



# Podstawy fizjologii zwierząt

Zagadnienia teoretyczne  
i ćwiczenia w wirtualnym laboratorium

pod redakcją

Jana Konopackiego  
Tomasza Kowalczyka  
i Renaty Bocian



WYDAWNICTWO  
UNIwersYTETU  
ŁÓDZKIEGO

# **Podstawy fizjologii zwierząt**



WYDAWNICTWO  
UNIWERSYTETU  
ŁÓDZKIEGO

# Podstawy fizjologii zwierząt

Zagadnienia teoretyczne  
i ćwiczenia w wirtualnym laboratorium

pod redakcją

Jana Konopackiego  
Tomasza Kowalczyka  
i Renaty Bocian

Renata Bocian, Bartosz Caban, Paulina Kaźmierska, Paulina Klos-Wojtczak, Jan Konopacki  
Tomasz Kowalczyk, Magdalena Strzelczuk, Marek Wieczorek  
– Uniwersytet Łódzki, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Katedra Neurobiologii  
90-236 Łódź, ul. Pomorska 141/143

REDAKTORZY NAUKOWI

*Jan Konopacki, Tomasz Kowalczyk, Renata Bocian*

WSPÓŁAUTORZY

*Renata Bocian, Bartosz Caban, Paulina Kaźmierska, Paulina Klos-Wojtczak, Jan Konopacki  
Tomasz Kowalczyk, Magdalena Strzelczuk, Marek Wieczorek*

RECENZENCI

*Henryk Gołębiewski, Krystyna Pierzchała-Koziec, Justyna Rogalska*

REDAKTOR INICJUJĄCY

*Iwona Gos*

PROJEKT RYCIN

*Bartosz Caban*

KOREKTA

*Renata Bocian, Bartosz Caban, Paulina Kaźmierska, Jan Konopacki  
Tomasz Kowalczyk, Magdalena Strzelczuk, Marek Wieczorek*

SKŁAD I ŁAMANIE

*Munda – Maciej Torz*

KOREKTA TECHNICZNA

*Leonora Wojciechowska*

PROJEKT OKŁADKI

*Katarzyna Turkowska*

Zdjęcie wykorzystane na okładce: [www.oldbookillustrations.com/](http://www.oldbookillustrations.com/)  
Brehms Tierleben (second reprint), vol. 1

© Copyright by Authors, Łódź 2017

© Copyright for this edition by Uniwersytet Łódzki, Łódź 2017

Wydane przez Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego

Wydanie I. W.07996.17.0.S

Ark. wyd. 23,0; ark. druk. 35,25

ISBN 978-83-8088-686-5

e-ISBN 978-83-8088-687-2

# SPIS TREŚCI

**Przedmowa / 9**

## **CZĘŚĆ I. PODSTAWY FIZJOLOGII ZWIERZĄT / 11**

### **Rozdział I.**

TKANKA NERWOWA / 13

1. Wprowadzenie do fizjologii tkanki nerwowej / 15
2. Geneza potencjału spoczynkowego / 35
3. Geneza potencjału czynnościowego / 40
4. Podstawy chemicznego przekazywania synaptycznego / 52

### **Rozdział II.**

PODSTAWY ANATOMII FUNKcjONALNEJ OŚRODKOWEGO UKŁADU NERWOWEGO / 59

### **Rozdział III.**

UKŁADY NEUROPRZEKAŹNIKOWE OŚRODKOWEGO UKŁADU NERWOWEGO / 105

1. Wybrane układy neuroprzeźnikowe OUN / 107
2. Wybrane choroby związane z dysfunkcjami układów neuroprzeźnikowych OUN / 117

### **Rozdział IV.**

WYBRANE ZAGADNIENIA Z FIZJOLOGII ZMYŚLÓW / 127

1. Ogólne właściwości układów sensorycznych / 129
2. Czucie somatyczne / 139
3. Fizjologia zmysłu wzroku / 145
4. Fizjologia zmysłu słuchu i równowagi / 160

### **Rozdział V.**

CZYNNOŚĆ ODRUCHOWA ORGANIZMU / 171

1. Wprowadzenie / 173
2. Odruchy bezwarunkowe / 175
3. Odruchy warunkowe / 184

**Rozdział VI.**

UCZENIE SIĘ I PAMIĘĆ / 193

**Rozdział VII.**

BIOLOGICZNE PODSTAWY INSTYNKTÓW I EMOCJI / 211

**Rozdział VIII.**

AKTYWNOŚĆ BIOELEKTRYCZNA KORY MÓZGOWEJ. SEN I CZUWANIE / 225

1. Podstawy elektroencefalografii / 227
2. Czuwanie i sen / 233

**Rozdział IX.**

AUTONOMICZNY UKŁAD NERWOWY / 243

**Rozdział X.**

FIZJOLOGIA MIĘŚNI POPRZECZNIE PRAŻKOWANYCH SZKIELETOWYCH / 255

1. Ogólna charakterystyka tkanki mięśniowej / 257
2. Skurcz mięśnia szkieletowego / 267

**Rozdział XI.**

UKŁAD KRAŻENIA / 279

1. Ogólna charakterystyka układu krążenia / 281
2. Automatyzm serca / 287
3. Autonomiczna regulacja pracy serca / 300
4. Elektrokardiografia / 305

**Rozdział XII.**

FIZJOLOGIA UKŁADU ODDECHOWEGO / 311

1. Budowa dróg oddechowych. Wymiana gazowa / 313
2. Regulacja oddychania / 329

**Rozdział XIII.**

UKŁAD WYDZIELANIA WEWNĘTRZNEGO / 341

**Rozdział XIV.**

UKŁAD POKARMOWY / 379

**Rozdział XV.**

UKŁAD WYDALNICZY / 403

## **CZĘŚĆ II. WSKAZÓWKI DO ĆWICZEŃ / 427**

1. WPROWADZANIE DO ĆWICZEŃ / 429
2. PODSTAWY ELEKTROFIZJOLOGII / 439
3. TKANKA NERWOWA / 443
4. PODSTAWY ANATOMII FUNKCJONALNEJ OŚRODKOWEGO UKŁADU NERWOWEGO / 451
5. UKŁADY NEUROPRZEKAŹNIKOWE OŚRODKOWEGO UKŁADU NERWOWEGO / 459
6. WYBRANE ZAGADNIENIA Z FIZJOLOGII ZMYŚLÓW / 471
7. CZYNNOŚĆ ODRUCHOWA ORGANIZMU / 497
8. UCZENIE SIĘ I PAMIĘĆ / 507
9. BIOLOGICZNE PODSTAWY INSTYNKTÓW I EMOCJI / 511
10. AKTYWNOŚĆ BIOELEKTRYCZNA KORY MÓZGOWEJ. SEN I CZUWANIE / 517
11. AUTONOMICZNY UKŁAD NERWOWY / 521
12. FIZJOLOGIA MIĘŚNI POPRZECZNIE PRĄŻKOWANYCH SZKIELETOWYCH / 523
13. UKŁAD KRAŻENIA / 533
14. FIZJOLOGIA UKŁADU ODDECHOWEGO / 547



## Przedmowa

Niniejszy podręcznik przygotowany został przez zespół pracowników naukowych Katedry Neurobiologii Uniwersytetu Łódzkiego, posiadających wieloletnie doświadczenie dydaktyczne oraz grupę doktorantów, których cenne pomysły i studenckie spojrzenie pozwoliły stworzyć podręcznik, mamy nadzieję, przyjazny.

Dostępne w kraju podręczniki do fizjologii zwierząt najczęściej poruszają zagadnienia fizjologiczne na przykładzie ssaków, w tym człowieka. Autorzy zachowali tę formułę i świadomie zaproponowali pierwszy człon tytułu jako *Podstawy fizjologii zwierząt*. Taki zabieg redakcyjny pozwolił dodatkowo na wprowadzanie pewnych dygresji adresowanych do innych, poza ssakami, gromad. Podręcznik przeznaczony jest głównie dla studentów wydziałów biologii, weterynarii, analityki medycznej i studiów pielęgnarskich. Rozbudowanie rozdziałów poświęconych fizjologii ośrodkowego układu nerwowego podyktowane zostało nie tylko nadrzędną rolą tego układu w procesie zachowania homeostazy. Dzięki takiej konstrukcji redakcyjnej niniejszy podręcznik może być wykorzystany przez studentów wydziałów psychologii i pedagogiki.

Dodatkowo, podręcznik zawiera propozycje wybranych doświadczeń z fizjologii. Doświadczenia zostały zaplanowane oraz zaprojektowane w oparciu o oferowane w Polsce oraz ogólnodostępne programy komputerowe.

Wychodząc naprzeciw proekologicznym światowym trendom, intencją autorów podręcznika było stworzenie wirtualnego laboratorium, w którym doświadczenia z fizjologii przeprowadzane byłyby bez potrzeby wykorzystywania zwierząt laboratoryjnych.

W przypadku niektórych doświadczeń autorzy sugerują przygotowanie filmów przedstawiających konkretne zjawisko fizjologiczne. W tych przypadkach przestawiono propozycję wykonania pokazowego doświadczenia.

Autorzy pragną podziękować dr. Hansowi A. Braunowi (Neurodynamics Group at the Physiological Institute of Philipps University of Marburg, Niemcy) za cenne wskazówki oraz udostępnienie programów **SimNerv**, **SimMuscle** i **SimHeart** (Virtual Physiology; [www.virtual-physiology.com](http://www.virtual-physiology.com)).

Ponadto, we wskazówkach do ćwiczeń użyte zostały programy:

- Audiometr – *Zubek Electronics s.c.* ([zubek.com.pl](http://zubek.com.pl));
- LabTutor – *ADInstruments* (<https://www.adinstruments.com/products/labtutor>);
- The Nernst/Goldman equation simulator – *University of Arizona College of Medicine* ([www.nernstgoldman.physiology.arizona.edu](http://www.nernstgoldman.physiology.arizona.edu));
- Neuron – *PhET Interactive Simulations* ([phet.colorado.edu](http://phet.colorado.edu)).

Autorzy dziękują Wydawnictwu Uniwersytetu Łódzkiego za inicjatywę wydawniczą i starania, aby podręcznik w pełni zaspokoił oczekiwania jak najszerszego grona Czytelników.

Autorzy



**CZĘŚĆ I**  
**PODSTAWY**  
**FIZJOLOGII**  
**ZWIERZĄT**

## ROZDZIAŁ I. **TKANKA NERWOWA**

## 1.

# WPROWADZENIE DO FIZJOLOGII TKANKI NERWOWEJ

Komórka nerwowa (neuron, neurocyt, ryc. 1.1) jest podstawową jednostką strukturalno-czynnościową układu nerwowego, zdolną do odbierania i przesyłania informacji. Większość komórek nerwowych składa się z: ciała komórki (perikarionu), dendrytów oraz aksonu (neurytu, wypustki osiowej). Za pomocą wypustek komórki nerwowe łączą się z innymi neuronami bądź innymi komórkami (receptorowymi, mięśniowymi, gruczołowymi).

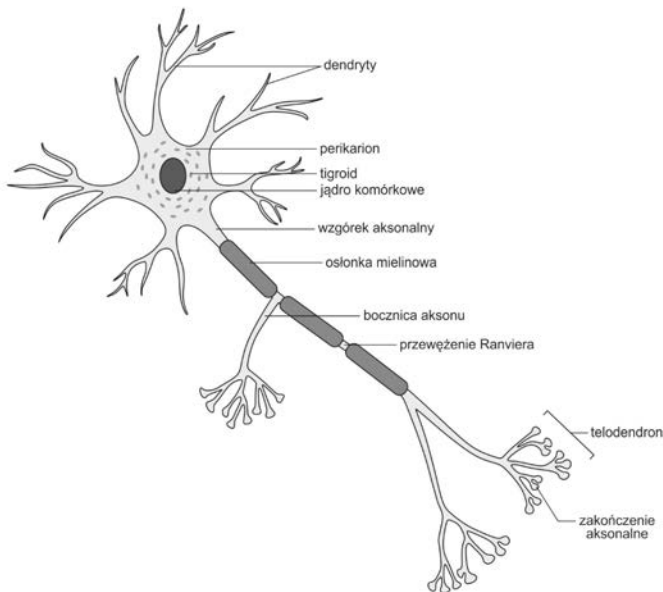
## CIAŁO NEURONU

Ciała komórek nerwowych mają różną wielkość i kształt. Mogą być kuliste, owalne, gruszkowate, piramidowe, trójkątne lub wrzecionowate. Komórki nerwowe o równomiernym rozmieszczeniu dendrytów mają kształt gwiaździsty. Perikarion zawiera liczne struktury wewnątrzkomórkowe: jądro komórkowe, mitochondria, aparat Golgiego, lizosomy, siateczkę śródplazmatyczną. Charakterystycznymi elementami neuronów są ziarnistości Nissla (**tigroid**), oraz neurofibryle występujące w postaci neurotubul, mikrofilamentów i neurofilamentów.

**Ziarnistości Nissla** (tigroid) są skupieniami substancji zasadochłonnej - siateczki śródplazmatycznej szorstkiej wraz z wolnymi rybosomami. Szczególnie obficie występują one w neuronach wykazujących dużą aktywność metaboliczną (np. neurony ruchowe rdzenia kręgowego). Liczba i gęstość ziarnistości Nissla są zależne od poziomu syntezy białek w komórce nerwowej. Podstawową funkcją ziarnistości Nissla jest produkcja neuroprzekazników. Tigroid znajduje się w ciele komórki i w mniejszym stopniu w dendrytach.

**Neurofibryle** są utworzone z cienkich pęczków, widocznych w mikroskopie elektronowym w postaci neurotubul, mikrofilamentów aktynowych i neurofilamentów:

- **neurotubule** mają średnicę 20–25 nm. Zbudowane są z białka tubuliny. Są strukturami spolaryzowanymi, mającymi koniec dodatni z przewagą procesów polimeryzacji i koniec ujemny. Neurotubule aksonu zwrócone są końcem dodatnim w kierunku jego zakończenia. Ich podstawową rolą jest udział w transporcie wewnątrzkomórkowym, w którym uczestniczą kinezyny i dyneiny. Funkcję stabilizującą neurotubul pełni towarzyszące im białko tau;
- **mikrofilamenty aktynowe**, których średnica wynosi ok. 7 nm, znajdują się głównie w części podbłonowej cytoplazmy;
- **neurofilamenty** należą do grupy filamentów pośrednich o średnicy 7–11 nm. Cechą charakterystyczną tego typu elementów jest obecność na ich powierzchni krótkich, bocznych wypustek odchodzących od pnia głównego w odstępach 20–25 nm.



**Ryc. 1.1.** Schemat budowy neuronu

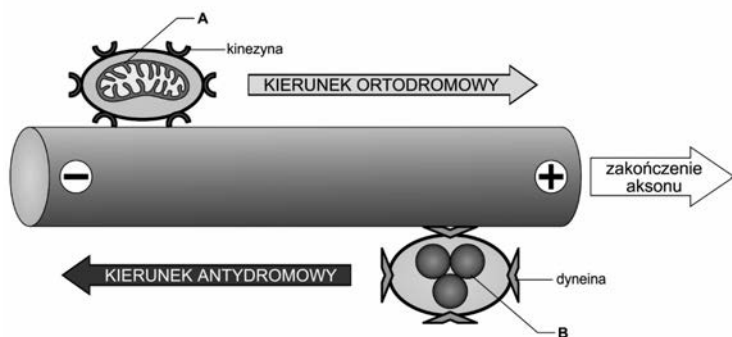
## AKSON

Akson jest otoczony błoną aksonalną, rozpoczyna się we wstępie aksonalnym, który znajduje się w perikarionie. Jego funkcją jest przewodzenie informacji w kierunku od ciała neuronu do zakończenia aksonu. Neuryt na znacznej długości ma zwykle jednakową średnicę. Niektóre wypustki aksonów zwane bocznymi lub kolateralami, odchodzą pod kątem prostym od głównej osi aksonu. Większość neurytów tworzy rozgałęzienia na swoim zakończeniu określane jako drzewko końcowe lub telodendron (ryc. 1.1).

### Transport aksonalny

Budowa wewnętrzna aksonu umożliwia transport substancji i niektórych organelli zarówno od ciała komórki do zakończenia aksonu jak i w kierunku przeciwnym. Aksoplazma podobnie jak cytoplazma perikarionu, jest w ciągłym ruchu. Do głównych mechanizmów umożliwiających przemieszczanie się substancji, a nawet organelli należy transport aksonalny szybki i wolny (tab. 1.1).

**Transport aksonalny szybki** umożliwia przenoszenie organelli i substancji wzdłuż neurotubul aksonalnych z szybkością 100–400 mm/dobę. Transport ten odbywa się w obu kierunkach. Jednym z koniecznych warunków transportu szybkiego jest interakcja między neurotubulami a transportowanym materiałem. W procesie tym pośredniczą białka, które ze względu na pełnioną funkcję, nazywa się **białkami motorycznymi**, będącymi enzymami hydrolizującymi ATP (ryc. 1.2).



**Ryc. 1.2.** Schemat transportu szybkiego. A - transport mitochondrium przy udziale białka kinezyzny; B - transport ciała wielkopęcherzykowego przy udziale białka dyneiny.

**Wyróżnia się dwa rodzaje transportu szybkiego:**

- **transport postępujący (ortodromowy, odkomórkowy)**, w którym przenoszone są pęcherzyki o średnicy 40–60 nm i mitochondria. Transport odbywa się z udziałem białka kinezy, które jest jednym końcem przyczepione do transportowanego pęcherzyka, drugim końcem do neurotubul. Ruch kroczący kinezy odbywa się od końca (-) do końca (+) neurotubul i wymaga energii, która pochodzi z rozpadu ATP;
- **transport wsteczny (antydomowy, dokomórkowy)**, którym przenoszone są ciała wielkopęcherzykowe (o średnicy 100–300 nm) oraz niektóre enzymy. Transport ten odbywa się od końca (+) do końca (-) neurotubul i wymaga obecności białka dyneiny.

**Tab. 1.1.** Rodzaje transportu aksonalnego.

Transport aksonalny	Rodzaj przenoszonego materiału	Szybkość w mm/dobę
<b>1. Transport aksonalny szybki:</b>		
A) postępujący – w kierunku zakończeń synaptycznych (z udziałem białka kinezy)	pęcherzyki zawierające w swej błonie białka integralne, neuroprzeźwiaki, drobnocząsteczkowe enzymy do syntezy neuroprzeźwiaków	100–400
B) wsteczny – w kierunku ciała komórki (z udziałem białka dyneiny)	niektóre enzymy i ciała wielkopęcherzykowe	100–300
2. Transport aksonalny wolny: odbywa się jedynie od ciała neuronu do zakończeń synaptycznych	białka będące składnikiem neurofilamentów, neurotubul, białka enzymatyczne i strukturalne	0,1–10

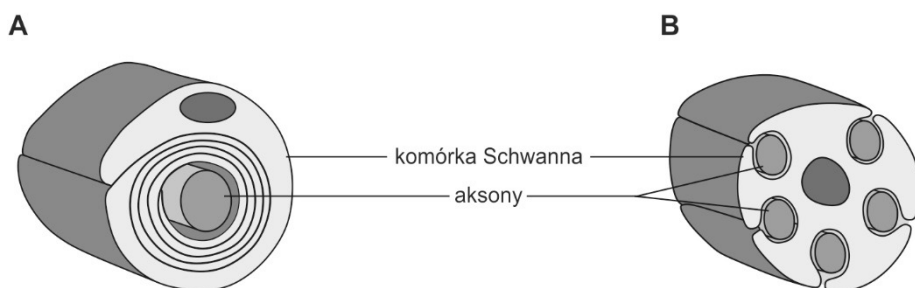
**Ośłonki aksonu**

Błona aksonalna, może być pokryta osłonką mielinową (substancją o białawym zabarwieniu, zawierającą głównie lipidy), która w obwodowym układzie nerwowym wytwarzana jest przez komórki Schwanna (neurolemocyty), a w ośrodkowym układzie nerwowym przez komórki oligodendrogleju. Proces powstawania



osłonki nazywamy mielinizacją. Zarówno w ośrodkowym jak i obwodowym układzie nerwowym występują dwa rodzaje osłonek:

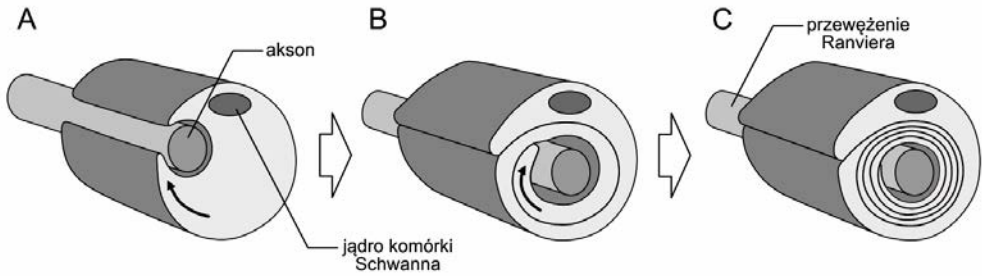
- **osłonka włókna bezmielinowego** – (neurolema, osłonka Schwanna; ryc. 1.3B) w obwodowym układzie nerwowym powstaje z neurolemocytów (komórek Schwanna), które otaczają zwykle kilka lub kilkanaście aksonów. W obwodowym układzie nerwowym włókna bezmielinowe przebiegają w kanałach utworzonych przez wgłębienia w komórkach Schwanna, które wówczas nie wytwarzają mieliny i tworzą dla tych włókien neurolemę. Aksony osłonięte tylko neurolemą noszą nazwę włókien szarych, bezrdzennych lub bezmielinowych;



- **osłonka mielinowa** może mieć różną grubość zależnie od liczby nawiniętych na akson warstw błony komórkowej komórek gwałowych (ryc. 1.3A). Każdy odcinek mieliny w ośrodkowym układzie nerwowym jest utworzony przez wypustkę komórki oligodendrogleju, która nawija się na akson tworząc fragment osłonki. Jeden oligodendrocyt może otaczać wypustkami wiele aksonów, jednak w każdym z nich tworzy tylko jedno międzywęźle. W odróżnieniu od oligodendrocytów, każda komórka Schwanna wytwarza odcinek osłonki mielinowej tylko w jednym aksonie.

Ryc. 1.3. Osłonka mielinowa (A) i osłonka Schwanna (B).

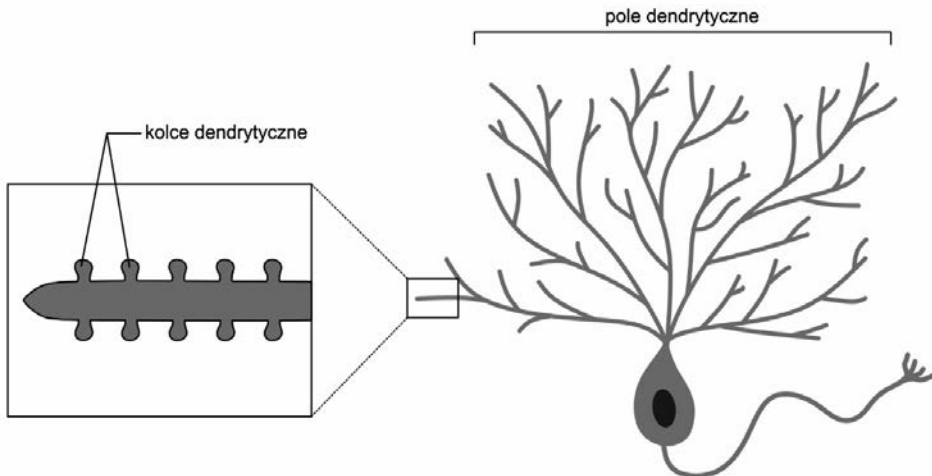
Na całej długości aksonu występuje odpowiednia liczba odcinków mielinowych nazywanych międzywęźłami. Pomiedzy nimi znajdują się przewężenia Ranviera zwane cieśniami węzłów lub węzłami.



**Ryc. 1.4.**  
Powstawanie osłonki w obwodowych włóknach rdzennych. A–C kolejne etapy procesu mielinizacji.

## DENDRYTY

Dendryty są krótkimi wypustkami, rozgałęziającymi się i tworzącymi drzewo dendrytyczne. Funkcją dendrytów jest przewodzenie informacji w kierunku do ciała komórki. Strefa, którą zajmuje drzewo dendrytyczne nazywana jest **połem dendrytycznym** neuronu. Kształt i wielkość drzewa dendrytycznego są cechami charakterystycznymi określonej grupy neuronów. Na powierzchni rozgałęzień widoczne są uwypuklenia zwane **kolcami** lub **pączkami dendrytycznymi** (ryc. 1.5).



Do kolców dochodzą liczne zakończenia aksonalne innych neuronów (są miejscem kontaktów synaptycznych). W kolcach dendrytycznych obserwowana jest duża aktywność rybosomów.

**Ryc. 1.5.** Pole i kolce dendrytyczne neuronu.