

Парасимпатические центры находятся в головном и спинном мозге.

В головном мозге:

- добавочное ядро глазодвигательного нерва III (среднемозговой отдел); от него постганглионарные волокна идут в составе глазодвигательного нерва, в глазнице подходят к парасимпатическому ресничному узлу и по коротким ресничным нервам входят в толщу оболочек глазного яблока, подходят к мышце, суживающей зрачок, и к ресничной мышце, обеспечивая регуляцию светового потока на сетчатку и процесс аккомодации зрения на различные расстояния.

- верхнее слюноотделительное ядро лицевого (VII) и нижнее слюноотделительное ядро языкоглоточного нерва (IX), заднее (дорсальное) ядро блуждающего нерва (X) (бульбарный отдел). Отростки верхнего слюноотделительного ядра формируют промежуточный нерв, который идет вместе с лицевым нервом. Его волокна входят в язычный нерв и в его составе подходят к подъязычному и поднижнечелюстному узлам. Отсюда постганглионарные волокна достигают подъязычной и поднижнечелюстной слюнных желез. От нижнего слюноотделительного ядра волокна идут в составе языкоглоточного нерва, затем в составе его ветви (барабанного нерва) вступают в барабанную полость, где образуют барабанное сплетение. От последнего отходит малый каменистый нерв, который выходит из барабанной полости и достигает ушного узла. От него волокна идут в составе

ушно-височного нерва к околоушной слюнной железе, сообщая ей секреторные (двигательные) импульсы.

В спинном мозге:

– крестцовые парасимпатические ядра, расположенные на уровне II-IV крестцовых сегментов (сакральный отдел).

Периферическая часть парасимпатического отдела автономной нервной системы образована преганглионарными волокнами, а также ганглиями с постганглионарными волокнами. Парасимпатические ганглии располагаются вблизи или в стенке иннервируемых органов, поэтому постганглионарные парасимпатические волокна короткие.

Преганглионарные волокна крестцовых нервов проходят в составе передних корешков крестцовых нервов и соматического крестцового сплетения; отделившись от него, образуют тазовые внутренностные нервы. Большинство их ветвей входит в состав подчревного сплетения и оканчивается на клетках ганглиев в стенках органов малого таза. Постганглионарные парасимпатические волокна иннервируют гладкие мышцы, и железы нижней части кишечного тракта, мочевыделительные, внутренние и наружные половые органы.

Основным нейромедиатором парасимпатических нервных окончаний является нейромедиатор ацетилхолин. Ацетилхолин взаимодействует с N-холинорецепторами постганглионарных нейронов и М-холинорецепторов клеток рабочих органов. При активации М-холинорецепторов наблюдаются эффекты сокращения гладкой мускулатуры, усиление перистальтики и сокращение мышц бронхов. Одновременно происходит расширение сосудов и тормозится деятельность сердца. ПАНС способствует восстановлению гомеостаза и обеспечивает трофотропный эффект. Ацетилхолин вызывает гиперполяризацию клеток эффектора, тем самым оказывая тормозящее влияние.

Вопрос_3

Гуморальная регуляция поведения

Гуморальная регуляция осуществляется путем распространения сигнальных молекул в жидкостях организма – межклеточной жидкости, крови, лимфы и спинномозговой жидкости. При этом регуляция не отличается высокой точностью, скоростью доставки сигнала и временем ответной реакции. Гуморальный механизм имеет преимущественное значение в регуляции обмена веществ, скорости деления клеток, роста и специализации тканей, половом созревании и адаптации к условиям окружающей среды. Органы, специально предназначенные для выработки биологически активных веществ, называются железами. Железы,

выделяющие свои секреты в кровь или лимфу, относятся к железам внутренней секреции (эндокринным). Эндокринные железы участвуют в регуляции физиологических функций и гомеостаза. Их гормоны действуют на клетки и ткани других органов.

Эндокринная система представляет собой функциональное объединение специализированных для внутренней секреции клеток, тканей и органов. Основной их функцией является синтез и секреция во внутреннюю среду организма молекул гормонов.

Определение_7

Гормоны – это биологически активные вещества, вырабатываемые эндокринными железами

Началом изучения строения и функций желез внутренней секреции считается 1849 г. и работы немецкого физиолога А. Бертольда и английских физиологов У. Бейлисса и Э. Старлинга, которые предложили назвать биологически активные вещества гормонами. В настоящее время изучено около 30 гормонов, и все они имеют общие свойства:

- физиологический эффект вызывается минимальным количеством гормона;
- гормоны отличаются избирательностью действия, т.е. они действуют на орган-мишень для данного гормона;
- гормоны неустойчивы и быстро разрушаются.

Принцип физиологического действия гормонов состоит в том, что они, попадая в кровяное русло, разносятся по всему организму. Гормоны оказывают свое физиологическое действие в минимальных дозах. Например, 1 г адреналина может активировать работу 100 млн изолированных сердец.

По месту действия на органы-мишени или другие эндокринные железы, гормоны делятся на две группы:

- эффекторные гормоны – это гормоны, действующие на клетки-эффекторы (например, инсулин, регулирующий обмен веществ в организме, повышает синтез гликогена в клетках печени, увеличивает транспорт глюкозы через клеточную мембрану, повышает интенсивность синтеза белка);
- тропные гормоны – это гормоны, действующие на другие эндокринные железы и регулирующие их функции (например, АКТГ – адренокортикотропный гормон гипофиза – регулирует выработку гормонов корой надпочечников).

Основные связи между нервной и эндокринной системами регуляции осуществляются посредством взаимодействия гипоталамуса и гипофиза. Нервные импульсы, приходящие в гипоталамус, активируют секрецию, так

называемых, релизинг-факторов (либеринов и статинов). Мишенью для них являются клетки передней доли гипофиза – аденогипофиз. Каждый из либеринов взаимодействует с определенной популяцией клеток гипофиза и вызывает в них синтез соответствующих тропинов:

- тиреотропина, соматотропного гормона (соматотропин – гормон роста),
- пролактина,
- гонадотропного гормона, (гонадотропины – лютеинизирующий и фолликулостимулирующий),
- адренкортикотропного гормона (АКТГ, кортикотропин).

Статины оказывают на гипофиз влияние, противоположное действию либеринов, – подавляют синтез тропинов. Тропины, секретируемые гипофизом, поступают в общий кровоток и, попадая на соответствующие железы, активируют в них секреторные процессы. Гормоны определяют интенсивность синтеза белка, размеры клеток, их способность делиться, рост всего организма и его отдельных частей, формирование пола и размножение; различные формы адаптации и поддержание гомеостаза; высшую нервную деятельность.

Гормоны разделяют на водо- и жирорастворимые. Принадлежность к одному из классов обуславливает их *механизм действия*. Жирорастворимые гормоны могут проникать через клеточную мембрану, которая состоит преимущественно из бислоя липидов, а водорастворимые этого не могут. В связи с этим рецепторы (Р) для водо- и жирорастворимых гормонов имеют различное место локализации (мембрана и цитоплазма). Связавшись с мембранным рецептором гормон, вызывает каскад реакций в самой клетке. Кроме того, комплекс цитоплазматического рецептора и гормона может воздействовать на ядерные рецепторы и вызывать изменения в генетическом аппарате, что ведет к синтезу новых белков. На мембранах клеток имеются рецепторы ко многим гормонам. Молекула каждого типа гормона может соединиться только со «своим» рецептором на клеточной мембране, такой принцип взаимодействия получил название «**ключ к замку**». Клетки, на которых находятся рецепторы, называют клетками-мишенями.

Секреция большинства гормонов регулируется по принципу *отрицательной обратной связи*. Рассмотрим пример поддержания уровня глюкозы в крови (5,5 ммоль/л) при резком снижении концентрации глюкозы в плазме крови (гипогликемия). Поскольку глюкоза абсолютно необходима для функционирования головного мозга, гипогликемия не может продолжаться долго. Глюкоресепторы гипоталамуса реагируют на снижение концентрации глюкозы в крови, и усиливает освобождение глюкозы из печени через активацию симпатической части АНС. Кроме этого, активируется мозговой слой надпочечников и выбрасывается адреналин,

который снижает утилизацию глюкозы тканями организма, а также способствует освобождению глюкозы из печени. Другие нейроны гипоталамуса реагируют на гипогликемию, стимулируя выделение из коры надпочечников гормона кортизола, который усиливает синтез глюкозы в печени. Под действием стимулирующих влияний эндокринные клетки поджелудочной железы отвечают на гипогликемию секрецией гормона глюкагона, который стимулирует выделение глюкозы из печени в кровь.

Другие эндокринные клетки поджелудочной железы отвечают на гипогликемию, напротив, снижением выделения другого гормона – инсулина, что приводит к снижению утилизации глюкозы всеми тканями, за исключением головного мозга. Результатом совместных реакций нервной и эндокринной систем является возвращение к норме концентрации глюкозы в кровяной плазме в течение 60-90 мин.

Гормоны оказывают два вида влияния на органы и ткани организма: функциональное влияние обеспечивает регуляцию функций в организме; морфологическое влияние обеспечивает рост, физическое, умственное и половое развитие. Функциональное влияние бывает: пусковым, модулирующим и перmissive. Пусковое влияние – это способность гормона запускать деятельность эффектора (рабочего органа). Модулирующее влияние связано с изменением интенсивности протекания биохимических процессов в органах и тканях и изменение чувствительности ткани к действию других гормонов. Перmissive влияние – это способность одного гормона обеспечивать реализацию эффекта другого гормона.

Литература

1. Смирнов, В.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. - М.: Медицина, 2003. - 304 с.
2. Шульговский, В. В. Основы нейрофизиологии: Учебное пособие для студентов вузов. - М.: Аспект Пресс, 2000. - с. 277.
3. Хомутов, А.Е. Анатомия центральной нервной системы: учебное пособие / А.Е. Хомутов, С.Н. Кульба. – Ростов н/Д: Феникс, 2010. – 315 с.
4. Козлов, В.И. Анатомия нервной системы / В.И. Козлов, Т.А. Цехмистренко. - М.: Мир, 2003. - 208 с.
5. Батуев, А.С. Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности / А.С. Батуев. - Л.: Наука, 1986. - 340 с.
6. Александров, Ю.И. Психофизиология / Ю.И.Александров. - М.: Медицина, 2001. - 230 с.
7. Михайлова, Н.Л. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие / Н.Л. Михайлова, Л.С. Чемпалова. – Ульяновск: УлГУ, 2010. – 164 с.